

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
Институт биологических проблем Севера
Дальневосточного отделения Российской академии наук

На правах рукописи

РАДЧЕНКО

Ольга Аркадьевна

**СИСТЕМАТИКА И ФИЛОГЕНИЯ
БЕЛЬДЮГОВИДНЫХ РЫБ ПОДОТРЯДА ZOARCOIDEI
(PISCES, PERCIFORMES)**

03.02.06 - ихтиология

03.02.07 - генетика

Диссертация на соискание ученой степени доктора
биологических наук

Москва

2015

Оглавление

Введение	7
Глава I. Подотряд бельдюговидных рыб <i>Zoarcoidei</i>	14
1. Состав мировой фауны подотряда <i>Zoarcoidei</i>	15
2. Биология и распространение семейств подотряда <i>Zoarcoidei</i>	16
2.1. Семейство <i>Zoarcidae</i>	16
2.1.1. Подсемейство <i>Lycodinae</i>	18
2.1.2. Подсемейство <i>Gymnelinae</i>	21
2.1.3. Подсемейство <i>Zoarcinae</i>	23
2.1.4. Подсемейство <i>Lycozoarcinae</i>	24
2.1.5. Подсемейство <i>Neozoarcinae</i>	25
2.2. Семейство <i>Stichaeidae</i>	26
2.2.1. Подсемейство <i>Stichaeinae</i>	28
2.2.2. Подсемейство <i>Opisthocentrinae</i>	29
2.2.3. Подсемейство <i>Lumpeninae</i>	30
2.2.4. Подсемейство <i>Chirolophinae</i>	31
2.2.5. Подсемейство <i>Alectriinae</i>	32
2.2.6. Подсемейство <i>Xiphisterinae</i>	33
2.2.7. Подсемейство <i>Azygopteinae</i>	34
2.2.8. Подсемейство <i>Eulophiinae</i>	35
2.3. Семейство <i>Pholidae</i>	35
2.4. Семейство <i>Bathymasteridae</i>	37
2.5. Семейство <i>Anarhichadidae</i>	39
2.6. Семейство <i>Cryptacanthodidae</i>	39
2.7. Семейство <i>Ptilichthyidae</i>	41
2.8. Семейство <i>Zaproridae</i>	43
2.9. Семейство <i>Scytalinidae</i>	43
3. Существующие системы подотряда бельдюговидных рыб <i>Zoarcoidei</i> и его семейств	44
Глава II. Молекулярно-генетический подход к решению проблем систематики и филогении	51
2.1. Молекулярные филогенетические маркеры	52
2.1.1. Маркеры митохондриальной ДНК	53
2.1.2. Маркеры ядерной ДНК	56
2.2. Филогенетический анализ	59

2.2.1. Выбор внешней группы.....	59
2.2.2. Выбор моделей нуклеотидных замен	60
2.2.3. Методы реконструкции филогенетических деревьев	61
2.3. Трудности и возможные ошибки применения молекулярно-генетических методов.....	66
2.3.1. Смещение состава оснований.....	67
2.3.2. Эффект притяжения длинных ветвей	68
2.3.3. Ортологичные и паралогичные гены.....	69
Глава III. Материалы и методы.....	71
1. Таксономические и географические данные об исследованной выборке таксонов подотряда Zoarcoidei	71
2. Подбор ДНК-маркеров для филогенетического анализа.....	72
3. Получение и очистка ДНК, полимеразная цепная реакция.....	72
3.1. Выделение ДНК.....	72
3.2. Полимеразная цепная реакция	73
4. Определение и выравнивание нуклеотидных последовательностей ДНК	74
5. Филогенетический анализ	75
6. Оценка времени дивергенции	78
Глава IV. Сравнительный анализ нуклеотидных последовательностей молекулярных маркеров бельдюговидных рыб подотряда Zoarcoidei	80
1. Анализ изменчивости нуклеотидных последовательностей генов митохондриальной ДНК	80
1.1. Анализ изменчивости фрагмента гена COI мтДНК	80
1.2. Анализ изменчивости фрагмента гена цитохрома b мтДНК	86
1.3. Анализ изменчивости фрагмента гена 16S рРНК мтДНК.....	92
2. Анализ изменчивости нуклеотидных последовательностей генов ядерной ДНК .	95
2.1. Анализ изменчивости фрагмента гена RNF213 ядерной ДНК	95
2.2. Анализ изменчивости фрагмента гена родопсина ядерной ДНК.....	102
2.3. Анализ изменчивости фрагмента гена RAG1 ядерной ДНК.....	107
3. Сравнение параметров изменчивости молекулярных маркеров	116
Глава V. Молекулярная систематика и родственные отношения в семействе Zoarcidae	119
1. Подсемейство Lycodinae	120
1.1. Генетическая дифференциация и родственные отношения таксонов подсемейства Lycodinae	120
1.1.1. Род <i>Lycodes</i>	121

1.1.2. Род <i>Petroschmidtia</i>	128
1.1.3. Группа родов <i>Bothrocara</i>	130
1.1.4. Род <i>Lycodapus</i>	135
1.1.5. Род <i>Lycenchelys</i>	138
1.2. Система подсемейства <i>Lycodinae</i>	140
2. Подсемейство <i>Zoarcinae</i>	145
2.1. Генетическая дифференциация и родственные отношения таксонов подсемейства <i>Zoarcinae</i>	145
2.1.1. Бельдюга Андрияшева <i>Zoarcis andriashevi</i>	148
2.1.2. Бельдюга Федорова <i>Zoarcis fedorovi</i>	150
2.1.3. Восточная бельдюга <i>Zoarcis elongatus</i>	156
2.2. Система подсемейства <i>Zoarcinae</i>	159
3. Подсемейство <i>Gymnelinae</i>	165
3.1. Генетическая дифференциация и родственные отношения таксонов подсемейства <i>Gymnelinae</i>	165
3.1.1. Род <i>Hadropareia</i>	166
3.1.2. Род <i>Gymnelus</i>	169
3.2. Система подсемейства <i>Gymnelinae</i>	174
4. Семейство <i>Zoarcidae</i>	183
4.1. Генетическая дифференциация подсемейств семейства <i>Zoarcidae</i>	184
4.2. Система семейства <i>Zoarcidae</i>	186
Глава VI. Молекулярная систематика и родственные отношения в семействе <i>Stichaeidae</i>	191
1. Подсемейство <i>Stichaeinae</i>	191
1.1. Генетическая дифференциация и родственные отношения таксонов подсемейства <i>Stichaeinae</i>	191
1.1.1. Род <i>Stichaeus</i>	192
1.1.2. Род <i>Stichaeopsis</i>	197
1.2. Система подсемейства <i>Stichaeinae</i>	199
2. Подсемейство <i>Opisthocentrinae</i>	204
2.1. Генетическая дифференциация и родственные отношения таксонов подсемейства <i>Opisthocentrinae</i>	204
2.1.1. Род <i>Opisthocentrus</i>	206
2.1.2. Род <i>Askoldia</i>	209
2.2. Система подсемейства <i>Opisthocentrinae</i>	211

3. Подсемейство Lumpeninae.....	215
3.1. Генетическая дифференциация и родственные отношения подсемейства Lumpeninae	215
3.2. Система подсемейства Lumpeninae	220
4. Подсемейство Alectriinae	223
4.1. Генетическая дифференциация и родственные отношения таксонов подсемейства Alectriinae	223
4.1.1. Род <i>Alectrias</i>	225
4.2. Система подсемейства Alectriinae.....	228
5. Подсемейство Chirolophinae (генетическая дифференциация, родственные отношения).....	231
6. Подсемейство Xiphisterinae: генетическая дифференциация, родственные отношения, система	236
6.1. Генетическая дифференциация таксонов подсемейства Xiphisterinae	237
6.2. Система подсемейства Xiphisterinae	238
7. Семейство Stichaeidae.....	243
7.1. Генетическая дифференциация таксонов семейства Stichaeidae	244
7.2. Положение родов <i>Leptostichaeus</i> и <i>Azygopterus</i> в системе семейства стихеевых рыб	247
7.3. Система семейства Stichaeidae	251
Глава VII. Молекулярная систематика и родственные отношения в семействе Pholidae	256
1. Генетическая дифференциация и родственные отношения таксонов семейства Pholidae.....	256
1.1. Род <i>Pholis</i>	260
2. Система семейства Pholidae	265
Глава VIII. Система подотряда Zoarcoidei по молекулярно-генетическим данным и оценка ее конгруэнтности морфологическим системам	270
1. Родственные связи и положение подсемейства Neozoarcinae в системе подотряда Zoarcoidei	271
2. Родственные связи и положение родов <i>Leptostichaeus</i> и <i>Azygopterus</i> в системе подотряда Zoarcoidei	280
3. Родственные связи и положение подсемейств Xiphisterinae и Cebidichthyinae в системе подотряда Zoarcoidei	283
4. Родственные связи и положение семейства Cryptacanthodidae в системе подотряда Zoarcoidei	286

5. Генетическая дифференциация таксонов подотряда <i>Zoarcoidei</i>	294
6. Система подотряда <i>Zoarcoidei</i>	297
7. Оценка конгруэнтности молекулярно-генетической системы подотряда <i>Zoarcoidei</i> морфологическим системам	302
Глава IX. Временные рамки дивергенции ДНК таксонов подотряда <i>Zoarcoidei</i>	307
Заключение	318
Выводы	331
Список литературы	334
Приложение А. Таблицы	360
Приложение Б. Рисунки	409

Введение

Актуальность проблемы. Современные представления о системах рыб (классификации и филогении) постоянно меняются, поскольку филогенетические связи и состав основных групп до сих пор спорны или не определены. Значительная часть наших знаний о взаимоотношениях рыб является результатом долгой истории морфологического исследования. В то же время это не единственный ресурс, который можно использовать для получения более полной картины биологического разнообразия таксонов рыб высокого уровня. В последние годы необходимым и важным источником информации о систематическом статусе и родственных отношениях живых организмов становятся молекулярно-генетические данные.

Бельдюговидные рыбы подотряда Zoarcoidei (Pisces, Perciformes) – большая группа донных и придонных морских рыб, населяющих прибрежные, шельфовые и абиссальные пространства Мирового океана от Антарктики до Северного Ледовитого океана. К настоящему времени в подотряд включено 9 семейств, более 100 родов и 400 видов (Eschmeyer, 2014). Однако такой объем Zoarcoidei нельзя считать окончательным, поскольку систематика некоторых видов и родов недостаточно разработана, а фауна в целом изучена слабо, о чем свидетельствуют регулярные находки новых для науки родов и видов (Назаркин, Чернова, 2003; Черешнев и др., 2007; Anderson, 2003; Mincarone, Anderson, 2008; Eschmeyer, 2014; Nelson, 2006; Shinohara et al., 2004; Matallanas, 2009, 2010; Matallanas, Corbella, 2012; Matallanas et al., 2012).

Максимального таксономического разнообразия бельдюговидные рыбы достигают в северной Пацифике. В этом регионе встречаются представители всех семейств подотряда, а семейства батимастеровых Bathymasteridae, птилихтовых Ptilichthyidae, запоровых Zaproridae и сциталиновых Scytalinidae относятся к его эндемикам. Происхождение подотряда связывают с северной частью Тихого океана, откуда бельдюговидные рыбы расселились в другие моря и океаны Северного и Южного полушарий, и где возникли вторичные центры видообразования, отличающиеся довольно высоким уровнем эндемизма родов и видов. В дальневосточных морях России обитают представители 8 семейств, 70 родов и 240 видов, в том числе 1 подсемейство, 40 родов и 160 видов, эндемичные для этих акваторий (Шмидт, 1950; Fedorov, 2004).

Существующие системы подотряда Zoarcoidei получены на основе морфологических признаков с применением как классического сравнительно-морфологического (Шмидт, 1950; Макушок 1958, 1961 а, б), так и кладистического подходов (Yatsu, 1985, 1986; Anderson, 1994). Мнения разных авторов о систематике и родственных отношениях Zoarcoidei часто различаются (Линдберг, Красюкова, 1975; Макушок, 1958, 1961 а, б; Шмидт, 1950; Anderson, 1994; Eschmeyer, 2014; Mecklenburg, 2003 a-g; Mecklenburg, Sheiko, 2004; Nelson, 2006). Это

объясняется широкой параллельной изменчивостью и конвергенцией морфологических признаков, которые маскируют истинные родственные и систематические отношения таксонов бельдюговидных рыб. Поэтому система подотряда нуждается в дальнейшей разработке и уточнении, и вполне своевременным представляется исследование, посвященное систематической и филогенетической ревизии подотряда на молекулярно-генетическом уровне.

Цель и задачи исследования. Цель настоящей работы состоит в определении родственных отношений и разработке системы бельдюговидных рыб подотряда Zoarcoidei на основании молекулярно-генетических данных.

В работе решались следующие задачи.

1. Оценить уровни дифференциации видов, родов, подсемейств, семейств подотряда Zoarcoidei.
2. Установить систематическую принадлежность неясных или спорных таксонов, уточнить таксономический состав подсемейств и семейств подотряда бельдюговидных рыб на основе молекулярно-генетического анализа.
3. Определить родственные отношения видов, родов и подсемейств в семействах подотряда Zoarcoidei.
4. Реконструировать систему подотряда Zoarcoidei по данным об изменчивости генов митохондриальной и ядерной ДНК.
5. Оценить соответствие молекулярно-генетических систем семейств и всего подотряда Zoarcoidei и существующих систем, полученных на основе морфологических признаков.
6. Установить временные рамки дивергенции ДНК таксонов подотряда Zoarcoidei.
7. Определить разрешающую способность и соответствие использованных молекулярных маркеров таксономическим уровням изучаемой группы рыб.

Научная новизна. Предложена новая система подотряда Zoarcoidei, основанная на молекулярно-генетических данных. Она включает 14 семейств, в том числе новые Neozoarcidae, Eulophiidae, Lumpenidae, Opisthocentridae, Cebidichthyidae.

Впервые проведено молекулярно-генетическое исследование подотряда Zoarcoidei с таким обширным охватом таксонов – 8 семейств, 57 родов и 107 видов. Впервые для построения системы бельдюговидных рыб в качестве филогенетических маркеров использованы гены, относящиеся к разным генетическим системам – митохондриальной (гены COI, цитохрома b, 16S рРНК) и ядерной ДНК (гены RNF213, RAG1, родопсина), а также применен комбинированный анализ этих маркеров. Для решения задач, связанных с уточнением состава и статуса некоторых таксонов, впервые использован комплексный подход, включающий молекулярно-генетические и сравнительно-морфологические методы.

На молекулярно-генетическом уровне подтверждена валидность нового, эндемичного вида и рода *Magadanichthys skopets* и его принадлежность к подсемейству Gymnelinae. Впервые на основе молекулярно-генетических признаков реконструирована система подсемейства Gymnelinae.

Подтверждена видовая самостоятельность таксонов *Zoarces fedorovi* и *Z. andriashevi*. Для *Z. fedorovi*, описанного из Тауйской губы Охотского моря, и *Z. andriashevi*, известного ранее только на шельфе западной Камчатки, расширены границы ареалов. Впервые на молекулярно-генетическом уровне определены родственные отношения бельдюг рода *Zoarces* мировой фауны.

Подтверждена самостоятельность нового вида стихеевых рыб *Xenolumpenus longipterus*, а также его принадлежность к семейству Lumpeninae и высокая специализация, установленная по морфологическим признакам.

Впервые на основе данных о нуклеотидных последовательностях генов митохондриальной и ядерной ДНК определено положение родов *Lycodapus* и *Lycenchelys*. Выявлены родственные отношения рода *Lycodapus* с родами Bothrocara-group (*Bothrocara*, *Allolepis*, *Bothrocarichthys*, *Lycogrammoides*). Роды *Lycenchelys* и *Petroschmidtia* образуют общую группу, которая занимает базальную позицию в подсемействе Lycodinae. Впервые показана генетическая обособленность *Petroschmidtia* как самостоятельного рода подсемейства Lycodinae и восстановлен его родовой статус.

Впервые изучена изменчивость генов митохондриальной и ядерной ДНК нового для ихтиофауны России рода и вида *Leptostichaeus pumilus* и показана его генетическая близость к «зоаркоидным» рыбам, включающим семейства Zoarcidae, Neozoarcidae, Anarhichadidae. Впервые проведен молекулярно-генетический анализ рода *Azygopterus*, установлено родство *Azygopterus*, *Leptostichaeus* и *Eulophias*, а также отличия этих родов от семейства Stichaeidae, к которому их отнесли ранее. Предложено придать этой группе статус семейства Eulophiidae.

Впервые проведен молекулярно-генетический анализ вида *Neozoarces pulcher* (Neozoarcinae), установлено его близкое родство с семействами Zoarcidae, Anarhichadidae и Eulophiidae. Предложено вывести подсемейство Neozoarcinae из состава семейства Stichaeidae и повысить его таксономический ранг до семейства Neozoarcidae.

Впервые показана генетическая неоднородность подсемейства Xiphisterinae, входящего в состав семейства Stichaeidae, и правомерность его деления на два подсемейства – Xiphisterinae и Cebidichthyinae; предложено повысить таксономический ранг последнего до семейства Cebidichthyidae.

Впервые проведен анализ изменчивости митохондриальных и ядерных генов группы семейства Pholidae, состоящей из четырех родов *Pholis*, *Rhodymenichthys*, *Apodichthys* и

Xererpes. Впервые обосновано включение отдельных родов *Enedrias* и *Allopholis* в синонимию рода *Pholis*; показана самостоятельность рода *Rhodymenichthys* и необоснованность его включения в синонимию рода *Pholis*, а также самостоятельность родов *Apodichthys* и *Xererpes*, ранее относимых к одному роду *Apodichthys*.

Впервые с помощью анализа изменчивости генов митохондриальной и ядерной ДНК показано, что семейство Stichaeidae представляет собой искусственную группу и имеет полифилетическое происхождение; семейство Zoarcidae, напротив, является хорошо обособленным и филогенетически однородным.

Впервые проведено молекулярно-генетическое исследование семейства Cryptacanthodidae; родство с семейством Zaproridae и подсемейством стихеевых рыб Lumpeninae не подтверждает его филогенетическую обособленность от семейств подотряда Zoarcoidei до уровня отдельного надсемейства.

Научно-практическое значение. Научная значимость обусловлена тем, что представленное исследование направлено на решение одной из фундаментальных научных проблем – изучение биологического разнообразия. Результаты работы являются важным вкладом в систему знаний о биологическом разнообразии рыб. В более узком смысле, это исследование сконцентрировано на разработке систематики и филогенетических отношений подотряда Zoarcoidei с использованием молекулярно-генетических подходов. Реконструированная система подотряда поможет разобраться во многих неясных вопросах, касающихся состава и положения родов, подсемейств и семейств, систематической принадлежности спорных таксонов, родственных связей и происхождения бельдюговидных рыб. Ценность данной работы состоит еще и в том, что определен и протестирован набор адекватных молекулярных маркеров, позволяющих дифференцировать бельдюговидных рыб на разных таксономических уровнях. Возможно, эти маркеры окажутся универсальными, и с их помощью будет оцениваться биологическое разнообразие других рыб.

Практически представленное исследование оправдано тем обстоятельством, что группа бельдюговидных вместе с камбаловыми и керчаковыми рыбами составляют ядро ихтиофауны морских вод Северного полушария. Количество бельдюговидных рыб в региональных фаунах дальневосточных морей России достигает 30-40% от общего количества видов.

Полученные данные по молекулярной систематике и филогении подотряда Zoarcoidei могут быть использованы в специальных курсах высшего образования и полезны для подготовки специалистов – биологов.

Положения, выносимые на защиту.

1. В системе подотряда Zoarcoidei наиболее близки к общему гипотетическому предку семейства Bathymasteridae и Cebidichthyidae. Самое молодое семейство Zoarcidae имеет монофилетическое происхождение; в его системе подсемейство Gymnelinae – эволюционно древнее, а Lycodinae – продвинутое и близкое к Lycozoarcinae. Семейства Zoarcidae, Anarhichadidae, Neozoarcidae и Eulophiidae составляют родственную группу. Семейство Stichaeidae представляет полифилетическую группу; в его системе сестринскими подсемействами являются Stichaeinae, Xiphisterinae, Alectriinae, Chirolophinae, а подсемейства Opisthocentrinae и Lumpeninae обособлены и заслуживают статуса самостоятельных семейств. Система семейства Pholidae включает два подсемейства – Pholinae и Apodichthyinae. Семейства Pholidae и Ptilichthyidae, так же, как Zaproridae и Cryptacanthodidae представляют собой сестринские таксоны.

2. Филогенетические схемы подотряда Zoarcoidei, полученные по генетическим признакам, отличаются от гипотез, основанных на морфологических признаках. Молекулярно-генетическая система бельдюговидных рыб не подтверждает основные позиции морфологических систем семейств Zoarcidae и Stichaeidae, а также систему надсемейства Stichaeoidea в составе семейств Stichaeidae, Pholidae, Ptilichthyidae, Anarhichadidae. Соответствие молекулярно-генетической и морфологических филогений подотряда Zoarcoidei заключается в положении примитивного семейства Bathymasteridae у основания дерева, эволюционной древности и близости семейства Cebidichthyidae к общему гипотетическому предку, одинаковом расстоянии между предковым стволом подотряда и всеми семействами, кроме Bathymasteridae и Cebidichthyidae.

3. Дивергенция ДНК таксонов подотряда Zoarcoidei началась в конце олигоцена – начале миоцена, в среднем около 22 млн. лет назад, и продолжалась до середины позднего миоцена. Семейства Bathymasteridae и Cebidichthyidae отделились от общего предкового ствола первыми, 14.7-22.5 и 13.1-19.1 млн. лет назад. Дифференциация остальных семейств датируется средним – поздним миоценом, около 10-15 млн. лет назад. Период позднего миоцена – середины плиоцена, 3.6-7.8 млн. лет назад, можно считать наиболее вероятным временем появления и расселения современных видов подотряда Zoarcoidei.

4. Комбинированный анализ митохондриальных и ядерных генов является результативным молекулярно-генетическим подходом для установления родственных отношений и реконструкции системы подотряда Zoarcoidei. Комбинированная последовательность ДНК, имеющая длину 4730 пар нуклеотидов и включающая как полиморфные, так и консервативные гены, содержит достаточный объем филогенетической

информации для получения достоверных данных о генетической изменчивости в разных таксономических группах бельдюговидных рыб.

Апробация работы. Основные положения диссертационной работы представлены на X Съезде Гидробиологического общества РАН (Владивосток, 2009), VII-XIII международных научных конференциях «Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей» (Петропавловск-Камчатский, 2006-2012), Всероссийской научной конференции «Чтения памяти академика К.В. Симакова» (Магадан, 2007, 2009), Дальневосточной научной конференции, посвященной памяти А.П. Васьковского и в честь его 100-летия «Геология, география, биологическое разнообразие и ресурсы Северо-Востока России» (Магадан, 2011), рабочем совещании «Штрих-кодирование видов рыб в России на основе ДНК. Интеграция в глобальную программу Fish-BOL» (Владивосток, 2007), Международной конференции «DNA Barcoding and Molecular Phylogenetics» (Vladivostok, 2008), Международной конференции «Генетика, селекция, гибридизация, племенное дело и воспроизводство рыб», посвященной 100-летию со дня рождения выдающегося генетика и селекционера В.С. Кирпичникова (Санкт-Петербург, 2008), 3rd Moscow International Conference «Molecular Phylogenetics MolPhy-3» (Moscow, 2012), VIII Международном симпозиуме «Фундаментальные и прикладные проблемы науки» (Непряхино, 2013).

Декларация личного участия автора. Автор принимал непосредственное участие в сборе образцов биологических тканей, определении таксономической принадлежности рыб во время научных экспедиций – на научно-исследовательском судне ДВО РАН «Профессор Гагаринский» в район Шантарских о-вов (2010), залив Шелихова и на западное побережье Камчатки (2011), на южные Курильские о-ва (2013); в залив Восток (2009) и Дальневосточный Морской биологический заповедник (2012). Экспериментальная часть работы, включающая выделение ДНК, амплификацию, определение нуклеотидных последовательностей, проведена совместно с А.В. Петровской (лаборатория генетики, ИБПС ДВО РАН). Филогенетический анализ и обобщение полученных данных выполнены лично автором. В целом участие автора в работе над диссертацией составило не менее 80%.

Благодарности. Автор искренне признателен своему учителю, доктору биологических наук, профессору Игорю Александровичу Черешневу, без которого эта работа не смогла бы состояться.

Автор благодарен за помощь в сборе и таксономическом определении биологического материала П.К. Гудкову (ИМГиГ ДВО РАН), М.В. Назаркину (ЗИН РАН), А.А. Баланову (ИБМ ДВО РАН), К.В. Регель (ИБПС ДВО РАН), А.М. Токранову (Кф ТИГ ДВО РАН), В.В. Земнухову (ИБМ ДВО РАН), И.Н. Моревой (ИБМ ДВО РАН), С.В. Туранову (ИБМ ДВО РАН),

А.И. Пинчуку (University of Alaska, USA), Е.Р. Потапову (Philadelphia University, USA), T.W. Pietsch (Университет штата Вашингтон, США), Н. Sakai (National Fisheries University, Japan).

Автор выражает признательность сотрудникам лаборатории генетики ИБПС ДВО РАН: заведующему лабораторией Б.А. Малярчуку за ценные замечания, М.В. Деренко и А.В. Петровской за большую помощь при проведении молекулярно-генетического анализа.

Автор благодарен за сотрудничество М.В. Назаркину (ЗИН РАН), А.А. Баланову (ИБМ ДВО РАН), С.В. Шедько (БПИ ДВО РАН), В.В. Земнухову (ИБМ ДВО РАН), И.Н. Моревой (ИБМ ДВО РАН), Е.А. Поезжаловой-Чегодаевой (ИБПС ДВО РАН).

Работа была поддержана Российским фондом фундаментальных исследований (гранты 06-04-96005, 08-04-00013, 09-04-98500, 11-04-98504, 11-04-00004), Дальневосточным отделением РАН (гранты 06-I П11-036, 12-III-A-06-103).

Публикации. По теме диссертации опубликована 41 научная работа, в том числе 23 статьи в рецензируемых журналах.

Структура и объем работы. Диссертация изложена на 435 страницах печатного текста, включает 62 основные таблицы и 20 таблиц приложения А, иллюстрирована 38 основными рисунками и 26 рисунками приложения Б. Диссертация состоит из введения, девяти глав, заключения, выводов, списка литературы, содержащего 363 источник, приложений А и Б.

Глава I. Подотряд бельдюговидных рыб *Zoarcoidei*

Подотряд бельдюговидных рыб *Zoarcoidei* относится к отряду окунеобразные *Perciformes*, отделу костистые *Teleostei*, классу лучеперые *Actinopterygii* (Nelson, 2006). Это большая группа морских рыб, которые населяют холодные воды обоих полушарий Земли. В морях Северного полушария бельдюговидные вместе с керчаками и камбалами составляют ядро ихтиофауны. Подотряд включает более 400 видов, относящихся к почти 110 родам из 9 семейств. Его объем окончательно не установлен, о чем свидетельствуют описания новых видов и родов (Назаркин, Чернова, 2003; Черешнев и др., 2007; Anderson, 2003; Mincarone, Anderson, 2008; Eschmeyer, 2014; Nelson, 2006; Shinohara et al., 2004; Matallanas, 2009 a-b, 2010; Matallanas, Corbella, 2012; Matallanas et al., 2012).

Бельдюговидные рыбы обитают в широком диапазоне глубин – от верхней литорали до глубины 5 км. Но в целом – это литоральные, элиторальные и шельфовые виды, ведущие преимущественно донный образ жизни. Лишь представители 2 родов *Melanostigma* и *Lycodapus* – мезопелагические рыбы, а род *Pachycara* – самый глубоководный, обитает в диапазоне от 2 до 5 км (Федоров и др., 2003; Anderson, 2003; Nelson, 2006).

В основном представители бельдюговидных рыб характеризуются удлинённой торпедообразной или угревидной формой тела, обладают очень длинными спинным и анальным плавниками, большим числом позвонков и некоторыми другими особенностями, отличающими их от близкородственных подотрядов окунеобразных рыб. Ряд современных авторов сближают бельдюговидных с нототениевидными (подотряд *Notothenioidei*) (Anderson, 2003; Воскобойникова, 2010 и др.)

Точное время появления подотряда *Zoarcoidei* не установлено. Из достоверных ископаемых остатков бельдюговидных рыб известны позднеплейстоценовые находки *Cryptacanthodes maculatus* и *Lycodes* sp., обнаруженные на территории Канады (Milner, Ryan, 2006), отолиты *Lycodes pacificus*, найденные в Южной Калифорнии и относящиеся к периоду верхнего плиоцена (1.9-3.2 млн. лет) (Fitch, 1967), а также находки стихеевых и маслюковых рыб в миоценовых отложениях (11.6-12.25 млн. лет) агневской свиты на западном побережье Сахалина (Назаркин, 2000). В своей классификации рыб Гринвуд с соавторами (Greenwood et al., 1966) предположили, что к началу эоцена (35-57 млн. лет) или даже ранее, фауна морских прибрежных рыб была представлена теми же группами, которые составляют и современную ихтиофауну. По-видимому, еще до начала эоцена произошло разделение общей предковой группы бельдюговидных и нототениевидных рыб на две подгруппы, физиологически адаптировавшиеся к низким температурам. Одна из них распространилась в Северном полушарии (*Zoarcoidei*), а другая – в холодных водах Южного полушария (*Notothenioidei* и

более примитивные Trachinoidei). Позднее неоднократно имели место реинвазии, например расселение глубоководных бельдюг семейства Zoarcidae в Южное полушарие (Anderson, 2003). Шмидт (1950) полагал, что семейства подотряда Zoarcoidei возникли в миоценовый период в северной части Охотского моря под влиянием прогрессирующего похолодания. В это же время началась дифференциация семейств на роды, а в плиоцен – плейстоцене появились современные виды.

Бельдюговидные рыбы распространены в бореальных и арктических морях обоих полушарий. Они широко представлены в северной Пацифике и Атлантике, Полярном бассейне. Некоторые виды встречаются в южных частях Тихого и Атлантического океанов, Индийском и Южном океанах. Наибольшего таксономического разнообразия, высокого уровня родового и видового эндемизма они достигают в северо-западной части Тихого океана, где предположительно находился крупнейший центр видообразования этой группы (Шмидт, 1950; Anderson, 1994; Briggs, 1974). По утверждению Шмидта (1950) данный центр располагался в северной части Охотского моря, к северу от линии, соединяющей мыс Анива на Сахалине и устье р. Ича на Западной Камчатке.

1. Состав мировой фауны подотряда Zoarcoidei

В таблице 1 приведен состав подотряда в соответствии с последней версией Каталога рыб (Eschmeyer, 2014). Подотряд Zoarcoidei включает 9 семейств, 11 подсемейств. Самое многочисленное – семейство Zoarcidae, составляет почти 50% всех родов и более 70% видов. Второе по численности – семейство Stichaeidae: 35% родов и 18% видов. Небольшие семейства Pholidae, Bathymasteridae, Anarhichadidae и Cryptacanthodidae включают от 1 до 5 родов и от 4 до 16 видов. Семейства Zaproridae, Ptilichthyidae и Scytalinidae – монотипические, представлены 1 родом с 1 видом. Семейства Bathymasteridae, Zaproridae, Ptilichthyidae и Scytalinidae – эндемичные для северной части Тихого океана (Anderson 1994; Nelson, 2006).

Таблица 1. Состав подотряда Zoarcoidei

Семейства	Подсемейства	Кол-во валидных видов	Кол-во видов, описанных за 2004-2013 гг.
Zoarcidae Swainson, 1839		303	40
	Lycodinae Gill, 1861	238	28
	Gymnelinae Gill, 1863	47	6
	Zoarcinae Swainson, 1839 Gill, 1862	6	2
	Lycozoarcinae Andriashev, 1939	1	0
	Neozoarcinae Jordan and Snyder, 1902	12	3
Stichaeidae Gill, 1864		70	4

Продолжение таблицы 1

Семейства	Подсемейства	Кол-во валидных видов	Кол-во видов, описанных за 2004-2013 гг.
	Stichaeinae Jordan & Gilbert 1883	14	1
	Opisthocentrinae Jordan & Evermann 1898	12	0
	Lumpeninae Jordan & Evermann 1898	11	1
	Chirolophinae Jordan & Evermann 1898	12	0
	Xiphisterinae Jordan & Gilbert 1883	19	2
	Azygopterinae Makushok, 1958	2	0
Pholidae Gill, 1893		16	0
Bathymasteridae Jordan and Gilbert, 1883		7	0
Anarhichadidae Bonaparte, 1846		5	0
Cryptacanthodidae Gill, 1861		4	0
Ptilichthyidae Jordan and Gilbert, 1883		1	0
Zaproridae Jordan and Evermann, 1898		1	0
Scytalinidae Jordan and Evermann, 1898		1	0

2. Биология и распространение семейств подотряда Zoarcoidei

2.1. Семейство Zoarcidae

Семейство бельдюговых рыб Zoarcidae хорошо описано с позиций морфологии. Тело значительно удлиненное, иногда угревидное, покрыто мелкой неналегающей циклоидной чешуей или голое. Спинной и анальный плавники длинные, окаймляют тело, полностью сливаясь с хвостовым плавником. В плавниках только мягкие членистые или ветвистые лучи, реже в задней части спинного плавника имеются короткие колючие лучи. Грудные плавники хорошо развиты, брюшные плавники рудиментарные или отсутствуют (Андряшев, 1954; Линдберг, Красюкова, 1975; Anderson, 1994).

Основная часть представителей семейства – некрупные рыбы длиной до 40 см. Однако некоторые виды, например, американская бельдюга *Zoarces americanus*, достигают метровой длины. В основном бельдюговые ведут донный или придонный образ жизни в очень широком батиметрическом диапазоне – от нижней границы отлива почти до ультраабиссальных глубин Мирового океана. Большинство видов населяет сублитораль, шельфовую зону и верхнюю половину континентального склона (Шмидт, 1950; Андряшев, 1954; Макушок, 1971; Toyoshima, 1985; Anderson, 1994; Шейко, Федоров, 2000; Федоров и др., 2003; Fedorov, 2004).

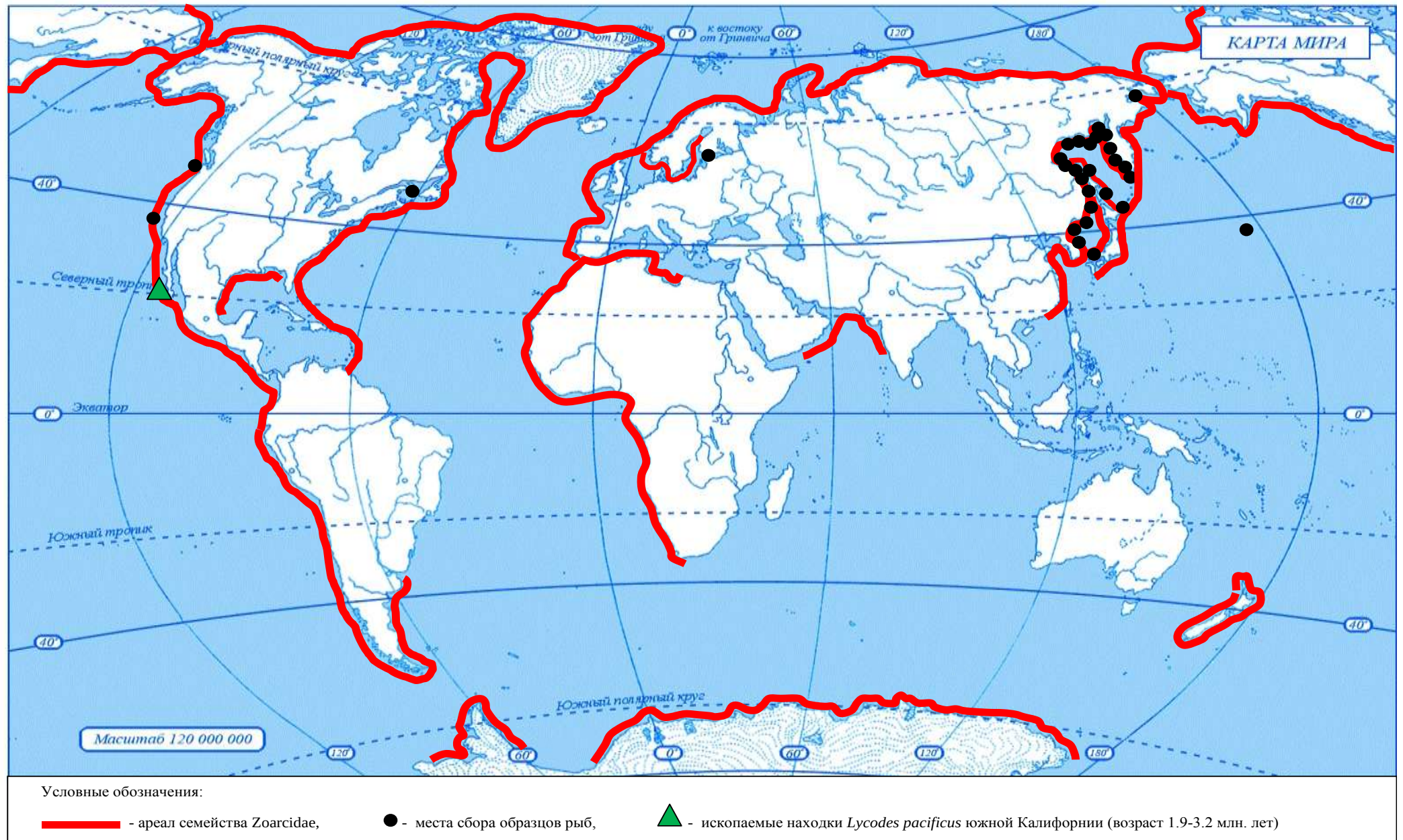


Рисунок 1. Распространение таксонов семейства Zoarcidae

Семейство Zoarcidae занимает самый обширный ареал в подотряде и распространено преимущественно в Северном полушарии – в Тихом и Северном Ледовитом океанах, северной Атлантике (рисунок 1). Представители подсемейств Lycodinae (роды *Lycodichthys*, *Pachycara*, *Pogonolycus* и др.) и Gymnelinae (роды *Seleniolycus* и *Melanostigma*) заселили также южные части Тихого и Атлантического океанов, Индийский океан и Южный океан (Андрияшев, 1986; Anderson, 1994; Anderson, Fedorov, 2004).

В фауне морских и пресноводных рыб северной части Охотского моря, насчитывающей более 280 видов из 162 родов и 53 семейств, семейство Zoarcidae – самое многочисленное по числу видов и родов. Только в самой северной части Охотского моря (севернее 56° с.ш.) представлены все 4 подсемейства бельдюговых рыб, 17 родов (из 24 родов всех Zoarcidae морей России) и около 50 видов (из 140); среди них один род и 21 вид – эндемичные (Федоров и др., 2003; Балушкин и др., 2012 а; Fedorov, 2004). При этом фауну бельдюговых рыб данного района не следует считать окончательно изученной, поскольку новые таксоны видового (Чернова, 2000; Назаркин, Чернова, 2003; Черешнев и др., 2007) и даже родового (Shinohara et al., 2004) рангов обнаруживаются регулярно.

По данным Андерсона и Федорова (Anderson, 1994; Anderson, Fedorov, 2004) семейство бельдюговых рыб Zoarcidae состоит из 4 подсемейств – Zoarcinae (бельдюгоподобные), Gymnelinae (гимнелоподобные), Lycodinae (ликодоподобные) и Lycozoarcinae (ликозоарцевые). Макушок (1961 а), Линдберг и Красюкова (1975), Эшмейер (Eschmeyer, 2014) включают в семейство Zoarcidae еще одно подсемейство – Neozoarcinae. В этом разделе мы также будем рассматривать его в составе семейства Zoarcidae.

2.1.1. Подсемейство Lycodinae

Подсемейство Lycodinae – наиболее крупное среди бельдюговых рыб, его представители населяют континентальные шельфы умеренных и полярных морей. Оно обладает самым обширным в семействе ареалом. Морфология его видов хорошо изучена (Андрияшев 1954; Линдберг, Красюкова, 1975; Toyoshima, 1985; Anderson, 1994). К настоящему времени известно 67 родов и 238 видов, в том числе десятки новых видов из Японского, Охотского и Берингового морей, западной части Тихого океана, из вод Антарктики (Machida, Hashimoto, 2002; Mincarone, Anderson, 2008; Matallanas, 2009 a-b, 2010; Matallanas, Corbella, 2012; Matallanas et al., 2013; Eschmeyer, 2014). Сравнительно недавно описаны два новых вида рода *Lycenchelys* – *L. fedorovi* (Anderson, Balanov, 2000) и *L. tohokuensis* (Anderson, Imamura, 2002), лишенные брюшных плавников, что является исключительно редкой морфологической особенностью в этом роде, так как все остальные его виды обладают этими плавниками.

Род *Lycodes* – самая большая группа бельдюговых рыб, она включает 62 вида, основная часть которых обитает в северном полушарии, преимущественно в арктических морях и Охотском море (Anderson, 1994; Møller, Gravlund, 2003). Определение многочисленных видов рода *Lycodes*, особенно молодых экземпляров, представляет большие трудности. Основными диагностическими признаками считаются: тип боковой линии, развитие чешуйчатого покрова, характер окраски, число позвонков и лучей в плавниках, соотношение передней и задней частей тела, высота тела, длина грудного плавника (Андрияшев, 1954). Общепринятая монофилия рода основана на морфологической особенности, специфичной для ликодов – наличии подчелюстных гребней, которые являются более или менее выраженными хрящевыми расширениями на нижних челюстях (Андрияшев, 1954; Anderson, 1994; Møller, Anderson, 2000).

Представители рода *Lycodes* – обитатели континентальных шельфов и склонов, предпочитающие илистые грунты и очень низкие температуры. Некоторые виды достигают в длину 70-80 см. Самый крупный из точно измеренных ликодов имел длину 88 см; он добыт в заливе Анива и относится к япономорскому виду *L. tanakae*. В основном ликоды обитают на глубинах 100-500 м. Отдельные виды поднимаются выше, но редко выходят в литоральную зону. Несколько видов рода *Lycodes* обитают глубже 1500-2000 м (Линдберг, Красюкова, 1975).

Род *Lycenchelys* включает 59 видов и незначительно уступает самому большому роду подсемейства – *Lycodes*. В роде *Lycodapus* видов существенно меньше – 13 (Toyoshima 1985; Anderson 1994; Anderson, Fedorov, 2004). Род *Lycenchelys* близок к роду *Lycodes*, но морфологически отличается расположением и строением каналов сейсмочувствительной системы головы. Тело более удлиненное, чем у *Lycodes*, передняя часть тела короткая (Андрияшев, 1955, 1958). Род *Lycenchelys* обладает самым обширным ареалом в семействе Zoarcidae и во всем подотряде Zoarcoidei. Его виды встречаются во всех дальневосточных морях России, с океанической стороны Японского и Курильского архипелагов, Камчатки, Командорских и Алеутских островов, вдоль тихоокеанского побережья Северной и Южной Америки, у берегов Антарктиды, а также в северной Атлантике и прилежащих акваториях Полярного бассейна; два изолированных участка ареала расположены вокруг Новой Зеландии и о. Кергелен (Кергеленское плато). Распространение рода *Lycodapus* совпадает с ареалом *Lycenchelys* только в северной и южной частях Тихого океана и у Антарктиды (Anderson, 1994). Представители обоих родов встречаются в очень широком диапазоне глубин: *Lycodapus* – от 0 до более 2000 м, *Lycenchelys* – от 100 до более 5000 м, но в целом они обитают на больших глубинах (батиали и абиссали морей и океанов), ведут мезопелагический (*Lycodapus*) или придонный (*Lycenchelys*) образ жизни. В роде *Lycenchelys* выделяют две группы видов (жизненные формы) по горизонтам обитания: батимальную, населяющую глубины 800-1500 м, и абиссальную – 3120-4070 м, граница между которыми проходит на изобате, близкой к 3000 м. Хотя батимальная и

абиссальная группы видов различаются некоторыми морфологическими признаками, в роде *Lycenchelys* имеются промежуточные виды, как по глубине обитания, так и по морфологическим особенностям. Подобные жизненные формы известны и у рода *Lycodapus*, в котором выделяют две группы видов: коротко- и длиннотычинковые, различающиеся размерами и конфигурацией жаберных тычинок, а также особенностями сейсмочувствительной системы головы (Anderson, 1994; Anderson, 2003; Anderson, Fedorov, 2004; Андрияшев, 1955, 1958, 1980; Федоров, Андрияшев, 1993; Peden, Anderson, 1978, 1981).

Белопятнистая петрошмидтия *Petroschmidtia albonotata* описана по экземплярам, пойманным на глубине 202-220 м в северо-западной части Охотского моря (Таранец, Андрияшев, 1934). Считалось, что этот вид – региональный эндемик Охотского моря (Шмидт, 1950; Линдберг, Красюкова, 1975; Toyoshima, 1985), но недавно он обнаружен в Японском море (Федоров и др., 2003; Великанов, Багинский, 2006). Второй вид рода – одноцветная петрошмидтия *P. toyamensis*, описан из Японского моря (Katayama, 1941); он распространен у япономорского, охотоморского и тихоокеанского побережий Японии (Линдберг, Красюкова, 1975; Борец, 1997; Toyoshima, 1985; Amaoka et al., 1995) и не так давно найден у берегов Приморья (Антоненко и др., 2004). До систематической ревизии семейства Zoarcidae (Anderson, 1994), *Petroschmidtia* считали самостоятельным родом (Таранец, Андрияшев, 1934; Шмидт, 1950; Андрияшев, 1954; Линдберг, Красюкова, 1975; Katayama, 1941; Matsubara, 1955; Masuda et al., 1984; Toyoshima, 1985). Андерсон (Anderson, 1994) пришел к заключению, что уровень морфологических отличий *Petroschmidtia* от других родов подсемейства Lycodinae недостаточный для его обособления в отдельный род, и потому род *Petroschmidtia* следует рассматривать в ранге не выше подродового в составе рода *Lycodes* – *L. albonotatus* и *L. toyamensis*. Эту точку зрения поддержали некоторые другие ученые (Moller, Gravlund, 2003; Anderson, Fedorov, 2004; Соколовский и др., 2007). Сторонники же традиционного мнения (Masuda et al., 1984; Toyoshima, 1985; Amaoka et al., 1995; Шейко, Федоров, 2000; Федоров и др., 2003; Fishes of Japan..., 2002; Fedorov, 2004) до настоящего времени не привели дополнительных доводов в пользу родового статуса *Petroschmidtia*.

Род *Bothrocara* описан в конце XIX века. Андерсон (Anderson, 1994) передиагностировал его и описал восемь видов, различающихся расположением сенсорных пор головы, морфологией жаберных тычинок, окраской, некоторыми значениями меристических признаков, а также размерами (от 17 до 72 см) и особенностями обитания. Это эврибатные (диапазон глубин обитания от 55 до 2688 м), донные рыбы, распространенные вдоль континентального склона северной и южной частей Тихого океана. Вид *B. molle* известен из южной Атлантики. Один из представителей рода – *B. hollandi* – глубоководная рыба, эндемик Японского и Охотского морей (Anderson, 1994; Kojima, 2001).

2.1.2. Подсемейство Gymnelinae

Подсемейство гимнеловых рыб Gymnelinae – второе по величине в семействе Zoarcidae. Оно включает 47 видов, относящихся к 14 родам, и характеризуется неустоявшейся систематикой отдельных родов и видов. Это холодолюбивые виды, обитающие на глубинах до 300 м, предпочитающие илистые грунты и отрицательные придонные температуры; они избегают опресненных районов с соленостью ниже 30 промилле (Андряшев, 1954; Anderson, 1982, 1994; Anderson, Fedorov, 2004).

Представители подсемейства Gymnelinae населяют литораль, элитораль, шельфовые пространства и верхнюю часть материкового склона арктических и бореальных морей Северного полушария. Лишь род *Melanostigma*, включающий 7 видов, ведет мезопелагический образ жизни и распространен в бореальных морях обоих полушарий, а глубоководный монотипический род *Seleniolytus* – эндем приантарктических вод. В морях северо-западной части Тихого океана (Японском, Охотском, Беринговом) гимнеловые рыбы многочисленны и разнообразны, представлены 12 родами и 34 видами, из которых 11 родов и около 30 видов – эндемики дальневосточных морей России (Солдатов, Линдберг, 1930; Таранец, 1937; Шмидт, 1950; Чернова, 2000; Шейко, Федоров, 2000; Федоров и др., 2003; Назаркин, Чернова, 2003; Anderson, 1994; Anderson, Fedorov, 2004; Fedorov, 2004; Shinohara et al., 2004, 2006; Shinohara, Sakurai, 2006; Anderson, Imamura, 2008).

Таксоны подсемейства дифференцированы на две крупные группы: с брюшными плавниками (виды родов *Magadanichthys*, *Bilabria*, *Davidijordania*, *Hadropareia*) и без них (*Krusensterniella*, *Gymnelopsis*, *Gymnelus*, *Melanostigma*, *Seleniolytus*, *Ericandersonia*, *Puzanovia*, *Nalbantichthys*, *Opaeopacus*, *Andriashevia*). Последние четыре рода также образуют обособленную группу рыб, полностью лишенных грудных плавников (*Andriashevia*) или имеющих сильно редуцированные грудные плавники (*Puzanovia*, *Nalbantichthys*, *Opaeopacus*). Кроме того, у *Nalbantichthys*, *Opaeopacus*, *Puzanovia*, *Seleniolytus* и *Andriashevia* полностью редуцированы тазовые кости, уменьшены размеры грудных плавников и количество лучей в них (вплоть до полного исчезновения у *Andriashevia*) (Федоров, Неелов, 1978; Anderson, 1994; Shinohara et al., 2004, 2006; Shinohara, Sakurai, 2006). Некоторые отечественные исследователи считают, что подсемейство Gymnelinae таксономически неоднородно и в нем следует выделить два самостоятельных подсемейства: Hadropareinae с родами *Hadropareia*, *Davidijordania*, *Bilabria* и Nalbantichthyinae с родами *Andriashevia*, *Puzanovia*, *Nalbantichthys* (Андряшев, 1939; Федоров, Шейко, 1988). По мнению Шинохары с соавторами (Shinohara et al., 2004) в состав подсемейства Hadropareinae необходимо включить и род *Magadanichthys*, который

также обладает брюшными плавниками и имеет наибольшее морфологическое сходство с видами родов *Hadropareia*, *Davidijordania* и *Bilabria*.

Magadanichthys skopetsi – относительно недавно описанный эндемичный род и вид гимнеловых рыб (Shinohara et al., 2004, 2006). Первоначальное название рода, *Magadania* (Shinohara et al., 2004), оказалось преокупированным (младшим омонимом), поэтому согласно правилам зоологической номенклатуры было заменено на новое – *Magadanichthys* (Shinohara et al., 2006). Этот редкий вид был обнаружен в прибрежных водах бухты Нагаева Тауйской губы Охотского моря (типовое местообитание) (Shinohara et al., 2004), затем – у Шантарских островов (о-в Феклистова) и в заливе Северный полуострова Шмидта (Сахалин) (Shinohara et al., 2006).

Роды *Gymnelus* и *Gymnelopsis* составляют группу донных рыб арктических и бореальных морей. Это небольшие рыбы, обитающие в зарослях водорослей на каменистой литорали, песчано-каменистом дне верхней части континентального склона. Виды рода *Gymnelus* были описаны в Охотском, Беринговом и других северных морях, исключая Белое и Норвежское (Шмидт, 1950; Андрияшев, 1954, Anderson, 1994; Чернова, 1998 а-б, 1999 а-б, 2000). Виды *Gymnelopsis* известны только в Японском и Охотском морях.

Родство *Gymnelus*, *Gymnelopsis* и *Krusensterniella* подтверждается как морфологическими признаками (гомологией свободных птериigioфоров спинного плавника *Gymnelus* гибким колючкам *Krusensterniella*), так и косвенными данными – особенностями распространения представителей этих родов. *Gymnelopsis* и *Krusensterniella* – эндемы Охотского моря и прилегающих акваторий, где наблюдается их наибольшее видовое разнообразие (Anderson, 1982; Чернова, 2000; Назаркин, Чернова, 2003; Anderson, Fedorov, 2004). Ареал рода *Gymnelus* существенно больше, он захватывает северную Атлантику, арктические моря и северо-западную часть Тихого океана, которую считают центром происхождения рода (Чернова, 2000). Интересно, что 5 видов *Gymnelus* с большим числом свободных птериigioфоров имеют аркто-североатлантическое распространение (*G. andersoni*, *G. esipovi*, *G. retrodorsalis*, *G. taeniatus* и *G. viridis*), а остальные, распространенные, в основном, в Беринговом и Охотском морях, обладают лишь 0-2 птериigioфорами (Чернова, 2000).

Krusensterniella представляет эндемичный род северо-западной части Тихого океана, виды которого распространены в прибрежных и шельфовых водах дальневосточных морей России: *K. notabilis* (типовой вид рода) – Охотское и Японское моря, тихоокеанские воды о. Хоккайдо; *K. multispinosa* – Охотское море; *K. maculata* – Японское море; *K. pavlovskii* – юго-западная часть Берингова моря у мыса Африка (Шмидт, 1950; Таранец, 1937; Андрияшев, 1939, 1955; Линдберг, Красюкова, 1975; Шейко, Федоров, 2000; Федоров и др., 2003; Соколовский и др., 2007, 2009; Fishes..., 2002; Fedorov, 2004). Представители этого рода отличаются от других

таксонов семейства Zoarcidae уникальной морфологической особенностью – наличием в средней части спинного плавника от 2-6 (*K. notabilis*) до 22-27 (*K. pavlovskii*) твердых колючих шипов. Такая же особенность имеется лишь у видов рода *Zoarces*, но у них колючие шипы (числом 3-24) расположены в задней части спинного плавника (Черешнев, Поезжалова-Чегодаева, 2011).

Род *Bilabria* считается близким к *Davidijordania* – роду примитивных гимнелин. Установлено, что *Bilabria* обладает уникальными чертами в семействе Zoarcidae – расширенным веерообразным дистальным концом первой верхнежаберной кости (epibranchiale) в дополнение к двухлопастной верхней губе (Anderson, 1994). К роду *Davidijordania* были отнесены *Lycenchelys lacertinus*, *L. poecilimon* и *L. ornatus* (Попов, 1931). Шмидт (1936) пересмотрел систему рода *Davidijordania*, добавил к нему *L. brachyrhynchus*, а *L. ornatus* отнес к роду *Bilabria*. Матсубара (Matsubara, 1936) описал *Davidijordania abei* из местообитаний на севере Японии. Позднее Шиохара (Shinohara, 2002) отнес этот вид к подсемейству Lycodinae, выделив в отдельный род *Japonolycodes*. В настоящее время выделяют 2 группы видов *Davidijordania*. В первую входят *D. brachyrhyncha* и *D. jordaniana*, которые имеют менее 110 позвонков и небольшие жаберные щели, заканчивающиеся выше половины высоты основания грудных плавников. Вторая группа включает виды *D. lacertina*, *D. poecilimon* и *D. yabei* с числом позвонков 112 и более, большими жаберными щелями, заканчивающимися ниже половины высоты основания грудных плавников (Anderson, Imamura, 2008).

2.1.3. Подсемейство Zoarcinae

В составе подсемейства Zoarcinae выделяют всего один род *Zoarces*, представители которого отличаются от других бельдюговых рыб наличием выемки в задней части спинного плавника, где мягкие лучи замещены короткими шипиковидными лучами. Бельдюги рода *Zoarces* населяют литоральную и сублиторальную зоны морей Северного полушария. Они обитают не глубже 20-30 м, во время отливов остаются в литоральных «ваннах», под камнями; предпочитают биотопы с зарослями водорослей и крупнокаменистым грунтом; встречаются в сильно опресненных водах. Эти рыбы приспособились к разнообразным экологическим условиям и способны обитать при отрицательных и довольно высоких положительных температурах в пресной, солоноватой и морской воде (Андрияшев, 1954; Линдберг, Красюкова, 1975; Андерсон, 1994; Черешнев, Поезжалова-Чегодаева, 2011).

Род *Zoarces* имеет амфибореальное распространение и большой разрыв ареала в Полярном бассейне и северной части Тихого океана. Бельдюги населяют северную Атлантику, но их нет в арктических морях (от Карского до Чукотского и Гренландского морей), а также в Беринговом море и у юго-восточной Камчатки; затем они появляются в Охотском, Японском и

Желтом морях. Такой редкий для морских рыб тип распространения свидетельствует о древних связях между фаунами Атлантического и Тихого океанов (Андрияшев, 1939, 1944; Anderson, 1994; Briggs, 2003).

Мировая фауна бельдюг включает шесть видов (Парин и др., 2005; Черешнев и др., 2007; Черешнев, Поезжалова-Чегодаева, 2011). Два вида бельдюг распространены в северной Атлантике: европейская бельдюга *Z. viviparus* – в Северном, Балтийском, Норвежском, Баренцевом, Белом морях; *Z. americanus* – у восточного побережья Северной Америки. В северной части Тихого океана обитают еще четыре вида рода *Zoarces*. Восточная бельдюга *Z. elongatus* широко распространена в Охотском и Японском морях, а также в тихоокеанских водах Курильских островов (Андрияшев, 1954; Макушок, 1971; Линдберг, Красюкова, 1975; Anderson, 1994; Шейко, Федоров, 2000; Федоров и др., 2003; Токранов, 2005). Бельдюга Гилла *Z. gillii* занимает самый южный ареал среди видов рода – населяет Восточно-Китайское, Желтое и Японское моря (Линдберг, Красюкова, 1975; The Fishes..., 1984; Anderson, 1994; Fishes..., 2002). В 2005 г. был описан тихоокеанский вид бельдюги – бельдюга Андрияшева *Z. andriashevi* (Парин и др., 2005). Ее поймали в прибрежных водах западной Камчатки, откуда ранее была известна бельдюга, определенная как восточная (Борец, 1997; Шейко, Федоров, 2000; Токранов, 2005). Другой новый вид, бельдюгу Федорова *Z. fedorovi*, обнаружили в приустьевых районах рек, впадающих в Тауйскую губу Охотского моря и близлежащего залива Кекурный на полуострове Пьягина (Черешнев и др., 2007). Позже этот вид нашли в Ямской губе (залив Перевалочный) и на значительном удалении к востоку – в бухте Имповеем полуострова Тайгонос (Чегодаева, Черешнев, 2010).

Морфология и биология бельдюг до последнего времени была изучена неполно. Лучше всего исследованы промысловые европейская и американская бельдюги. Монография И.А.Черешнева и Е.А.Поезжаловой-Чегодаевой (2011) во многом прояснила вопросы систематики и биологии видов рода *Zoarces* не только северной части Тихого океана, но и мировой фауны. Было показано, что бельдюги северной части Охотского моря характеризуются видоспецифичными морфологическими, генетическими и биологическими особенностями, которые, по-видимому, обусловлены не только различиями условий обитания этих видов, но и их эволюцией в изменяющейся среде охотоморского бассейна в прошлом (Черешнев, Поезжалова-Чегодаева, 2011).

2.1.4. Подсемейство *Lyczoarctinae*

Подсемейство *Lyczoarctinae* – монотипическое, представлено всего одним родом с одним видом *Lyczoarctes regani*, который является эндемиком северо-западной части Тихого океана и

обитает на глубинах 50-300 м внешней части шельфа Охотского моря. Описаны особи из северной части Охотского моря, западно-камчатских вод, охотоморского побережья Хоккайдо, севера Татарского пролива. Этот редкий вид ведет придонный образ жизни, его биология мало изучена. *Lycozoarces* – один из самых морфологически дифференцированных родов семейства Zoarcidae (Линдберг, Красюкова, 1975; Anderson, Fedorov, 2004).

Попов (1935), Линдберг и Красюкова (1975) рассматривали в составе рода *Lycozoarces* два номинальных вида – *L. regani* и *L. hubbsi*. Шмидт (1950) и Матсубара (Matsubara, 1955) сочли эти виды синонимами. Тойошима (Toyoshima, 1981) также подверг сомнению валидность этих двух видов. Сравнение *L. regani* и *L. hubbsi* из Охотского моря с использованием набора морфологических признаков показало, что все различия между ними могут относиться к проявлениям полового диморфизма (Шмидт, 1950; Matsubara, 1955; Toyoshima, 1981). Однако Андерсон (Anderson, 1994) в своем обзоре приводит данные только по *L. hubbsi* как единственному представителю подсемейства.

2.1.5. Подсемейство Neozoarcinae

В водах западного побережья Тихого океана обитает эндемичная группа рыб подсемейства Neozoarcinae, представленная монотипическим родом ширококоротов *Neozoarces* и родом зоархисов *Zoarchias* с восьмью видами. Эти рыбы населяют самые верхние горизонты литорали и сублиторали с каменистым дном и зарослями водорослей, а во время отливов часто остаются в осушенной зоне в углублениях дна, заполненных водой. Ареал *Neozoarces* находится в Японском море от Корейского полуострова до Татарского пролива, в Охотском море – от северной его части до восточного и южного побережья острова Сахалин. Виды рода *Zoarchias* распространены в Японском море у берегов Хоккайдо, Хонсю, Корейского полуострова, а также в Желтом море (Макушок, 1961 а; Линдберг, Красюкова, 1975; Соколовский и др., 2007; Маркевич, Гнубкина, 2008; The Fishes..., 1984; Fishes of Japan..., 2002; Mecklenburg, Sheiko, 2004).

Род *Neozoarces* отличается от *Zoarchias* наличием кожистого выроста на голове, более длинной колючей частью спинного плавника и меньшим числом мягких лучей в его задней части (Макушок, 1961 а; Линдберг, Красюкова, 1975).

В течение длительного периода рыб подсемейства Neozoarcinae включали в состав семейства стихеевых Stichaeidae на основании общих внешних морфологических особенностей – наличия серии колючих лучей в передней части спинного плавника и одного колючего луча в начале анального плавника. В обстоятельной ревизии надсемейства Stichaeoidea и группы Neozoarcinae Макушок (1958, 1961 а) показал, что Neozoarcinae относятся к бельдюговым

рыбам семейства Zoarcidae – на основании сходного строения ротового аппарата, пищеварительного тракта, сейсмодатчика, позвоночника, мягких лучей плавников, хвоста с его опорным скелетом и т.д. Эта точка зрения была поддержана некоторыми отечественными и зарубежными исследователями (Линдберг, Красюкова, 1975; Маркевич, Гнубкина, 2008; The Fishes..., 1984; Amaoka et al., 1995; Fishes of Japan..., 2002). Иного мнения придерживается Андерсон (Anderson, 1994), считающий, что Neozoarcinae следует включить в состав семейства Stichaeidae в ранге подсемейства с двумя трибами: Neozoarcini с родами *Neozoarces* и *Zoarchias*, и Eulophiini с родами *Eulophias* и *Azygopterus*. С ним соглашается другая группа ученых (Соколовский и др., 2007; Mecklenburg, Sheiko, 2004; Fedorov, 2004; Nelson, 2006; Kimura, Sato, 2007).

2.2. Семейство Stichaeidae

Одно из своих названий – «колючеспинные», это семейство получило благодаря многочисленным острым колючим лучам в спинном плавнике, который проходит по всей длине тела. Семейство стихеевых Stichaeidae является самым большим по количеству подсемейств в подотряде – по данным разных авторов от 6 до 8, и вторым по количеству известных на сегодняшний день видов и родов бельдюговидных рыб. Ближайшим родственником считается семейство Pholidae (Макушок, 1958; Mecklenburg, Sheiko, 2004).

Стихеевые – небольшие донные прибрежные рыбы холодных вод Северного полушария. Обитают под камнями и среди морских водорослей в приливной зоне и мелких осушающихся заливах, на шельфе и в верхней части материкового склона, как правило, на глубине до 250 м. Преобладающее большинство видов распространено в северной части Тихого океана, от Берингова пролива до Южной Кореи по азиатскому побережью и до южной Калифорнии по американскому побережью (рисунок 2). Несколько видов обитает в северной части Атлантического океана (на юг до мыса Код у Северной Америки и до пролива Ла-Манш в Европе) и в водах Северного Ледовитого океана (Mecklenburg, Sheiko, 2004; Nelson, 2006). Максимального разнообразия и численности стихеевые рыбы достигают в дальневосточных морях России, где присутствуют все подсемейства, 27 родов и 50 видов (Fedorov, 2004; Балускин и др., 2012 б).

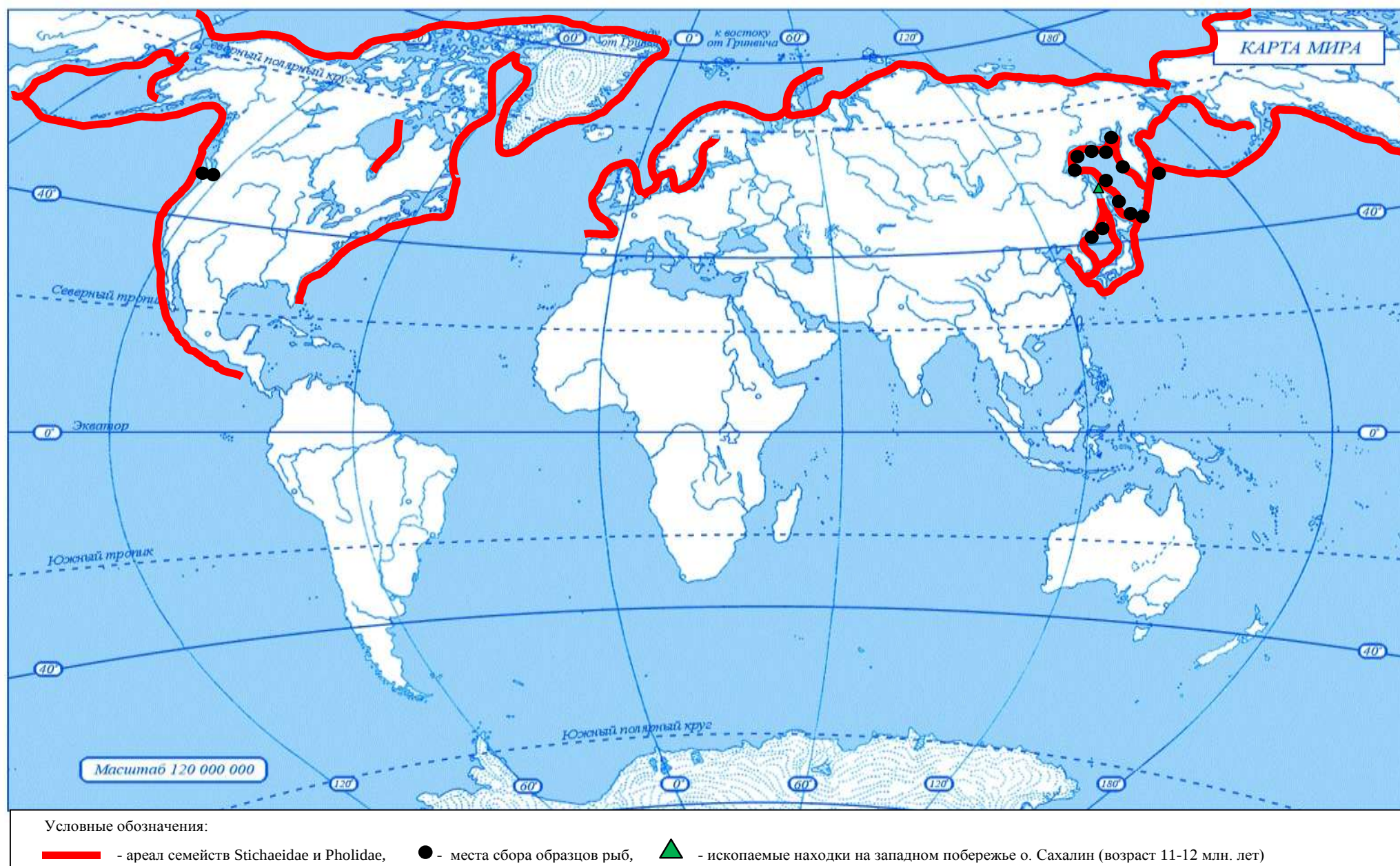


Рисунок 2. Распространение таксонов семейств Stichaeidae и Pholidae

К основным морфологическим признакам, идентифицирующим разные таксоны стихеевых рыб, по мнению Мекленбург и Шейко (Mecklenburg, Sheiko, 2004), относятся: строение сейсмодатчика системы, счетные признаки, характер окраски. В своей ревизии стихеевых и близких к ним семейств рыб Макушок (1958) отмечал, что «семейство Stichaeidae не имеет ни одной специфической структурной особенности, которая в неизменном виде прослеживалась бы у всех его представителей».

До сих пор систематическая структура семейства Stichaeidae, состав его подсемейств окончательно не установлены. Гилл (Gill, 1864 – цит. по: Макушок, 1958) первым отделил стихеевых от других бленниоидных рыб, при этом семейство включало роды *Anisarchus*, *Chirolophis*, *Eumesogrammus*, *Leptoclinus*, *Lumpenus* и *Stichaeus*. В дальнейшем авторы добавили много новых форм, включая *Neozoarces* и *Zoarchias*. Макушок (1958) разделил всех стихеевых на восемь подсемейств (*Stichaeinae*, *Opisthocentrinae*, *Lumpeninae*, *Chirolophinae*, *Xiphisterinae*, *Alectriinae*, *Azygopterinae*, *Eulophiinae*), а роды *Neozoarces* и *Zoarchias* поместил в семейство *Zoarcidae*. Он считал (Макушок, 1961 а), что сходство подсемейства *Neozoarcinae* с представителями *Stichaeidae*, *Pholidae* и другими «колючеперыми *Stichaeoidea*» связано с конвергенцией. Позже, на основании кладистического анализа (Stoddard, 1985; Yatsu, 1986) и новых анатомических данных (Follett, Powell, 1988; Follett, Anderson, 1990; Kimura, Jiang, 1995; Posner, Lavenberg, 1999) состав семейства был изменен, количество подсемейств уменьшено с восьми до пяти и включено подсемейство *Neozoarcinae*. Андерсон (Anderson, 1994) показал, что подсемейство *Neozoarcinae* относится к стихеевым, но не к бельдюговым рыбам. Мекленбург и Шейко (Mecklenburg, Sheiko, 2004) отмечали, что для разрешения монофилии семейства *Stichaeidae* и его подсемейств, для более четкого определения некоторых родов и видов необходимы дальнейшие серьезные исследования. По данным этих авторов (Mecklenburg, Sheiko, 2004) мировая фауна семейства *Stichaeidae* включает 76 видов, 37 родов и 6 подсемейств – *Stichaeinae*, *Opisthocentrinae*, *Lumpeninae*, *Chirolophinae*, *Xiphisterinae*, *Neozoarcinae*. Эшмейер (Eschmeyer, 2014) в своем Каталоге также относит к семейству стихеевых рыб 6 подсемейств, но в другом составе – вместо подсемейства *Neozoarcinae*, перемещенного к бельдюговым рыбам *Zoarcidae*, присутствует подсемейство *Azygopterinae*.

2.2.1. Подсемейство *Stichaeinae*

Стихееподобные рыбы подсемейства *Stichaeinae* обитают на каменисто-галечных грунтах от зоны прибрежных водорослей до глубины 100-200 м. Характерными чертами этих рыб являются хорошо развитые парные плавники и сложное строение системы боковых линий тела у наиболее специализированных таксонов (Mecklenburg, Sheiko, 2004).

Виды подсемейства объединены в 5 родов – *Stichaeus*, *Stichaeopsis*, *Eumesogrammus*, *Ernogrammus*, *Ulvaria* (Макушок, 1958); иногда выделяют еще один род *Plagiogrammus* (Follett, Powell, 1988; Mecklenburg, Sheiko, 2004; Eschmeyer, 2014). Стихееподобные населяют азиатское побережье северной части Тихого океана, главным образом, Охотское и Японское моря. Самое обширное распространение у рода *Stichaeus*. Стихей Охрямкина *S. ochriamkini*, стихей Нозавы *S. nozawae*, стихей Григорьева *S. grigorjewi* обитают в Японском море, у тихоокеанского побережья северной Японии и в прилежащих водах; два последних вида достигают значительных размеров, 40 и 60 см, соответственно. Стихей пятнистый *S. punctatus*, получивший свое название из-за наличия 4-5 черных глазчатых пятен на спинном плавнике, встречается в Чукотском и Охотском морях и северной части Атлантического океана. Подобно стихею пятнистому, эвмезограмм *Eumesogrammus praecisus* распространен в Охотском и Беринговом морях и у западной Гренландии. Он обитает от прибрежной зоны до глубины 400 м и имеет своеобразную особенность – наличие 2-3 шипов в задней части анального плавника. Род *Ulvaria* – эндемик атлантического, а *Stichaeopsis hopkinsi* – тихоокеанского побережья Северной Америки (Макушок, 1958; Mecklenburg, Sheiko, 2004).

Строение системы боковых линий (сейсмодатчиков каналов) у стихееподобных рыб отличается сложностью и многообразием. У видов рода *Stichaeus* с каждой стороны тела только одна верхняя боковая линия, проходящая вдоль спины. У рода *Ulvaria* уже две боковые линии – одна верхняя и одна средняя (медиолатеральная), и, наконец, у *Eumesogrammus* четыре боковые линии. У шестилинейного стихея *Ernogrammus hexagrammus* с каждой стороны хвоста по три продольные боковые линии, от каждой в обе стороны отходят короткие веточки. А для отдельных видов рода *Stichaeopsis* характерно соединение вертикальных ветвей боковых линий в сеть из чувствительных сейсмодатчиков каналов вокруг всего тела (Макушок, 1958).

2.2.2. Подсемейство *Opisthocentrinae*

В современном представлении подсемейство *Opisthocentrinae* насчитывает 6 родов – *Askoldia*, *Pholidapus*, *Opisthocentrus*, *Kasatkia*, *Lumpenopsis*, *Plectobranhus* (Mecklenburg, Sheiko, 2004; Nelson, 2006). Представители подсемейства обитают в прибрежных водах северной части Тихого океана: в Охотском и Японском морях, а роды *Lumpenopsis* и *Plectobranhus* – американские эндемики (Макушок, 1958).

С точки зрения Макушка (1958), некоторые морфологические признаки рода *Lumpenopsis* характерны не только для подсемейства *Opisthocentrinae*, но и для *Lumpeninae*. Так, к общим с *Opisthocentrinae* чертам рода *Lumpenopsis* относятся: широкое срастание жаберных перепонки и их свободное положение относительно межжаберного промежутка, наличие заглазничного и

затылочного сейсмодатчиков каналов, «глазки» на спинном плавнике. А с Lumpeninae этот род объединяет наличие чешуи на щеках, 6 лучей жаберной перепонки, 5 предкрышечных и 1 межглазничная пора (Макушок, 1958).

Макушок (1958) не считал *Pholidapus* самостоятельным родом и включал его в синонимию близкого рода *Opisthocentrus*. В таком статусе фоллидапус вошел в отечественные и зарубежные фаунистические сводки по рыбам Японского моря и сопредельных вод (Линдберг, Красюкова, 1975; The Fishes..., 1984). Однако обстоятельное сравнительно-морфологическое изучение родов *Opisthocentrus* и *Pholidapus* с использованием большого набора внешних морфологических признаков (сейсмодатчиковая система, счетные признаки, пропорции тела и плавников, характер окраски) и особенностей осевого скелета позволило Шиогаки (Shiogaki, 1984) обосновать родовой статус *Pholidapus*, с чем согласились современные исследователи (Шейко, Федоров, 2000; Федоров и др., 2003; Соколовский и др., 2007; Amaoka et al., 1995; Fishes of Japan..., 2002; Mecklenburg, Sheiko, 2004; Nelson, 2006).

2.2.3. Подсемейство Lumpeninae

Виды подсемейства Lumpeninae распространены на севере Тихого и Атлантического океанов и в Северном Ледовитом океане. Их большая часть живет обычно ниже границы отлива на глубине до 200 м. Большой люмпен *Lumpenus fabricii* имеет прерывистый ареал. Он обитает в Баренцевом и Белом морях, а также в юго-западной части Карского моря, но восточнее вдоль сибирских берегов отсутствует, затем появляется в Чукотском море и северных дальневосточных морях – Беринговом и Охотском; также встречается у берегов западной Гренландии и в Гудзоновом заливе. Люмпен миноговидный *L. lampraeformis* распространен в северных водах Атлантического океана. Люмпен средний *Anisarchus medius* – циркумполярный вид, обитает в прибрежных водах Северного Ледовитого океана и российских дальневосточных морей. Пятнистый люмпен *Leptoclinus maculatus* распространен в Баренцевом, Белом, Карском, Охотском и Беринговом морях; особенность его морфологии заключается в уменьшении хвостового плавника, удлинении брюшных и нижних лучей грудных плавников, которые он использует для опоры на дне и ползания по грунту. Колючий люмпен *Acantholumpenus mackayi* – самый мелководный вид подсемейства, встречается не глубже 60 м и у самых берегов; обитает в Беринговом, Охотском и северной части Японского моря; характеризуется наличием сильных шипов в начале анального и в брюшных плавниках. Наиболее глубоководный представитель – это длиннорылый люмпен *Lumpenella longirostris*, встречается на глубине 400-600 м; его ареал – северная часть Тихого океана от северной Японии до юго-восточной Аляски (Макушок, 1958; Линдберг, Красюкова, 1975; Mecklenburg, Sheiko, 2004).

Подсемейство люмпеновых рыб включает, по данным разных авторов, от 6 (Макушок, 1958; Линдберг, Красюкова, 1975) до 8 родов (Mecklenburg, Sheiko, 2004; Eschmeyer, 2014). В своей системе стихеевых и близким к ним семейств рыб Макушок (1958) приводит 6 родов в составе этого подсемейства – *Leptoclinus*, *Poroclinus*, *Acantholumpenus*, *Lumpenella*, *Lumpenus*, *Anisarchus*. Мекленбург и Шейко (Mecklenburg, Sheiko, 2004) предлагают иную структуру Lumpeninae – к выше названным родам они добавляют *Leptostichaeus* и *Neolumpenus*. Род *Leptostichaeus* описан Мики (Miki, 1985), принадлежность его к люмпеновым рыбам определена позже Фоллеттом и Андерсоном (Follett, Anderson, 1990) без приведения каких-либо доказательств. Род *Neolumpenus*, как и *Leptostichaeus*, монотипический, описан по одному экземпляру (Miki et al., 1987) из вод тихоокеанского побережья северной части Хоккайдо. У Эшмейера (Eschmeyer, 2014) подсемейство Lumpeninae также состоит из 8 родов, при этом род *Leptostichaeus* перемещен в подсемейство Azygopterinae и добавлен новый род *Xenolumpenus*. Совсем недавно он был описан по экземплярам, пойманным у южного побережья Хоккайдо (Shinohara, Yabe, 2009), а затем обнаружен и в российских водах – в Японском море у северного Приморья и в Охотском море у южных Курильских островов (Земнухов и др., 2013).

К основным морфологическим особенностям подсемейства Lumpeninae относятся такие, как наличие удлинённых грудных плавников, развитых брюшных плавников, двух пор в нижнечелюстном канале сейсмодатчиковой системы головы, отсутствие сейсмодатчиковых каналов на теле. При переходе к более подвижному образу жизни у видов подсемейства Lumpeninae произошла специализация определенных морфологических черт – удлинение тела, освобождение хвостового плавника от связи со спинным и анальным плавниками, увеличение размера жаберных отверстий, потеря сифона жаберной крышки, редукция сейсмодатчиковой системы головы (Макушок, 1958).

2.2.4. Подсемейство Chirolophinae

Основная морфологическая особенность подсемейства мохоголовоподобных рыб Chirolophinae состоит в наличии на голове и на передних лучах спинного плавника многочисленных кожистых усиковидных придатков и мочек. К этой группе, по мнению разных авторов, относится 3 (Макушок, 1958) или 4 рода (Mecklenburg, Sheiko, 2004) – *Bryozoichthys*, *Chirolophis*, *Soldatovia*, *Gymnoclinus*. Как считал Хэббс (Hubbs, 1927 – цит. по: Макушок, 1958), последний род занимает промежуточное положение между подсемействами Chirolophinae и Aletriinae. Макушок (1958) отметил, что «отсутствие остеологических и некоторых внешних морфологических данных не позволяет уточнить его место в системе», и отнес род *Gymnoclinus* к подсемейству Chirolophinae условно, поскольку он значительно отличается морфологически.

С точки зрения Макушка (1958), наименее специализирован в подсемействе род *Bryozoichthys*, а максимально специализирован род *Soldatovia*.

Большая часть таксонов подсемейства населяет воды северной Пацифики. Наиболее известна японская мохоголовая собачка *Chirolophis japonicus*, обитающая в Японском море и прилежащих водах, и северная мохоголовая собачка *C. snyderi*, распространенная в Беринговом и Охотском морях. Ареал европейской мохоголовой собачки *C. ascanii* находится в северной Атлантике. Представители рода *Bryozoichthys* живут в Беринговом и Охотском морях, на севере Японского моря, а также в восточной части Тихого океана от Алеутских островов до Британской Колумбии. *Soldatovia* встречается в западных регионах севера Тихого океана – у берегов Охотского моря в Тугурском заливе, заливе Анива и у северной части Хоккайдо; в Японском море у западного Хоккайдо и в заливе Петра Великого; у юго-восточной Камчатки. В западной части Пацифики (от западных Алеутских и Командорских островов до Хоккайдо) расположен ареал рода *Gymnoclinus* (Mecklenburg, Sheiko, 2004).

2.2.5. Подсемейство Alectriinae

Представители подсемейства – небольшие рыбы длиной до 25 см, обитают на галечных пляжах литоральной зоны и характеризуются наличием продольного кожистого гребня на голове и отсутствием брюшных плавников (Линдберг, Красюкова, 1975).

В системе стихеевых рыб подсемейство морские петушки Alectriinae выделено Макушом (1958), а также Линдбергом и Красюковой (1975), которые определяют в его составе 3 рода – *Alectrias*, *Anoplarchus*, *Pseudalectrias*. Род *Alectridium*, описанный Гилбертом и Борком (Gilbert, Burke, 1912, 1923 – цит. по: Макушок, 1958), включен Макушом (1958) в род *Alectrias*. Другие авторы помещают все четыре рода в подсемейство Xiphisterinae, либо в составе трибы Alectriini (Mecklenburg, Sheiko, 2004), либо без разделения на трибы (Nelson, 2006; Eschmeyer, 2014).

Ареал подсемейства расположен в северной части Тихого океана. Виды родов *Alectrias* и *Pseudalectrias* распространены по западному побережью – в Беринговом, Охотском, Японском морях. *Anoplarchus* обитает по восточному побережью северной Пацифики – от юго-восточной Аляски до Калифорнии. Род *Alectridium* населяет область Алеутских и Командорских островов (Mecklenburg, Sheiko, 2004).

Подсемейство Alectriinae наиболее сходно с Xiphisterinae, поскольку оба они характеризуются некоторыми общими морфологическими чертами – наличием мощных передних ребер, которые сидят на телах позвонков; сильно редуцированными грудными плавниками; отсутствием брюшных плавников (Макушок, 1958). По мнению Макушка (1958)

данные особенности отражают крайнюю специализацию и возникли в этих подсемействах независимо.

2.2.6. Подсемейство Xiphisterinae

Подсемейство восьмилинейные морские вьюны Xiphisterinae представлено 6 родами, обитающими на литорали среди прибрежных камней и водорослей. Таксоны подсемейства распространены в северной части Тихого океана – роды *Phytichthys*, *Xiphister*, *Cebidichthys* и *Esselenichthys* у американского побережья, а *Dictyosoma* является эндемиком Японского моря. Ископаемый род *Nivchia* описан из позднемиоценовых отложений острова Сахалин (Назаркин, 1998). Подобно морским петушкам Alectriinae, они не имеют брюшных плавников, а грудные плавники у них маленькие, как у представителей семейства маслюковых рыб Pholidae. По форме тела Xiphisterinae сходны с маслюками, но, как и у стихеевых рыб, у них сложная система туловищных сейсмодатчиков каналов. У наиболее специализированных родов имеется по 4 боковые линии с поперечными веточками на каждом боку или сеть каналов, оплетающая все тело (Макушок, 1958; Yatsu, 1986; Yatsu et al., 1978; Follett, Anderson, 1990; Anderson, 2003; Mecklenburg, Sheiko, 2004).

Специализация представителей подсемейства Xiphisterinae связана с выходом в осушенную зону и змеевидным типом плавания; она выражается в удлинении тела, редукции парных плавников и первичных элементов плечевого пояса, исчезновении брюшных плавников, усложнении сейсмодатчиковой системы туловища (Линдберг, Красюкова, 1975).

Первоначально роды *Xiphister* и *Phytichthys* были отнесены к семейству Xiphisteridae, а род *Cebidichthys* – к семейству Cebidichthyidae в составе отряда Blenniiformes (Regan, 1912; Jordan, 1923 – цит. по: Jordan, 1963). Род *Dictyosoma* был оставлен Джордэном (Jordan, 1923 – цит. по: Jordan, 1963) в семействе Pholidae. Макушок (1958) установил в составе семейства Stichaeidae подсемейство Xiphisterinae с родами *Xiphister*, *Phytichthys*, *Cebidichthys* и *Dictyosoma*; подсемейство, по его мнению, морфологически неоднородно и представлено двумя группами – *Xiphister* и *Phytichthys*, *Cebidichthys* и *Dictyosoma*. Различия между этими группами обусловлены «прогрессивно углубляющейся специализацией» в ряду *Dictyosoma* – *Phytichthys* – *Xiphister* и морфологическими преобразованиями разной направленности, но в пределах одной филетической группы (Макушок, 1958). Макушок (1958) считал, что среди таксонов Stichaeidae к подсемейству Xiphisterinae близки подсемейства Alectriinae и Azygopterinae (к родам *Phytichthys* и *Xiphister*). Затем Ятсу (Yatsu, 1986) разделил Xiphisterinae на два подсемейства: Xiphisterinae с родами *Xiphister*, *Phytichthys* и *Ernogrammus* (из подсемейства Stichaeinae) и Cebidichthyinae с родами *Dictyosoma* и *Cebidichthys*. Позднее к подсемейству Xiphisterinae sensu

Макушок, 1958 были отнесены близкие к *Cebidichthys* и *Dictyosoma* роды *Esselenichthys* и *Nivchia* (Follett, Anderson, 1990; Anderson, 2003; Назаркин, 1998). Мекленбург и Шейко (Mecklenburg, Sheiko, 2004) выделили в подсемействе Xiphisterinae две трибы – Xiphisterini с родами *Xiphister*, *Phytichthys*, *Esselenichthys*, *Dictyosoma*, *Cebidichthys* и Alectriini с родами *Alectrias*, *Alectridium*, *Anoplarchus*, *Pseudalectrias*. С таким родовым составом подсемейства согласился Нельсон (Nelson, 2006), но без выделения триб.

2.2.7. Подсемейство Azygopteinae

Это подсемейство – монотипическое и представлено одним родом и видом *Azygopterus corallinus*, описанным из района средних Курильских островов (Андряшев, Макушок, 1955). Вид обладает уникальными морфологическими особенностями – полной редукцией грудных и брюшных плавников, что одновременно очень редко встречается в подотряде Zoarcoidei (Макушок, 1958; Anderson, 1994). Такие особенности, а также сильное удлинение тела, слияние спинного, анального и хвостового плавников, вероятно, возникли как приспособления к обитанию в зарослях кораллов (Макушок, 1958).

Род *Azygopterus* отнесен к семейству Stichaeidae, в котором он выделен в монотипическое подсемейство Azygopterinae (Макушок, 1958). Линдберг и Красюкова (1975) также рассматривают подсемейство Azygopterinae как самостоятельное в составе Stichaeidae. Нельсон (Nelson, 1984), предложив иной состав семейства Stichaeidae в виде подсемейств Stichaeinae, Lumpeninae и Xiphisterinae, включил Azygopterinae в подсемейство Xiphisterinae в ранге трибы Azygopterini вместе с трибами Alectriini, Xiphisterini и Eulophiini.

Андерсон (Anderson, 1994) объединяет роды *Azygopterus* и *Eulophias* в трибу Eulophiini, которую вместе с трибой Neozoarcini включает в подсемейство Neozoarcinae семейства Stichaeidae. Однако намного раньше Макушок (1958, 1961 а) обосновал принадлежность группы Neozoarinae к семейству Zoarcidae. С утверждением Андерсона (Anderson, 1994) о положении *Azygopterus* в подсемействе Neozoarcinae согласились Мекленбург и Шейко (Mecklenburg, Sheiko, 2004). Предложение о восстановлении подсемейства Azygopterinae в составе семейства Stichaeidae сделано Земнуховым (2012) при определении места рода *Leptostichaeus* в системе стихеевых рыб. Эшмейер (Eschmeyer, 2014) в последней версии Каталога рыб поместил подсемейство Azygopterinae в семейство Stichaeidae.

2.2.8. Подсемейство *Eulophiinae*

Подсемейство *Eulophiinae* включает 1 род *Eulophias*, распространенный в Японском море и на тихоокеанском побережье Японии. Это подсемейство в составе семейства *Stichaeidae* было выделено Макушом (1958). Андерсон (Anderson, 1994) включил род *Eulophias* в трибу *Eulophiini*, которая вместе с трибой *Neozoarcini* вошла в подсемейство *Neozoarcinae* семейства *Stichaeidae*. Нельсон (Nelson, 2006) также определил род *Eulophias* в подсемейство *Neozoarcinae* семейства стихеевых рыб, но без деления на трибы. Не выделяет самостоятельного подсемейства *Eulophiinae* и Эшмейер (Eschmeyer, 2014). Он включает *Eulophias* в подсемейство *Neozoarcinae*, которое, в свою очередь, относит к семейству бельдюговых рыб *Zoarcidae*.

2.3. Семейство *Pholidae*

Семейство *Pholidae* морфологически хорошо обособлено, занимает в подотряде бельдюговидных рыб третье место по объему после семейств *Zoarcidae* и *Stichaeidae*. Маслюковые рыбы, как правило, имеют размеры не больше 30 см, населяют литораль и сублитораль, обычно не спускаясь глубже 50 м. Во время отлива остаются в осушенной зоне в зарослях бурых водорослей, под камнями; передвигаются за счет змеевидного изгибания тела. По данным разных авторов семейство *Pholidae* включает 2 подсемейства, которые иногда не выделяют, 3-5 родов и 11-16 видов (Макушок, 1958; Yatsu, 1981, 1985; Nelson, 2006; Mecklenburg, 2003; Eschmeyer, 2014).

Виды семейства *Pholidae* обитают во всех бореальных и некоторых арктических морях Северного полушария (рисунок 2). Только 2 вида встречаются за пределами Тихого океана: *Pholis gunnellus* – эндемик северной Атлантики, населяющий побережья Северной Америки и Европы, и *P. fasciata*, распространенный не только в дальневосточных морях, но и морях арктической Аляски и Канады, у острова Гренландия и полуострова Лабрадор. В морях северо-западной части Тихого океана распространены 3 вида чешуеголовых маслюков *P. crassispina*, *P. nebulosa* и *P. fangi*. Ареал этих видов расположен в Японском, Желтом и северной части Восточно-Китайского моря. В Японском море встречаются эндемичные *P. ornata* и *P. picta*, северная часть ареала последнего простирается в Охотское море, вдоль Курильских островов до юго-восточной Камчатки. Из Охотского моря описан эндемичный *P. piskunovi* (Борец, 1988), а у юго-восточной Камчатки обитает североамериканский *P. laeta*, основная часть ареала которого расположена вдоль Алеутских островов и тихоокеанского побережья Северной Америки до северной Калифорнии. Здесь же, от южной Аляски до Калифорнийского залива, распространены еще 2 эндемичных вида – *P. schultzi* и *P. clemensi*, а также типичный *P. ornata*

ornata. С ареалами этих маслюков практически совпадают ареалы 3 эндемичных североамериканских родов – *Apodichthys*, *Xererpes* и *Ulvicola*. Почти циркумпафическое распространение имеет *Rhodymenichthys dolichogaster*, населяющий Японское, Охотское, Берингово моря, Алеутско-Командорскую островную дугу до залива Аляска (Шмидт, 1950; Солдатов, Линдберг, 1930; Таранец, 1937; Андрияшев, 1954; Макушок, 1958; Линдберг, Красюкова, 1975; Шейко, Федоров, 2000; Федоров и др., 2003; Leim, Scott, 1966; Hart, 1973; Yatsu, 1981, 1985; The Fishes..., 1984; Amaoka et al., 1995; Fishes of Japan..., 2002; Mecklenburg, 2003 a; Fedorov, 2004; Hickerson, Cunningham, 2006).

Таксоны семейства внешне очень сходны со стихеевыми рыбами; их объединяют специализированные черты, возникшие из-за перехода к змеевидному движению – увеличение количества позвонков, удлинение тела, редукция парных плавников. Основное отличие маслюковых рыб связано с особенностями скелета: концы поперечных отростков туловищных позвонков у них загнуты вниз и сращены так, что в образовавшемся замкнутом канале заключены не только соответствующие кровеносные сосуды, но и почки. Кроме того, для них характерно отсутствие ребер и резкий сдвиг вперед перетяжки позвонковых тел (Макушок, 1958).

Таксономический ранг и родственные связи внутри семейства Pholidae изучены в нескольких ревизиях сравнительно-морфологическим методом, но единого взгляда на систему маслюковых рыб пока не существует. Макушок (1958) выделяет 2 подсемейства: Pholinae с 1 родом *Pholis* (включает в себя *Enedrias* и *Rhodymenichthys*) и видами *P. gunnellus*, *P. fasciata*, *P. dolichogaster*, *P. nebulosa*, *P. laeta*, *P. gillii*, *P. schultzi*, *P. fangi*; Apodichthyinae с 3 монотипическими родами и видами *A. flavidus*, *X. fucorum*, *U. sanctaerosae*. Ятсу (Yatsu, 1981) определяет объем семейства Pholidae в составе 5 родов и 14 видов (без деления на подсемейства). Род *Pholis* с видами *P. gunnellus*, *P. ornata*, *P. fasciata*, *P. picta*; род *Enedrias* – *E. crassispina*, *E. nebulosa* и *E. fangi*; род *Allopholis* – *A. laeta*, *A. clemensi*, *A. schultzi*; род *Apodichthys* (включивший роды *Xererpes* и *Ulvicola*) – *A. flavidus*, *A. fucorum*, *A. sanctaerosae*; монотипический род *Rhodymenichthys* с видом *R. dolichogaster*. Иногда выделяют южный подвида *R. dolichogaster taczanowskii* (Шмидт, 1950; Линдберг, Красюкова, 1975), который даже возводят в ранг вида *R. taczanowskii* (Солдатов, Линдберг, 1930; Новиков и др., 2002). Позднее Ятсу (Yatsu, 1985) в синонимию рода *Pholis* сводит род *Enedrias*, оставив в том же объеме роды *Allopholis*, *Apodichthys* и *Rhodymenichthys*. В сводке по систематике семейства Pholidae Мекленбург (Mecklenburg, 2003 a) не обособляет подсемейств и в целом принимает систему Ятсу (Yatsu, 1985), но род *Allopholis* включает в синонимию рода *Pholis*. Нельсон (Nelson, 2006) выделяет в семействе 2 подсемейства и 3 рода: Pholinae с родом *Pholis* и Apodichthyinae с родами *Apodichthys* и *Rhodymenichthys*. В Каталоге рыб (Eschmeyer, 2014) отсутствует

разделение масляковых рыб на подсемейства, в состав семейства входит 16 видов из 5 родов – *Pholis*, *Rhodymenichthys*, *Apodichthys*, *Xererpes* и *Ulvicola*.

2.4. Семейство Bathymasteridae

Рыбы семейства батимастеровые Bathymasteridae небольшого размера, в среднем не более 30 см. Обитают в приливной зоне на континентальном шельфе, вдоль скалистых берегов от прибрежных районов до 150 м. Исключением является *Bathymaster signatus*, встречающийся на глубине до 300 м. Характеризуются разнообразной окраской, от оливково-коричневой до темно-красной, синевато-черной или пурпурной с яркими зелеными, синими, желтыми, красными, оранжевыми, белыми полосами и пятнами. Известно 7 видов из 3 родов – *Bathymaster*, *Rathbunella* и *Ronquilis*. Распространены в северных морях Тихого океана: 5 видов на востоке, от Берингова моря до Калифорнии, 2 вида у азиатских берегов (Охотское, Японское моря) (рисунки 3) (Mecklenburg, 2003 b).

Андерсон (Anderson, 1984, 1994) рассматривает семейство Bathymasteridae как примитивную группу подотряда Zoarcoidei. Основу такого заключения составляет наличие у батимастеровых рыб трех признаков, которые отличаются от производных признаков остальных бельдюговидных рыб – относительно крупная чешуя, большие треугольные тазовые кости, хорошо развитые брюшные плавники, состоящие из 1 колючего и 5 мягких лучей. Позже Имамура и Ябе (Imamura, Yabe, 2002) обнаружили дополнительную примитивную черту, присутствующую из всего подотряда только у батимастеровых – наличие разгибающей мышцы брюшного плавника.

Кладистический анализ остеологических признаков (Kiernan, 1990) показал монофилитические отношения таксонов семейства Bathymasteridae, сестринские отношения между семействами Bathymasteridae и Stichaeidae, а также монофилию группы, включающей Bathymasteridae, Stichaeidae, Zoarcidae и Pholidae. В другом исследовании было установлено, что с семейством Bathymasteridae сходно, по крайней мере, одно из семейств подотряда бельдюговидных рыб – Cryptacanthodidae (Mecklenburg, 2003 b).

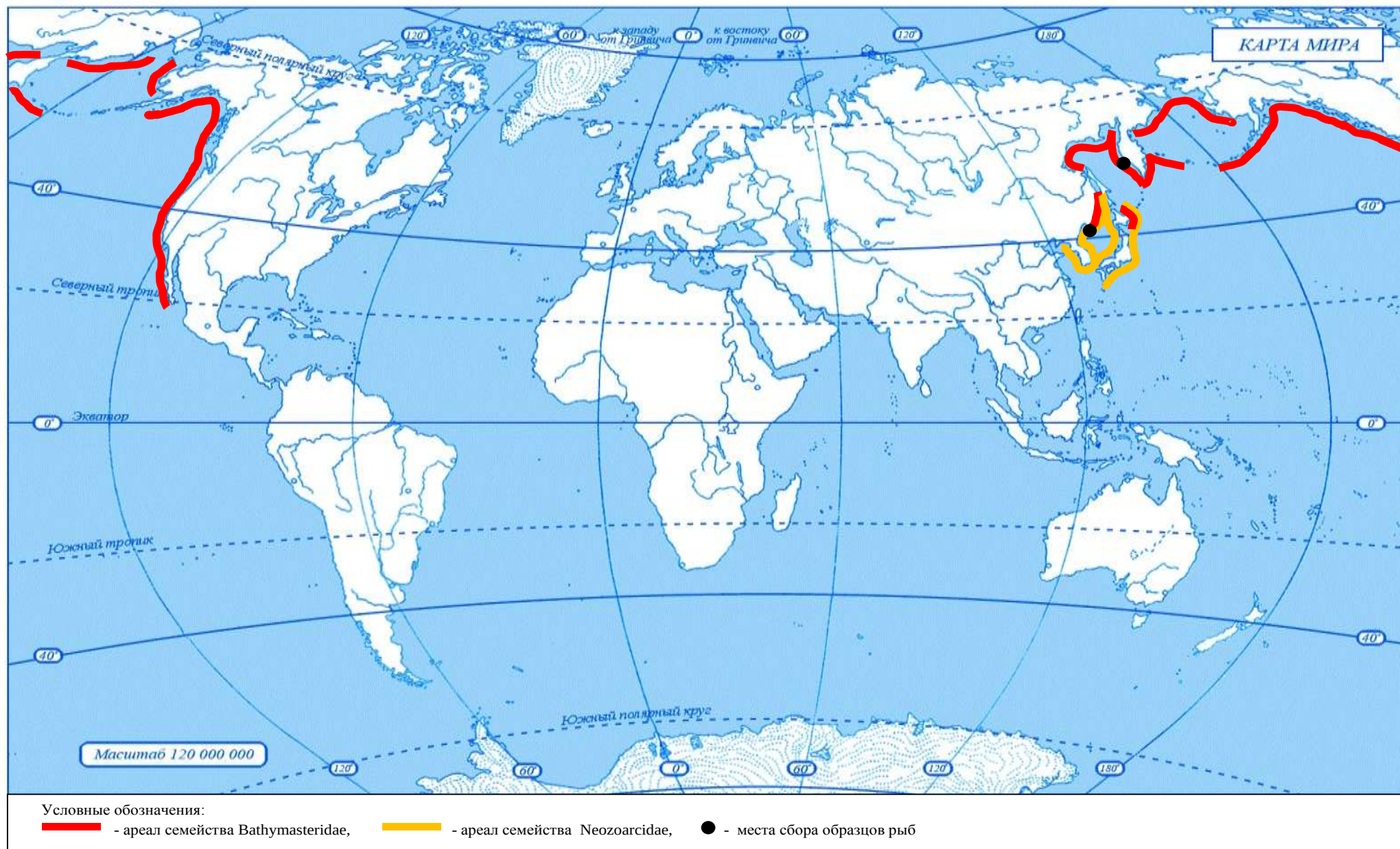


Рисунок 3. Распространение таксонов семейства Bathymasteridae и подсемейства Neozoarcinae

2.5. Семейство Anarhichadidae

Представители подсемейства зубатковых рыб Anarhichadidae являются хищниками и характеризуются определенными морфологическими особенностями – наличием четко дифференцированных очень мощных зубов, которые расположены на челюстях, сошнике и небных костях и приспособлены для разрывания и раздавливания животных с твердым панцирем. Эти крупные рыбы длиной от 1.2 до 2.4 м – донные обитатели, предпочитающие крупно-каменистые, песчаные или галечные грунты. Некоторые виды зубаток можно обнаружить на глубине 300 м и более. Распространены в северных районах Тихого и Атлантического океанов (рисунок 4). В составе семейства 2 рода и 5 видов: четыре вида рода *Anarhichas* и один вид рода *Anarrhichthys* (Макушок, 1958; Mecklenburg, 2003 c; Nelson, 2006).

Некоторые атлантические виды, зубатку пеструю *Anarhichas minor* и зубатку атлантическую *A. lupus*, ловят в промышленных масштабах для использования в пищу и изготовления кожаных изделий (Mecklenburg, 2003 c).

2.6. Семейство Cryptacanthodidae

Представители монотипического семейства криворотых рыб Cryptacanthodidae внешне сходны с масляковыми и некоторыми литоральными стихеевыми, но резко отличаются от них особенностями строения черепа, сейсмочувствительной системы головы и плечевого пояса. Они ведут донный образ жизни на мягких илистых грунтах приливно-отливной зоны, пространств шельфа и верхней части материкового склона, иногда опускаясь на глубину до 350 м. В илистой толще кривороты проделывают сложную систему ходов с многочисленными выходами. В состав семейства входит 1 род с 4 видами (Макушок, 1961 б, 1971; Соколовский и др., 2009; Leim, Scott, 1966; Hart, 1973; Mecklenburg, 2003 d; Nelson, 2006).

Ареал семейства состоит из двух географически разобщенных частей (рисунок 4). В прибрежных водах северо-западной Атлантики, от южного побережья полуострова Лабрадор до острова Лонг-Айленд на глубинах до 250 м обитает пятнистый криворот *Cryptacanthodes maculatus*. Три других вида встречаются только в северной части Тихого океана. Самый крупный (до 127 см) – гигантский криворот *C. giganteus* распространен в водах юго-восточной части Берингова моря, вдоль полуострова Аляска, в заливе Аляска и к югу вдоль побережья Северной Америки до северной Калифорнии; он населяет глубины от 6 до 128 м. С его ареалом почти совпадает ареал алеутского криворота *C. aleutensis* – более мелкого вида.

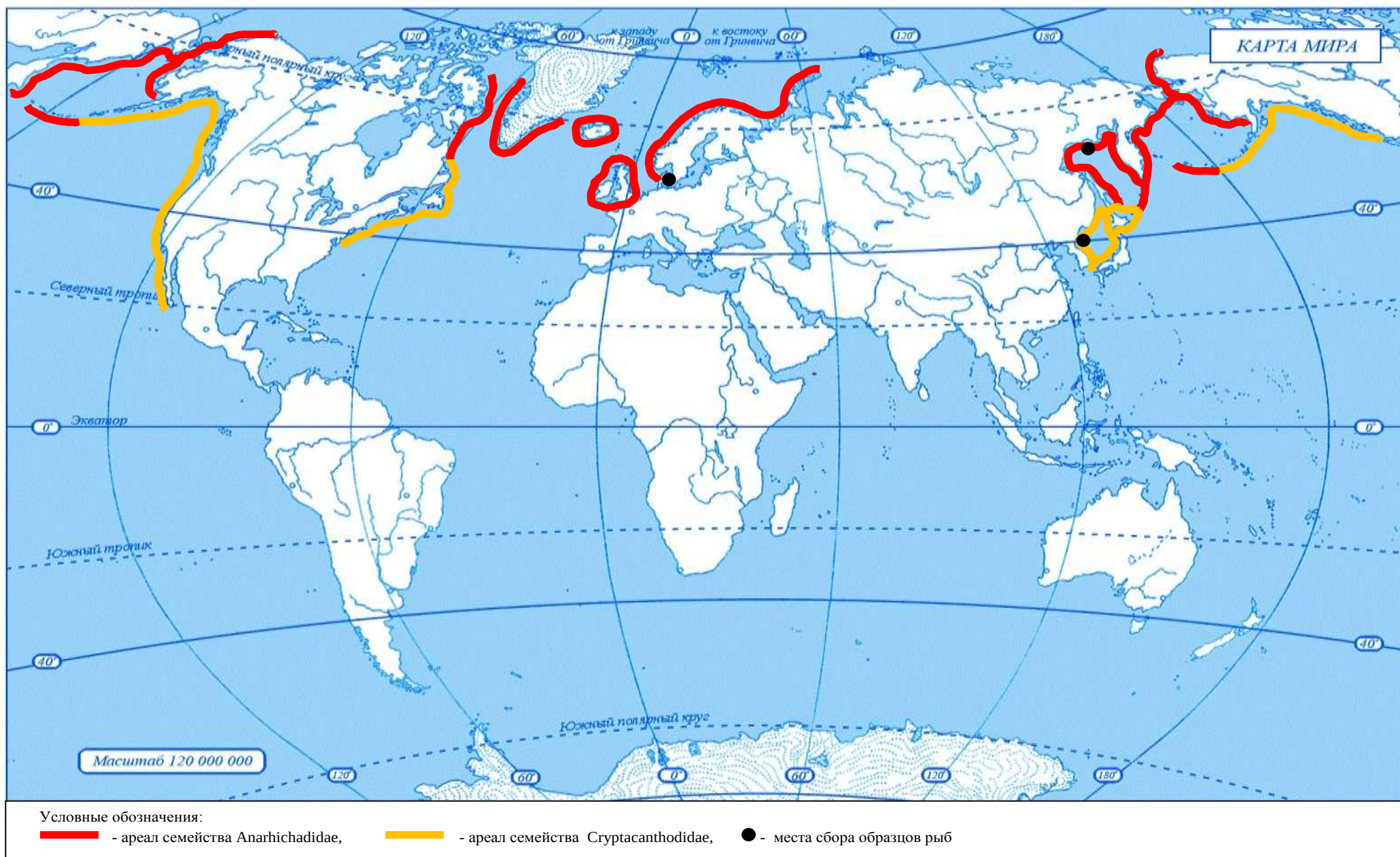


Рисунок 4. Распространение таксонов семейств Anarhichadidae и Cryptacanthodidae

Только у азиатского побережья встречается криворот Берга *C. bergi*, который живет на глубинах до 60 м в южной части Охотского моря (заливы Анива и Вулканический), Татарском проливе, по побережью Приморского края до залива Петра Великого, вдоль Японских островов от Хоккайдо до южной оконечности Хонсю (Макушок, 1961 б, 1971; Линдберг, Красюкова, 1975; Соколовский и др., 2009; Leim, Scott, 1966; Hart, 1973; Scott, Scott, 1988; Amaoka et al., 1995; Fishes of Japan..., 2002; Anderson, 2003; Mecklenburg, 2003 d; Fedorov, 2004).

В ревизиях стихеевых и криворотовых рыб Макушок (1958, 1961 б) установил объем семейства *Cryptacanthodidae* и систематическое положение его отдельных родов и видов. Описанные ранее как самостоятельные монотипические роды *Criptacanthoides*, *Delolepis* и *Liconectes* сведены Макушком (1961 б) в синонимию номинативного рода *Criptacanthodes*. Кроме того, он отделил семейство *Cryptacanthodidae* от *Stichaeidae* на основе различий в устройстве сейсмодатчиков каналов головы, плечевого пояса, черепа (Макушок, 1958, 1961 б). С этой точкой зрения согласилось большинство последующих исследователей (Линдберг, Красюкова, 1975; Соколовский и др., 2009; Hart, 1973; The Fishes..., 1984; Amaoka et al., 1995; Fishes of Japan..., 2002; Mecklenburg, 2003 d; Fedorov, 2004; Nelson, 2006). В то же время существует противоположное мнение, впервые высказанное Ригэном (Regan, 1912), о принадлежности криворотов к семейству *Stichaeidae* (Leim, Scott, 1966; Anderson, 1994; Springer, Anderson, 1997). Андерсон (Anderson, 1994) вместе с *Cryptacanthodidae* включил в *Stichaeidae* еще две группы рыб – *Cebidichthyidae* и *Neozoarcinae*. Однако позднее он (Anderson, 2003) изменил свою точку зрения и восстановил *Cryptacanthodidae* в ранге семейства подотряда *Zoarcoidei*.

2.7. Семейство *Ptilichthyidae*

Семейство птилихтовых рыб представлено одним родом с одним видом *Ptilichthys goodei*, обитающим в северной части Тихого океана (рисунок 5). Он известен от Аляски до залива Пьюджет-Саунд (штат Вашингтон, США) и у восточной Камчатки. Иногда встречается на глубине до 360 м, но обычно на небольших глубинах по среднему и внутреннему континентальному шельфу. Днем может зарываться в песок, ночью поднимается к поверхности (Mecklenburg, 2003 e). Родовое название *Ptilichthys* происходит от греческого «ptilon» – игла. Очень тонкое, удлиненное, змеевидное тело, длинные и высокие спинной и анальный плавники делают птилихту похожим на птичье перо.

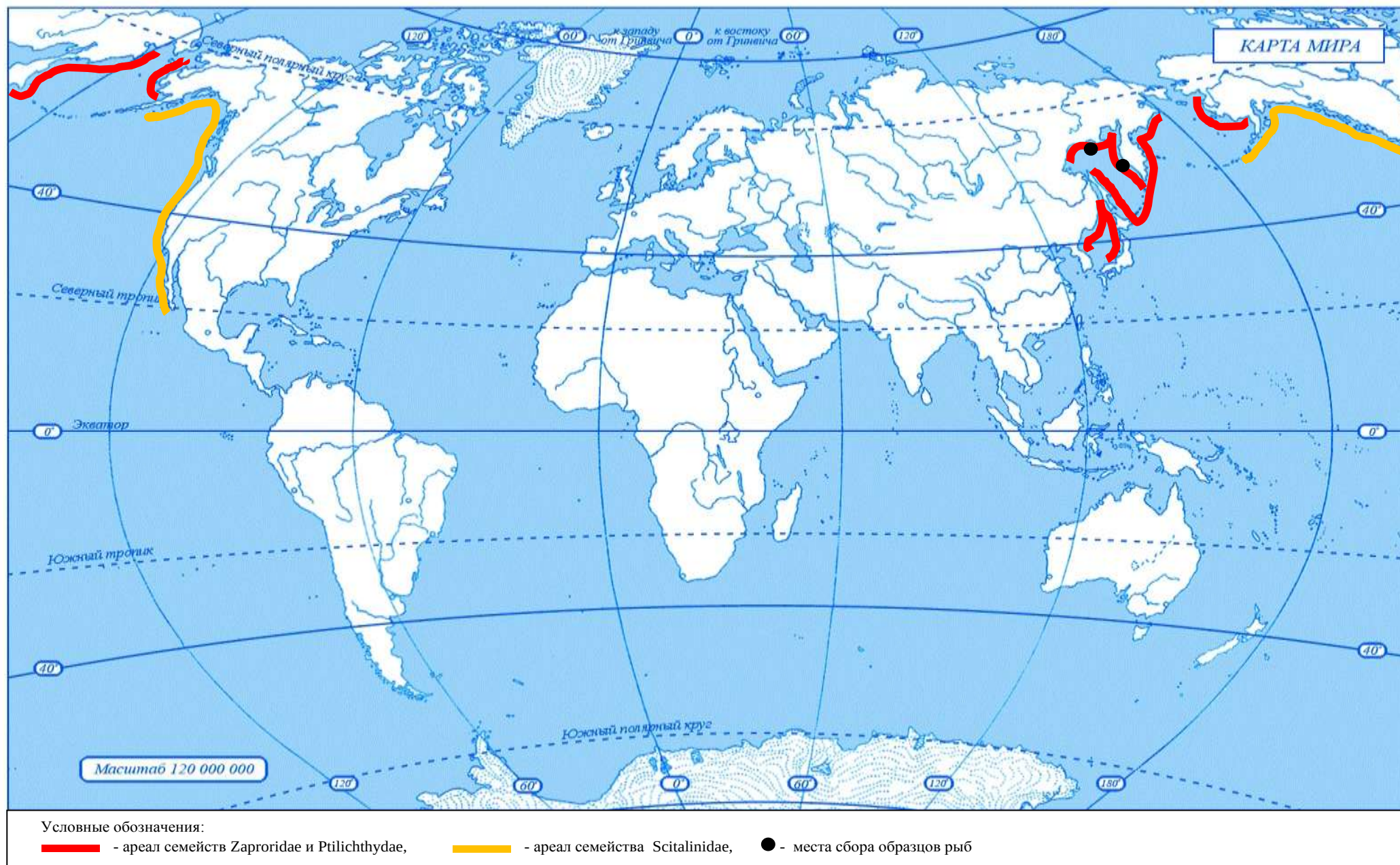


Рисунок 5. Распространение таксонов семейств Ptilichthyidae, Zaproridae и Scytalinidae

2.8. Семейство Zaproridae

Монотипическое семейство запроровые включает один род и один вид – *Zaprora silenus*. Распространено в северной части Тихого океана – в Беринговом и Охотском морях (северная часть, западная Камчатка) (рисунок 5). Также *Zaprora silenus* обнаружена у тихоокеанского берега северных Курильских островов и на юго-восточной Камчатке (Токранов, 1999; Fedorov, 2004). Взрослые особи иногда достигают в длину до 1 м, обитают у дна до глубины 675 м.

Со времен Джордэна и Эвермана (Jordan, Evermann, 1898) положение семейства относительно других окунеобразных рыб было неопределенным. МакАллистер и Крейза (McAllister, Kresja, 1961) после анализа анатомических признаков определили Zaproridae в надсемейство Stichaeoidea, поместив его между семействами Stichaeidae и Anarhichadidae, но ближе к стихеевым рыбам. Андерсон (Anderson, 1984) обнаружил один синапоморфный признак, объединяющий Zaproridae с семействами Anarhichadidae, Stichaeidae, Pholidae и Scytalinidae – наличие шипов в начале анального плавника.

2.9. Семейство Scytalinidae

Монотипическое семейство сциталиновые с одним родом и одним видом – *Scytalina cerdale*. Змееподобная форма этой небольшой рыбы (обычно до 15 см), видимо, определила родовое название. *Scytalina* происходит от греческого «scytale» – «змея». А способность при опасности быстро прятаться в субстрат дала название виду – «cerdale», что означает «осторожный». Сциталиновые распространены на тихоокеанском побережье Северной Америки, от южной Калифорнии до северо-западной Аляски (рисунок 5), и населяют литоральную и приливно-отливную зоны. Их можно встретить на мелководье под скалами, в галечном и песчаном грунте (Mecklenburg, 2003 g).

Род *Scytalina* был определен Джордэном и Гилбертом (Jordan, Gilbert, 1880) в семейство Congrogadidae, а позже Джордэн и Эверман (Jordan, Evermann, 1898) классифицировали его как род нового семейства Scytalinidae. На основе двух объединяющих признаков, отсутствия basisphenoideum (клиновидной кости черепа) и задней пары ноздрей, Гослайн (Gosline, 1968) поместил Scytalinidae к северным бленниоподобным рыбам, в подотряд Zoarcoidei по классификации Нельсона (Nelson, 1984, 1994). Данные кладистического анализа бельдюговидных рыб позволили Андерсону (Anderson, 1984) сделать предположение о

родственных связях Scytalinidae с семейством Pholidae; только у представителей этих двух семейств подотряда отсутствуют плевроальные ребра (Mecklenburg, 2003 g).

3. Существующие системы подотряда бельдюговидных рыб *Zoarcoidei* и его семейств

Как самостоятельная систематическая группа северные бленнииды были определены Мюллером в виде семейства *Blennioidei* (Muller, 1844 – цит. по: Макушок, 1958). Гюнтер (Gunther, 1861 – цит. по: Макушок, 1958) отнес северных и тропических бленниид к семейству *Blenniidae*. Позже Гилл (Gill, 1864, 1872, 1893 – цит. по: Макушок, 1958) выделил из *Blenniidae* семейства *Stichaeidae*, *Cryptacanthodidae*, *Anarhichadidae*, *Xiphidiontidae*, *Clinidae*, *Blenniidae*, *Chaenopsidae*, *Xiphasiidae*, вместе с семействами *Ptilichthyidae* и *Acanthoclinidae* объединил их в группу *Blennioidei* подотряда *Acanthopterygii*, отделив от нее группу *Zoarceoidea*. Ригэн (Regan, 1912, 1929 – цит. по: Макушок, 1958) свел семейства *Clinidae*, *Stichaeidae*, *Pholidae*, *Ptilichthyidae*, *Lumpenidae*, *Zoarcidae*, *Scytalinidae* и некоторые другие в отдел *Cliniformes*, который вместе с отделом *Blenniiformes* (семейства *Anarhichadidae*, *Blenniidae* и др.) вошел в состав подотряда *Blennioidei*. Джордэн (Jordan, 1923 – цит. по: Макушок, 1958) выделил из *Stichaeidae* самостоятельные семейства *Chirolophidae*, *Cebidichthyidae*, *Cryptacanthodidae*, а также определил семейство *Zoarcidae* как самостоятельную группу *Zoarciformes*, соответствующую по рангу *Blenniiformes*. В системе Шмидта (1950) подотряд *Blennioidei* включал 7 семейств: *Anarhichadidae*, *Stichaeidae*, *Pholidae*, *Chirolophidae*, *Lumpenidae*, *Zoarcidae*, *Zaproridae*. Хэббс объединил северных бленниид (надсемейство *Stichaeoidea*) и бельдюговых рыб семейства *Zoarcidae* в одну группу – надсемейство *Zoarcioidea* (Hubbs, 1952 – цит. по: Макушок, 1958).

Макушок (1958), следуя существовавшим взглядам на систематику отряда *Perciformes*, рассматривал в составе подотряда *Blennioidei* 4 надсемейства – *Blennioidea* (тропические бленнииды), *Stichaeoidea*, *Cryptacanthoidea* и *Zoarcioidea* (северные бленнииды). При этом он отметил искусственность подотряда *Blennioidei*, включающего крупные таксоны рыб с явно различными филогенетическими корнями: «представляется маловероятным, что они (надсемейства) имеют единое происхождение». Макушок (1958) исключил возможность объединения надсемейства *Stichaeoidea* в одну группу с *Cryptacanthoidea*, с одной стороны, и с бельдюговыми рыбами семейства *Zoarcidae* в надсемейство *Zoarcioidea*, с другой. Однако, определив в один подотряд надсемейства *Stichaeoidea* и *Zoarcioidea*, он тем самым признал их отдаленное родство. Такой состав *Blennioidei* было предложено сохранить в «инвентарных целях» (для стабильности системы подотряда) до более обстоятельной систематической ревизии и выявления филогенетических связей внутри него и с близкими группами отряда *Perciformes*. В состав надсемейства *Stichaeoidea*, на котором Макушок (1958) более всего сосредоточил свое

внимание, вошли 4 семейства – Stichaeidae с 8 подсемействами (Stichaeinae, Opisthocentrinae, Lumpeninae, Chirolophinae, Xiphisterinae, Alectriinae, Azygopterinae, Eulophiinae), Pholidae с 2 подсемействами (Pholinae и Apodichthyinae), Ptilichthyidae и Anarhichadidae (рисунок 6).

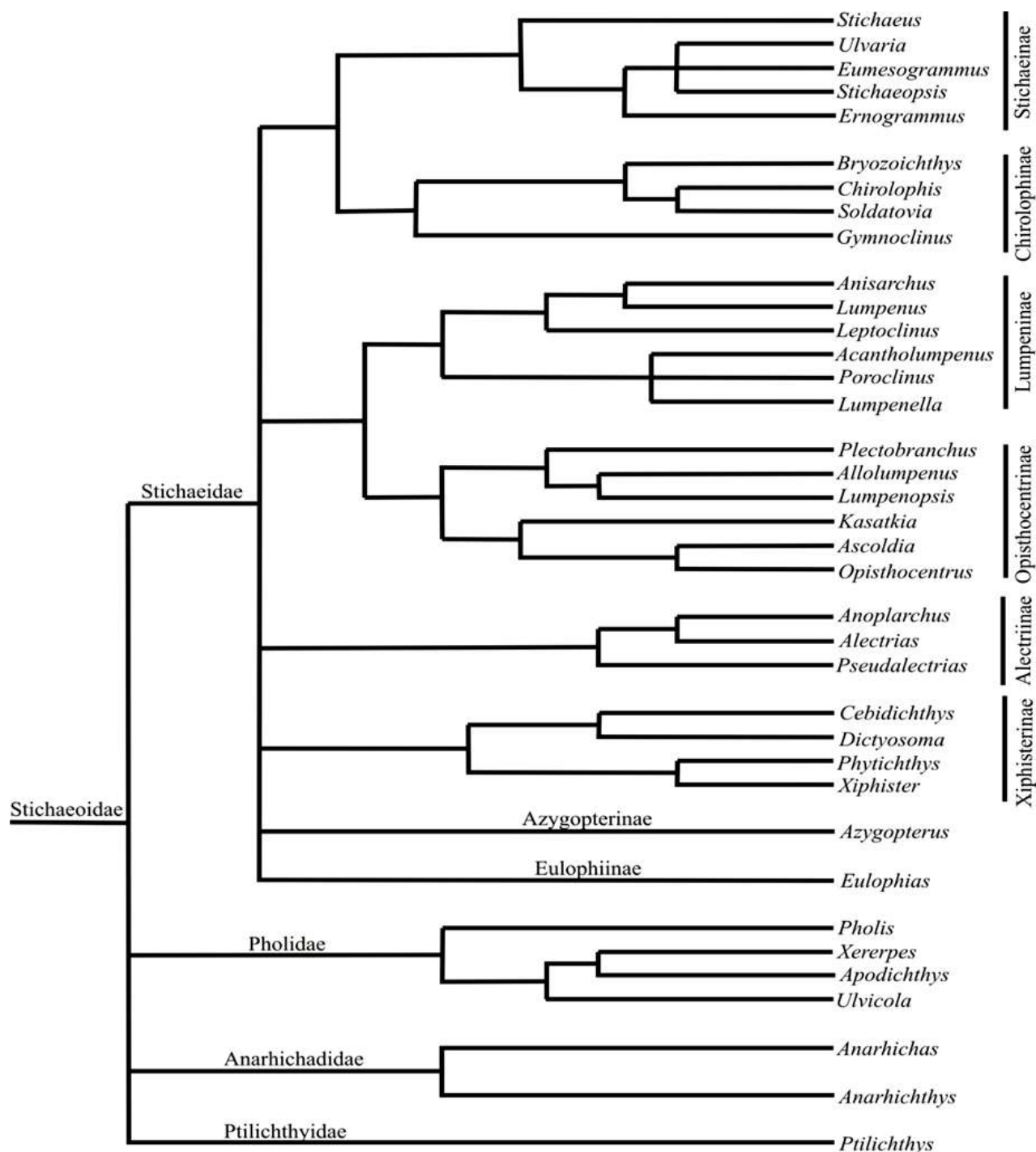


Рисунок 6. Схема предполагаемых родственных связей внутри надсемейства Stichaeoidea по морфологическим признакам (цит. по: Макушок, 1958)

Предложенные Макушом (1958) надсемейственный ранг и классификация северных бленниид не нашли поддержку в последующих отечественных и зарубежных классификациях.

Гринвуд с соавторами (Greenwood et al., 1966) включили в подотряд *Blennioidei* все четыре семейства (*Stichaeidae*, *Pholidae*, *Anarhichadidae* и *Ptilichthyidae*), входящие в надсемейство *Stichaeoidea* Макушка (1958), а также семейства *Scytalinidae* и *Zaproridae*; бельдюговидные рыбы были выведены из *Blennioidei* и в ранге подотряда *Zoarcoidei* с одним семейством *Zoarcidae* переведены в отряд трескообразных рыб *Gadiformes*; семейство *Cryptacanthodidae* включено в синонимию семейства *Stichaeidae*.

Маккаллистер (McAllister, 1968) вновь ввел семейство *Zoarcidae* в подотряд *Blennioidei* и повысил ранг *Cryptacanthodidae* до уровня семейства. Кроме того, в состав подотряда *Blennioidei* вошли семейства *Anarhichadidae*, *Stichaeidae*, *Pholidae*, *Ptilichthyidae*, *Zaproridae* и *Scytalinidae*, то есть все таксоны, которые можно отнести к северным бленнидам, исходя из характера их распространения в северных и субарктических морях.

В системе рыб Линдберга (1971) подотряд *Blennioidei* не имеет надсемейственных групп, а содержит все семейства, перечисленные Маккаллистером (McAllister, 1968), и также семейства *Lycodapodidae* и *Derepodichthyidae*, которые предыдущие авторы (Greenwood et al., 1966; McAllister, 1968) включали в синонимию *Zoarcidae*. В системе рыб Расса и Линдберга (1971) семейство *Zoarcidae* выведено из подотряда *Blennioidei* и повышено до ранга подотряда *Zoarcoidei* с одним семейством *Zoarcidae*; в состав подотряда *Blennioidei* включены все остальные семейства северных бленниид.

В фаунистической работе японских исследователей «Рыбы Японского архипелага» (The Fishes..., 1984) в подотряд *Blennioidei* введены все семейства северных бленниид, а также семейство *Bathymasteridae*, которое ранее (Линдберг, 1971; Расс, Линдберг, 1971; Greenwood et al., 1966; McAllister, 1968) помещали в подотряд *Trachinoidei* отряда *Perciformes*.

В работе Спрингера (Springer, 1993) окончательно обосновано разделение подотряда *Blennioidei* на два подотряда – собственно *Blennioidei* и северные бленнииды *Stichaeoidei*. По мнению автора, последний подотряд близок к подотряду *Zoarcoidei* и, возможно, является его сестринской группой. Синапоморфиями подотрядов *Stichaeoidei* и *Zoarcoidei* выступают отсутствие *basisphenoideum* (есть у *Blennioidei*) и наличие только передней пары ноздрей (две пары у *Blennioidei*), то есть те же признаки, которые в числе других отличий отмечал Макушок (1958) при определении места надсемейства *Stichaeoidea* в системе подотряда *Blennioidei*. Спрингер (Springer, 1993) признает одинаковый уровень «морфологических разрывов» между тремя подотрядами (*Blennioidei*, *Zoarcoidei* и *Stichaeoidei*) и их равный таксономический ранг, иными словами, полифилию не только подотряда *Blennioidei sensu* Makushok (1958), но и подотряда *Zoarcoidei sensu* Anderson (1994). В пользу этого свидетельствует и вывод Нельсона (Nelson, 2006) о том, что пока неизвестен диагностический признак или простая комбинация

признаков, которые отличали бы подотряд Zoarcoidei от других бленниоподобных окунеобразных; монофилия этого подотряда и большинства его семейств неопределенная.

Система подотряда Zoarcoidei была описана в фундаментальных систематических сводках «Рыбы мира» (Nelson, 1984, 1994, 2006) и ревизиях на основе сравнительно-морфологического и кладистического подходов (Anderson, 1984, 1994). По данным Нельсона (Nelson, 1984, 1994, 2006) подотряд включает 9 семейств: Bathymasteridae, Zoarcidae, Stichaeidae, Pholidae, Anarhichadidae, Ptilichthyidae, Zaproridae, Scytalinidae и Cryptacanthidae. Последнее семейство Андерсон (Anderson, 1984, 1994) сначала рассматривает в составе семейства Stichaeidae, но позднее (Anderson, 2003) повышает его ранг до самостоятельного семейства. Надсемейственные группы эти авторы не выделяют, но для некоторых семейств приводят состав подсемейств. В семействе Zoarcidae это 4 подсемейства – Lycozoarcinae, Zoarcinae, Gymnelinae, Lycodinae (Anderson, 1994; Anderson, Fedorov, 2004; Nelson, 2006). На схеме Андерсона (Anderson, 1994), иллюстрирующей родственные отношения бельдюговых рыб, подсемейство Lycozoarcinae представляет примитивную, сестринскую группу по отношению к остальным подсемействам, а Zoarcinae образует одну кладу с Gymnelinae (рисунок 7).

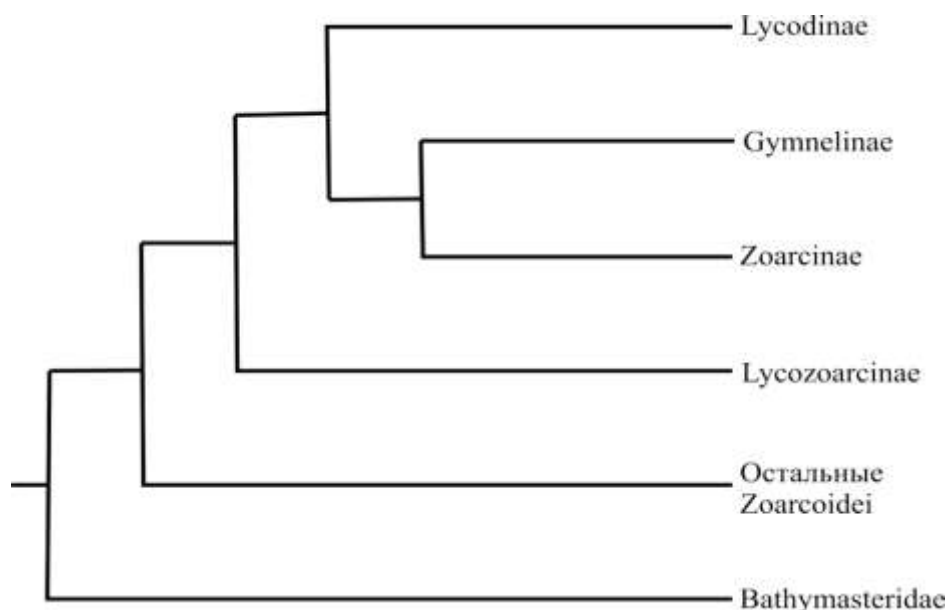


Рисунок 7. Филогенетическая гипотеза родственных отношений подсемейств семейства Zoarcidae (цит. по: Anderson, 1994)

Взгляды исследователей на состав и объем подсемейств, родов и систематическое положение ряда видов семейства Stichaeidae существенно различаются (Линдберг, Красюкова, 1975; Макушок, 1958; Yatsu, 1986; Anderson, 1994; Fedorov, 2004; Mecklenburg, Sheiko, 2004). Проведя сравнительный анализ различных морфологических систем, Макушок (1958) сделал вывод, что «мозаичность признаков семейства Stichaeidae обусловлена разно направленными морфологическими адаптациями, а не его филогенетической разнородностью». По мнению

автора, наиболее близки подсемейства Stichaeinae и Chirolophinae, а также Lumpeninae и Opisthocentrinae; Alectriinae, Xiphisterinae, Azygopterinae, Eulophiinae – специализированные и обособленные подсемейства (Макушок, 1958) (рисунок 6). Во втором издании «Рыбы мира» (Nelson, 1984) в семействе Stichaeidae остаются только 3 подсемейства: Stichaeinae, Lumpeninae и Xiphisterinae; остальные подсемейства рассматриваются в ранге триб. В последующих изданиях «Рыбы мира» в составе Stichaeidae уже отсутствуют подсемейства и трибы, поскольку, по мнению автора, нет фундаментальных публикаций, подтверждающих монофилию этого семейства (Nelson, 1994, 2006). Мекленбург и Шейко (Mecklenburg, Sheiko, 2004) поместили 37 родов стихеевых в шесть подсемейств, отметив, что многое еще предстоит сделать для разрешения монофилии в пределах семейства и его подсемейств, для определения статуса некоторых родов.

Систематическое положение, таксономический ранг и родственные связи внутри Pholidae изучены в нескольких ревизиях этой группы, при этом результаты исследований разных авторов зачастую противоположны (Макушок, 1958; Yatsu, 1981, 1985). На схеме родственных связей Pholidae в подсемействе Apodichthyinae роды *Apodichthys* и *Xererpes* близко расположены и обособлены от рода *Ulvicola* (Макушок, 1958) (рисунок 8 А). На кладограмме Ятсу (Yatsu, 1985) (рисунок 8 Б) все масляки разделяются на две группы, включающие (1) роды *Pholis* (с подродом *Enedrias*) и *Allopholis* и (2) роды *Rhodymenichthys* и *Apodichthys*. Нельсон (Nelson, 1984) вслед за Макушком (1958) выделяет подсемейство Pholinae с одним родом *Pholis* (включая как синоним род *Rhodymenichthys*) и подсемейство Apodichthyinae с родами *Apodichthys*, *Xererpes* и *Ulvicola*. Но в последнем издании Нельсон (Nelson, 2006) меняет состав семейства: подсемейство Pholinae также состоит из одного рода *Pholis*, а подсемейство Apodichthyinae включает роды *Apodichthys* и *Rhodymenichthys*. Отношения Pholidae с другими бельдюговидными рыбами и их место в филогении Perciformes также до конца не определены. Pholidae вместе с Stichaeidae, Zoarcidae и другими северными бленниоподобными рыбами объединены в подотряд Zoarcoidei (Nelson 1984, 1994). Морфологические исследования показали монофилию Zoarcoidei и определили семейство Bathymasteridae как примитивную группу (Anderson, 1984, 1994; Kiernan, 1990; Imamura, Yabe, 2002). Предварительный анализ (Anderson, 1984), включающий представителей всех семейств Zoarcoidei, поместил Pholidae в кладу с двумя другими семействами литоральных рыб, имеющих длинный, низкий череп – Stichaeidae и Scytalinidae; Pholidae и Scytalinidae объединяет также отсутствие плевральных ребер.

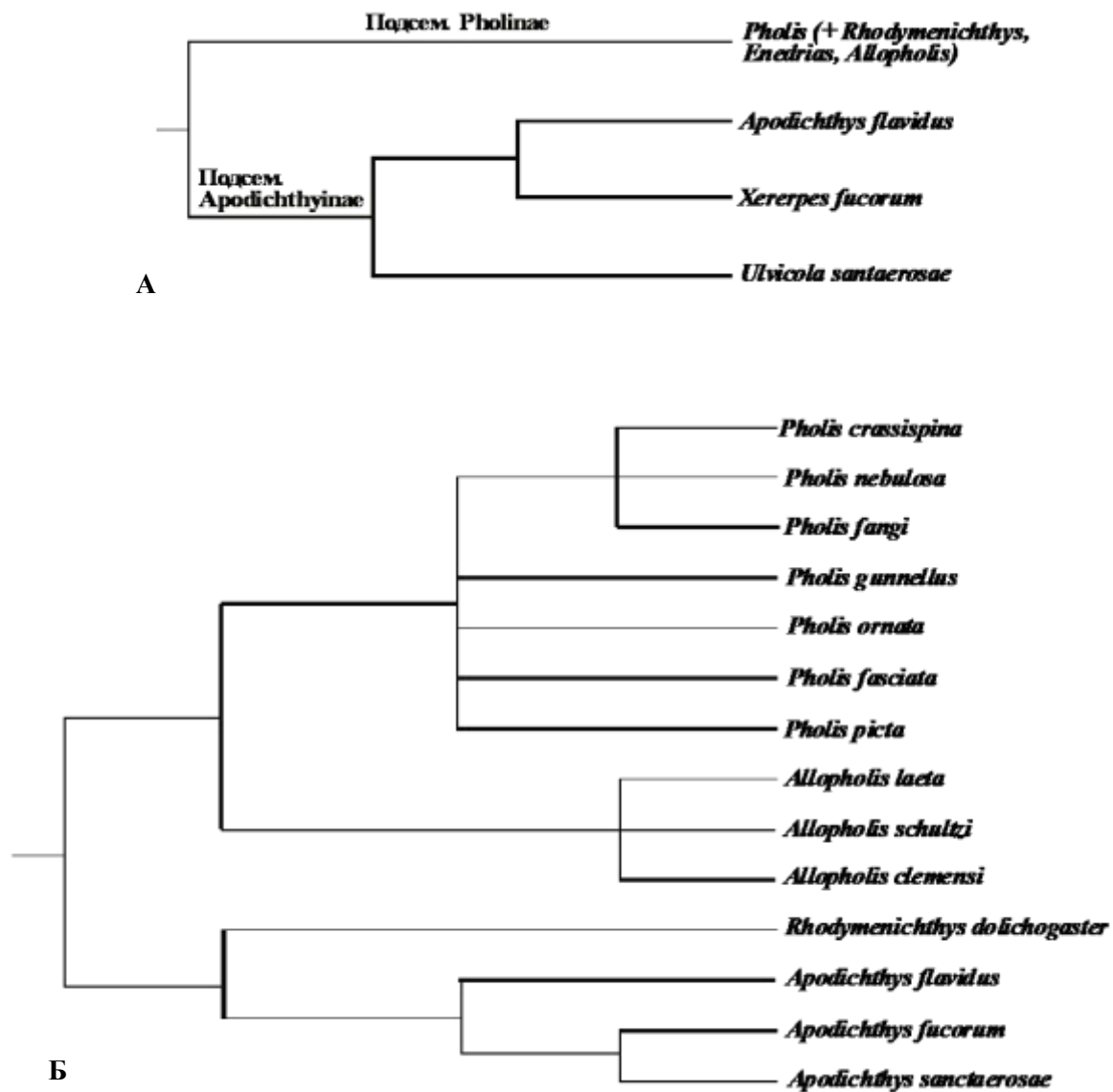


Рисунок 8. Схемы родственных связей семейства Pholidae по морфологическим признакам: (А) – из работы Макушка (1958: рис. 33); (Б) – из работы Ятсу (Yatsu, 1985: fig. 8)

Перечень противоречивых взглядов на систематику подотряда Zoarcoidei, состав и объем его семейств и подсемейств продолжают недавние публикации. Так, Мекленбург и Шейко (Mecklenburg, Sheiko, 2004) в аннотированном списке семейства Stichaeidae выделяют подсемейства Stichaeinae, Opisthocentrinae, Lumpeninae, Chirolophinae, Xiphisterinae и Neozoarcinae. При этом подсемейство Neozoarcinae включает подсемейства Azygopterinae и Eulophiinae. В новейшей версии электронного каталога рыб (Eschmeyer, 2014) подсемейство Neozoarcinae в объеме, принятом Мекленбург и Шейко (Mecklenburg, Sheiko, 2004), перемещено в семейство Zoarcidae, подсемейство Azygopterinae снова приобрело самостоятельный статус в составе семейства Stichaeidae, а подотряд Zoarcoidei включает те же 9 семейств, которые приводят Нельсон (Nelson, 1994, 2006) и Андерсон (Anderson, 2003).

Таким образом, существующие системы подотряда Zoarcoidei и его отдельных больших семейств Zoarcidae, Stichaeidae и Pholidae, полученные на основе классического сравнительно-

морфологического (Шмидт, 1950; Макушок 1958, 1961 а) или кладистического (Yatsu, 1985, 1986; Anderson, 1994) подходов, нуждаются в дальнейшей разработке и уточнении, поскольку взгляды разных авторов на систематику и объем таксонов не всегда совпадают. Трудности в разработке системы и филогении объясняются проявлением у бельдюговидных рыб широкой параллельной изменчивости и конвергенции морфологических признаков, маскирующей истинные родственные и систематические отношения таксонов.

Глава II. Молекулярно-генетический подход к решению проблем систематики и филогении

Для изучения систематики, эволюции и филогении организмов используются различные виды данных. Классическим способом оценки отношений между таксонами является сравнение их морфологических признаков. Таксономия по-прежнему базируется, главным образом, на морфологии. Однако традиционное морфологическое определение видов имеет некоторые ограничения – фенотипическая пластичность и изменчивость признаков могут привести к ошибкам идентификации и проблемам с существованием нераспознанных или криптических видов. Молекулярно-генетическая информация о нуклеотидных или аминокислотных последовательностях также применяется для определения таксономического статуса и филогенетических отношений.

Достоинство молекулярных подходов к решению вопросов систематики и родственных отношений организмов заключается в том, что они позволяют получать большие наборы дискретных признаков, как находящихся под давлением отбора, так и селективно нейтральных. Еще одно преимущество – с помощью молекулярно-генетических методов можно сравнивать как близкие, так и далеко дивергировавшие таксоны. И если морфологический анализ не всегда обнаруживает родственные признаки, то методами молекулярной генетики можно установить гомологичные участки генома у различных систематических групп.

Биологическое разнообразие основано на различных механизмах генетической изменчивости – мутациях, дупликации генов, реорганизации генома, рекомбинации, переносе генов. Для определения взаимоотношений между генами разных организмов чаще всего используют мутации – однонуклеотидные замены, делеции и инсерции. Сравнивая исходную последовательность ДНК с ее потомками можно оценить степень сходства или различия. Обычно при реконструкции филогенетической схемы в качестве меры сходства применяется минимальное генетическое расстояние – минимальное число событий, отличающих последовательности ДНК друг от друга. На основании результатов парных или групповых сравнений строят схему родственных связей, отражающую эволюцию нуклеотидных последовательностей ДНК. Графически она выглядит как дерево, корень которого соответствует общему предку всех изучаемых последовательностей, точки ветвления – моментам изменения генов, либо дивергенции видов, концевые ветви – современным представителям.

На основе допущения, что виды накапливают мутации с определенной скоростью, для оценки времени дивергенции таксонов могут использоваться молекулярные часы. Этот молекулярно-генетический подход применяется для реконструкции эволюционных событий и видообразования. Например, генетическое расстояние между митохондриальными геномами

индонезийских и африканских латимерий составляет 0.043, а скорость дивергенции может быть около 0.1% за млн. лет, то есть 0.1% последовательностей их мтДНК меняется каждый миллион лет. На основе таких молекулярных часов предполагается, что две латимерии дивергировали 43 млн. лет назад и были изолированы благодаря тектоническим событиям, когда субконтинент Индии переместился на север и столкнулся с Евразией (Inoue et al., 2005). Типичная скорость эволюции для широко используемых фрагментов мтДНК, генов COI и цитохрома b – 1-2% за млн. лет между видами костистых рыб. Однако необходимо учитывать, что молекулярные часы зависят от допущения о постоянной скорости накопления мутаций в ДНК, а темпы изменения для разных участков нуклеотидной последовательности гена и различных групп таксонов могут отличаться. В таких случаях время дивергенции, основанное на оценках молекулярных часов, рассматривается как приблизительное и интерпретируется с осторожностью. Обязательным условием для получения максимально правдоподобных результатов является калибровка молекулярных часов с использованием палеонтологических данных, т.е. со временем появления в палеонтологической летописи первых представителей монофилетических групп, установленных молекулярно-генетическими исследованиями.

К важным этапам филогенетического анализа, которые необходимо оценивать особенно тщательно, относятся: формирование выборки таксонов (размер, точность таксономической идентификации), поиск молекулярных маркеров (длина нуклеотидной последовательности, согласованная с таксономическим уровнем исследования степень изменчивости, сдвиг нуклеотидного состава, эффект насыщения мутациями), выбор внешней группы, определение алгоритма анализа (подбор оптимальных моделей эволюции, формирование частей данных, методы построения деревьев и оценки достоверности их топологии).

2.1. Молекулярные филогенетические маркеры

В настоящее время довольно обширный набор последовательностей ДНК находит применение в геносистематике и филогенетике. Все они обладают разной разрешающей способностью в зависимости от своей функциональности и имеют как положительные, так и отрицательные свойства.

Различные области ДНК накапливают мутации с отличающимися скоростями, а значит они несут разный филогенетический сигнал. Важнейшей характеристикой функционально значимых последовательностей ДНК является их эволюционный консерватизм. Чем меньше функциональная важность отдельных участков генома, тем выше тенденция к их изменчивости. Области ДНК, не кодирующие белки, гораздо быстрее накапливают нуклеотидные замены, вставки и делеции. С другой стороны, гены с высокой функциональной активностью мало

изменяются на протяжении всей эволюции организмов. Очевидно, что близкородственные таксоны должны сравниваться посредством использования высоко вариабельных последовательностей (но не достигших насыщения мутациями), а сильно дивергировавшие организмы – с помощью консервативных к мутациям участков ДНК.

Вопрос выбора подходящего участка ДНК для проведения филогенетического анализа является важным и достаточно сложным, он решается во взаимосвязи с каждой конкретной задачей исследования и должен быть адекватен таксономическому уровню изучаемой группы. В идеале хороший маркер должен содержать достаточное количество информативных сайтов, иметь низкий уровень гомоплазии и относительно равномерную скорость эволюции в изучаемой группе (Абрамсон, 2009).

Одними из первых в филогенетическом анализе были применены генетико-биохимические маркеры, определенные на основе белкового полиморфизма. Однако, количество вариабельных локусов, доступных для анализа, и уровень их полиморфизма не высоки, что несколько ограничивает применение аллозимов в изучении генетического разнообразия. Современные молекулярные маркеры, используемые для филогенетических и систематических реконструкций животных, получают на основе полиморфизма ДНК – это митохондриальные и ядерные гены, tandemные (сателлитная ДНК) и диспергированные (ретропозоны) повторяющиеся последовательности, высоко вариабельные внутренние (ITS) и наружные (ETS) спейсерные последовательности.

2.1.1. Маркеры митохондриальной ДНК

В исследованиях по систематике, филогении, эволюции животных широко используются данные о нуклеотидных последовательностях митохондриальных генов. Преимущества мтДНК заключаются в том, что она наследуется по материнской линии и без рекомбинаций, последовательности генов легко получить, и они проявляют высокую степень вариабельности, которая изменяется в зависимости от таксономических уровней. Средняя скорость эволюции мтДНК в 7-10 раз выше, чем у генов ядерного генома.

Изменчивость разных областей митохондриального генома животных неодинакова и увеличивается в ряду: гены субъединиц 12S и 16S рибосомной РНК, транспортной РНК, субъединиц I, II и III цитохром-с-оксидазы, цитохрома b, двух субъединиц АТФ-синтетазы и семи субъединиц NADH-дегидрогеназы, последовательность D-петли (контрольного региона) (Saccone et al., 1999). Однако установлено, что даже самые консервативные митохондриальные гены рРНК эволюционируют быстрее их ядерных аналогов (Dawid, 1972). Для митохондриального генома лососевых рыб показано, что скорость накопления нуклеотидных

замен максимальна в генах NADH-дегидрогеназного комплекса, наиболее консервативны гены рРНК, а гены цитохрома b, COI, АТФ-азы имеют промежуточную скорость эволюции (Брыков, 2001).

Большое внимание исследователей привлекает ген субъединицы I цитохром-с-оксидазы (COI) в связи с разработкой единой генетической идентификационной системы организмов (ДНК-штрихкода). Функционально важный фермент дыхательной цепи митохондрий цитохром-с-оксидаза катализирует перенос электронов от цитохрома-с к кислороду и восстанавливает кислород до воды. Он представляет собой мультисубъединичный интегральный мембранный белок, содержащий 2 гема и 2 иона меди. У высших животных этот фермент состоит из 12-13 субъединиц. Домен С цитохром-с-оксидазы выступает из плоскости мембраны с цитоплазматической стороны, с матричной стороны выступают два домена, которые состоят из спирализованных участков полипептидных цепей. Ген COI имеет два важных преимущества: для его амплификации разработаны универсальные праймеры, пригодные для многих групп высших животных; темпы его эволюции позволяют различать как близкие виды, так и таксоны более высокого ранга вплоть до семейств (Hubert et al., 2008; Kartavtsev et al., 2009; Mecklenburg, Møller, 2011; Rasmussen et al., 2009; Ratnasingham, Hebert, 2007; Steinke et al., 2009; Ward et al., 2005; Туранов и др., 2012).

Цитохром b – один из наиболее изученных в структурно-функциональном плане белков, кодируемых мтДНК. Показано неслучайное распределение переменных позиций в нуклеотидных последовательностях гена цитохрома b у млекопитающих (Irwin et al., 1991; Kocher et al., 1989). К наиболее переменным областям цитохрома b относятся трансмембранные домены, а последовательности, образующие окислительно-восстановительные центры, являются самыми консервативными. Несмотря на то, что скорость эволюции гена цитохрома b не очень высока в сравнении с некоторыми другими митохондриальными генами, он проявляет значительную внутривидовую изменчивость. Благодаря этому ген цитохрома b применяется в молекулярно-генетических исследованиях позвоночных животных для определения структуры популяций, родственных отношений и происхождения видов, филогенетических связей в пределах семейств (Kartavtsev et al., 2007; Møller, Gravlund, 2003; Reed et al., 2002; Sanchez et al., 2007; Малярчук и др., 2010). Анализ гена цитохрома b у отдаленных таксонов иногда осложняется мутационным насыщением в третьих положениях кодона из-за высоких темпов эволюции; это приводит к обратным мутациям в некоторых сайтах и маскировке истинного полиморфизма. Очевидно, что такие насыщенные нуклеотидные последовательности не могут обеспечить оптимальную разрешающую способность филогенетического анализа, и для далеко дивергировавших видов нужно использовать более стабильные гены.

Хорошие филогенетические маркеры – это не только гены, кодирующие белки, но и самые медленно эволюционирующие в митохондриальном геноме гены субъединиц 12S и 16S рибосомных РНК. В этих генах, кроме транзиций и трансверсий, возможны инсерции и делеции размером 1-5 пар нуклеотидов (пн). Рибосомы играют важную функциональную роль в синтезе белка. РНК-компоненты рибосомы участвуют в связываниях аминоксил-тРНК, мРНК, факторов инициации, элонгации и терминации, в формировании пептидной связи. Модели вторичной структуры рРНК включают вторичные взаимодействия в виде спиральных створочных областей, которые делят молекулу на 6 доменов. Большинство функциональных сайтов рРНК картировано в области, где первичная последовательность и вторичная структура высоко консервативны. К таким регионам относятся: сайт связывания для сборки рибосомных белков домена III; основания, участвующие в ассоциации субъединиц и пептидилтрансферазы домена IV; пептидилтрансферазный центр домена V и сайт связывания фактора элонгации домена VI. Анализ моделей вторичной структуры рРНК используется в филогенетических исследованиях. Стеблевые и петлевые части генов рРНК характеризуются различиями в составе оснований, типах замен и скорости эволюции. Так, например, двухцепочечные регионы (стебли) эволюционируют в несколько раз медленнее, чем одноцепочечные (петли) (Burk et al., 2002). Анализ изменчивости нуклеотидных последовательностей генов 12S и 16S рРНК применяется для получения молекулярных филогенетических схем на различных таксономических уровнях – от видов и родов до семейств и даже отрядов (Chen et al., 2003; Møller, Gravlund, 2003; Near et al., 2004; Sakai et al., 2006; Smith, Wheeler, 2004; Stankovic et al., 2005; Stepien et al., 1997). Сложность изучения рибосомных митохондриальных генов состоит в том, что в нуклеотидных последовательностях одноцепочечных регионов присутствуют вариабельные участки (главным образом инсерции и делеции), затрудняющие их выравнивание, и это увеличивает вероятность включения в анализ негомологичных сайтов.

Область D-петли (контрольного региона) – самый полиморфный участок ДНК митохондрий, как по последовательности нуклеотидов, так и по протяженности (Cantatore, Saccone, 1987; Pesole et al., 1999). Скорость эволюции контрольного региона в несколько раз выше, чем митохондриальных генов белков. Особенностью области начала репликации в мтДНК позвоночных животных является присутствие палиндромных последовательностей. Основная часть изменений в структуре не кодирующей части митохондриального генома обусловлена единичными заменами оснований, главным образом транзициями. Длина контрольного региона значительно меняется, часто из-за тандемных дупликаций, что объясняет изменчивость общей длины мтДНК. Такой высоко вариабельный участок митохондриального генома может быть полезен для определения популяционных и межвидовых связей,

демографической истории видов и популяций (Kodama et al., 2008; Sanchez et al., 2007; Stefanni, Thorley, 2003; Stefanni, Knutsen, 2007).

2.1.2. Маркеры ядерной ДНК

На сегодняшний день для определения изменчивости ядерной ДНК в распоряжении исследователей имеется ряд маркеров. В молекулярно-генетических исследованиях «больших» таксонов в качестве маркерных последовательностей применяют высоко консервативные гены рибосомных РНК – субъединиц 7S, 18S, 28S.

Гены 7S и 28S рРНК – одни из первых ядерных маркеров в молекулярно-генетических исследованиях (Lê et al., 1989; Chowand, Hazama, 1998). Для филогенетического анализа рыб, главным образом крупных таксонов (семейств, подотрядов и отрядов), они стали привлекаться относительно недавно (Chen et al., 2003; Lavoue et al., 2003; Smith, Wheeler, 2004, 2006). По данным Чена с соавторами (Chen et al., 2008), к концу 2007 года в Genbank (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov>) было зарегистрировано 1479 и 1374 последовательностей для генов 7S и 28S рРНК костистых рыб, соответственно. Рост популярности этих генов объясняется упрощением анализа благодаря разработке универсальных ПЦР-праймеров; однако, так же как и для митохондриальных рибосомных генов, для 7S и 28S рРНК существуют трудности выравнивания последовательностей из-за присутствия в них полиморфных участков.

Масштабность использования в филогенетических исследованиях гена малой субъединицы 18S рРНК поражает – на сегодняшний день выборка последовательностей этого ядерного гена включает почти все типы многоклеточных животных. В Европейской базе данных (<http://rrna.uia.ac.be>) размещено более 6000 полных последовательностей генов 18S рРНК эукариот (Van de Peer et al., 2000). Анализ изменчивости гена 18S рРНК успешно применен в реконструкции филогений протистов, растений, различных групп многоклеточных животных, в том числе и рыб (Петров, Алешин, 2002; Челомина и др., 2008; Bouchereau et al., 2010; Ghigliotti et al., 2012; Symonova et al., 2013; Xiong et al., 2013).

Еще одним типом популярных ДНК-маркеров являются повторяющиеся последовательности, распространенные по всему эукариотическому геному, которые делятся на две группы – тандемные и рассеянные по геному.

Тандемные повторы, или сателлитная ДНК, высоко полиморфны и расположены в нефункциональных участках – гетерохроматиновых регионах хромосомных центромер. Длина мономера сателлитной ДНК варьирует от 5 (микросателлиты) до нескольких сотен пар нуклеотидов (минисателлиты), количество мономеров в геноме может достигать до миллионов копий. Благодаря маленьким размерам их легко амплифицировать и секвенировать; они

гипервариабельны и имеют кодоминантный характер наследования. Функции сателлитной ДНК точно не определены, однако гипотеза ее «эгоистичности» под сомнением; предполагается, что она участвует в образовании центромер, и, следовательно, в процессах митоза и мейоза (Lamb, Birchler, 2003). Сохранение упорядоченной структуры сателлитов возможно благодаря согласованной (concerted) эволюции, основанной на неравном кроссинговере. Амплификация отдельных элементов повторов и быстрое распространение мутаций по геному приводят к гомогенизации семейств повторов. Поэтому сателлитная ДНК является одной из высоко полиморфных частей генома (Банникова, 2004). Показана специфичность тандемных повторов для видов и родов животных. Их используют в основном для оценки внутри- и межпопуляционной генетической изменчивости, изучения видообразования и родственных связей видов и родов (Гречко, 2002).

Повторяющиеся последовательности, рассеянные по геному, представлены различными мобильными генетическими элементами – ДНК-транспозонами, ретротранспозонами, длинными (LINEs – long interspersed elements) и короткими (SINEs – short interspersed elements) ретропозонами (Deininger, Batzer, 2002). LINEs имеют длину от 3 до 7 тысяч пн, обнаружены в геномах эукариот (от беспозвоночных животных до человека), кодируют обратную транскриптазу и РНК-связывающий белок, необходимые для обратной транскрипции их РНК и образования многочисленных копий в геноме. Известно несколько десятков семейств различных LINEs. Использование длинных ретропозонов в качестве филогенетических маркеров (в масштабе видов, родов, подсемейств) может быть ограничено их вероятной горизонтальной передачей, от одних неродственных видов к другим (Банникова, 2004; Крамеров, Васецкий, 2009).

Размеры коротких ретропозонов – 100-500 пн, число копий на геном доходит до сотен тысяч, в одном геноме может содержаться от 1 до 3 семейств SINEs. Основная их ценность в филогенетическом анализе определяется тем, что SINEs сохраняются в геноме на протяжении десятков и даже сотен миллионов лет. Присутствие в ДНК нескольких видов определенного семейства SINEs доказывает их общее происхождение. Еще одно важное достоинство – семейства коротких ретропозонов не распространяются горизонтально (Банникова, 2004; Крамеров, Васецкий, 2009).

В качестве маркерных последовательностей в последнее время успешно применяются участки структурных ядерных генов, кодирующих белки. Эти гены относятся к одним из самых медленно эволюционирующих ДНК по причине своей функциональной нагрузки, поэтому они используются на уровне давно дивергировавших таксонов высокого ранга. Отметим только некоторые, хорошо зарекомендовавшие себя в филогенетических исследованиях рыб, маркеры.

На основе анализа изменчивости второго экзона ядерного гена RAG1, или гена активации рекомбинации, локализованного в 25 хромосоме модельного вида рыб *Danio rerio* (Cypriniformes), получена обоснованная схема филогенетических отношений лососевых рыб семейства Salmonidae (Шедько и др., 2012). По мнению Шедько с соавторами (2012), фрагмент гена RAG1 вполне подходит для решения подобных задач, поскольку, обладая медленной скоростью накопления мутаций (0.57×10^{-9} замен на сайт в год), дает четкий филогенетический сигнал с минимумом гомоплазии. С помощью анализа другого фрагмента этого ядерного гена были реконструированы системы более высокого таксономического уровня – семейств подотряда выюновых рыб Cobitoidea (Slechtova et al., 2007) и даже отрядов класса лучеперых рыб (Orti et al., 2005).

Более достоверные результаты в молекулярно-генетических исследованиях дает мультигенный анализ, когда один и тот же самостоятельный результат получают на основе нескольких независимых маркеров. Кроме упомянутого выше гена RAG1, для построения филогений крупных таксонов (подсемейств, семейств, отрядов) используются гены IRBP (ген ретиноидного интерфотопрецептора, расположен в хромосоме 12 *D. rerio*), MLL (ген смешанной лейкемической линии, локализован в хромосоме 15 *D. rerio*), родопсина (хромосома 7 *D. rerio*), EGR (семейство генов early growth response, 12 и 14 хромосомы *D. rerio*) (Chen et al., 2008; Dettai, Lecointre, 2005, 2008; Sanchez et al., 2007; Santini et al., 2013).

Исследования с использованием частичных последовательностей генов родопсина (Chen et al., 2003), MLL (Dettai, Lecointre, 2004, 2005) и IRBP (Dettai, Lecointre, 2008) показали, что эти ядерные маркеры несут достоверную информацию о родственных отношениях рыб надотряда Acanthomorpha. Однако поиск дополнительных филогенетически информативных последовательностей ДНК ведется постоянно. Например, в работе Ли с соавторами (Li et al., 2009) для этой же группы рыб с помощью программы Biomart браузера Ensembl (Hubbard et al., 2005) был выбран новый высококачественный маркер – ген RNF213 (ген Ring Finger Protein 213, локализован в хромосоме 3 вида *D. rerio*). По мнению авторов (Li et al., 2009), для разрешения взаимосвязей между семействами Acanthomorpha добавление нового маркера оказалось полезным, поскольку повторяемость клад и достоверность топологии филогенетических деревьев увеличились. Ген RNF213, в комплексе с другими ядерными маркерами, успешно применялся и в последующих работах для реконструкции филогений на уровне родов (*Sillago*: Percoidei, Perciformes), семейств (Gobiidae, Salangidae) и отрядов (Serraniformes) (Fu et al., 2012; Krueck et al., 2013; Lautredou et al., 2013; Thacker et al., 2011).

Выбор оптимального алгоритма анализа разных генов очень важен. Можно каждый маркер анализировать индивидуально, а затем строить консенсусные деревья. Другой вариант – анализировать уже объединенные нуклеотидные последовательности генов (Cumplings, Meyer,

2005). Большинство исследователей предпочитают второй, комбинированный подход, поскольку проблемы, связанные с реконструкцией консенсусных филогений на основе индивидуальных генных деревьев, оказались довольно серьезными из-за потери филогенетической информации и отдельных клад на консенсусном дереве (Gadagkar et al., 2005). С использованием комплексного анализа митохондриальных и ядерных маркеров получены достоверные выводы о родственных отношениях рыб на разных таксономических уровнях. Например, изучение изменчивости генов цитохрома b мтДНК и рибосомного протеина 7S ядерной ДНК позволило выявить монофилию пресноводных рыб рода *Algansea* и установить, что он включает 3 филетические линии (Perez-Rodriguez et al., 2009). На основе анализа комбинированных данных, включающих участки генов ядерной (28S рРНК, гистон H3, ТМО-4с4) и митохондриальной (12S и 16S рРНК, тРНК-Val) ДНК, показано полифилетическое происхождение рыб отряда Scorpaeniformes (Smith, Wheeler, 2004). Монофилетическое происхождение другого отряда рыб, Gadiformes, его система, состоящая из 3 подотрядов и 12 семейств, а также родственные связи самих семейств определены с помощью анализа объединенных последовательностей ядерного (ген RAG1) и митохондриальных (гены 12S и 16S рРНК) маркеров (Roa-Varon, Orti, 2009).

2.2. Филогенетический анализ

2.2.1. Выбор внешней группы

К поиску внешней группы для филогенетического анализа необходимо подходить взвешенно. Для укоренения деревьев не рекомендуется выбирать слишком отдаленную от сравниваемых видов внешнюю группу. Выбор очень далеко дивергировавшей внешней группы повышает возможность топологических ошибок, поскольку увеличивается вероятность попадания в анализ последовательностей ДНК, насыщенных многочисленными мутациями. Филогенетическая информация в таких нуклеотидных сайтах будет стерта, что вызовет недооценку генетического расстояния между внешней группой и быстро эволюционирующими таксонами. Если в качестве внешней группы используется слишком отдаленный вид, то наиболее дифференцированный таксон «притягивается» длинной ветвью этой внешней группы и искусственно ответвляется раньше, что искажает его родственные связи (Банникова, 2004). С другой стороны, внешняя группа, которая слишком близка к исследуемым таксонам, также не подходит, поскольку не позволит корректно укоренить филогенетическое дерево. Считается, что использование нескольких внешних групп улучшает оценку топологии филогенетических деревьев (Phylogenetic Handbook, 2009).

2.2.2. Выбор моделей нуклеотидных замен

Предполагается, что замена одного нуклеотида другим является случайным событием. Следовательно, необходимое условие для вычисления генетических расстояний и построения филогений – предварительное определение модели эволюции, которая обеспечит статистическое описание стохастического процесса. Модели эволюции представляют собой наборы допущений о процессе нуклеотидных замен и учитывают такие параметры, как скорость замен, частоты нуклеотидов, отношения транзиций к трансверсиям и пуриновых транзиций к пиримидиновым.

Филогенетические методы основаны на предположениях об эволюционном процессе. Эти предположения могут быть косвенными, как в методах максимальной экономии, или четко определенными, как в дистанционных методах и методе максимального правдоподобия. Последние два подхода позволяют определить параметры модели эволюции: дистанционные методы учитывают только количество замен в нуклеотидном сайте, а методы максимального правдоподобия оценивают все возможные параметры модели эволюции. Известно, что использование разных моделей эволюции влияет на результаты филогенетического анализа. Когда выбрана неподходящая модель, могут быть неверно оценены длины ветвей, отношения транзиций к трансверсиям, уровень дивергенции, скорость замен в нуклеотидных сайтах. В целом, при использовании неподходящей модели эволюции точность филогенетических методов понижается, либо они вообще перестают соответствовать задачам исследования, что чаще всего выражается в некорректности реконструируемых деревьев и потере данных. Подбор моделей нуклеотидных замен для неоднородных данных, например, для комбинированных последовательностей разных генов или объединенных кодирующих и не кодирующих областей, требует особого внимания. Одна эволюционная модель может не подойти ко всему набору данных, поскольку различные геномные участки испытывают разное селективное и эволюционное воздействие. Поэтому в комплексном анализе каждая часть гетерогенных данных должна иметь свою собственную модель замен.

Одной из наиболее известных и простых считается одно-параметрическая модель Джукса и Кантора (JC69) (Jukes, Cantor, 1969), которая предполагает, что все четыре типа нуклеотидов присутствуют в ДНК в равных пропорциях, и вероятность замены одного нуклеотида на другой одинакова для любой пары нуклеотидов. В этой модели в качестве параметра используется лишь доля несовпадающих нуклеотидов. Более реалистичной по сравнению с одно-параметрической моделью Джукса и Кантора является модель Кимуры (K80) (Kimura, 1980). Известно, что замены по типу транзиций происходят намного чаще, чем замены по типу трансверсий. В соответствии с этим Кимура (Kimura, 1980) предложил модель с различными

вероятностями для замен по типу транзиций и трансверсий. В этой модели частоты нуклеотидов также одинаковы. Модель F81 (Felsenstein, 1981) основана на различиях в частотах нуклеотидов, но скорость замен не учитывает. Модель HKY85 (Hasegawa et al., 1985) принимает во внимание неравные пропорции нуклеотидов и разные вероятности транзигионных и трансверсионных замен, но не учитывает соотношение пуриновых и пиримидиновых транзиций. В модели Тамуры-Нея (TN93) (Tamura, Nei, 1993) частоты нуклеотидов, вероятности транзиций и трансверсий различные, но учитываются только два типа трансверсий. Общая реверсионная модель (general time reversible - GTR) рассматривает неоднородность всех возможных параметров – скорости замен, встречаемости нуклеотидов, отношения транзиций к трансверсиям и пуриновых транзиций к пиримидиновым, принимая в расчет все шесть возможных типов замен.

Известно, что темп нуклеотидных замен может существенно различаться в разных участках последовательности ДНК. Например, третьи позиции кодонов в генах, кодирующих белки, эволюционируют гораздо быстрее первых, а они, в свою очередь, изменяются быстрее вторых кодонных позиций. Для учета гетерогенности скорости замен в нуклеотидных сайтах используется гамма(G)-распределение. Кроме того, принимается во внимание доля стабильных сайтов (I). Более подробные теоретические обоснования моделей нуклеотидных замен изложены ранее (Nei, 1987; Nei, Kumar, 2000; Картавцев, 2013).

В последние годы для поиска оптимальных моделей эволюции появились различные статистические подходы, в том числе информационный критерий Akaike (Akaike information criterion – AIC), тесты соотношения правдоподобия (hierarchical likelihood ratio tests – hLRTs), Баясовы подходы (Bayesian information criterion – BIC, Bayes factors, posterior probabilities) (Phylogenetic Handbook, 2009). Большинство из них реализовано в компьютерной программе ModelTest (Posada, Crandall, 1998), предлагающей 56 моделей нуклеотидных замен.

2.2.3. Методы реконструкции филогенетических деревьев

Существенный методологический вопрос филогенетического анализа – выбор вычислительного инструмента для реконструкции филогенетического дерева. Подходы для построения филогении можно разделить на две группы согласно типу используемых данных: основанные на вычислении расстояния (дистанционные методы) и на анализе дискретных состояний признака (так называемые символьные методы). Кроме того, методы подразделяются в соответствии с алгоритмом построения филогенетического дерева: основанные на кластерном алгоритме (в результате – единственное дерево) и на поиске оптимального критерия (оценка множества деревьев).

Дистанционные методы позволяют вычислять попарные расстояния между последовательностями и затем строить дерево без учета самих последовательностей. Сначала рассчитывается некоторая мера отличий каждой пары операционных таксономических единиц (ОТЕ), чтобы получить матрицу попарных дистанций и затем на ее основе определить филогенетические отношения ОТЕ. В то же время при использовании дистанционных методов не учитывается первоначальное состояние признаков таксонов, в результате теряется информация, необходимая для определения предкового состояния признаков. Эти методы хорошо подходят для быстрого анализа больших наборов данных, поскольку они не требуют значительных вычислительных усилий.

Символьные методы позволяют использовать попарные расстояния с учетом распределения символов (признаков) в последовательностях для получения оптимальной топологии дерева. Они могут работать с любым набором дискретных признаков, например, морфологических, физиологических, генетических (рестрикционные сайты или последовательности белков и ДНК). При сравнении последовательностей каждая позиция (сайт) представляет собой признак, а определенная аминокислота или нуклеотид в этой позиции – состояние признака; все состояния признака анализируются независимо. Эти методы сохраняют первоначальное состояние признаков таксонов и применяются для реконструкции предковых узлов на дереве.

Самым простым и быстрым среди дистанционных методов является алгоритм невзвешенной попарной кластеризации UPGMA (unweighted pair group method with arithmetic means) (Sneath, Sokal, 1973). Сначала алгоритм UPGMA извлекает из матрицы расстояний наименьшее значение для кластеризации наиболее близкородственной пары ОТЕ, а затем добавляет к ней новые пары, пока все последовательности не будут включены в анализ. Процесс кластеризации предполагает одинаковую скорость эволюции во всех ветвях дерева, однако в действительности это предположение часто нарушается. Следовательно, когда эволюционная скорость в разных ветвях отличается, метод UPGMA реконструирует некорректное дерево.

Широко используется также дистанционный метод присоединения соседей NJ (neighbor joining) (Saitou, Nei, 1987). Этот алгоритм конструирует филогенетическое дерево, последовательно находя пары соседей – пары ОТЕ, связанные одним внутренним узлом. Кластерный метод NJ отличается от UPGMA тем, что не пытается объединить самые близкородственные ОТЕ, а скорее минимизирует длину внутренних ветвей и всего дерева. В целом этот алгоритм является модификацией предыдущего, предполагая разные скорости эволюции для отдельных ветвей дерева.

Среди методов, основанных на анализе дискретных состояний признака, выделяют метод максимальной экономии и метод максимального правдоподобия. Метод максимальной экономии МР (maximum parsimony) (Farris, 1970; Fitch, 1971) направлен на поиск филогенетического дерева, которое можно описать минимальным числом изменений признака (нуклеотидных замен в случае ДНК). Алгоритм МР подразумевает для каждой нуклеотидной позиции минимальное число мутаций, необходимых для определения состояний признака в терминальных узлах дерева. Сумма этих мутаций называется экономной длиной дерева и вычисляется для разных топологий. Алгоритм построен таким образом, что после оценки достаточного количества топологий производится выбор максимально экономного дерева, для которого требуется минимальное число изменений. Недостаток этого метода заключается в том, что он предполагает прямое наследование общего признака от общего предка, таким образом недооценивая реально существующую дивергенцию между отдаленными таксонами.

На основе метода максимального правдоподобия ML (maximum likelihood) (Felsenstein, 1981) проводится поиск филогенетического дерева, которое максимально увеличивает вероятность наблюдаемых состояний признака. В соответствии с выбранной моделью эволюции, алгоритм ML делает предположение о вероятности замещения за определенное время одного нуклеотида на другой в данной позиции последовательности, и так для всего множества анализируемых последовательностей. Оценки правдоподобия для каждой позиции образуют общую оценку. Для получения максимального правдоподобия проводится анализ всех возможных комбинаций длин ветвей. Дерево с самой высокой оценкой правдоподобия отбирается как наилучшее. Этот алгоритм дает существенно более точные и достоверные результаты, чем метод экономии и дистанционные методы, но из-за больших вычислительных затрат при работе с реальными данными он используется реже всего (Phylogenetic Handbook, 2009).

Байесовы методы тоже используют алгоритм анализа дискретных состояний признака и оптимальный критерий для построения филогении, но они существенно отличаются от методов МР и ML тем, что не ищут единственное оптимальное дерево (Huelsenbeck et al., 2001). В анализе по Байесу также применяется понятие правдоподобия, но, через установление вероятности распределения деревьев, ведется поиск множества правдоподобных филогений. Оценка апостериорного распределения деревьев по существу включает оценку эволюционных отношений. Перед применением алгоритма необходимо определить априорное доверие (или априорное распределение) к параметрам филогенетического анализа – выбранной модели замен, длинам ветвей, топологии дерева. Если биологическая информация, содержащаяся в данных, не пригодна для анализа, оценка априорного распределения будет неточной или неинформативной. Апостериорную вероятность получают с помощью изучения протяженности

дерева, применяя выборочный алгоритм – анализ Монте-Карло с использованием цепей Маркова (Markov chain Monte Carlo – MCMC). Этот алгоритм заключается в моделировании случайного набора параметров, которые затем изменяются на некоторую величину, в результате получается новый набор параметров. На каждом этапе вычисляется оценка правдоподобия новых параметров относительно предыдущих. Когда комбинированный результат оказывается лучше, параметры принимаются, и начинается следующий этап. Частота выбора определенной топологии дерева пропорциональна ее апостериорной вероятности. Одно из преимуществ Байесова анализа состоит в том, что апостериорные вероятности имеют четкую интерпретацию, т. е. они представляют собой вероятность того, что соответствующая клада дерева верна в зависимости от принятой модели эволюции, априорных параметров и использованных данных. Результат Байесова анализа обычно представлен в виде суммарных (усредненных) параметров и консенсусного или максимально апостериорного дерева. В последние годы Байесов анализ стал особенно популярным благодаря эффективным численным методам и широкому распространению мощных компьютеров (Phylogenetic Handbook, 2009).

Сравнивая алгоритмы получения филогений необходимо отметить, что ML и Байесовы методы в настоящее время являются фаворитами в молекулярно-генетических исследованиях, однако все методы имеют свои достоинства. Например, методы максимальной экономии пригодны для изображения сетей близкородственных гаплотипов, а NJ хорошо подходит для описания длин ветвей и степени соответствующих эволюционных расхождений.

Для построенного филогенетического дерева обычно проводят оценку устойчивости по отношению к шумовым данным. Одним из способов оценки достоверности дерева является непараметрический бутстрэп-анализ. Бутстрэп-анализ применим к любым алгоритмам построения деревьев, таким как дистанционные методы, методы максимальной экономии и максимального правдоподобия. Процедура бутстрэппинга включает два этапа. На первом этапе генерируется некоторое количество новых наборов данных как производных от исходного набора. Новый набор данных по размеру идентичен исходному, но отличается по содержанию. Некоторые дискретные участки исходной последовательности могут входить в новый набор два и больше раз, а некоторые – отсутствовать. На втором этапе рассчитывается число, ассоциированное с каждой из ветвей дерева; значение этого числа определяет частоту встречаемости данной ветви в общем наборе деревьев. Считается, что оно характеризует точность, с которой полученное дерево отражает истинную филогению. Параметрический бутстрэп-анализ (SOWH test) отличается от непараметрического тем, что производные наборы данных генерируются с учетом некоторой модели эволюции последовательности.

Метод отношения правдоподобия (Likelihood ratio tests – LRT) применим для деревьев, построенных с помощью алгоритма максимального правдоподобия. Управляющим параметром

в этом анализе является значение величины правдоподобия по отношению к нормальному распределению.

Метод случайных деревьев основан на предположении, что дерево, полученное на основе случайных данных, имеет симметричный вид, в то время, как дерево на основе реальных данных всегда характеризуются асимметричностью. Полагается, что чем больше асимметричность, тем выше достоверность филогенетической реконструкции, напротив, малая асимметричность указывает на значительный шум в данных. Этот метод применим при построении дерева алгоритмом максимальной экономии.

Другой метод для алгоритма МР – метод случайных символов. В его основе лежит проверка гипотезы о том, что целое дерево или его отдельные части могли быть построены по случайным данным. Для этого случайные данные смешиваются с данными исходных последовательностей, и на множестве построенных таким образом деревьев отмечается, насколько устойчивы реальные данные на фоне шума (Phylogenetic Handbook, 2009).

Достоверность филогений можно оценить, комбинируя на разных этапах теста разнообразные подходы, например, различные методы бутстрэп-анализа, итоговую оптимизацию для расчета правдоподобия, отбор интересующих деревьев, предположения на основе нормального распределения. Общая структура тестов состоит в следующем. Во-первых, необходимо сформулировать нулевую H_0 и альтернативную H_A гипотезы, поскольку они определяют результаты теста, а также – подходит ли тест для всех имеющихся данных. Во-вторых, процесс тестирования деревьев следует единой схеме: вычисление значений логарифмической вероятности для всех деревьев с полной оптимизацией всех параметров; генерация многочисленных (больше 1000 повторов) бутстрэп-выборок, переоценка значений логарифмической вероятности для каждого дерева и каждой бутстрэп-выборки; подгонка для каждой топологии всех лог-вероятностей для соответствия нулевой гипотезе, если бутстрэп-выборки получены с помощью непараметрического бутстрэпа (центрирование всех величин логарифмической вероятности со средним значением); вычисление разницы лог-вероятностей (δ -распределения) между парами деревьев; использование δ -распределения для проверки, будет ли отброшена нулевая гипотеза; получение вероятности (p) δ -распределения.

Для тестирования достоверности топологий деревьев, кроме перечисленных выше, используют и так называемые попарно-сайтовые алгоритмы: приближенный несмещенный тест (approximately unbiased test – AU) (Shimodaira, 2002), тесты Кишино-Хэсегавы (Kishino-Hasegawa test – KH) (Kishino, Hasegawa, 1989) и Шимодайра-Хэсегавы (Shimodaira-Hasegawa test – SH) (Shimodaira, Hasegawa, 1999).

2.3. Трудности и возможные ошибки применения молекулярно-генетических методов

Дискуссии о преимуществах различных видов данных (морфологических, палеонтологических, молекулярно-генетических) в связи с построением таксономических систем и филогений не прекращаются (Scotland et al., 2003; Jenner, 2004; Wiens, 2004; Smith, Turner, 2005; Абрамсон, 2009). Однако мало кто сомневается, что молекулярные данные чаще всего используются и будут применяться в будущем для филогенетики. Одна из причин – легкость сбора и установления первичной гомологии обширных таксономических рангов. Но анализ молекулярных данных, как и любых других, имеет свои проблемы.

Филогенетические реконструкции, построенные по одному или нескольким (немногим) локусам ДНК, часто характеризуются низкой разрешающей способностью и минимальной статистической поддержкой, что объясняется недостаточным объемом филогенетической информации. Предполагается, что анализ любого индивидуального гена может достоверно разрешить топологию лишь части дерева, а расположение остальных клад в основном случайно или находится под влиянием эффекта притяжения длинных ветвей (Петров, Алешин, 2002). Это является одной из причин несовпадения филогений, основанных на разных генах. Один ген может содержать молекулярные синапоморфии (сходства по производному состоянию признака) не для всех исследуемых групп таксонов.

Кроме того, генеалогии отдельных генов могут отличаться друг от друга и от филогении организмов. Несоответствие генного и видового деревьев возникает по нескольким причинам. Некорректные результаты появляются из-за методических ошибок, например, из-за недоучета различий в нуклеотидном составе, эффекта притяжения длинных ветвей, неодинаковой скорости накопления замен в разных нуклеотидных позициях последовательности ДНК. В других случаях несоответствие может быть обусловлено генной дупликацией/утратой генов и, как следствие, включением в анализ паралогичных генов.

Использование полных геномов в изучении родственных отношений может решить перечисленные выше проблемы, но это требует трудоемкого объединения больших наборов данных. На такие геномные данные, вероятно, меньше влияют ошибки выборки и методические ошибки, поскольку появляется возможность изучить большее число филогенетически достоверных признаков и сравнить молекулярно-генетические и альтернативные таксономические результаты. Однако большой массив данных является источником ошибок, касающихся смещения состава оснований, выбора моделей эволюции, информативности филогенетического сигнала, которые из-за объема данных могут привести к гораздо более серьезным отклонениям и построению хорошо поддержанных, но некорректных филогенетических деревьев.

Для повышения устойчивости реконструированных филогений увеличивают объем и таксономическое разнообразие выборки, привлекая тем самым различные группировки репрезентативных видов. Оценку надежности молекулярных маркеров проводят с помощью некоторых простых критериев, например, тестируя гомогенность состава оснований, относительные скорости накопления замен, насыщение мутациями.

Отметим три значимых потенциальных препятствия для получения достоверной филогенетической информации в молекулярно-генетических исследованиях: смещение состава оснований, притяжение длинных ветвей, дупликация и паралогичные гены.

2.3.1. Смещение состава оснований

В филогенетическом анализе часто используются стандартные модели нуклеотидных замен, которые характеризуются стационарностью, предполагающей незначительные эволюционные изменения, и временной обратимостью, допускающей одинаковую скорость замещения одного нуклеотида другим. Однако в последовательностях ДНК разных видов нередко обнаруживается высокая вариабельность состава оснований. Например, при изучении изменчивости ядерного маркера RAG1 у некоторых таксонов рыб выявлено экстремально высокое содержание цитозина и гуанина в третьих кодонных позициях этого гена, в то время как другие таксоны наоборот демонстрируют экстремально низкие частоты (Orti et al., 2005). Вероятные причины композиционного полиморфизма нуклеотидных последовательностей имеют отношение к таким мутационным механизмам, как ошибки репликации, повреждение и репарация ДНК (Банникова, 2004). Очевидно, что смещение состава оснований является потенциальным источником необоснованных или некорректных филогенетических гипотез.

Для преодоления негативного влияния смещения состава оснований на филогенетические реконструкции используют несколько подходов. Самый простой – тщательный поиск маркерных генов, в последовательностях которых композиционная вариабельность минимальна. Еще одна возможность минимизировать действие смещения состава оснований – RY-кодирование, или перекодирование четырех типов нуклеотидов в пурины (A и G → R) и пиримидины (C и T → Y). Этот метод хорошо выравнивает состав оснований и устраняет GC-смещение (Phillips et al. 2004). В частности, он вполне успешно применяется в исследованиях полных митохондриальных геномов таксонов рыб высокого ранга для уменьшения гетерогенности состава и мутационного насыщения нуклеотидных последовательностей (Miya, Nishida, 2000; Miya et al., 2010; Saitoh et al., 2006). Избежать филогенетических ошибок из-за смещения состава оснований можно, учитывая нестационарность в эволюционной модели, используемой для анализа, например, с помощью дистанционного метода LogDet (Lockhart et

al., 1994), методов максимального правдоподобия, определяющих частоты оснований в каждой ветви (Yang, Roberts, 1995), методов Байеса, учитывающих различные частоты нуклеотидов в определенных кладах (Foster, 2004).

2.3.2. Эффект притяжения длинных ветвей

Длинные ветви на филогенетических деревьях появляются из-за аномально высокого темпа эволюции использованных в анализе генетических маркеров. Это могут быть как отдельные гены или их участки, так и целые геномы. Причина притяжения длинных ветвей заключается в разной скорости нуклеотидных замен в некоторых филогенетических линиях. После объединения наиболее сходных друг с другом генов, оставшиеся, сильно изменившиеся последовательности, независимо от их родственных отношений, случайным образом будут группироваться в основании филогенетического дерева. При достаточном количестве эволюционных изменений те из них, которые ложно свяжут две длинные ветви, заглушат реальный филогенетический сигнал. Как один из примеров – неожиданные взаимосвязи некоторых крупных таксонов костистых рыб, возникшие из-за притяжения неродственных, но близких по составу нуклеотидных последовательностей ядерного гена родопсина (Chen et al., 2003).

Чтобы не потерять филогенетическую информацию, важно выявить происхождение длинных ветвей: их базальная позиция может указывать на истинную филогению, если они возникли по причине давних эволюционных событий, либо на ошибочную филогению, если они появились в результате аномально высокой скорости эволюции. В некоторых работах (Huelsenbeck, 1997; Stiller, Hall, 1999) приведены характеристики длинных ветвей, образовавшихся из-за быстрой молекулярной эволюции: притягивающиеся ветви очень длинные, они могут кластеризоваться со случайными последовательностями; состав оснований притягивающихся последовательностей значительно отличается от среднего и в них много уникальных замен. Определять длинные ветви лучше на бескорневом дереве, поскольку неверно выбранные внешние группы могут их скрыть.

Эффект притяжения длинных ветвей – серьезная проблема в филогенетическом анализе. Для преодоления притяжения можно применять некоторые методические приемы. Например, использовать подходящие эволюционные модели и способы построения деревьев, которые меньше зависят от скорости эволюции, такие как метод максимального правдоподобия и Байесов анализ. Другой подход – отбор данных, когда из анализа исключают аномальные, значительно изменившиеся нуклеотидные последовательности и включают новые последовательности, имеющие среднюю скорость эволюции. Можно также исключать не целые

последовательности, а только высоко варьируемые их фрагменты, либо придавать им в анализе меньшее значение (вес). Однако, выборочные подходы, вместе с уменьшением филогенетического шума, способны привести к потере данных, в частности, к недооценке генетических расстояний между таксонами.

2.3.3. Ортологичные и паралогичные гены

С анализом ядерных геномов связан еще один важный вопрос – необходимость различать ортологичные и паралогичные гены. И те и другие представляют собой гомологичные гены, но имеющие разное происхождение и расположение. Ортологичные гены локализованы в геномах разных организмов и образовались от общей предковой последовательности в результате эволюционной дивергенции. Напротив, паралогичные гены находятся в геноме одного организма, произошли путем дупликации предкового гена, после чего дивергировали в результате мутаций и отбора. Когда идентификация невозможна и паралогичные последовательности все же попадают в анализ, появляются ошибочные предположения о родственных связях таксонов, даже если получено истинное генное дерево. Но так происходит не всегда. Известно, что почти 80% паралогичных генов может быть утрачено сразу после дупликации (Jaillon et al., 2004; Woods et al., 2005). Если дублицированные копии «потеряются» до процесса видообразования, видовые и генные деревья будут конгруэнтны; если же паралогичные последовательности элиминируются после образования новых видов, возникнет несоответствие генеалогий видов и генов.

В идеальном филогенетическом анализе, чтобы избежать этой проблемы (несоответствия видовых и генных деревьев), нужно использовать только однокопийные (ортологичные) гены, которые не подвергались дупликациям и делециям. Вероятно, в исследовании рыб обеспечить соблюдение такого условия непросто, учитывая возрастающее количество данных, подтверждающих случаи полногеномной дупликации (Amores et al., 1998; Meyer, Van de Peer, 2005), и более широкое наблюдение, что дупликации генов являются общим механизмом молекулярной эволюции (Ohno, 1970; Taylor, Raes, 2004).

Кодирующие один пептид паралогичные последовательности могут присутствовать в геноме в больших количествах (до нескольких сотен). Некоторые из дублицированных копий способны дивергировать, значительно изменившись по сравнению с исходными генами из-за ослабления действия отбора. Такие последовательности, или псевдогены, сходны с обычными структурными генами, но теряют способность к экспрессии в результате мутаций (появление стоп-кодонов, сдвиг рамки считывания и т.п.). Возникновение копий ДНК в результате обратной транскрипции молекулы мРНК, или вследствие дупликаций генов с последующей

инактивацией копий мутациями – это только некоторые известные механизмы появления псевдогенов в геноме. Присутствие псевдогенов в наборе данных может привести к некорректной филогении, поскольку скорость их мутирования выше, чем исходных последовательностей, а это формирует ошибочное представление о быстрой эволюции изучаемого гена (Банникова, 2004; Bensasson et al., 2001).

Глава III. Материалы и методы

1. Таксономические и географические данные об исследованной выборке таксонов подотряда Zoarcoidei

В работе использован биологический материал (мышечная ткань, плавники) по видам подотряда Zoarcoidei, обитающим в дальневосточных морях России – Охотском, Японском, Беринговом. Материал собран в 2006-2014 гг. в водоемах Магаданской области, Камчатки, Сахалина, Курильских островов, Хабаровского и Приморского краев, Чукотки. Таксономическая принадлежность видов определена специалистами-ихтиологами из ИБПС ДВО РАН, ЗИН РАН, ИБМ ДВО РАН с использованием определителей по ихтиофауне дальневосточных морей (Таранец, 1937; Линдберг, Красюкова, 1975). Благодаря помощи коллег также получены биологические образцы бельдюговидных рыб из водоемов Японии, Южной Кореи, западного и восточного побережий Северной Америки. Для сравнительного молекулярно-генетического анализа использовано 107 видов, представляющих 8 семейств (Zoarcidae, Stichaeidae, Pholidae, Anarhichadidae, Zaproridae, Ptilichthyidae, Cryptacanthodidae, Bathymasteridae) и 15 подсемейств (Lycozoarcinae, Zoarcinae, Lycodinae, Gymnelinae, Neozoarcinae, Stichaeinae, Opisthocentrinae, Lumpeninae, Chirolophinae, Alectriinae, Xiphisterinae, Azygopterinae, Eulophiinae, Pholinae, Apodichthyinae) бельдюговидных рыб (таблица А.1). В связи с отсутствием единого мнения о составе крупных семейств подотряда, в таблице А.1 таксономическая принадлежность видов семейств Stichaeidae и Pholidae приведена согласно Макушку (1958), семейства Zoarcidae – согласно Андерсону (Anderson, 1994, 2003), подсемейство Neozoarcinae помещено в состав семейства Zoarcidae на основе данных Макушка (1958, 1961 а). В общей сложности проанализировано 392 экземпляра рыб подотряда Zoarcoidei.

В качестве внешних групп рассматривалось несколько видов – *Scorpaena onaria* (отряд Scorpaeniformes), *Emmelichthys struhsakeri* (отряд Perciformes, подотряд Percoidei, семейство Emmelichthyidae), *Trachurus trachurus* (Perciformes, Percoidei, Carangidae), *Eleginops maclovinus* (Perciformes, Notothenioidei, Eleginopidae). При подборе внешней группы учитывалось, что использование слишком удаленных таксонов может привести к топологическим ошибкам, поскольку велика вероятность насыщения мутациями и потери филогенетической информации в нуклеотидных последовательностях. С другой стороны, слишком близкая к исследуемым таксонам внешняя группа тоже не подходит для укоренения деревьев. Важным критерием отбора было наличие в базе данных GenBank всего набора примененных в работе генов мтДНК и яДНК для потенциальных внешних групп. В итоге в филогенетический анализ были включены виды *Trachurus trachurus* и *Eleginops maclovinus*. Кроме них, при изучении родственных

взаимоотношений в пределах подсемейств, в качестве внешних групп использованы таксоны из близких подсемейств бельдюговидных рыб, необходимые для тестирования монофилии.

2. Подбор ДНК-маркеров для филогенетического анализа

Выбор хороших генных маркеров является непростой задачей. При построении системы какой-либо таксономической группы маркеры нужно подбирать в соответствии с уровнем разнообразия и предположительным возрастом этой группы. Поиск оптимальных маркеров для филогенетического анализа бельдюговидных рыб велся с учетом следующих критериев: (1) маркеры должны быть достаточно консервативными, чтобы сохранить четкий филогенетический сигнал в течение длительного времени дивергенции, (2) маркеры должны содержать достаточное количество филогенетически информативных сайтов, при этом изменчивость не должна быть слишком высокой, чтобы не создавать избыточную гомоплазию и трудности для выравнивания последовательностей, (3) маркеры должны легко амплифицироваться и секвенироваться для различных видов, (4) иметь достаточную длину, (5) маркеры должны быть однокопийным геном в ядерном геноме; (6) маркеры не должны находиться под действием положительного отбора. Кроме этих критериев выбор основывался на поиске маркеров, которые успешно использовались в филогенетическом анализе различных групп костных рыб. Для преодоления возможных ошибок и получения достоверных филогений велись поиски как митохондриальных, так и ядерных маркеров с целью проведения комбинированного анализа. В итоге были отобраны участки генома, соответствующие приведенным выше параметрам: митохондриальные гены субъединицы I цитохромоксидазы, цитохрома b, субъединицы 16S рибосомной РНК; ядерные гены RNF213, родопсина, RAG1.

3. Получение и очистка ДНК, полимеразная цепная реакция

3.1. Выделение ДНК

Тотальная геномная ДНК выделена из фиксированных в 70% этаноле мышечных тканей и плавников по стандартной методике (Maniatis et al., 1982): обработка лизирующим раствором, содержащим 100 мМ Трис-HCl (pH = 8.0), 10мМ ЭДТА, 100 мМ NaCl, 1% додецилсульфат натрия и протеиназу К (в концентрации 0.2 мг/мл), при 56°C в течение 12-16 часов; депротеинизация фенол/хлороформом. Качество и количество ДНК определено с помощью электрофореза в 1% агарозном геле (система TAE) и детекции ДНК в ультрафиолетовом свете после окрашивания геля бромистым этидиумом.

3.2. Полимеразная цепная реакция

В таблице 2 приведены олигонуклеотидные праймеры, использованные для проведения полимеразной цепной реакции генов митохондриальной и ядерной ДНК бельдюговидных рыб. Для ПЦР генов COI и цитохрома b использованы универсальные праймеры рыб из работ Мейера (Meyer, 1993) и Радченко (2005), а также специфические праймеры, разработанные нами с помощью программы Primer-BLAST (NCBI) на основе полных нуклеотидных последовательностей мтДНК *Lycodes toyamensis* (семейство Zoarcidae, № AP004448 в GenBank), *Enedrias crassispina* (Pholidae, № AP004449) (Miya et al., 2003), *Anarhichas lupus* (Anarhichadidae, № EF427916) (Johnstone et al., 2007). Для ПЦР гена RNF213 ядерной ДНК применены праймеры, разработанные с помощью программы Primer-BLAST на основе нуклеотидной последовательности гена RNF213 *Anarhichas lupus* (№ EU638169 в GenBank; Li et al., 2009). Амплификация митохондриального гена 16S рРНК, генов родопсина и RAG1 ядерной ДНК проведена с помощью праймеров, использованных в работах (Meyer, 1993), (Chen et al., 2003) и (Lopes et al., 2004), соответственно.

Таблица 2. Набор использованных олигонуклеотидных праймеров для ПЦР митохондриальных и ядерных генов

Ген	Праймер	Последовательность (5' → 3')	Источник
COI	CO1 (L5950)	CCAATCACAAAGACATTGG	Meyer, 1993
	CO2 (H7196)	AGGAGGTGTTGGGGGAAGAA	Meyer, 1993
	COI (L-Lyc)	TTTATCTAGTATTTGGTGCC	Miya et al., 2003
	COI (H-Lyc)	CCGTGTAGTCACTCTACATT	Miya et al., 2003
	COI (L-Ened)	ACTAATCACAAAGACATTGG	Miya et al., 2003
	COI (H-Ened)	GCTTCTCAGATGATAAACAG	Miya et al., 2003
	COI (L-Anar)	ACTAATCACAAAGACATTGG	Johnstone et al., 2007
	COI (H-Anar)	TAGAACTTCTCGTTTAGCAG	Johnstone et al., 2007
Цитохром b	B5 (L14795)	CAATGGCAAGCCTACGAAAA	Радченко, 2005
	B6 (H15844)	AGCTACTAGTGCATGACCATC	Радченко, 2005
	B (L-Lyc)	GCTACTAAAAATCGCAAATA	Miya et al., 2003
	B (H-Lyc)	ATGATAATGTATGGGTGTTC	Miya et al., 2003

Продолжение таблицы 2

Ген	Праймер	Последовательность (5' → 3')	Источник
	B (L-Ened)	ACTAAAAATTGCAAATGATG	Miya et al., 2003
	B (H-Ened)	ACTTGGCCAATAATAATGTA	Miya et al., 2003
	B (L-Anar)	ACTAAAAATCGCAAATAATG	Johnstone et al., 2007
	B (H-Anar)	ATATATGGGTGTTCTACGG	Johnstone et al., 2007
16S рPHK	L2510	CGCCTGTTTATCAAAAACAT	Meyer, 1993
	H3080	CCGGTCTGAACTCAGATCACGT	Meyer, 1993
RNF213	RNF1 (F)	GCAAAAGACTTTGCCACTCC	Li et al., 2009
	RNF2 (R)	CTTGGTGGTAATGCTTGAAGTC	Li et al., 2009
Родопсин	Rh193	CNTATGAATAYCCTCAGTACTACC	Chen et al., 2003
	Rh1073r	CCRCAGCACARCGTGGTGATCATG	Chen et al., 2003
RAG1	RAG1F1 (2215)	CTGAGCTGCAGTCAGTACCAAAG ATGT	Lopes et al., 2004
	RAG1R1 (3772)	CTGAGTCCTTGTGAGCTTCCATRA AYTT	Lopes et al., 2004
	RAG1R2	TGAGCCTCCATGAACTTCTGAAGR TAYTT	Lopes et al., 2004
	RAG1R3	GTCTTGTGSAGGTAGTTGGT	Lopes et al., 2004

Условия ПЦР были следующие: денатурация при 94°C в течение 4 мин.; 34-40 циклов - 94°C за 30 сек., 50-55°C за 30 сек., 72°C за 45 сек.; последний цикл - 72°C за 7-10 мин. (Thermal Cycler 9700, Perkin Elmer, USA).

4. Определение и выравнивание нуклеотидных последовательностей ДНК

Секвенирование амплифицированных фрагментов ДНК проведено с использованием ПЦР-праймеров (таблица 2), набора для циклического секвенирования ДНК Big Dye Terminator v. 3.1 Cycle Sequencing Kit (Applied Biosystems, Forster City, USA) в соответствии с рекомендациями фирмы-производителя. Разделение продуктов реакции проведено на автоматическом секвенаторе ABI Prism 3130 Genetic Analyzer (Applied Biosystems, USA). Для каждого экземпляра получены антипараллельные последовательности, формирование консенсусных последовательностей проведено в программе ChomasPro. В нуклеотидных последовательностях генов яДНК гетерозиготные сайты отслеживались в программе ChromasPro; для неоднозначных сигналов (больше одного пика на хроматограмме)

использована номенклатура нуклеотидов, принятая IUPAC (www.chem.qmul.ac.uk/iupac/misc/naabb.html). Независимое выравнивание нуклеотидных последовательностей генов мтДНК и яДНК выполнено с помощью программы ClustalW, реализованной в MEGA 6 (Tamura et al., 2013); параметры выравнивания: штрафной коэффициент за внесение пропуска – 10, штрафной коэффициент за удлинение пропуска – 2.5.

5. Филогенетический анализ

Анализ маркеров мтДНК и яДНК проведен независимо и в комплексе. Комбинированный подход, при котором независимо выровненные нуклеотидные последовательности участков генов объединяются в общий набор данных, в последнее время вполне успешно применяется для получения молекулярно-генетических систем крупных таксонов рыб (Dettai, Lecointre, 2004; Janko et al., 2011; Kuhn, Near, 2009; Roa-Varon, Orti, 2009). Такое методическое предпочтение объясняется тем, что при реконструкциях консенсусных филогений на основе индивидуальных генных деревьев часто возникают проблемы из-за потери филогенетической информации и «исчезновения» отдельных линий и групп таксонов на консенсусном дереве. Преимущество одновременного анализа разных генов заключается в том, что в результате достигаются максимальное совпадение всех анализируемых признаков и высокая статистическая поддержка кластеров (Dettai, Lecointre, 2004).

Для определения конгруэнтности наборов данных по митохондриальным и ядерным последовательностям ДНК и возможности их использования в виде объединенных ДНК-последовательностей в филогенетическом анализе проведено сравнение альтернативных топологий филогенетических деревьев с помощью статистических тестов, реализованных в пакете программ TreeFinder (Jobb, 2011). Использованы попарно-сайтовые тесты, основанные на анализе оценок правдоподобия: тест взвешивания ожидаемого правдоподобия (expected-likelihood weights – ELW) (Strimmer, Rambaut, 2002), бутстрэп (bootstrap probability – BP) (Felsenstein, 1985), Кишино-Хэсегавы (Kishino-Hasegawa – KH) (Kishino, Hasegawa, 1989), Шимодайра-Хэсегавы (Shimodaira-Hasegawa – SH) (Shimodaira, Hasegawa, 1999), взвешенный Шимодайра-Хэсегавы (weighted SH – WSH) (Shimodaira, Hasegawa, 1999), несмещенный (approximately unbiased – AU) (Shimodaira, 2002). Применены следующие параметры тестирования топологий: модель замен GTR+I+G, метод RELL (resampling estimated log-likelihood) (Kishino et al., 1990), 1000 реплик бутстрэп-анализа. Отклонение нулевой гипотезы (H_0 : топологии эквивалентны) в пользу альтернативной (H_A : топологии не эквивалентны) считалось статистически значимым при вероятности P меньше 0.05.

Параметры изменчивости нуклеотидных последовательностей ДНК (состав оснований; количество, тип, распределение нуклеотидных замен; отношение транзиций к трансверсиям; количество переменных аминокислотных сайтов и аминокислотных остатков) получены с использованием пакета программ MEGA 6. Для характеристики состава оснований использованных участков генов мтДНК и яДНК рассчитаны стандартное отклонение, среднее стандартное отклонение, смещение частот нуклеотидов ($B = (2/3)\Sigma(b_i - 0.25)$, где b_i – частота i -го нуклеотида (Irwin et al., 1991)). Гомогенность состава оснований в переменных нуклеотидных сайтах каждого гена оценивалась с помощью теста хи-квадрат в программе RAUP 4.0b10.

Для определения направления действия отбора на гены мтДНК и яДНК проведен селективный Z-тест (MEGA6), который заключается в сравнении и вычислении разницы значений несинонимичной и синонимичной дистанций (дифференциации дистанций, Dd). $Dd = d_N - d_S$, где d_N – число несинонимичных замен на несинонимичный сайт, d_S – число синонимичных замен на синонимичный сайт. Для расчета дифференциации дистанций использован метод Кумара (Nei, Kumar, 2000). Для определения статистической достоверности последовательно выдвинуты 3 гипотезы: нулевая гипотеза об отсутствии отбора (нейтральность), при которой $d_N = d_S$; альтернативная гипотеза о положительном отборе, $d_N > d_S$; альтернативная гипотеза об отрицательном отборе, $d_N < d_S$. Вероятность отклонения нулевой гипотезы в пользу одной из альтернативных гипотез принималась, как статически значимая, при P меньше 0.05. Рассчитаны средние значения d_N , d_S , Dd и P для всех сравниваемых пар нуклеотидных последовательностей каждого гена. Стандартное отклонение для d_N , d_S и Dd вычислено с помощью метода бутстрэп (500 реплик).

Для оценки генетических расстояний между нуклеотидными последовательностями ДНК с помощью пакета программ RAUP 4.0b10 вычислены значения p -дистанций.

Филогенетический анализ нуклеотидных последовательностей ДНК выполнен методами максимальной экономии (MP), максимального правдоподобия (ML), байесовского анализа (BA). Для построения максимально правдоподобных (ML) и байесовских (BA) деревьев в программе Modeltest v3.7 (Posada, Crandall, 1998) на платформе RAUP 4.0b10 с использованием критерия Akaike (AIC) выбраны модели нуклеотидных замещений, оптимальные для различных частей наборов данных (Таблица 3). Нуклеотидные последовательности были сформированы в наборы данных, количество которых варьировало от 7 (отдельно первые, вторые, третьи позиции кодонов белоккодирующих мтДНК генов, ген 16S рРНК) до 16 (комбинированный анализ – первые, вторые, третьи позиции кодонов белоккодирующих генов мтДНК, ген 16S рРНК; первые, вторые, третьи позиции кодонов генов яДНК). Эвристический поиск наиболее экономных деревьев (MP) проведен по невзвешенной матрице данных с включением инсерций/делеций в 100 повторностях со случайным характером включения

последовательностей в анализ и перестановками по TBR-алгоритму (PAUP 4.0b10). Поиск максимально правдоподобных деревьев (ML) выполнен на основе оптимальных моделей нуклеотидных замещений, в 100 повторностях со случайным включением последовательностей и перестановками по TBR-алгоритму (TreeFinder). Для оценки устойчивости топологии MP- и ML-деревьев использован бутстрэп-анализ в 1000 повторных псевдослучайных выборок. Узлы ветвления, имеющие бутстрэп-оценки $\geq 70\%$, определены, как достоверные (Leache, Reeder, 2002).

Таблица 3. Параметры моделей нуклеотидных замен, отобранных с помощью информационного критерия Akaike (AIC) для последовательностей генов мтДНК и яДНК

Ген	AIC- модель	IC (информационный критерий)	Частоты нуклеотидов A : C : G : T	α -параметр гамма- распределения	Доля стабильных сайтов
COI					
1 позиция	TIM+I+G	2283.3381	0.2622:0.2446:0.3203:0.1729	0.6475	0.6644
2 позиция	K81uf	1301.9386	0.1648:0.2634:0.1548:0.4171	-	-
3 позиция	TrN+G	21542.9316	0.2441:0.3487:0.1139:0.2933	2.2489	-
Цитохром b					
1 позиция	TrNef+I+G	3955.8738	0.2293:0.2444:0.2561:0.2702	0.7297	0.5372
2 позиция	F81+I	1821.4749	0.2006:0.2723:0.1552:0.3720	-	0.8152
3 позиция	TIM+G	16827.3145	0.2200:0.3189:0.1759:0.2853	2.9110	-
16S рРНК	HKY+I+G	7195.2002	0.3223:0.2481:0.2481: 0.2308	0.3514	0.4595
RNF213					
1 позиция	F81	1825.6565	0.3716:0.1783:0.3109:0.1392	-	-
2 позиция	HKY+I	1735.4650	0.3049:0.1822:0.1887:0.3242	-	0.8284
3 позиция	K80+G	3294.4036	0.2010:0.2883:0.2147:0.2960	1.6299	-
Родопсин					
1 позиция	TrNef+I+G	2821.8628	0.2669:0.1978:0.3081:0.2271	0.3626	0.5884
2 позиция	F81+I	1877.4043	0.1790:0.2285:0.2026:0.3899	-	0.8344
3 позиция	TVM+G	4287.3003	0.1080:0.4765:0.2306:0.1849	0.8670	-
RAG1					
1 позиция	HKY+I+G	2545.9553	0.2913:0.1973:0.3502:0.1612	0.8980	0.6950
2 позиция	F81+I	1979.4042	0.3133:0.2197:0.2069:0.2601	-	0.8027
3 позиция	TrN+I	3766.8015	0.1709:0.3197:0.2937:0.2157	-	0.2772

Байесовский анализ филогении (MrBayes v.3.1.2: Ronquist, Huelsenbeck, 2003) проведен на основе оптимальных моделей замен с помощью запуска трех «горячих» и одной «холодной» цепей в течение 10^6 циклов с отбором каждого сотого генерированного дерева. Из 10001 полученных деревьев первые 1001 отброшены; на основе остальных деревьев, имеющих стабильные оценки параметров моделей нуклеотидных замещений и правдоподобия (LnL),

получены 50-процентные консенсусные деревья и оценки апостериорной вероятности их ветвления. Узлы ветвления, имеющие оценки апостериорной вероятности ≥ 0.95 , приняты, как достоверные (Leache, Reeder, 2002).

6. Оценка времени дивергенции

Определение времени дивергенции таксонов подотряда Zoarcoidei на основе данных об объединенных нуклеотидных последовательностях генов мтДНК и яДНК проведено в рамках байесовского подхода с помощью пакета программ BEAST 1.7 (Drummond et al., 2012).

В качестве модели молекулярных часов использованы варьирующие (нестрогие) часы с некоррелированным логнормальным распределением скоростей нуклеотидных замен по ветвям дерева и этапами видообразования, подчиняющимися распределению Юла. Выбор этой модели молекулярных часов обусловлен результатами анализа параметра *ucl.d.stdev* (стандартное отклонение некоррелированных логнормальных нестрогих молекулярных часов). Параметр *ucl.d.stdev*, равный или близкий к 0, предполагает одинаковую скорость молекулярной эволюции во всех частях дерева и использование строгих молекулярных часов (Drummond et al., 2012). Для наших данных величина этого параметра оказалась равной 0.81 (с 95% доверительным интервалом 0.58-1.1), что свидетельствует о гетерогенности темпов эволюции и возможности использования варьирующих часов. Такой параметр, как распределение Юла, рекомендован (Drummond et al., 2012) для филогений на уровне видов. Применена фиксированная топология дерева (ML-дерево), а также модель нуклеотидных замен GTR + G, оптимальность которой определена программой Modeltest v3.7 с использованием критерия AIC. Протяженность байесовского анализа – 3×10^7 циклов с отбором каждого тысячного из генерированных деревьев; burnin – 3001. Число генераций MCMC-анализа определялось в программе Tracer v1.5 на основе значений ESS (эффективный размер выборки), которые для всех использованных параметров должны быть не ниже 200 (Drummond et al., 2012).

Для привязки ультраметрического дерева к абсолютной шкале времени использованы три калибровочных интервала. Первый интервал датируется 38 млн. лет и представлен ископаемыми остатками нототениоидной рыбы *Proeleginops grandeastmanorum* (Eleginopsidae) из позднеэоценовых отложений острова Симор (Антарктика) (Балушкин, 1994). Второй интервал – 11.6-12.25 млн. лет, основан на ископаемых остатках бельдюговидных рыб семейств Stichaeidae и Pholidae, обнаруженных в миоценовых отложениях агневской свиты на западном побережье Сахалина (Назаркин, 2000). Третий интервал – 1.9-3.2 млн. лет назад, связан с ископаемыми остатками тихоокеанского ликода *Lycodes pacificus* (семейство Zoarcidae), найденными в плио-плейстоценовых отложениях южной Калифорнии (Fitch, 1967). В качестве

внешней группы привлечен *Eleginops maclovinus* из подотряда Notothenioidei, семейства Eleginopsidae.

Программа Tracer v1.5 (Rambaut et al., 2009) применена для контроля за динамикой байесовского анализа и определения его параметров (с помощью оценок mean, stdev, median, 95% HPD, AIC, ESS). Программа FigTree v1.4 (Rambaut, 2012) использована для визуализации полученных деревьев.

Для отдельных таксономических групп приведены результаты сравнительного морфологического анализа. С использованием данных, включающих матрицы морфологических признаков (0, 1 – состояние признаков) из работ (Черешнев, Поезжалова-Чегодаева, 2011; Anderson, 1994; Møller, Gravlund, 2003; Shinohara et al., 2004) и нуклеотидные последовательности генов мтДНК и яДНК, в программе MrBayes v.3.1.2 для некоторых таксонов реконструированы комплексные филогенетические деревья.

Глава IV. Сравнительный анализ нуклеотидных последовательностей молекулярных маркеров бельдюговидных рыб подотряда *Zoarcoidei*

В этой главе приведены результаты сравнительного анализа изменчивости участков генов COI, цитохрома b, 16S рРНК митохондриального генома, а также RNF213, родопсина, RAG1 ядерного генома, определен их вклад в формирование генетического разнообразия бельдюговидных рыб. Размер нуклеотидной последовательности изученного фрагмента мтДНК составляет 2047 пн, яДНК – 2658 пн. Большая часть полученных нуклеотидных последовательностей перечисленных участков генов размещена в базе данных Genbank/NCBI под номерами, указанными в таблице А.1.

1. Анализ изменчивости нуклеотидных последовательностей генов митохондриальной ДНК

1.1. Анализ изменчивости фрагмента гена COI мтДНК

Длина секвенированного участка гена COI мтДНК составила 869 пн, он локализован в пределах 5766-6634 пн согласно нумерации нуклеотидов полного митохондриального генома *Lycodes toyamensis* (Zoarcidae; Miya et al., 2003).

Анализ состава оснований показал, что в среднем в последовательности гена COI больше всего цитозина (29.1%) и тимина (28.8%), а меньше – гуанина (20%) (таблица 4). Первое положение кодонов характеризуется высоким содержанием гуанина (30.3%) и низким содержанием тимина (19.5%); второе положение, напротив, богато тиминем (41.7%), а количество гуанина там самое низкое (15.2%); в третьем положении также мало гуанина (14.4%), но много цитозина (37.5%) (таблица 5). По шкале, где 0 означает отсутствие смещения, а 1 отражает полностью смещенную последовательность, имеющую только один тип основания, смещение частот нуклеотидов составляет 0.09, 0.24 и 0.17 для первого, второго и третьего положения кодонов, соответственно. Результаты двухфакторного дисперсионного анализа (Statistica 6.0) свидетельствуют, что смещение частот нуклеотидов во всех положениях кодонов гена COI статистически не значимо: $F = 14.8$, $P = 0.06$ (при уровне значимости $\alpha = 0.01$). Оценка стандартного отклонения показывает степень межвидовой изменчивости состава нуклеотидов. Нуклеотидный состав второй позиции кодонов характеризуется самым низким межвидовым полиморфизмом (величина среднего стандартного отклонения – 0.06), третьей позиции – максимальной композиционной вариабельностью (0.69) последовательностей гена COI мтДНК бельдюговидных рыб. Нулевая гипотеза о стационарности (гомогенности) состава

оснований в переменных нуклеотидных сайтах гена COI подтверждается: $\chi^2 = 593.716$, $df = 1017$, $P = 1.000$ ($P > 0.05$).

Таблица 4. Параметры изменчивости нуклеотидных последовательностей генов COI, цитохрома b, 16S рРНК митохондриальной ДНК бельдюговидных рыб

Показатель	Ген		
	COI	цитохром b	16S рРНК
Количество изученных экземпляров	342	342	342
Число нуклеотидных позиций (пн),	869	584	594
из них: стабильных	564	381	482
с уникальными заменами	34	5	14
филогенетически информативных	271	198	98
Число переменных нуклеотидных сайтов,	305	203	112
из них: в 1-ом положении кодона	37	39	-
во 2-ом положении кодона	8	12	-
в 3-ем положении кодона	260	151	-
Нуклеотидный состав (в %):			
A	22.1	21.4	29.4
T	28.8	31.0	23.5
C	29.1	29.8	24.1
G	20.0	17.7	23.0
Число транзиций,	276	194	86
из них: в 1-ом положении кодона	27	32	-
во 2-ом положении кодона	5	11	-
в 3-ем положении кодона	244	151	-
Число трансверсий,	100	83	48
из них: в 1-ом положении кодона	10	17	-
во 2-ом положении кодона	4	6	-
в 3-ем положении кодона	86	60	-
Число делеций	-	-	4
Число инсерций	-	-	4
Синонимичные замены (S),	349	215	-
из них: маркирующие таксоны	30	15	-
уникальные	319	200	-
Несинонимичные замены (N),	28	55	-
из них: маркирующие таксоны	5	10	-
уникальные	23	45	-
Отношение транзиций к трансверсиям	2.76	2.34	1.79
Число аминокислотных сайтов	289	194	-
Число переменных аминокислотных сайтов	26	47	-
Число переменных аминокислотных остатков	27	54	-

Таблица 5. Нуклеотидный состав (%) в 1-ом, 2-ом, 3-ем положениях кодонов участка гена COI митохондриальной ДНК бельдюговидных рыб

Вид	1-е положение				2-е положение				3-е положение			
	T	C	A	G	T	C	A	G	T	C	A	G
Среднее значение	19.5	23.3	26.9	30.3	41.7	26.5	16.6	15.2	25.2	37.5	22.9	14.4
Стандартное отклонение	0.35	0.40	0.30	0.17	0.04	0.12	0.03	0.04	0.52	0.77	0.67	0.81
Среднее стандартное отклонение	0.31				0.06				0.69			
Смещение частот нуклеотидов $B=(2/3)\Sigma(b_i-0.25)$ (Irwin et al., 1991)	0.09				0.24				0.17			

В изученном участке гена COI мтДНК видов подотряда Zoarcoidei обнаружено 305 полиморфных нуклеотидных сайтов, 271 из которых оказался филогенетически информативным, а 34 – с уникальными заменами (таблица 4). Как и ожидалось, подавляющее большинство вариабельных нуклеотидных сайтов (260) локализовано в третьем положении кодонов, минимум (8) – во втором, наиболее функционально значимом, положении. Сравнительный анализ нуклеотидных последовательностей гена COI бельдюговидных рыб выявил 376 замен, 330 из которых произошло в третьем положении кодонов и в основном являются молчащими. Замены нуклеотидов в первых и вторых позициях кодонов немногочисленны (37 и 9, соответственно), так как они могут повлиять на функционирование субъединицы 1 цитохром-оксидазы и окислительно-восстановительной системы митохондрии в целом.

Высокие темпы эволюции митохондриального генома основаны, главным образом, на транзиционных различиях. Считается, что самые частые замены в генах, кодирующих белки – это транзиции в третьих позициях кодонов, вторые по частоте – трансверсии в третьих позициях, и затем – молчащие транзиции в некоторых первых кодоновых позициях (Meyer, 1993). Для изученного фрагмента гена COI мтДНК транзиции составляют основную часть наблюдаемых замен – 276, превышая количество трансверсий почти в 3 раза, причем количество пиримидиновых ($C \leftrightarrow T$) транзиций значительно преобладает над пуриновыми ($A \leftrightarrow G$) – 175 и 101, соответственно (таблица 6). Среди 100 обнаруженных трансверсий преобладают изменения типа $A \leftrightarrow C$ (36). Действительно, для гена COI первыми по частоте являются транзиции в третьих положениях кодонов (244), вторыми – трансверсии в третьих положениях (86), и затем – транзиции в первых положениях (27); количество мутаций во втором положении кодона самое низкое – 5 транзиций и 4 трансверсии, замены типа $A \leftrightarrow T$ здесь отсутствуют. Отношение количества транзиций к трансверсиям составило 2.76.

Таблица 6. Типы нуклеотидных замен в 1-ом, 2-ом, 3-ем положениях кодонов участка гена COI митохондриальной ДНК бельдюговидных рыб (N – несинонимичные замены)

Тип замены	1-е положение кодона (N)	2-е положение кодона (N)	3-е положение кодона (N)
Транзиции:			
A-G	11 (10)	2 (1)	88 (0)
C-T	16 (1)	3 (2)	156 (0)
Трансверсии:			
A-T	1 (1)	-	23 (1)
A-C	3 (1)	1 (1)	32 (1)
C-G	2 (2)	2 (2)	16 (0)
T-G	4 (4)	1 (1)	15 (0)

В участке гена COI бельдюговидных рыб обнаружены мутации замещения, вызывающие замены аминокислотных остатков – несинонимичные замены. Из 289 аминокислотных сайтов 26 (9%) оказались вариабельными; в одном аминокислотном сайте произошло 2 замены аминокислотных остатков, вызванные двумя трансверсиями ($G \rightarrow C$ и $G \rightarrow T$) в первом положении кодона; в кодоне 141 замена треонина на валин вызвана 2 нуклеотидными заменами (таблица 7). В первом положении кодона локализована большая часть несинонимичных замен – 19, во втором положении – 7 и в третьем – 2. Вероятно, это связано с тем, что значительно большее количество мутаций замещения в первых позициях кодонов, чем во вторых и третьих позициях, приводит к консервативным заменам аминокислот, не изменяющим функциональных свойств белка. Замены аминокислотных остатков были вызваны 14 транзициями, преимущественно типа $A \leftrightarrow G$ (11), и 14 трансверсиями (5 трансверсий $T \leftrightarrow G$, 4 – $C \leftrightarrow G$, 3 – $A \leftrightarrow C$, 2 – $A \leftrightarrow T$).

Ген COI кодирует первую субъединицу мультимерного белка – цитохромоксидазы с, в состав которого может входить до 13 субъединиц. Этот белок образует IV терминальный комплекс в дыхательной цепи эукариот, который расположен во внутренней мембране митохондрий, катализирует восстановление кислорода и переносит протоны через мембрану. Субъединица COI является базисной частью комплекса, поскольку несет активные сайты, где происходит окисление воды – биядерный центр, образованный из высокоспинного гема а₃ и иона меди (CuB). Кроме того, здесь содержится низкоспинный гем а, который участвует в переносе электронов в биядерный центр, а также два протонных канала D и K, через которые передаются протоны (Lunt et al., 1996).

Таблица 7. Характеристика аминокислотных замен, обнаруженных в участке COI бельдюговидных рыб

№ кодона	Аминокислотная замена	Соответствующая нуклеотидная замена (положение в кодоне)	Таксоны, маркированные аминокислотными заменами
2	Серин → Аспарагин	G-A (2)	
5	Глицин → Аргинин	G-C (1)	
5	Глицин → Тирозин	G-T (1)	
6	Аланин → Глицин	C-G (2)	
13	Изолейцин → Метионин	T-A (3)	
14	Тирозин → Аспарагин	T-A (1)	
16	Валин → Глицин	T-G (2)	
35	Изолейцин → Метионин	C-A (3)	
43	Валин → Изолейцин	G-A (1)	
52	Метионин → Валин	A-G (1)	
68	Серин → Аланин	T-G (1)	Stichaeinae, Chirolophinae, Xiphisterinae
79	Глутаминовая кислота → Лизин	G-A (1)	
93	Серин → Аланин	T-G (1)	
95	Аспарагин → Треонин	A-C (2)	
115	Изолейцин → Валин	A-G (1)	
124	Фенилаланин → Лейцин	T-C (1)	
133	Пролин → Аланин	C-G (1)	
135	Аланин → Треонин	G-A (1)	
136	Изолейцин → Валин	A-G (1)	
137	Серин → Фенилаланин	C-T (2)	
141	Треонин → Валин	A-G (1); C-T (2)	<i>L. schmidtii</i>
150	Валин → Изолейцин	A-G (1)	Neozoarcidae, Eulophiidae
152	Аланин → Глицин	C-G (2)	
159	Лейцин → Метионин	C-A (1)	Eulophiidae
183	Аланин → Серин	G-T (1)	
217	Изолейцин → Валин	A-G (1)	
226	Глутаминовая кислота → Лизин	G-A (1)	

На основе информации о полной аминокислотной последовательности и составе сайтов COI *Lycodes toyamensis* (№ в GenBank BAC23724) было определено, что в последовательность COI, которую кодирует изученный в работе участок гена, входят такие функционально важные части, как протонный канал D, гем а, начало биядерного центра, а также полипептидные домены, отвечающие за связывание с субъединицами II, III, IV, VIa, VIIa, VIII цитохромоксидазы с. Судя по локализации аминокислотных замен (таблица 7), изменения аминокислотных остатков связаны с протонным насосом D (1 замена аминокислотного остатка) и полипептидными связками II (1 замена) и III (2 замены).

Наличие значимых функциональных сайтов означает, что эволюция изученного участка гена COI мтДНК находится под влиянием функционального ограничения, то есть допускаются только такие аминокислотные замены, которые не нарушат функции белка. Учитывая важность

нормальной работы дыхательной цепи митохондрий и ее эволюционную древность, можно предположить, что отбор по этому признаку должен быть стабилизирующим. При сравнении нуклеотидных последовательностей участка гена COI мтДНК бельдюговидных рыб обнаружено 349 синонимичных и 28 несинонимичных нуклеотидных замен. Большая часть мутаций во втором положении кодонов (78%) – несинонимичные. В первом положении количество синонимичных и несинонимичных замен примерно одинаково – 49 и 52%, соответственно. В третьих нуклеотидных позициях кодонов из 330 замен всего 2 несинонимичные (таблица 6). Обнаружено 30 синонимичных и 5 несинонимичных замен, маркирующих таксоны бельдюговидных рыб, а также 319 синонимичных и 23 несинонимичных уникальных замены (таблица 4, 9).

С помощью селективного Z-теста (MEGA6) для гена COI мтДНК подотряда Zoarcoidei определено направление действия естественного отбора (таблица 8). Отрицательная величина дифференциации (Dd) несинонимичной (d_N) и синонимичной (d_S) дистанций, -0.565 ± 0.040 , предполагает отрицательный отбор. При тестировании отсутствия отбора ($d_N = d_S$) получено значение вероятности 0.000 ($P < 0.05$), следовательно, нулевая гипотеза о нейтральности отклоняется. При выдвижении альтернативной гипотезы о положительном отборе ($d_N > d_S$), $P = 1.000$, что означает невозможность отклонения нулевой гипотезы в пользу альтернативной. При выдвижении альтернативной гипотезы об отрицательном отборе ($d_N < d_S$), $P = 0.000$, что позволяет отклонить нулевую гипотезу о нейтральности в пользу альтернативной гипотезы об отрицательном отборе. Таким образом, на ген COI мтДНК подотряда Zoarcoidei действует отрицательный отбор.

Таблица 8. Результаты селективного Z-теста (s.e. – стандартная ошибка)

Параметр	Ген				
	COI	цитохром b	RNF213	родопсин	RAG1
$d_N \pm s.e.$	0.002±0.001	0.027±0.008	0.009±0.003	0.015±0.004	0.007±0.001
$d_S \pm s.e.$	0.567±0.037	0.770±0.060	0.030±0.009	0.027±0.005	0.032±0.005
$Dd \pm s.e.$	-0.565±0.040	-0.744±0.059	-0.021±0.010	-0.012±0.006	-0.025±0.005
$P (d_N = d_S)$	0.000	0.000	0.042	0.027	0.000
$P (d_N > d_S)$	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000
$P (d_N < d_S)$	0.000	0.000	0.023	0.014	0.000

Таблица 9. Нуклеотидные замены участка гена COI митохондриальной ДНК, маркирующие таксоны бельдюговидных рыб

Позиция	Нуклеотидная замена	Положение в кодоне	Таксоны, маркированные нуклеотидными заменами
6	C-T	3	Cebidichthyidae
12	C-T	3	Cebidichthyidae
33	C-T	3	Cebidichthyidae
49	A-C	1	Lycodinae, <i>Gymnelus</i>
138	G-A	3	Eulophiidae, Lycodinae, Gymnelinae, Lycozoarcinae
144	G-T	3	<i>Rhodymenichthys</i>
147	C-A	3	<i>Apodichthys</i>
159	A-T	3	<i>Pholidapus</i>
192	C-G	3	<i>Pseudalectrias</i>
202	T-G	1	Stichaeinae, Chirolophinae, Xiphisterinae
216	C-A	3	Cebidichthyidae
225	T-C	3	Zoarcinae (кроме <i>Z. gillii</i>)
246	C-A	3	<i>Petroschmidtia</i>
274	C-T	1	<i>Askoldia</i>
276	T-A	3	<i>Askoldia</i>
303	C-A	3	<i>Acantholumpenus</i>
318	A-G	3	<i>Gymnelopsis</i>
328	C-T	1	<i>A. alectrolophus</i>
363	A-T	3	<i>Apodichthys</i>
399	C-A	3	<i>Apodichthys</i>
421	A-G	1	<i>L. schmidtii</i>
422	C-T	2	<i>L. schmidtii</i>
426	C-A	3	Neozoarcidae
448	A-G	1	Neozoarcidae, Eulophiidae
460	C-T	1	Cebidichthyidae
475	C-A	1	Eulophiidae
480	C-A	3	<i>Z. gillii</i>
537	C-T	3	Pholidae
624	C-A	3	Cryptacanthodidae
657	C-A	3	Cryptacanthodidae
666	T-A	3	Stichaeinae, Chirolophinae, Xiphisterinae, Alectriinae
798	C-A	3	Lycodinae
836	A-G	3	Opisthocentrinae, Pholidae, Ptilichthyidae
868	G-T	1	Bathymasteridae
869	G-C	2	Bathymasteridae

1.2. Анализ изменчивости фрагмента гена цитохрома b мтДНК

Размер проанализированного участка гена цитохрома b мтДНК – 584 пн, он расположен в пределах 14732-15316 пн в соответствии с нумерацией нуклеотидов полного митохондриального генома *Lycodes toyamensis* (Zoarcidae; Miya et al., 2003).

В таблицах 4 и 10 приведены данные о композиции нуклеотидов в изученной последовательности участка гена цитохрома b мтДНК бельдюговидных рыб. В среднем самая высокая частота у тимина (31%) и цитозина (29.8%), самая низкая – у гуанина (17.7%). Состав нуклеотидов в разных положениях кодонов значительно отличается. В первом положении больше всего гуанина (28.9%), во втором – тимина (39.1%), в третьем – цитозина (43.5%); минимально количество аденина – 20.8%, и гуанина – 16 и 8.3%, в первой, второй и третьей позициях кодонов соответственно (таблица 10). Наиболее смещенная композиция нуклеотидов характерна для третьего положения кодонов (0.27), наименее смещенная – для первого положения (0.11), но эти смещения частот нуклеотидов статистически не значимы ($F = 16.9$, $P = 0.054$). Самый высокий межвидовой полиморфизм последовательностей гена цитохрома b мтДНК бельдюговидных рыб обнаружен для нуклеотидного состава третьей позиции кодонов – величина среднего стандартного отклонения составила 0.69; для первой позиции этот параметр составил 0.41, для второй – самый низкий, 0.19. Нулевая гипотеза о гомогенности состава оснований в переменных нуклеотидных сайтах гена цитохрома b подтверждается: $\chi^2 = 655.453$, $df = 1026$, $P = 1.000$ ($P > 0.05$).

Таблица 10. Нуклеотидный состав (%) в 1-ом, 2-ом, 3-ем положениях кодонов участка гена цитохрома b митохондриальной ДНК бельдюговидных рыб

Вид	1-е положение				2-е положение				3-е положение			
	Т	С	А	Г	Т	С	А	Г	Т	С	А	Г
Среднее значение	27.6	22.7	20.8	28.9	39.1	23.2	21.8	16.0	26.5	43.5	21.8	8.3
Стандартное отклонение	0.38	0.51	0.43	0.32	0.21	0.19	0.25	0.13	0.77	0.81	0.49	0.68
Среднее стандартное отклонение	0.41				0.19				0.68			
Смещение частот нуклеотидов $V = (2/3) \sum (b_i - 0.25)$ (Irwin et al., 1991)	0.11				0.19				0.27			

Сравнительный анализ последовательностей гена цитохрома b мтДНК видов подотряда Zoarcoidei показал, что 203 нуклеотидных сайта переменные, из них 198 позиций филогенетически информативные; 39, 12 и 151 полиморфных нуклеотидных позиций обнаружено в первом, втором и третьем положениях кодонов, соответственно (таблица 4). Большая часть из 277 нуклеотидных замен произошла в третьем положении кодонов, среди них 151 транзиция и 60 трансверсий. Как и ожидалось, значительно меньше мутаций в функционально важных первой и второй позициях – 49 и 17, соответственно; при этом в первых позициях выявлено 32 транзиции и 17 трансверсий, во втором – 11 транзиций и 6 трансверсий.

Самыми распространенными нуклеотидными заменами являются пиримидиновые $C \leftrightarrow T$ транзиции (132), которые более чем в два раза преобладают над пуриновыми $A \leftrightarrow G$. Среди трансверсий преобладают замены типа $A \leftrightarrow C$ – таких замен 29; меньше всего $T \leftrightarrow G$ замен – 12. Для участка гена цитохрома b мтДНК бельдюговидных рыб первыми по частоте оказались транзиции в третьих положениях кодонов (151), вторыми – трансверсии в третьих положениях (60), затем – транзиции в первых положениях (32); самое низкое количество мутаций обнаружено во втором положении кодона (17), замены типа $A \leftrightarrow T$ и $T \leftrightarrow G$ здесь отсутствуют (таблица 11). Отношение количества транзиций к трансверсиям в среднем составило 2.34.

Таблица 11. Типы нуклеотидных замен в 1-ом, 2-ом, 3-ем положениях кодонов участка гена цитохрома b митохондриальной ДНК бельдюговидных рыб

Тип замены	1-е положение кодона (N)	2-е положение кодона (N)	3-е положение кодона (N)
Транзиции:			
A-G	18 (18)	4 (4)	40 (0)
C-T	14 (4)	7 (6)	111 (0)
Трансверсии:			
A-T	5 (5)	-	16 (0)
A-C	6 (6)	2 (2)	21 (0)
C-G	3 (3)	4 (4)	14 (0)
T-G	3 (3)	-	9 (0)

Изученный фрагмент гена цитохрома b кодирует 194 аминокислотных позиции, из которых 47 (24%) оказались полиморфными. Всего обнаружено 54 замены аминокислотных остатков; в восьми кодонах (7, 10, 29, 128, 134, 143, 177 и 180) произошло по 2 замены аминокислотных остатков; в кодоне 10 замена цистеина на аланин связана с 2 нуклеотидными заменами (таблица 12). В первом положении кодона локализована большая часть несинонимичных замен – 39, во втором положении – 16, в третьем – ни одной. Замены аминокислотных остатков были вызваны 32 транзициями, преимущественно типа $A \leftrightarrow G$ (22), и 23 трансверсиями (8 трансверсий типа $A \leftrightarrow C$, 7 – $C \leftrightarrow G$, 5 – $A \leftrightarrow T$, 3 – $T \leftrightarrow G$) (таблица 11).

Таблица 12. Характеристика аминокислотных замен, обнаруженных в участке цитохрома b бельдюговидных рыб

№ кодона	Аминокислотная замена	Соответствующая нуклеотидная замена (положение в кодоне)	Таксоны, маркированные аминокислотными заменами
6	Валин → Изолейцин	G-A (1)	
7	Глицин → Аспарагин	G-A (1)	
7	Глицин → Аспарагиновая кислота	G-A (2)	
9	Изолейцин → Лейцин	A-C (1)	
10	Цистеин → Аланин	T-G (1); G-C (2)	<i>Gymnelopsis</i>
10	Цистеин → Серин	T-A (1)	<i>Krusensterniella</i>

Продолжение таблицы 12

№ кодона	Аминокислотная замена	Соответствующая нуклеотидная замена (положение в кодоне)	Таксоны, маркированные аминокислотными заменами
18	Лейцин → Фенилаланин	C-T (1)	
21	Аспарагин → Серин	A-G (2)	<i>Gymnelopsis</i>
29	Фенилаланин → Серин	T-C (2)	
29	Фенилаланин → Лейцин	T-C (1)	
36	Метионин → Лейцин	A-C (1)	
38	Изолейцин → Валин	A-G (1)	
39	Глицин → Аланин	G-C (2)	<i>Pseudalectrias</i>
41	Глицин → Глутаминовая кислота	G-A (2)	
49	Тирозин → Гистидин	T-C (1)	<i>Z. gillii</i>
52	Треонин → Аланин	A-G (1)	<i>A. alectrolophus</i>
54	Аспарагин → Треонин	A-C (2)	
55	Валин → Изолейцин	G-A (1)	
58	Валин → Изолейцин	G-A (1)	
60	Метионин → Лейцин	C-T (1)	
61	Лейцин → Валин	C-G (1)	
65	Метионин → Валин	A-G (1)	
96	Изолейцин → Валин	A-G (1)	
99	Серин → Аланин	T-G (1)	
104	Изолейцин → Валин	A-G (1)	
116	Треонин → Аланин	A-G (1)	<i>Lycogrammoides</i>
120	Аланин → Треонин	G-A (1)	
128	Валин → Изолейцин	G-A (1)	
128	Валин → Лейцин	G-C (1)	
129	Изолейцин → Валин	A-G (1)	<i>Pholis</i>
131	Глицин → Аланин	G-C (2)	
133	Треонин → Серин	A-T (1)	
134	Метионин → Лейцин	A-C (1)	
134	Метионин → Фенилаланин	A-T (1)	
138	Лейцин → Изолейцин	C-A (1)	
140	Лейцин → Изолейцин	C-A (1)	
143	Треонин → Серин	A-T (1)	
143	Треонин → Валин	A-G (1)	
146	Аспарагин → Треонин	A-C (2)	
154	Аспарагиновая кислота → Аспарагин	G-A (1)	
155	Аланин → Валин	C-T (2)	<i>Z. gillii</i>
158	Изолейцин → Валин	A-G (1)	
173	Аланин → Метионин	C-T (2)	<i>Lycogrammoides</i>
176	Лейцин → Аланин	T → C (2)	
177	Валин → Лейцин	G-C (1)	
177	Валин → Изолейцин	G-A (1)	
178	Глицин → Треонин	G-A (1)	
178	Глицин → Аланин	G-C (2)	
180	Треонин → Аланин	A-G (1)	
180	Треонин → Серин	A-T (1)	

Продолжение таблицы 12

№ кодона	Аминокислотная замена	Соответствующая нуклеотидная замена (положение в кодоне)	Таксоны, маркированные аминокислотными заменами
181	Аланин → Валин	C-T (2)	
182	Лейцин → Изолейцин	C-A (1)	
183	Аланин → Серин	G-T (1)	
186	Серин → Фенилаланин	C-T (2)	
188	Аспарагин → Серин	A-G (2)	

Цитохром b является частью комплекса III (убихинол-цитохром с-оксидоредуктазы), или так называемого цитохром bc₁-комплекса – мультимерного белка из 11 субъединиц, входящего в дыхательную цепь митохондрий. Из всех белков комплекса III только цитохром b кодируется в мтДНК. Цитохром b включает в себя трансмембранную часть из 8 доменов (спиралей) A-H, два окислительно-восстановительных центра для связывания убихинона – Q_o и Q_i, два гема b-типа – гем bL с низким и гем bH с высоким редокс-потенциалами. Функция цитохром bc₁-комплекса заключается в том, что он катализирует перенос двух электронов с убихинона на две молекулы цитохрома c, выкачивая при этом два протона из митохондриального матрикса.

На основе данных о полной аминокислотной последовательности и составе аминокислотных сайтов цитохрома b *Lycodes toyamensis* (№ в GenBank NP740113) установлено, что в последовательность цитохрома b, которую кодирует изученный участок гена, входят такие функционально значимые части белка, как центры Q_o и Q_i, гемы bL и bH, 4 трансмембранных домена. Известно, что центры Q_o и Q_i относятся к консервативным участкам цитохрома b, а большинство вариабельных аминокислотных позиций локализуется в пределах трансмембранной части, представленной восьмью доменами (Irwin et al., 1991). Судя по характеристике аминокислотных замен во фрагменте цитохрома b бельдюговидных рыб (таблица 12), 23 изменения в аминокислотной последовательности затронули трансмембранные домены, 8 – гем bH, 2 – окислительно-восстановительный центр Q_o, 1 – гем bL.

При сравнении нуклеотидных последовательностей участка гена цитохрома b выявлено 215 синонимичных и 55 несинонимичных нуклеотидных замен. 94% мутаций во втором положении кодонов – несинонимичные. В первом положении доля синонимичных и несинонимичных замен составила 21% и 79%, соответственно (таблица 11). Обнаружено 25 замен (15 синонимичных и 10 несинонимичных), маркирующих таксоны бельдюговидных рыб, и 245 уникальных замен (200 синонимичных и 45 несинонимичных) (таблицы 4, 13).

С помощью селективного Z-теста (MEGA6) для гена цитохрома b мтДНК подотряда Zoarcoidei определено направление действия отбора (таблица 8). Отрицательная величина дифференциации (Dd) несинонимичной (d_N) и синонимичной (d_S) дистанций, -0.744 ± 0.059 ,

предполагает отрицательный отбор. При тестировании отсутствия отбора ($d_N = d_S$) вероятность составила 0.000 ($P < 0.05$), следовательно, нулевая гипотеза о нейтральности отклоняется. При выдвижении альтернативной гипотезы о положительном отборе ($d_N > d_S$), $P = 1.000$, что означает невозможность отклонения нулевой гипотезы в пользу альтернативной. При выдвижении альтернативной гипотезы об отрицательном отборе ($d_N < d_S$), $P = 0.000$, что позволяет отклонить нулевую гипотезу о нейтральности в пользу альтернативной гипотезы об отрицательном отборе. Таким образом, на ген цитохрома b мтДНК таксонов подотряда Zoarcoidei действует отрицательный отбор.

Таблица 13. Нуклеотидные замены участка гена цитохрома b митохондриальной ДНК, маркирующие таксоны бельдюговидных рыб

Позиция	Нуклеотидная замена	Положение в кодоне	Таксоны, маркированные нуклеотидными заменами
28	T-G	1	<i>Gymnelopsis</i>
28	T-A	1	<i>Krusensterniella</i>
29	G-C	2	<i>Gymnelopsis</i>
33	G-C	3	<i>Azygopterus</i>
62	A-G	2	<i>Gymnelopsis</i>
72	C-A	3	Gymnelinae (кроме <i>Gymnelopsis</i> и <i>Gymnelus</i>)
116	G-C	2	<i>Pseudalectrias</i>
145	T-C	1	<i>Z. gillii</i>
154	A-G	1	<i>A. alectrolophus</i>
171	T-G	3	<i>Rhodymenichthys</i>
219	G-C	3	Cryptacanthodidae, Zaproridae, Lumpeninae
270	C-G	3	<i>Apodichthys</i>
321	C-G	3	Bathymasteridae
346	A-G	1	<i>Lycogrammoides</i>
385	A-G	1	<i>Pholis</i>
396	C-A	3	<i>Azygopterus</i>
414	T-A	3	Anarhichadidae
414	T-G	3	Bathymasteridae
418	C-T	1	<i>Acantholumpenus</i>
432	C-G	3	Cebidichthyidae
464	C-T	2	<i>Z. gillii</i>
518	C-T	2	<i>Lycogrammoides</i>
525	A-C	3	<i>Apodichthys</i>
527	T-C	2	<i>Z. gillii</i>
544	C-T	1	Cebidichthyidae

1.3. Анализ изменчивости фрагмента гена 16S рРНК мтДНК

Секвенированный участок гена 16S рРНК мтДНК находится в пределах 2193-2783 пн в соответствии с нумерацией нуклеотидов полного митохондриального генома *Lycodes toyamensis* (Miya et al., 2003) и имеет длину 594 пн.

Судя по данным о составе нуклеотидов, приведенным в таблице 14, самая высокая частота в последовательности фрагмента гена 16S рРНК бельдюговидных рыб у аденина – 29.4%. Остальные три типа оснований представлены практически одинаково – 23% гуанина, 23.5% тимина и 24.1% цитозина. Значение смещения частот нуклеотидов в этом гене составляет 0.058. Средняя величина стандартного отклонения, отражающего степень межвидовой изменчивости состава нуклеотидов, составила для гена 16S рРНК бельдюговидных рыб 0.28. Нулевая гипотеза о гомогенности состава оснований в вариабельных нуклеотидных сайтах гена 16S рРНК подтверждается: $\chi^2 = 33.945$, $df = 1026$, $P = 1.000$ ($P > 0.05$).

Таблица 14. Нуклеотидный состав (%) участка гена 16S рРНК митохондриальной ДНК бельдюговидных рыб

Параметры	Т	С	А	Г
Среднее значение	23.5	24.1	29.4	23.0
Стандартное отклонение	0.26	0.27	0.32	0.25
Среднее стандартное отклонение	0.28			
Смещение частот нуклеотидов $B=(2/3)\Sigma(b_i-0.25)$ (Irwin et al., 1991)	0.058			

Из 112 полиморфных нуклеотидных сайтов, зафиксированных во фрагменте митохондриального гена 16S рРНК, 98 оказались филогенетически информативными (таблица 4). При сравнении нуклеотидных последовательностей гена 16S рРНК бельдюговидных рыб обнаружено 134 замены нуклеотидов, из них – 86 транзиций и 48 трансверсий. Пуриновые транзиции $A \leftrightarrow G$ незначительно преобладают над пиримидиновыми $C \leftrightarrow T$ – 49 и 37, соответственно. Выявлено 22 трансверсии типа $A \leftrightarrow C$, следующие по частоте встречаемости – трансверсии $A \leftrightarrow T$ (15), меньше всего замен типа $T \leftrightarrow G$ и $C \leftrightarrow G$ – 5 и 6, соответственно (таблица 15). Отношение транзиций к трансверсиям составило в среднем 1.79. Помимо замен нуклеотидов в последовательности гена 16S рРНК произошло 8 мутаций длины. В позициях 20, 26, 57 и 283 наблюдались однонуклеотидные делеции – исчезли цитозин, аденин и два тимина. В позициях 263, 275, 294 и 369 обнаружены инсерции – появились аденин, два тимина и цитозин.

Таблица 15. Локализация и типы мутационных событий в участке гена 16S рРНК митохондриальной ДНК бельдюговидных рыб

Локализация	Транзиции		Трансверсии				Делеции			Инсерции			Всего
	A-G	C-T	A-T	A-C	C-G	T-G	C	T	A	C	T	A	
Домен IV (209 пн)													
петли (91 пн)	9	7	5	4	-	1	1	1	-	-	-	-	28
стебли (118 пн):													
стебель 22	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
стебель 28	-	4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	4
стебель 29	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
стебель 31	2	1	1	-	-	-	-	-	1	-	-	-	5
стебель 34	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2
стебель 37	1	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3
Домен V (385 пн)													
петли (184 пн)	24	15	6	13	4	4	-	1	-	1	2	1	71
стебли (201 пн):													
стебель 39	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2
стебель 40	4	4	1	5	1	1	-	-	-	-	-	-	16
стебель 42	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
стебель 44	2	3	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	6
стебель 46	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
стебель 47	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
Всего:	49	37	15	22	5	6	1	2	1	1	2	1	142

Рибосомы играют важную роль в синтезе белка. РНК-компоненты рибосомы отвечают за взаимодействие с аминокислот-тРНК и мРНК, участвуют в связывании факторов инициации, элонгации и терминации синтеза, в формировании пептидной связи. Биологическая активность рРНК зависит от структурной конформации молекулы, т.е. от вторичных и третичных взаимосвязей. Модель вторичной структуры 16S субъединицы рРНК включает 6 доменов, образованных благодаря вторичным взаимодействиям между нуклеотидными последовательностями стеблевых участков, которых насчитывают 53 (Burk et al., 2002). Каждый домен состоит из одноцепочечных и двухцепочечных участков – петель и стеблей.

Консервативными последовательностями в митохондриальных генах рибосомных РНК являются те, которые кодируют синтез стеблей, поскольку при формировании вторичной структуры рРНК именно они образуют двухцепочечные регулярные участки в строгом соответствии с принципом комплементарности. Большинство функциональных сайтов в рРНК картированы в консервативных областях. К таким регионам относятся – сайт связывания домена III для сборки рибосомных белков; нуклеотидные сайты домена IV, участвующие во взаимодействии субъединиц и пептидилтрансферазной реакции; пептидилтрансферазный центр домена V; сайт связывания фактора элонгации домена VI.

С использованием модели вторичной структуры 16S рРНК из работы (Burk et al., 2002) было определено, что изученная часть рРНК включает такие функционально важные области,

как стебли 22, 28-37 домена IV и стебли 38-49 домена V, а также многочисленные одноцепочечные петлевые структуры. Размер стеблевых и петлевых участков оказался примерно равным – 319 и 275 пн, соответственно. Известно, что относительные скорости нуклеотидных замен различаются в стеблевых и петлевых областях, одноцепочечные регионы эволюционируют в 2 раза быстрее, чем двухцепочечные (Burk et al., 2002). В петлевых участках обнаружено в 2 раза больше, чем в стеблях, мутационных изменений – 99; из них – 55 транзиций, с доминированием пуриновых $A \leftrightarrow G$, и 37 трансверсий, среди которых преобладают замены типа $A \leftrightarrow C$. Из 8 мутаций длины 7 произошло в петлевых структурах и только 1 делеция – в начале нуклеотидной последовательности стебля 31 домена IV. В стеблевых областях выявлено 43 мутационных события; при этом больше транзиций (31), чем трансверсий (11). Количество пуриновых и пиримидиновых транзиций практически одинаково, а среди трансверсий преобладают замены типа $A \leftrightarrow T$ и $A \leftrightarrow C$ (таблица 15).

В последовательностях гена 16S рРНК обнаружены 53 нуклеотидных изменения (в том числе 6 мутаций длины), маркирующих определенные таксоны бельдюговидных рыб (таблица 16).

Таблица 16. Нуклеотидные замены участка гена 16S рРНК митохондриальной ДНК, маркирующие таксоны бельдюговидных рыб

Позиция	Нуклеотидная замена	Таксоны, маркированные нуклеотидными заменами
17	A-G	<i>Z. elongatus</i> , <i>Z. fedorovi</i> , <i>Z. viviparus</i>
20	Делеция C	<i>A. coralinus</i> , <i>D. burgeri</i> , <i>Z. americanus</i>
24	A-T	<i>Z. americanus</i> , <i>Z. gillii</i>
26	Делеция A	<i>L. pumilus</i>
27	A-G	Zoarcinae (кроме <i>Z. gillii</i>)
54	T-G	Cebidichthyidae
56	T-C	Cebidichthyidae
57	Делеция T	<i>Lycodapus</i>
78	T-C	Neozoarcidae
80	G-A	<i>Lycogrammoides</i>
149	T-A	<i>L. nigrocaudatus</i>
151	A-G	<i>A. hollandi</i>
162	T-C	<i>Apodichthys</i>
177	A-G	Anarhichadidae, Lycozoarcinae, Gymnelinae, Lycodinae
205	A-T	Cebidichthyidae
207	A-G	<i>E. hexagrammus</i>
207	A-T	Cebidichthyidae
209	A-C	<i>A. gallinus</i> , <i>A. alectrolophus</i> , <i>A. insignis</i>
238	T-G	<i>Z. gillii</i>
245	C-T	<i>L. schmidtii</i>
246	A-C	<i>Rhodymenichthys</i>
247	A-G	<i>Rhodymenichthys</i>
250	C-G	<i>Hadropareia</i>

Продолжение таблицы 16

Позиция	Нуклеотидная замена	Таксоны, маркированные нуклеотидными заменами
250	С-А	<i>Magadanichthys</i>
254	Т-С	Ptilichthyidae
257	Т-С	Ptilichthyidae
263	Инсерция А	<i>Gymnelopsis</i> , <i>Krusensterniella</i>
267	С-А	<i>L. maculatus</i>
272	А-С	<i>Apodichthys</i>
281	А-С	Zoarcidae, Lycodinae, Lycozoarcinae
282	С-А	Pholidae, Ptilichthyidae
282	С-Г	Opisthocentrinae
283	Т-А	Neozoarcidae
283	Делеция Т	<i>Z. fedorovi</i> , <i>Z. viviparus</i>
296	А-С	Cryptacanthodidae
298	С-А	<i>Askoldia</i>
298	С-Г	<i>Pseudalectrias</i>
298	С-Т	Pholidae
303	С-А	Neozoarcidae
307	А-Т	Cebidichthyidae
307	А-С	<i>S. nevelskoi</i>
328	Г-А	<i>Gymnelopsis</i> , <i>Krusensterniella</i>
351	Г-А	<i>A. coralinus</i>
369	Инсерция С	<i>Gymnelopsis</i> , <i>Krusensterniella</i>
377	А-Г	Stichaeinae, Chirolophinae, Alectriinae, Xiphisterinae, <i>Xererpes</i>
381	А-Т	Cebidichthyidae
386	С-Г	<i>Apodichthys</i>
386	С-А	Chirolophinae
390	Г-А	Gymnelinae
418	С-А	<i>Z. gillii</i>
439	А-Г	<i>A. coralinus</i>
443	Г-А	<i>Krusensterniella</i>
500	Г-А	<i>Opisthocentrus</i>

2. Анализ изменчивости нуклеотидных последовательностей генов ядерной ДНК

2.1. Анализ изменчивости фрагмента гена RNF213 ядерной ДНК

Секвенированный участок гена RNF213 ядерного генома имеет длину 628 пн и находится в пределах 4318-4947 пн согласно нумерации нуклеотидов полной последовательности этого гена у *Danio rerio* (отряд Cypriniformes, семейство Cyprinidae) (№ в GenBank XM001920995).

Результаты анализа композиции оснований фрагмента гена RNF213 приведены в таблицах 17 и 18. В среднем в последовательности этого ядерного гена больше аденина (29.5%), тимин и гуанин представлены почти одинаково (25 и 25.3%, соответственно), частота цитозина самая низкая (20.2%). Распределение нуклеотидов по положениям кодонов неравномерно: в первом

Таблица 17. Параметры изменчивости нуклеотидных последовательностей генов RNF213, родопсина, RAG1 ядерной ДНК бельдюговидных рыб

Показатель	Ген		
	RNF213	Родопсин	RAG1
Количество изученных экземпляров	291	230	108
Число нуклеотидных позиций (пн),	628	735	1295
из них: стабильных	490	592	1016
с уникальными заменами	44	26	112
филогенетически информативных	94	117	167
Число переменных нуклеотидных сайтов,	138	143	279
из них: в 1-ом положении кодона	25	31	66
во 2-ом положении кодона	21	16	37
в 3-ем положении кодона	92	96	176
Нуклеотидный состав (в %):			
А	29.5	16.1	24.7
Т	25	23.8	21.3
С	20.2	32.1	24.6
Г	25.3	28.0	29.4
Число транзиций,	96	92	175
из них: в 1-ом положении кодона	15	20	39
во 2-ом положении кодона	15	10	23
в 3-ем положении кодона	66	62	113
Число трансверсий,	65	80	119
из них: в 1-ом положении кодона	13	19	38
во 2-ом положении кодона	11	11	19
в 3-ем положении кодона	41	50	62
Число делеций	-	-	1
Синонимичные замены (S),	104	112	171
из них: маркирующие таксоны	16	28	69
уникальные	88	84	102
Несинонимичные замены (N),	57	60	123
из них: маркирующие таксоны	11	18	38
уникальные	46	42	85
Отношение транзиций к трансверсиям	1.48	1.15	1.47
Число аминокислотных сайтов	209	245	431
Число переменных аминокислотных сайтов	42	47	95
Число переменных аминокислотных остатков	56	60	122

положении значительно превалирует аденин (37.5%), во втором – тимин (33.2%), в третьем – количество тимина, цитозина и гуанина примерно равное (27.6, 26.9 и 26%); меньше всего в первом положении тимина и цитозина (14.3 и 16.2%), во втором – цитозина и гуанина (17.5 и 18%), в третьем – аденина (19.5%). Смещение частот нуклеотидов не значимо ($F = 10.25$, $P = 0.086$); составляет 0.26, 0.33 и 0.073 для первого, второго и третьего положения кодонов, соответственно. Значение стандартного отклонения, показывающее уровень межвидовой изменчивости состава нуклеотидов, самое низкое в первой позиции кодонов (0.29); третья позиция характеризуется максимальной композиционной вариабельностью (0.62) последовательностей гена RNF213 ядерной ДНК бельдюговидных рыб (таблица 18). Нулевая гипотеза о стационарности состава оснований в вариабельных нуклеотидных сайтах гена RNF213 подтверждается: $\chi^2 = 30.233$, $df = 822$, $P = 1.000$ ($P > 0.05$).

Таблица 18. Нуклеотидный состав (%) в 1-ом, 2-ом, 3-ем положениях кодонов участка гена RNF213 ядерной ДНК бельдюговидных рыб

Вид	1-е положение				2-е положение				3-е положение			
	Т	С	А	G	Т	С	А	G	Т	С	А	G
Среднее значение	14.3	16.2	37.5	32.0	33.2	17.5	31.3	18.0	27.6	26.9	19.5	26.0
Стандартное отклонение	0.31	0.51	0.25	0.12	0.35	0.32	0.33	0.30	0.45	0.88	0.60	0.56
Среднее стандартное отклонение	0.29				0.33				0.62			
Смещение частот нуклеотидов $B = (2/3) \sum (b_i - 0.25)$ (Irwin et al., 1991)	0.26				0.19				0.073			

В участке гена RNF213 ядерной ДНК видов подотряда Zoarcoidei обнаружено 138 вариабельных нуклеотидных сайтов, 94 из которых оказались филогенетически информативными, а 44 – с уникальными заменами (таблица 17). Большая часть полиморфных сайтов локализована в третьем положении кодонов – 92, во втором положении – 21, в первом – 25. Сравнительный анализ нуклеотидных последовательностей гена RNF213 бельдюговидных рыб показал присутствие 161 замены; в третьем положении кодонов произошло 107 мутаций, во втором – 26, в первом – 28.

Основную часть замен в участке гена RNF213 составляют транзиции – 96, при этом количество пиримидиновых ($C \leftrightarrow T$) и пуриновых ($A \leftrightarrow G$) транзиций примерно равное – 49 и 47, соответственно (таблица 19). Среди 65 выявленных трансверсий незначительно преобладают изменения типа $A \leftrightarrow C$ (19), количество остальных типов трансверсий практически одинаковое (15-16). Как и для митохондриальных генов, кодирующих белки, для

изученного фрагмента гена RNF213 первыми по частоте оказались транзиции в третьих позициях кодонов (66), вторыми – трансверсии в третьих позициях (41); транзиции и трансверсии в первых и вторых позициях представлены почти одинаково – 15, 15, 13 и 11, соответственно. Отношение числа транзиций к числу трансверсий для данного ядерного гена составило 1.48 (таблица 17).

Таблица 19. Типы нуклеотидных замен в 1-ом, 2-ом, 3-ем положениях кодонов участка гена RNF213 ядерной ДНК бельдюговидных рыб

Тип замены	1-е положение кодона (N)	2-е положение кодона (N)	3-е положение кодона (N)
Транзиции:			
A-G	12 (12)	8 (7)	27 (0)
C-T	3 (1)	7 (6)	39 (1)
Трансверсии:			
A-T	2 (2)	5 (4)	8 (1)
A-C	4 (4)	3 (3)	12 (2)
C-G	5 (5)	2 (2)	8 (1)
T-G	2 (2)	1 (0)	13 (4)

В последовательности из 209 аминокислот, кодируемых участком гена RNF213, обнаружено 42 полиморфных сайта, в которых имели место 56 замен аминокислот (таблица 16). В шести аминокислотных сайтах произошло по 2 замены аминокислотных остатков, в одном сайте – 3 замены, в двух сайтах – по 4 замены; в 57 кодоне замена глицина на аспарагин вызвана 2 мутациями нуклеотидов (таблица 20). Замены аминокислотных остатков обусловлены 27 транзициями, большей частью типа A ↔ G (19), и 30 трансверсиями (6 трансверсий типа T ↔ G, 7 – A ↔ T, 8 – C ↔ G, 9 – A ↔ C). Большая часть несинонимичных замен локализована в первом (26) и втором (22) положениях кодонов, в третьем – всего 9 таких замен (таблица 19).

Таблица 20. Характеристика аминокислотных замен, обнаруженных в участке RNF213 бельдюговидных рыб

№ кодона	Аминокислотная замена	Соответствующая нуклеотидная замена (положение в кодоне)	Таксоны, маркированные аминокислотными заменами
2	Аргинин → Глицин	C-G (1)	
2	Аргинин → Гистидин	G-A (2)	
9	Глицин → Аланин	G-C (2)	
13	Лейцин → Глутамин	T-A (2)	Bathymasteridae
14	Пролин → Аргинин	C-G (2)	
14	Пролин → Лейцин	C-T (3)	
16	Глутаминовая кислота → Глицин	A-G (2)	Zoarcinae, <i>Gymnelus</i>

Продолжение таблицы 20

№ кодона	Аминокислотная замена	Соответствующая нуклеотидная замена (положение в кодоне)	Таксоны, маркированные аминокислотными заменами
17	Глутамин → Гистидин	G-T (3)	
18	Аспарагин → Лизин	C-A (3)	Lycodinae
20	Валин → Изолейцин	G-A (1)	
23	Изолейцин → Валин	A-G (1)	
24	Глутаминовая кислота → Аспарагиновая кислота	G-C (3)	
26	Изолейцин → Треонин	T-C (2)	
27	Серин → Треонин	T-A (1)	
30	Валин → Изолейцин	G-A (1)	
35	Валин → Изолейцин	G-A (1)	Zoarcinae, Lycodinae, <i>Gymnelus</i>
38	Лизин → Метионин	A-T (2)	Zoarcinae, Lycodinae, <i>Gymnelus</i>
39	Валин → Аланин	T-C (2)	
45	Лизин → Треонин	A-C (2)	
53	Изолейцин → Валин	A-G (1)	
54	Аспарагин → Аспарагиновая кислота	A-G (1)	
57	Глицин → Серин	G-A (1)	
57	Глицин → Цистеин	G-T (1)	
57	Глицин → Аспарагиновая кислота	G-A (2)	
57	Глицин → Аспарагин	G-A (1, 2)	
59	Пролин → Глутамин	C-A (2)	
59	Пролин → Серин	C-T (1)	
62	Глутаминовая кислота → Аспарагиновая кислота	A-C (3)	Bathymasteridae
66	Аргинин → Лизин	G-A (2)	
70	Валин → Цистеин	G-T (1)	Eulophiidae
71	Лейцин → Валин	C-G (1)	Zoarcinae (кроме <i>Z. gillii</i> и <i>Z. americanus</i>)
74	Глутамин → Лизин	C-A (1)	
74	Глутамин → Гистидин	G-T (3)	
96	Изолейцин → Треонин	T-C (2)	
127	Аргинин → Глутамин	G-A (2)	
152	Треонин → Аланин	A-G (1)	
158	Глутаминовая кислота → Глутамин	G-C (1)	Gymnelinae (кроме <i>Gymnelus</i>)
159	Валин → Аспарагиновая кислота	T-A (2)	
159	Валин → Аланин	T-C (2)	
159	Валин → Гистидин	G-C (1)	
159	Валин → Треонин	G-A (1)	
163	Валин → Изолейцин	G-A (1)	
163	Валин → Аланин	T-C (2)	
163	Валин → Аспарагин	T-A (2)	
165	Глутамин → Метионин	C-A (1)	Bathymasteridae
166	Глутамин → Лизин	C-A (1)	
167	Аспарагиновая кислота → Гистидин	G-C (1)	

Продолжение таблицы 20

№ кодона	Аминокислотная замена	Соответствующая нуклеотидная замена (положение в кодоне)	Таксоны, маркированные аминокислотными заменами
171	Аспарагиновая кислота → Глицин	A-G (2)	Zaproridae
186	Серин → Цистеин	A-T (1)	
195	Лизин → Аспарагин	G-T (3)	
198	Аспарагин → Лизин	T-A (3)	
198	Аспарагин → Аргинин	T-G (3)	
201	Серин → Аргинин	A-C (1)	
203	Треонин → Изолейцин	C-T (2)	
203	Треонин → Аспарагин	C-A (2)	
205	Аспарагин → Аспарагиновая кислота	A-G (1)	

Ген RNF213, или Ring Finger Protein 213, довольно подробно изучен только у человека. Определено, что он является геном восприимчивости к болезни Моямая – редкому сосудистому расстройству внутричерепных артерий. Кроме того, предполагается, что этот ген участвует в качестве транслокационного переносчика в образовании анапластической клеточной лимфомы и воспалительной миофибробластической опухоли. У человека он расположен в хромосоме 17 открытой рамки считывания 27. Белок RNF213 содержит 5256 аминокислот и включает 3 основные функциональные области – домен ring finger с функцией убиквитинлигазы, домен деградации редуктазы HMG-CoA и домен AAA, имеющий АТФазную активность (Kamada et al., 2011; Liu et al., 2011). В одном из исследований показано, что поражение гомологов RNF213 у рыбы *Danio rerio* вызывает нарушение развития сосудов – образование аномальных стенок и прорастание сосудов, в частности, в области головы (Liu et al., 2011). Полная длина этого гена у *Danio rerio* составляет 13200 пн, он локализован в хромосоме 3.

На основе данных об аминокислотной последовательности и составе аминокислотных сайтов участка RNF213 *Anarhichas lupus* (№ в GenBank EU638169) установлено, что в последовательность RNF213, которую кодирует изученный в работе фрагмент гена, входят такие части белка, как домен AAA, АТФ-связывающий сайт, а также walker мотивы А и В. Судя по локализации аминокислотных замен (таблица 20), изменения затронули только домен AAA, отвечающий за АТФазную активность – у бельдюговидных рыб в этой области белка RNF213 произошло 19 замен аминокислотных остатков.

Сравнительный анализ нуклеотидных последовательностей фрагмента гена RNF213 выявил 104 синонимичных и 57 несинонимичных нуклеотидных замен. Доля несинонимичных замен в первом, втором и третьем положениях кодонов составила 96%, 92% и 8%, соответственно (таблица 19). Обнаружено 16 синонимичных и 11 несинонимичных замен,

ассоциированных с группами родственных таксонов бельдюговидных рыб (таблица 17, 21). Уникальных замен – 134 (88 синонимичных и 46 несинонимичных).

С помощью Z-теста (MEGA6) для гена RNF213 яДНК подотряда Zoarcoidei определен вид отбора (таблица 8). Отрицательная величина дифференциации (Dd) несинонимичной (d_N) и синонимичной (d_S) дистанций, -0.021 ± 0.010 , предполагает отрицательный отбор. При тестировании отсутствия отбора ($d_N = d_S$) вероятность составила 0.042 ($P < 0.05$), следовательно, нулевая гипотеза о нейтральности отклоняется. При выдвижении альтернативной гипотезы о положительном отборе ($d_N > d_S$), $P = 1.000$, что означает невозможность отклонения нулевой гипотезы в пользу альтернативной. При выдвижении альтернативной гипотезы об отрицательном отборе ($d_N < d_S$), $P = 0.023$, что позволяет отклонить нулевую гипотезу о нейтральности в пользу альтернативной гипотезы об отрицательном отборе. Таким образом, на ген RNF213 яДНК таксонов подотряда Zoarcoidei действует отрицательный отбор.

Таблица 21. Нуклеотидные замены участка гена RNF213 ядерной ДНК, маркирующие таксоны бельдюговидных рыб

Позиция	Нуклеотидная замена	Положение в кодоне	Таксоны, маркированные нуклеотидными заменами
38	T-A	2	Bathymasteridae
47	A-G	2	Zoarcinae, <i>Gymnelus</i>
54	C-A	3	Lycodinae
60	T-A	3	Chirolophinae
103	G-A	1	Zoarcinae, Lycodinae, <i>Gymnelus</i>
113	A-T	2	Zoarcinae, Lycodinae, <i>Gymnelus</i>
118	T-C	1	Bathymasteridae
170	G-A	2	Zoarcidae, Aletriinae
180	A-G	3	Zoarcinae, Lycozoarcinae
186	A-C	3	Bathymasteridae
208	G-T	1	Eulophiidae
209	T-G	2	Eulophiidae
211	C-G	1	Zoarcinae (кроме <i>Z. gillii</i> и <i>Z. americanus</i>)
228	T-C	3	Aletriinae
336	A-T	3	Gymnelinae (кроме <i>Gymnelus</i>)
390	A-C	3	Lycodinae
396	C-T	3	Zoarcinae
423	A-G	3	Bathymasteridae
438	T-G	3	Zoarcinae (кроме <i>Z. americanus</i>)
471	A-T	3	Eulophiidae
472	G-C	1	Gymnelinae (кроме <i>Gymnelus</i>)
483	T-G	3	Zoarcinae (кроме <i>Z. gillii</i> и <i>Z. americanus</i>)
493	C-A	1	Bathymasteridae
494	A-T	2	Bathymasteridae
498	A-G	3	Zoarcidae, Anarhichadidae
609	A-C	3	Bathymasteridae
612	C-G	3	Zoarcinae (кроме <i>Z. americanus</i>)

2.2. Анализ изменчивости фрагмента гена родопсина ядерной ДНК

Длина проанализированного участка гена родопсина ядерной ДНК – 735 пн, он локализован в пределах 133-867 пн в соответствии с нумерацией нуклеотидов полной последовательности этого гена у *Tetraodon nigroviridis* (отряд Tetraodontiformes, семейство Tetraodontidae) (№ в GenBank AJ293018).

По данным о составе нуклеотидов последовательности участка гена родопсина бельдюговидных рыб (таблицы 17 и 22), в среднем самая высокая частота у цитозина (32.1%) и гуанина (28%), самая низкая – у аденина (16.1%). Композиция нуклеотидов в разных положениях кодонов существенно отличается: в первом положении больше гуанина (32.8%), во втором – тимина (39.8%), в третьем – цитозина (54.6%); минимально количество цитозина (20.8%), гуанина (19.4%) и аденина (5.2%), в первой, второй и третьей позициях кодонов, соответственно (таблица 22). Наибольшее смещение частот нуклеотидов характерно для третьего положения кодонов (0.48), наименьшее – для первого положения (0.13); смещение во всех положениях кодонов гена родопсина статистически не значимо ($F = 6.09$, $P = 0.13$).

Максимальный межвидовой полиморфизм последовательностей гена родопсина бельдюговидных рыб выявлен для третьей позиции кодонов – величина среднего стандартного отклонения 0.55; для первой позиции этот параметр составил 0.42, для второй – 0.31. Нулевая гипотеза о гомогенности состава оснований в варьируемых нуклеотидных сайтах гена родопсина подтверждается: $\chi^2 = 28.198$, $df = 651$, $P = 1.000$ ($P > 0.05$).

Таблица 22. Нуклеотидный состав (%) в 1-ом, 2-ом, 3-ем положениях кодонов участка гена родопсина ядерной ДНК бельдюговидных рыб

Вид	1-е положение				2-е положение				3-е положение			
	Т	С	А	G	Т	С	А	G	Т	С	А	G
Среднее значение	22.9	20.8	23.5	32.8	39.8	21.1	19.7	19.4	8.7	54.6	5.2	31.5
Стандартное отклонение	0.23	0.36	0.46	0.63	0.35	0.47	0.16	0.27	0.71	0.64	0.36	0.48
Среднее стандартное отклонение	0.42				0.31				0.55			
Смещение частот нуклеотидов $B=(2/3)\sum(b_i-0.25)$ (Irwin et al., 1991)	0.13				0.19				0.48			

Из 143 полиморфных нуклеотидных сайтов гена родопсина 117 оказались филогенетически информативными (таблица 17). При сравнении нуклеотидных последовательностей гена родопсина бельдюговидных рыб обнаружено 172 мутации, большая

часть которых (112) произошла в третьем положении кодонов и не повлияла на аминокислотные последовательности. Среди 92 транзиций преобладают пиримидиновые $C \leftrightarrow T$ – всего их обнаружено 60 (3, 8 и 49 в первой, второй и третьей кодонных позициях, соответственно) (таблица 23). Из 80 трансверсий доминируют замены типа $C \leftrightarrow G$ (34); следующие по частоте встречаемости трансверсии $A \leftrightarrow C$ (24), затем – $T \leftrightarrow G$ (13) и $A \leftrightarrow T$ (9). Отношение транзиций к трансверсиям составило в среднем 1.15.

Таблица 23. Типы нуклеотидных замен в 1-ом, 2-ом, 3-ем положениях кодонов участка гена родопсина ядерной ДНК бельдюговидных рыб

Тип замены	1-е положение кодона (N)	2-е положение кодона (N)	3-е положение кодона (N)
Транзиции:			
A-G	17 (14)	2 (2)	13 (0)
C-T	3 (3)	8 (8)	49 (0)
Трансверсии:			
A-T	4 (4)	1 (1)	4 (1)
A-C	6 (6)	-	18 (1)
C-G	4 (4)	8 (7)	22 (4)
T-G	5 (5)	2 (2)	6 (0)

Участок гена родопсина ядерного генома кодирует 245 аминокислотных остатков, из которых 60 (24%) оказались вариабельными. Замены затронули 47 аминокислотных сайтов. В шести кодонах произошло по 2 замены аминокислотных остатков, в трех – по 3, в одном – 4 замены. В пяти кодонах (12, 100, 121, 173 и 238) замена одной аминокислоты на другую связана с 2 заменами нуклеотидов (таблица 23). Большая часть несинонимичных замен локализована в первом положении кодона – 36, во втором положении – 20, в третьем – 6. Изменения в аминокислотных последовательностях родопсина были вызваны 27 транзициями ($A \leftrightarrow G$ – 16, $C \leftrightarrow T$ – 11), и 35 трансверсиями ($C \leftrightarrow G$ – 15, $A \leftrightarrow C$ и $T \leftrightarrow G$ – по 7, $A \leftrightarrow T$ – 6) (таблица 23).

Таблица 24. Характеристика аминокислотных замен, обнаруженных в участке родопсина бельдюговидных рыб

№ кодона	Аминокислотная замена	Соответствующая нуклеотидная замена (положение в кодоне)	Таксоны, маркированные аминокислотными заменами
2	Лейцин → Аргинин	T-G (2)	
6	Изолейцин → Валин	A-G (1)	
8	Фенилаланин → Лейцин	T-C (1)	
10	Изолейцин → Валин	A-G (1)	
12	Фенилаланин → Серин	T-C (2)	Lycodinae
12	Фенилаланин → Аланин	T-G (1); T-C (2)	Neozoarcidae
13	Лейцин → Фенилаланин	C-T (1)	
19	Лейцин → Изолейцин	C-A (1)	
20	Глутаминовая кислота → Аспарагиновая кислота	A-T (3)	Lumpeninae

Продолжение таблицы 24

№ кодона	Аминокислотная замена	Соответствующая нуклеотидная замена (положение в кодоне)	Таксоны, маркированные аминокислотными заменами
39	Аспарагиновая кислота → Аспарагин	G-A (1)	
68	Валин → Лейцин	G-C (1)	<i>Lycodinae</i>
70	Глицин → Аланин	G-C (2)	<i>Gymnelopsis</i>
75	Метионин → Лейцин	A-T (1)	
75	Метионин → Валин	A-G (1)	
80	Глицин → Аланин	G-C (2)	
89	Изолейцин → Валин	A-G (1)	<i>E. hexagrammus</i>
93	Валин → Метионин	G-A (1)	
100	Серин → Аланин	A-G (1); G-C (2)	
105	Глицин → Серин	G-A (1)	
105	Глицин → Треонин	G-C (2)	
114	Аланин → Глицин	C-G (2)	
115	Фенилаланин → Лейцин	C-G (3)	
118	Валин → Аланин	T-C (2)	
121	Серин → Лейцин	C-T (2)	
121	Серин → Метионин	T-A (1); C-T (2)	
121	Серин → Цистеин	C-G (2)	
124	Аланин → Серин	G-T (1)	
125	Валин → Аланин	T-C (2)	
129	Валин → Изолейцин	G-A (1)	<i>A. mackayi</i>
145	Изолейцин → Валин	A-G (1)	
158	Серин → Треонин	T-A (1)	<i>Z. gillii</i>
161	Изолейцин → Лейцин	A-C (1)	<i>Lycogrammoides, Bothrocara, Bothrocarichthys, Allolepis</i>
165	Треонин → Изолейцин	C-T (2)	
165	Треонин → Серин	C-G (2)	
169	Лейцин → Аланин	T-C (2)	<i>P. tarasovi</i>
169	Лейцин → Валин	C-G (1)	
169	Лейцин → Изолейцин	C-A (1)	<i>A. mackayi</i>
170	Изолейцин → Треонин	T-C (2)	
173	Валин → Изолейцин	G-A (1)	
173	Валин → Фенилаланин	G-T (1)	<i>E. hexagrammus</i>
173	Валин → Треонин	G-A (1); T-C (2)	
173	Валин → Лейцин	G-C (1)	<i>A. medius</i>
174	Валин → Изолейцин	G-A (1)	
184	Цистеин → Триптофан	C-G (3)	<i>Zaproridae</i>
204	Аргинин → Лизин	G-A (2)	<i>Zoarcinae</i>
212	Изолейцин → Лейцин	A-C (1)	<i>E. hexagrammus</i>
215	Изолейцин → Валин	A-G (1)	
216	Серин → Аланин	T-G (1)	
217	Фенилаланин → Тирозин	T-A (2)	
218	Лейцин → Изолейцин	C-A (1)	<i>Z. gillii</i>
219	Валин → Метионин	G-A (1)	
222	Валин → Лейцин	G-T (1)	

Продолжение таблицы 24

№ кодона	Аминокислотная замена	Соответствующая нуклеотидная замена (положение в кодоне)	Таксоны, маркированные аминокислотными заменами
228	Аланин → Пролин	G-C (1)	
230	Триптофан → Фенилаланин	G-T (2)	
230	Триптофан → Тирозин	G-A (2)	
231	Изолейцин → Метионин	C-G (3)	
237	Серин → Треонин	T-A (1)	
238	Аспарагиновая кислота → Глутаминовая кислота	C-A (3); C-G (3)	
243	Лейцин → Фенилаланин	C-T (1)	
243	Лейцин → Изолейцин	C-A (1)	<i>G. ochotensis</i>

Ген родопсина кодирует зрительный пигмент родопсин, который содержится в палочках сетчатки глаза морских беспозвоночных, рыб, наземных позвоночных и человека. Он относится к сложным белкам хромопротеинам и находится в клеточной мембране. Схема трансмембранной топологии родопсина была предложена Харгрейвом (Hargrave et al., 1983) и Овчинниковым (1983). Основная часть белка – трансмембранный домен в виде 7 α-спиралей. Внеклеточная часть образована N-концевым участком и 3 петлями E-I, E-II, E-III. Цитоплазматический домен состоит из 3 петель C-I, C-II, C-III, примембранной спирали 8 и C-концевого участка молекулы.

На основе данных о составе аминокислотных сайтов полной последовательности родопсина *Tetraodon nigroviridis* (№ в GenBank AJ293018) установлено, что в последовательность родопсина, которую кодирует изученный участок гена, входят такие части белка, как 6 спиралей трансмембранного домена, начало 7 спирали, внеклеточные петли E-I, E-II, E-III и цитоплазматические петли C-I, C-II, C-III. В соответствии с локализацией аминокислотных замен в участке родопсина бельдюговидных рыб (таблица 24) определено, что больше всего изменений произошло в трансмембранном регионе белка – 48 (7 – в первой спирали, 1 – во второй, 5 – в третьей, 9 – в четвертой, 13 – в пятой, 11 – в шестой, 2 – в начале седьмой спирали). 7 замен аминокислот обнаружено в цитоплазматическом домене (2 – в петле C-I, 4 – в C-II, 1 – в C-III) и 5 – во внеклеточном домене (1 – в петле E-I, 2 – в E-II, 2 – в E-III) родопсина.

Для определения влияния отбора на ген родопсина яДНК бельдюговидных рыб оценивалось соотношение синонимичных и несинонимичных замен. Выявлено 112 синонимичных и 60 несинонимичных нуклеотидных замен. В первом положении доля синонимичных и несинонимичных замен составила 8% и 92%, соответственно (таблица 23). Во втором положении кодонов 95% мутаций несинонимичные. Обнаружено 46 замен,

ассоциированных с родственными группами таксонов бельдюговидных рыб, из них – 28 синонимичных и 18 несинонимичных (таблица 17, 25). Уникальных замен выявлено 126 – 84 синонимичных и 42 несинонимичных.

С помощью Z-теста (MEGA6) для гена родопсина яДНК подотряда Zoarcoidei определен вид отбора (таблица 8). Отрицательная величина дифференциации (Dd) несинонимичной (d_N) и синонимичной (d_S) дистанций, -0.012 ± 0.006 , предполагает отрицательный отбор. Вероятность селективной нейтральности ($d_N = d_S$) составила 0.027 ($P < 0.05$), следовательно, нулевая гипотеза об отсутствии отбора отклоняется. При выдвижении альтернативной гипотезы о положительном отборе ($d_N > d_S$), $P = 1.000$, что означает невозможность отклонения нулевой гипотезы в пользу альтернативной. При выдвижении альтернативной гипотезы об отрицательном отборе ($d_N < d_S$), $P = 0.014$, что позволяет отклонить нулевую гипотезу о нейтральности в пользу альтернативной гипотезы об отрицательном отборе. Таким образом, на ядерный ген родопсина видов подотряда Zoarcoidei действует отрицательный отбор.

Таблица 25. Нуклеотидные замены участка гена родопсина ядерной ДНК, маркирующие таксоны бельдюговидных рыб

Позиция	Нуклеотидная замена	Положение в кодоне	Таксоны, маркированные нуклеотидными заменами
15	C-A	3	<i>Z. gillii</i>
18	A-T	3	<i>Askoldia</i>
34	T-G	1	Neozoarcidae
35	T-C	2	Neozoarcidae, Lycodinae
42	C-G	3	Opisthocentrinae
55	C-A	1	<i>E. hexagrammus</i>
60	A-T	3	Lumpeninae
78	C-T	3	Bathymasteridae
84	A-T	3	Lumpeninae
96	G-C	3	<i>Apodichthys</i>
138	G-C	3	Cebidichthyidae
177	C-T	3	<i>Lycogrammoides</i> , <i>Bothrocara</i>
195	C-G	3	<i>Z. gillii</i>
201	C-T	3	<i>E. hexagrammus</i>
202	G-C	1	Lycodinae
204	G-T	3	<i>Lycogrammoides</i> , <i>Bothrocarichthys</i>
209	G-C	2	<i>Gymnelopsis</i>
240	C-G	3	<i>E. hexagrammus</i>
265	A-G	1	<i>E. hexagrammus</i>
267	C-A	3	<i>O. zonope</i>
267	C-T	3	Lumpeninae
363	G-T	3	<i>Lycogrammoides</i> , <i>Bothrocara</i>
385	G-A	1	<i>A. mackayi</i>
387	C-A	3	<i>E. hexagrammus</i>
408	C-G	3	<i>L. raridens</i>

Продолжение таблицы 25

Позиция	Нуклеотидная замена	Положение в кодоне	Таксоны, маркированные нуклеотидными заменами
423	C-T	3	<i>L. raridens</i>
450	T-G	3	<i>Pholidapus</i>
472	T-A	1	<i>Z. gillii</i>
481	A-C	1	<i>Lycogrammoides, Bothrocara, Bothrocarichthys, Allosepis</i>
505	C-A	1	<i>A. mackayi</i>
506	T-C	2	<i>P. tarasovi</i>
507	C-A	3	<i>S. nozawai</i>
517	G-T	1	<i>E. hexagrammus</i>
517	G-C	1	<i>A. medius</i>
552	C-G	3	Zaproridae
555	C-A	3	Bathymasteridae
555	C-T	3	Cryptacanthodidae
588	C-T	3	Cebidichthyidae
606	C-T	3	<i>A. mackayi</i>
611	G-A	2	Zoarcinae
634	A-C	1	<i>E. hexagrammus</i>
652	C-A	1	<i>Z. gillii</i>
711	C-A	3	<i>A. corallinus</i>
727	C-A	1	<i>G. ochotensis</i>
729	C-A	3	Pholidae, Ptilichthyidae, <i>Opisthocentrus</i> , <i>Pholidapus</i>
729	C-G	3	<i>Alectrias</i>

2.3. Анализ изменчивости фрагмента гена RAG1 ядерной ДНК

Размер изученного фрагмента гена RAG1 составляет 1295 пн, он расположен в пределах 2359-3653 пн в соответствии с нумерацией нуклеотидов полной последовательности этого гена у *Oncorhynchus mykiss* (отряд Salmoniformes, семейство Salmonidae) (№ в GenBank U15663) и представляет собой большую часть второго экзона (3'-конец гена).

По данным о составе нуклеотидов участка гена RAG1 бельдюговидных рыб самая высокая средняя частота у гуанина (29.4%), аденин и цитозин представлены почти одинаково (24.7% и 24.6%, соответственно), чуть ниже частота тимина – 21.3% (таблица 17). Распределение оснований по кодонным позициям отличается более выраженной вариабельностью. В первой и третьей позициях выше всего содержание гуанина (35.7% и 32.5%), во второй – аденина (30.8%); минимальна частота тимина (16.7%), гуанина (20.1%) и аденина (15%) в первой, второй и третьей позициях, соответственно (таблица 26). Смещение частот оснований наименее существенно во второй позиции кодонов – 0.1, и немногим больше в первой и третьей позициях – 0.19 и 0.2; статистический анализ показал отсутствие значимости этого параметра ($F = 26.39$, $P = 0.036$). Оценка среднего стандартного отклонения, отражающая

степень межвидового полиморфизма композиции нуклеотидов, составила 0.25, 0.17 и 0.36 для первых, вторых и третьих положений кодонов, соответственно. Гомогенность состава оснований в варьируемых нуклеотидных сайтах гена RAG1 подтверждается: $\chi^2 = 10.402$, $df = 321$, $P = 1.000$ ($P > 0.05$).

Таблица 26. Нуклеотидный состав (%) в 1-ом, 2-ом, 3-ем положениях кодонов участка гена RAG1 ядерной ДНК бельдюговидных рыб

Вид	1-е положение				2-е положение				3-е положение			
	Т	С	А	Г	Т	С	А	Г	Т	С	А	Г
Среднее значение	16.7	19.4	28.3	35.7	26.8	22.3	30.8	20.1	20.5	32.1	15.0	32.5
Стандартное отклонение	0.20	0.21	0.30	0.28	0.19	0.20	0.19	0.11	0.38	0.37	0.38	0.32
Среднее стандартное отклонение	0.25				0.17				0.36			
Смещение частот нуклеотидов $B=(2/3)\sum(b_i-0.25)$ (Irwin et al., 1991)	0.19				0.10				0.20			

Сравнительный анализ последовательностей фрагмента гена RAG1 ядерной ДНК таксонов подотряда Zoarcoidei выявил 279 варьируемых нуклеотидных сайтов, среди них 167 филогенетически информативных и 112 с уникальными заменами (таблица 17). Большая часть полиморфных сайтов (176) локализована в третьем положении кодонов. Всего обнаружено 294 мутации, 77, 42 и 175 – в первых, вторых и третьих позициях кодонов, соответственно.

Самые многочисленные замены – транзиции в третьих позициях (113), реже встречаются трансверсии в третьих позициях (62); транзиции и трансверсии в первых кодонных позициях представлены практически в равном количестве (39 и 38 замен, соответственно); число изменений нуклеотидов во второй позиции – 23 транзиции и 19 трансверсий (таблица 17). Судя по результатам из таблицы 26, пиримидиновые $C \leftrightarrow T$ и пуриновые $A \leftrightarrow G$ транзиции происходили с одинаковой частотой – 87 и 88 мутаций, соответственно. Среди трансверсий преобладают замены типа $A \leftrightarrow C$ (36) и $C \leftrightarrow G$ (34); меньше всего замен типа $T \leftrightarrow G$ (23). Оценка отношения транзиций к трансверсиям в среднем составила 1.47 (таблица 17). Кроме замен нуклеотидов во фрагменте гена RAG1 произошла 1 мутация длины. У видов подсемейства Chirolophinae в позициях 320-325 пн наблюдалась 6-нуклеотидная делеция – исчез мотив ACAAGG. Случаи делеций / инсерций в последовательности гена RAG1 ядерного генома описаны у рыб (Lopes et al., 2004).

Таблица 27. Типы нуклеотидных замен в 1-ом, 2-ом, 3-ем положениях кодонов участка гена RAG1 ядерной ДНК бельдюговидных рыб

Тип замены	1-е положение кодона (N)	2-е положение кодона (N)	3-е положение кодона (N)
Транзиции:			
A-G	29 (28)	14 (13)	45 (0)
C-T	10 (5)	9 (9)	68 (0)
Трансверсии:			
A-T	7 (7)	6 (5)	13 (3)
A-C	14 (8)	6 (6)	16 (4)
C-G	10 (10)	6 (6)	18 (4)
T-G	7 (6)	1 (1)	15 (8)

Использованный в работе участок гена RAG1 кодирует 431 аминокислоту; 95 аминокислотных сайтов (22%) оказались вариабельными, в них выявлено 122 замены аминокислот (таблица 17). В одном кодоне (154) замена одной аминокислоты на другую вызвана 2 заменами нуклеотидов; в девяти кодонах обнаружено по 2 аминокислотные замены, в других девяти – по 3 замены аминокислотных остатков (таблица 28). Замены аминокислотных остатков были вызваны 55 транзициями, главным образом типа A ↔ G (41), и 68 трансверсиями. Большая часть несинонимичных замен произошла в первом положении кодона – 64, во втором положении – 40, в третьем – 19 (таблица 27). Делеция в нуклеотидной последовательности гена RAG1 у видов подсемейства Chirolophinae определила утрату двух остатков в аминокислотной последовательности – в кодонах 107 и 108 не хватает аспарагиновой кислоты и лизина.

Таблица 28. Характеристика аминокислотных замен, обнаруженных в участке RAG1 бельдюговидных рыб

№ кодона	Аминокислотная замена	Соответствующая нуклеотидная замена (положение в кодоне)	Таксоны, маркированные аминокислотными заменами
6	Лейцин → Фенилаланин	C-T (1)	Bathymasteridae
9	Триптофан → Глицин	T-G (1)	
9	Триптофан → Цистеин	G-T (3)	<i>Pseudalectrias</i>
9	Триптофан → Аргинин	T-C (1)	
10	Аланин → Валин	C-T (2)	
12	Серин → Лейцин	C-T (2)	Lumpeninae
16	Изолейцин → Фенилаланин	A-T (1)	
19	Аспарагиновая кислота → Валин	A-T (2)	Bathymasteridae
21	Изолейцин → Фенилаланин	A-T (1)	Bathymasteridae
21	Изолейцин → Валин	A-G (1)	
25	Фенилаланин → Тирозин	T-A (2)	
28	Аспарагиновая кислота → Тирозин	G-A (1)	
32	Валин → Аланин	T-C (2)	

Продолжение таблицы 28

№ кодона	Аминокислотная замена	Соответствующая нуклеотидная замена (положение в кодоне)	Таксоны, маркированные аминокислотными заменами
44	Глутаминовая кислота → Аспарагиновая кислота	G-T (3)	
47	Аргинин → Треонин	G-C (2)	<i>Lycozoarcinae</i>
49	Серин → Аспарагин	G-A (2)	<i>Lycogrammoides</i> , <i>Bothrocarichthys</i>
51	Метионин → Валин	A-G (1)	
51	Метионин → Лейцин	A-C (1)	<i>P. picta</i>
54	Серин → Аспарагин	G-A (2)	
55	Аланин → Валин	C-T (2)	<i>A. mackayi</i>
58	Аланин → Треонин	G-A (1)	
58	Аланин → Аргинин	C-G (2)	<i>S. grigorjewi</i>
61	Серин → Аспарагин	G-A (2)	
76	Глутаминовая кислота → Лизин	G-A (1)	<i>Cryptacanthodidae</i>
83	Аланин → Пролин	G-C (1)	
88	Аланин → Цистеин	G-T (1)	<i>Cebidichthyidae</i>
93	Фенилаланин → Лейцин	T-C (1)	
95	Валин → Изолейцин	G-A (1)	<i>Cebidichthyidae</i>
98	Валин → Изолейцин	G-A (1)	
99	Серин → Аланин	T-G (1)	<i>Neozoarcidae</i>
100	Валин → Изолейцин	G-A (1)	
101	Лейцин → Валин	C-G (1)	
102	Аланин → Глутаминовая кислота	C-A (2)	<i>Z. gillii</i>
103	Аспарагиновая кислота → Аспарагин	G-A (1)	
104	Глутаминовая кислота → Лизин	G-A (1)	<i>S. nana</i>
105	Глицин → Глутаминовая кислота	G-A (2)	
105	Глицин → Лизин	G-A (1); G-A (2)	
106	Глутаминовая кислота → Аланин	A-C (2)	
106	Глутаминовая кислота → Лизин	G-A (1)	<i>Z. gillii</i>
106	Глутаминовая кислота → Глицин	A-G (2)	
107	Аспарагиновая кислота → Глицин	A-G (2)	
107	Аспарагиновая кислота → Гистидин	G-C (1)	
107	Аспарагиновая кислота → Глутаминовая кислота	C-G (3)	<i>Bathymasteridae</i>
108	Лизин → Глутаминовая кислота	A-G (1)	
111	Изолейцин → Валин	A-G (1)	
115	Пролин → Треонин	C-A (1)	<i>A. mackayi</i>
115	Пролин → Лейцин	C-T (2)	<i>Chirolophinae</i>
115	Пролин → Аланин	C-G (1)	<i>Neozoarcidae</i>
120	Глутаминовая кислота → Лизин	G-A (1)	
121	Лейцин → Глутамин	T-A (1)	
124	Лизин → Аспарагин	G-C (3)	
134	Серин → Аланин	T-G (1)	<i>Pholis</i>
136	Гистидин → Аргинин	A-G (2)	

Продолжение таблицы 28

№ кодона	Аминокислотная замена	Соответствующая нуклеотидная замена (положение в кодоне)	Таксоны, маркированные аминокислотными заменами
137	Глутаминовая кислота → Аспарагиновая кислота	G-T (3)	Cryptacanthodidae
146	Валин → Лейцин	G-C (1)	
146	Валин → Изолейцин	G-A (1)	Bathymasteridae
147	Валин → Изолейцин	G-A (1)	
148	Аланин → Треонин	G-A (1)	<i>S. nana</i>
151	Аспарагин → Лизин	T-G (3)	
154	Треонин → Лизин	C-A (2)	
154	Треонин → Аргинин	C-G (2)	
154	Треонин → Аспарагин	C-A (2); A-T (3)	
155	Глутаминовая кислота → Лизин	G-A (1)	
157	Аргинин → Лизин	G-A (2)	
162	Метионин → Валин	A-G (1)	
162	Метионин → Изолейцин	G-C (3)	
167	Аргинин → Цистеин	C-T (1)	
171	Фенилаланин → Лейцин	T-A (3)	
174	Аргинин → Серин	A-C (3)	
174	Аргинин → Лизин	G-A (2)	
175	Глицин → Аланин	G-C (2)	
186	Валин → Изолейцин	G-A (1)	
188	Глицин → Аланин	G-C (2)	
189	Лейцин → Лизин	C-A (1)	
199	Треонин → Серин	A-T (1)	<i>Z. gillii</i>
206	Аланин → Глутаминовая кислота	C-A (2)	
208	Аланин → Пролин	G-C (1)	
209	Серин → Цистеин	C-G (2)	
210	Глутамин → Глутаминовая кислота	C-G (1)	
210	Глутамин → Гистидин	A-T (3)	
211	Аспарагин → Серин	A-G (2)	<i>Z. gillii</i>
220	Серин → Цистеин	A-T (1)	
220	Серин → Глицин	A-G (1)	
220	Серин → Аспарагин	G-A (2)	
222	Глутаминовая кислота → Валин	A-T (2)	
222	Глутаминовая кислота → Аланин	A-C (2)	
222	Глутаминовая кислота → Аспарагиновая кислота	A-C (3)	Cryptacanthodidae
223	Глутаминовая кислота → Глутамин	G-C (1)	Zoarcidae, Anarhichadidae
225	Лейцин → Валин	C-G (1)	
226	Аспарагиновая кислота → Глутаминовая кислота	T-G (3)	<i>A. alectrolophus</i>
230	Изолейцин → Треонин	T-C (2)	
230	Изолейцин → Валин	A-G (1)	
230	Изолейцин → Лейцин	A-T (1)	
236	Фенилаланин → Серин	T-C (2)	
250	Изолейцин → Лейцин	A-C (1)	

Продолжение таблицы 28

№ кодона	Аминокислотная замена	Соответствующая нуклеотидная замена (положение в кодоне)	Таксоны, маркированные аминокислотными заменами
250	Изолейцин → Треонин	T-C (2)	
250	Изолейцин → Валин	A-G (1)	
257	Глутаминовая кислота → Лизин	G-A (1)	
259	Глутамин → Гистидин	G-T (3)	
260	Пролин → Аланин	C-G (1)	
286	Валин → Лизин	G-A (1)	
288	Лизин → Глутамин	A-C (1)	Bathymasteridae
289	Лизин → Аспарагин	G-T (3)	
290	Валин → Аспарагиновая кислота	T-A (2)	
291	Лизин → Аспарагин	A-C (3)	
302	Аланин → Валин	C-T (2)	
305	Аспарагиновая кислота → Тирозин	G-T (1)	
312	Валин → Метионин	G-A (1)	
327	Аргинин → Лизин	G-A (2)	Cryptacanthodidae
345	Глутаминовая кислота → Аспарагиновая кислота	G-T (3)	Zaproridae
355	Аргинин → Серин	G-C (3)	Zoarcidae, Neozoarcidae
356	Изолейцин → Лейцин	A-C (1)	
358	Изолейцин → Валин	A-G (1)	
358	Изолейцин → Глицин	A-G (1); T-G (2)	
384	Серин → Аланин	T-G (1)	Bathymasteridae
386	Аргинин → Цистеин	C-T (1)	Bathymasteridae
389	Аспарагиновая кислота → Глутаминовая кислота	C-A (3)	
390	Лейцин → Изолейцин	C-A (1)	Chirolophinae
393	Серин → Треонин	T-A (1)	
395	Фенилаланин → Тирозин	T-A (2)	
400	Аспарагин → Аспарагиновая кислота	A-G (1)	<i>P. tarasovi</i>
411	Лейцин → Метионин	C-A (1)	

Однокопийный ядерный ген RAG1 кодирует белок активации рекомбинации 1 (recombination-activation protein 1) – каталитический компонент RAG-комплекса. Этот мультибелковый комплекс участвует в расщеплении ДНК во время рекомбинации. Белок RAG1 в этой системе выступает в качестве посредника, связывающего ДНК с последовательностями сигнала рекомбинации. Ферментативная активность белка RAG1 сосредоточена главным образом в коровой области. У мыши участок аминокислотной последовательности 384-1008 RAG1 характеризуется самой высокой активностью. Здесь локализованы три аминокислотных остатка (D600, D708 и E962), так называемый мотив DDE – основной сайт расщепления ДНК, который играет главную роль в разделении цепи ДНК и формировании шпильки. Аминокислотная последовательность белка в пределах 384-454 остатков включает участок NBR

(nonamer-binding region), который связывает консервативный 9-нуклеотидный фрагмент последовательности сигнала рекомбинации, а центральный домен (аминокислоты 528-760) специфически присоединяется к гептамеру сигнала рекомбинации (Kapitonov, Jurka, 2005). Данные о составе аминокислотных сайтов последовательности белка RAG1 у рыб найти не удалось. Определение состава его последовательности, кодируемой использованным в работе фрагментом гена, было проведено на основе описанной выше структуры белка у мыши (Kapitonov, Jurka, 2005). Исходя из такой приблизительной схемы установлено, что в участок RAG1 бельдюговидных рыб, расположенный в пределах аминокислотных остатков 565-995 полной последовательности белка, входят такие функционально важные части, как центральный домен и мотив DDE. Судя по данным таблицы 28, все аминокислотные замены касаются центрального домена.

Анализ нуклеотидных последовательностей фрагмента гена RAG1 у бельдюговидных рыб выявил 171 синонимичную и 123 несинонимичных нуклеотидных замены. Установлено 69 синонимичных и 38 несинонимичных изменений, произошедших в родственных группах бельдюговидных рыб (таблица 17, 29). Уникальных замен – 189 (102 синонимичных и 85 несинонимичных).

С помощью Z-теста (MEGA6) для гена RAG1 определено направление действия отбора (таблица 8). Отрицательная величина дифференциации (Dd) несинонимичной (d_N) и синонимичной (d_S) дистанций, -0.025 ± 0.005 , предполагает отрицательный отбор. При тестировании отсутствия отбора ($d_N = d_S$) вероятность составила 0.000 ($P < 0.05$), следовательно, нулевая гипотеза о нейтральности отклоняется. При выдвижении альтернативной гипотезы о положительном отборе ($d_N > d_S$), $P = 1.000$, что означает невозможность отклонения нулевой гипотезы в пользу альтернативной. При выдвижении альтернативной гипотезы об отрицательном отборе ($d_N < d_S$), $P = 0.000$, что позволяет отклонить нулевую гипотезу о нейтральности в пользу альтернативной гипотезы об отрицательном отборе. Таким образом, на ядерный ген RAG1 таксонов подотряда Zoarcoidei действует отрицательный отбор.

Таблица 29. Нуклеотидные замены участка гена RAG1 ядерной ДНК, маркирующие таксоны бельдюговидных рыб

Позиция	Нуклеотидная замена	Положение в кодоне	Таксоны, маркированные нуклеотидными заменами
16	C-T	1	Bathymasteridae
21	T-G	3	<i>A. alectrolophus</i>
27	G-T	3	<i>Pseudalectrias</i>
35	C-T	2	Lumpeninae
54	T-C	3	<i>Pholis</i>
56	A-T	2	Bathymasteridae

Продолжение таблицы 29

Позиция	Нуклеотидная замена	Положение в кодоне	Таксоны, маркированные нуклеотидными заменами
61	A-T	1	Bathymasteridae
66	T-A	3	Opisthocentrinae
132	G-A	3	Neozoarcidae
135	G-A	3	<i>O. tenuis</i>
139	A-C	1	<i>Lycogrammoides, Bothrocarichthys</i>
140	G-C	2	Lycozoarcinae
144	G-A	3	Xiphisterinae
146	G-A	2	<i>Lycogrammoides, Bothrocarichthys</i>
151	A-C	1	<i>P. picta</i>
164	C-T	2	<i>A. mackayi</i>
173	C-G	2	<i>S. grigorjewi</i>
186	C-T	3	Lycozoarcinae
198	A-G	3	Zoarcinae
226	G-A	1	Cryptacanthodidae
246	A-T	3	<i>A. corallinus</i>
262	G-T	1	Cebidichthyidae
263	C-G	2	Cebidichthyidae
283	G-A	1	Cebidichthyidae
285	T-C	3	Chirolophinae
295	T-G	1	Neozoarcidae
305	C-A	2	<i>Z. gillii</i>
310	G-A	1	<i>S. nana</i>
316	G-A	1	<i>Z. gillii</i>
321	C-G	3	Bathymasteridae
320-325	Делеция 6 пн - ACAAGG		Chirolophinae
343	C-A	1	<i>A. mackayi</i>
343	C-G	1	Neozoarcidae
344	C-T	2	Chirolophinae
357	A-T	3	<i>A. corallinus</i>
378	T-A	3	<i>A. alectrolophus</i>
396	T-C	3	Gymnelinae
400	T-G	1	<i>Pholis</i>
402	A-G	3	<i>O. ocellatus</i>
411	G-T	3	Cryptacanthodidae
423	T-G	3	Neozoarcidae
436	G-A	1	Bathymasteridae
441	T-C	3	Neozoarcidae
442	G-A	1	<i>S. nana</i>
456	A-G	3	<i>A. corallinus</i>
462	A-C	3	Zaproridae
480	G-C	3	<i>A. corallinus</i>
483	C-T	3	Cebidichthyidae
558	A-G	3	<i>Gymnelopsis, Krusensterniella</i>
565	C-T	1	Xiphisterinae
588	C-T	3	<i>S. nana</i>
595	A-T	1	<i>Z. gillii</i>

Продолжение таблицы 29

Позиция	Нуклеотидная замена	Положение в кодоне	Таксоны, маркированные нуклеотидными заменами
609	C-T	3	Cebidichthyidae
630	A-G	3	Lycodinae
630	A-T	3	Ptilichthyidae
632	A-G	2	<i>Z. gillii</i>
642	A-C	3	<i>A. corallinus</i>
642	A-G	3	<i>O. zonope</i>
645	C-T	3	Cebidichthyidae
659	G-A	2	Cryptacanthodidae
663	T-C	3	Neozoarcidae
666	A-C	3	Cryptacanthodidae
667	G-C	1	Zoarcidae, Anarhichadidae
678	T-G	3	<i>A. alectrolophus</i>
684	C-T	3	Ptilichthyidae
700	A-C	1	Cryptacanthodidae
723	T-C	3	Lycozoarcinae
735	C-T	3	Zaproridae
736	A-C	1	Alectriinae
762	C-A	3	Xiphisterinae
765	C-T	3	Bathymasteridae
777	G-A	3	<i>Hadropareia</i> , <i>Magadanichthys</i>
793	C-T	1	Bathymasteridae
816	C-A	3	Cebidichthyidae
837	C-T	3	Ptilichthyidae
849	C-T	3	<i>S. nana</i>
858	G-C	3	Bathymasteridae
862	A-C	1	Bathymasteridae
882	G-A	3	Zoarcinae
918	A-G	3	<i>A. corallinus</i>
933	G-A	3	Xiphisterinae
963	T-C	3	<i>S. nana</i>
978	C-G	3	Zaproridae
980	G-A	2	Cryptacanthodidae
982	C-T	1	<i>S. nana</i>
1002	C-T	3	Zaproridae
1008	C-T	3	Zoarcidae, Anarhichadidae, Neozoarcidae, Pholidae
1008	C-G	3	Bathymasteridae
1023	G-T	3	<i>A. mackayi</i>
1035	G-T	3	Zaproridae
1065	G-C	3	Zoarcidae, Neozoarcidae
1086	T-G	3	Zoarcinae
1086	T-C	3	Gymnelinae
1095	A-C	3	Bathymasteridae
1128	G-A	3	<i>S. nana</i>
1129	C-T	1	Lycodinae
1134	C-T	3	Lumpeninae
1150	T-G	1	Bathymasteridae

Продолжение таблицы 29

Позиция	Нуклеотидная замена	Положение в кодоне	Таксоны, маркированные нуклеотидными заменами
1156	C-T	1	Bathymasteridae
1168	C-A	1	Chirolophinae
1192	A-C	1	<i>Opisthocentrus</i>
1194	G-A	3	Cryptacanthodidae
1198	A-G	1	<i>P. tarasovi</i>
1218	C-T	3	Bathymasteridae
1236	C-G	3	<i>Z. gillii</i>
1239	T-C	3	Opisthocentrinae, Pholidae, Zaproridae
1254	A-C	3	<i>Pholis</i>

3. Сравнение параметров изменчивости молекулярных маркеров

Сравнительный анализ молекулярных маркеров, использованных в работе для изучения генетического разнообразия бельдюговидных рыб, показал, что гены яДНК и ген 16S рРНК мтДНК более консервативны. Самая высокая степень изменчивости характерна для участков генов COI и цитохрома b митохондриального генома – количество замен на нуклеотидный сайт составило 0.43 и 0.48, соответственно. Уровень полиморфизма генов RNF213, родопсина, RAG1 ядерной ДНК, а также митохондриального гена 16S рРНК оказался практически одинаковым и значительно (почти в 2 раза) ниже, чем у кодирующих белки митохондриальных генов – число мутаций на сайт оценено в 0.26, 0.24, 0.23 и 0.23, соответственно. Двухфакторный дисперсионный анализ (Statistica 6.0) уровней изменчивости генов COI, цитохрома b, RNF213, родопсина, RAG1, 16S рРНК показал статистическую значимость различий: $F = 417$, $P = 0.0001$. Ген 16S рРНК гораздо ближе к ядерным маркерам и по такому параметру изменчивости, как отношение транзиций к трансверсиям (таблицы 4 и 17).

Для всех генов, кодирующих белки, самыми частыми заменами были транзиции в третьих позициях кодонов, затем – трансверсии в третьих позициях. У митохондриальных генов следующие по частоте – молчащие транзиции в первых позициях; транзиции вторых позиций, а также трансверсии первых и вторых позиций в основном приводили к заменам аминокислотных остатков. В генах ядерного генома частота транзиций и трансверсий в первом положении практически одинакова; приблизительно равное распределение разных типов замен наблюдалось и во втором положении кодонов этих генов; при этом подавляющее большинство замен в первых и вторых позициях – несинонимичные мутации.

Установлено, что несинонимичные мутации в нуклеотидных последовательностях изученных участков генов рыб подотряда Zoarcoidei происходили с разной интенсивностью. Для митохондриальных маркеров доля несинонимичных замен в общем количестве мутаций

была гораздо меньше, она составила 7.5 и 19.9% для генов COI и цитохрома b, соответственно. Для маркеров ядерного генома этот параметр изменчивости оказался существенно больше – 34.9, 35.4 и 41.8% для генов родопсина, RNF213 и RAG1, соответственно (статистическая достоверность различий: $F = 59.53$, $P = 0.0005$).

Анализ несинонимичных (d_N) и синонимичных (d_S) дистанций, а также значений дифференциации дистанций (Dd) свидетельствует, что исследованные митохондриальные и ядерные гены бельдюговидных рыб находятся под действием отрицательного отбора. Для всех ДНК-маркеров получены отрицательные величины дифференциации несинонимичных и синонимичных дистанций, что предполагает отрицательный отбор; статистическая достоверность данного предположения подтверждена результатами селективного Z-теста. Максимальные значения несинонимичной и синонимичной дистанций характерны для сравнения последовательностей гена цитохрома b мтДНК. Оценки d_S и $-Dd$, вычисленные для митохондриальных генов, на порядок выше величин этих параметров для ядерных генов (статистическая значимость различий: $F = 39.58$, $P = 0.0019$ и $F = 50.36$, $P = 0.0013$ для сравнений оценок d_S и $-Dd$, соответственно).

На основе оценки распределения нуклеотидных замен, маркирующих родственные таксоны подотряда, определялось соответствие использованных молекулярных маркеров таксономическим уровням изучаемой группы рыб (таблицы 9, 13, 16, 21, 25, 29, 30). Больше всего мутаций, объединяющих близкие таксоны, зафиксировано в последовательностях митохондриального гена 16S рРНК (8.9%) и ядерного гена RAG1 (8.3%); затем следуют гены родопсина (6.3%), RNF213 и цитохрома b (4.3%), COI (4%).

Таблица 30. Распределение мутаций митохондриальных и ядерных генов, маркирующих систематические группы бельдюговидных рыб разного уровня

Таксоны	Ген (длина участка)					
	COI (869 пн)	Цитохром b (584 пн)	16S рРНК (594 пн)	RNF213 (628 пн)	Родопсин (735 пн)	RAG1 (1295 пн)
Вид	4	4	11	-	22	30
Группа видов	-	-	5	-	-	-
Род	11	14	13	-	5	5
Группа родов	1	1	4	6	4	4
Подсемейство	2	-	3	6	6	23
Группа подсемейств	4	-	3	3	-	-
Семейство	12	5	13	11	7	41
Группа семейств	1	1	1	1	2	4
Всего маркирующих мутаций	35 (4%)	25 (4.3%)	53 (8.9%)	27 (4.3%)	46 (6.3%)	107 (8.3%)

Распределение маркирующих нуклеотидных замен по разным родственным группам неравномерно. Самый полиморфный ген цитохрома *b* хорошо отражает сходство лишь на низких уровнях – группа видов-род. Митохондриальные гены COI и 16S рРНК работают не только на этом уровне, но и на уровне семейств. Ген RNF213 ядерной ДНК характеризуется значительным количеством маркирующих мутаций только в пределах семейств, но для него не выявлены замены, ассоциированные с группами видов-родами. Последовательности генов родопсина и RAG1 имеют большое количество мутаций, объединяющих виды, но второй ген, в отличие от первого, является определяющим и для более высоких иерархических групп – подсемейство-семейство-группа семейств (таблица 30). Следовательно, выбранные маркеры информативны для разных таксономических уровней – от вида-группы видов до семейства-группы семейств. Если высоко полиморфные гены мтДНК можно применять для определения генетического сходства и различия видов и родов, то более консервативные гены ядерной ДНК лучше подходят для подсемейств и семейств.

Однако более полная информация о генетической изменчивости в группах бельдюговидных рыб разного уровня может быть получена с помощью комплексного анализа митохондриальных и ядерных генов. Для определения допустимости использования в филогенетическом анализе наборов генов мтДНК и яДНК в виде объединенных последовательностей проведено сравнение альтернативных топологий ML деревьев с помощью статистических тестов ELW, BP, KH, SH, WSH, AU. Из результатов тестирования (таблица 31) очевидно, что отличия топологий деревьев, полученных по данным о мтДНК и яДНК, статистически не значимы ($P > 0.05$), следовательно, эти наборы данных конгруэнтны и могут анализироваться совместно.

Таблица 31. Результаты статистического анализа альтернативных топологий филогенетических деревьев таксонов подотряда Zoarcoidei, выполненного для трех наборов данных (мтДНК, яДНК, объединенная ДНК) с помощью тестов ELW, BP, KH, SH, WSH, AU

Сравниваемые топологии	Вероятность (P)					
	ELW	BP	KH	SH	WSH	AU
мтДНК – яДНК	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	0.236
Объединенная ДНК – мтДНК	0.964	0.964	1.000	1.000	1.000	0.979
Объединенная ДНК – яДНК	0.000*	0.000*	0.000*	0.000*	0.000*	0.035*

* - различия топологий статистически значимы ($P < 0.05$)

Глава V. Молекулярная систематика и родственные отношения в семействе Zoarcidae

В этой главе представлены данные об изменчивости нуклеотидных последовательностей участков митохондриальных генов COI, цитохрома b, 16S рРНК от 225 экземпляров 38 видов из 17 родов, ядерных генов RNF213 и родопсина от 120 экземпляров 36 видов из 16 родов, RAG1 от 50 экземпляров 29 видов из 14 родов 4 подсемейств бельдюговых рыб семейства Zoarcidae. По причинам технического характера нам не удалось получить нуклеотидные последовательности гена RAG1 ядерной ДНК для некоторых экземпляров рыб, поэтому данные об изменчивости этого маркера использованы только для построения системы всего семейства, а также для идентификации таксонов по наличию специфических мутационных изменений. В таблицах 32, 37, 40, 42, А.2, А.4, А.6, А.9 даны значения р-дистанций между комбинированными нуклеотидными последовательностями митохондриальных и ядерных генов таксонов семейства, в таблицах 35, 38, 41, А.3, А.5, А.7, А.8 – отдельно по генам мтДНК и яДНК. Консенсусные филогенетические деревья получены на основе независимого анализа генов мтДНК (рисунки Б.1, Б.3, Б.5, Б.7, рисунок 9), яДНК (рисунки Б.2, Б.4, Б.6, Б.8), комбинированного анализа (рисунки 10, 17, 18, 22), объединяющего последовательности митохондриальных и ядерных генов, а также комплексного молекулярно-генетического и морфологического анализа (рисунки 11, 14, 16, 21, 23).

Деревья MP, ML и BA приведены при реконструкции системы всего подотряда Zoarcoidei (глава VIII). При построении схем родственных отношений таксонов более низкого ранга (семейство, подсемейство, род) приведены только BA-деревья с указанием оценок бутстрэп-анализа, полученных для MP- и ML-деревьев, поскольку, во-первых, итоговые топологии, вне зависимости от использованного метода, оказались практически одинаковыми, во-вторых, BA-деревья имели наиболее высокие уровни поддержки. С помощью сравнительных оценок р-дистанций и топологий филогенетических деревьев определены степени дивергенции и родственные взаимоотношения в семействе на уровне видов, родов, подсемейств. На основе молекулярно-генетического анализа, а также комплексного анализа молекулярно-генетических и морфологических признаков реконструированы системы подсемейств и всего семейства Zoarcidae. Обсуждается эквивалентность результатов, полученных молекулярно-генетическими и морфологическими методами.

В этой и последующих главах для отдельных таксономических групп даны результаты сравнительного морфологического анализа, полученные д.б.н. Черешневым И.А. (лаборатория ихтиологии ИБПС ДВО РАН) в ходе проведения совместных исследований бельдюговидных рыб.

1. Подсемейство *Lycodinae*

1.1. Генетическая дифференциация и родственные отношения таксонов подсемейства

Lycodinae

К настоящему времени известны 238 видов и 67 родов подсемейства *Lycodinae*, которое является самым обширным по таксономическому составу и географическому распространению не только в семействе бельдюговых рыб, но и во всем подотряде *Zoarcoidei* (Eschmeyer, 2014).

Нуклеотидные последовательности участков митохондриальных генов COI, цитохрома b, 16S рРНК определены у 83 экземпляров от 21 вида из 8 родов подсемейства *Lycodinae*; ядерных генов RNF213 и родопсина – у 43 экземпляров от 19 видов из 7 родов (отсутствуют данные по роду *Lycenchelis*), RAG1 – у 22 экземпляров от 15 видов из 7 родов. Представители подсемейства собраны в Охотском (Тауйская губа, Притауйский район, западная Камчатка, о. Сахалин) и Японском (Приморье, Корейский п-ов) морях. Исключение составляют роды *Lycodapus* и *Lycenchelis*, материал по которым получен от восточного побережья Тихого океана и Императорских подводных гор (таблица А.1). При реконструкции филогенетических деревьев в качестве внешней группы использованы: для тестирования монофилии подсемейства – виды из близкородственных подсемейств *Zoarcinae* (*Zoarces viviparus*), *Gymnelinae* (*Hadropareia middendorffii*), *Lycozoarcinae* (*Lycozoarces regani*); для укоренения деревьев – отдаленный вид из семейства *Bathymasteridae* (*Bathymaster derjugini*).

Филогенетические деревья получены на основе независимого анализа генов мтДНК (рисунки 9, 13, Б.1), яДНК (рисунок Б.2), комбинированного анализа, объединяющего последовательности митохондриальных и ядерных генов (рисунок 10), комплексного генетико-морфологического анализа (рисунки 11, 14). В таблицах 32 и А.2 даны значения р-дистанций между комбинированными нуклеотидными последовательностями митохондриальных и ядерных генов видов подсемейства *Lycodinae*, в таблицах 35 и А.3 – отдельно по генам мтДНК и яДНК этих видов.

Сравнительный анализ нуклеотидных последовательностей митохондриальных и ядерных генов показал наличие у представителей подсемейства *Lycodinae* идентифицирующих таксон-специфичных мутаций (таблицы 9, 13, 16, 21, 25, 29). Так, в последовательностях гена COI мтДНК обнаружены две мутации, характерные для вида *Lycogrammoides schmidti*, и одна – для рода *Petroschmidtia*, в гене цитохрома b – две мутации для рода *Lycogrammoides*, в гене 16S рРНК – по одной мутации для видов *L. schmidti*, *L. nigrocaudatus* и *Allolepis hollandi*, родов *Lycodapus* и *Lycogrammoides*, в гене родопсина яДНК – две мутации для вида *Lycodes raridens*. В последовательностях гена родопсина выявлены изменения, маркирующие роды группы

Bothrocara (*Lycogrammoides*, *Bothrocara*, *Bothrocarichthys*, *Allolepis*): две мутации объединяют *Lycogrammoides* и *Bothrocara*, одна – *Lycogrammoides* и *Bothrocarichthys*, и еще одна – все роды этой группы. В ядерном гене RAG1 установлены два мутационных события, маркирующие роды *Lycogrammoides* и *Bothrocarichthys*. Кроме того, зафиксированы три мутационных изменения, объединяющие все таксоны подсемейства Lycodinae и отличающие их от представителей других подсемейств бельдюговых рыб и семейств подотряда Zoarcoidei в целом: в последовательностях генов COI, RNF213 и родопсина – по одной замене, в гене RAG1 – две.

Судя по оценкам р-дистанций между комбинированными нуклеотидными последовательностями митохондриальных и ядерных генов (таблица А.2), уровень дивергенции между ДНК видов и родов подсемейства Lycodinae колеблется в широких пределах – от 0.1% между видами *L. brevicaudus* и *L. tanakae* до 5.6% между видами родов *Petroschmidtia* и *Lycogrammoides*. В целом, генетические расстояния между таксонами разного уровня подсемейства Lycodinae, полученные по данным об объединенных нуклеотидных последовательностях ДНК, составляют: от 0.1 до 0.4% в пределах видов, от 0.6 до 2.8% между видами одного рода и от 2.6 до 5.3% между родами. Топология филогенетических деревьев отражает монофилию каждого из изученных родов подсемейства (за исключением рода *Lycenchelis*), группы *Bothrocara*, а также всего подсемейства Lycodinae.

1.1.1. Под *Lycodes*

Род *Lycodes* представлен в исследовании десятью тихоокеанскими видами из Охотского и Японского морей. Для этих ликодов характерна внутривидовая изменчивость: среднее значение дивергенции между последовательностями ДНК в пределах видов *L. brevicaudus* и *L. multifasciatus* составляет 0.1%, *L. knipowitschi*, *L. raridens* и *L. tanakae* – 0.2% (таблица А.2).

Вид *L. tanakae* представлен самой большой выборкой экземпляров, собранной в разных точках Охотского (западная Камчатка, заливы Анива и Терпения о. Сахалин) и Японского морей (Татарский пролив, Корейский п-ов, западная часть Приморского края) (таблица А.1). Существенные колебания оценок генетических расстояний – от 0.1 до 0.4% для комбинированных данных (таблица А.2) и от 0.1 до 0.8% для данных по мтДНК (таблица А.3) – скорее всего, не связаны с географической изменчивостью *L. tanakae*. Максимально, в среднем на 0.5%, отличается мтДНК *L. tanakae* под номером 1213 с шельфа западной Камчатки и *L. tanakae* 1636 из сахалинского залива Терпения. Значимые отличия от остальных у *L. tanakae* 1211 и 1212, пойманных у побережья западной Камчатки (на 0.4%); уровень этих отличий одинаково высок между экземплярами как одной, так и разных локальностей (таблица А.3).

Структура ВА дерева (рисунок 9), полученного на основе филогенетического анализа митохондриальных генов COI, цитохрома b и 16S рРНК видов рода *Lycodes*, подтверждает существование у *L. tanakae* внутривидовой генетической дифференциации, однако, ее корреляция с географическим распространением отсутствует. Единственную полноценную группу образуют типы мтДНК *L. tanakae* под номерами 1634-1639 от о. Сахалин. Остальные представители вида не формируют четких группировок в соответствии с общностью места обитания. В целом для кластера *L. tanakae* характерна политомия, а взаимосвязи микрокластеров остаются неопределенными.

На всех филогенетических деревьях (рисунки 9, 10, Б.1, Б.2) вместе с *L. tanakae* находится другой вид ликодов – *L. brevicaudus*, экземпляры которого разбросаны по кластеру ликода Танаки и даже не образуют собственной группы. Различия между последовательностями генов мтДНК *L. brevicaudus* находятся в пределах от 0.1 до 0.5%, составляя в среднем 0.2%; для *L. tanakae* внутривидовая дивергенция оценена в 0.3% и изменяется от 0.1 до 0.8% (таблица А.3). Различия между *L. brevicaudus* и *L. tanakae* не превышают внутривидовой уровень – 0.3% (от 0.1 до 0.7%).

L. tanakae описан Джордэном и Томпсоном (Jordan&Thompson, 1914) по экземплярам, пойманным в Японском море в районе п-ва Ното (Хонсю); описание *L. brevicauda* из Охотского моря сделано позднее Таранцом и Андрияшевым (Tarantetz et Andriashev, 1935). Мнения исследователей о статусе этих видов расходятся. В обзоре подсемейства Lycodinae Тойосима (Toyoshima, 1985) сводит *L. brevicauda* в синоним *L. tanakae*, и эта точка зрения подтверждается другими авторами (Amaoka et al., 1995; Anderson, Fedorov, 2004). Шмидт (1950) определяет *L. brevicauda* как подвид *L. schmidtii* Soldatov 1918 на основе сходства ареалов и внешней морфологии. Затем *L. schmidtii* называют синонимом *L. brevicaudus* (Шейко, Федоров, 2000) и *L. tanakae* (Balushkin et al., 2011). В систематической ревизии семейства Zoarcidae Андерсон (Anderson, 1994) рассматривает *L. brevicauda* в качестве синонима *L. tanakae*, признавая при этом самостоятельность вида *L. brevicaudus*. Валидность *L. brevicaudus* и *L. tanakae* поддерживается и российскими учеными (Борец, 2000; Шейко, Федоров, 2000; Федоров и др., 2003; Balushkin et al., 2011). В электронной версии Каталога рыб (Eschmeyer, 2014) *L. brevicauda* синонимичен виду *L. tanakae*.

L. brevicaudus и *L. tanakae* обитают в северо-западной части Тихого океана – в Японском и Охотском морях (Черешнев и др., 2001; Федоров и др., 2003). *L. brevicaudus* встречается на юге Чукотского моря; широко распространен в Беринговом и Охотском морях; в Японском море – в районе западной части Сахалина и Татарском проливе; в Тихом океане – у северных Курил и юго-восточной Камчатки. Ареал *L. tanakae* находится в Японском море вдоль континентального

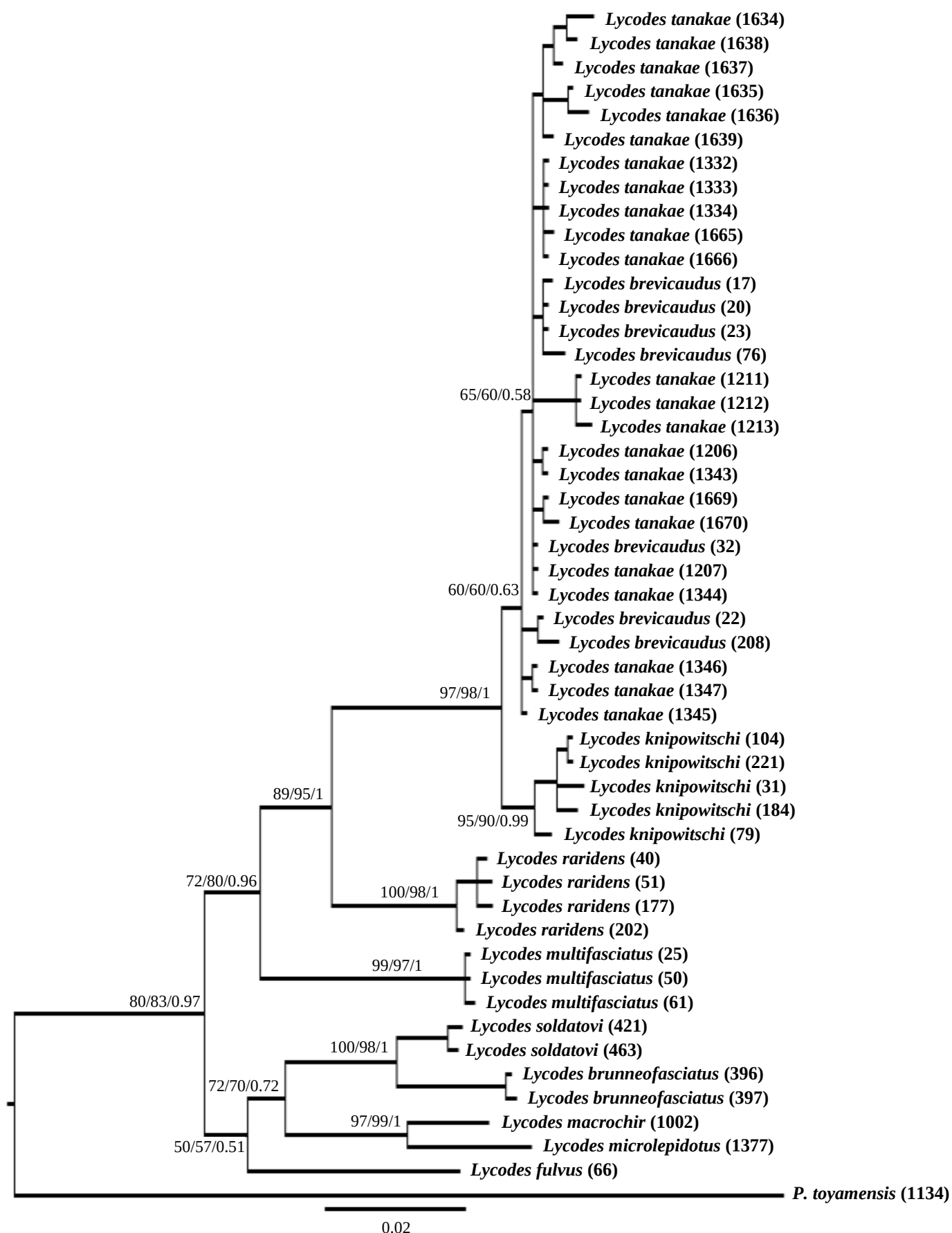


Рисунок 9. Филогенетическое дерево видов рода *Lycodes* подсемейства Lycodinae семейства Zoarcidae по данным о нуклеотидных последовательностях генов COI, цитохрома b, 16S рРНК мтДНК. Приведены бутстрэп-поддержки (% от 1000 реплик) для МР- и ML-деревьев, а также оценки апостериорной вероятности для ВА-дерева (МР/ML/ВА). В основе реконструкции – ВА-дерево

побережья до южной части Корейского п-ва и вдоль островов Сахалин и Хонсю; в Охотском море – у Хоккайдо и Сахалина (Fedorov, 2004). Судя по географическому распространению, *L. brevicaudus* и *L. tanakae* не изолированы и их ареалы перекрываются в южной части Охотского и северной части Японского морей.

Монофилия рода *Lycodes* основана на одном морфологическом признаке, характерном для ликодов – наличии подбородочных гребней, которые являются хрящевыми расширениями на нижних челюстях (Андрияшев, 1954; Anderson, 1994; Møller, Anderson, 2000). Этот род довольно трудно разделить на виды, поскольку для его представителей характерна высокая вариабельность многих признаков и существование переходных форм. К полиморфным внешним признакам относят степень очешуения, длину и ширину головы, диаметр глаза, размер плавников, окраску; все они изменяются с ростом тела. Кроме того, видовую идентификацию усложняет половой диморфизм – самцы ликодов часто отличаются от самок большими размерами спинного и анального плавников, головы, более яркой или темной окраской плавников, брюха и головы, меньшими размерами зубов и глаз. Стабильными чертами, пригодным для дифференциации видов рода *Lycodes*, считаются число позвонков и лучей в плавниках, а также тип боковой линии тела (Toyoshima, 1985).

Сравнительный анализ по 23 морфологическим признакам показывает, что эти виды отличаются лишь длиной головы, окраской брюха и наличием шипиков на жаберных тычинках 1-ой жаберной дуги (Møller, Gravlund, 2003), причем первые два признака являются полиморфными (Toyoshima, 1985). Результаты молекулярно-генетического анализа митохондриальных и ядерных ДНК-маркеров – низкие межвидовые оценки *r*-дистанций, не превышающие внутривидовые, стабильное (с вероятностью 98-100%) объединение ДНК *L. brevicaudus* и *L. tanakae* в один кластер на всех филогенетических деревьях – вызывают сомнение в их видовой самостоятельности и позволяют предположить, что эти таксоны принадлежат к одному виду *L. tanakae* (согласно приоритету описания).

Степень дивергенции объединенных последовательностей ДНК видов рода *Lycodes* изменяется от 0.6% между *L. tanakae* и *L. knipowitschi* до 2.8% между *L. knipowitschi* и *L. microlepidotus*, составляя в среднем 1.9% (таблица А.2). Значения *r*-дистанций до 2% обнаружены между типами ДНК видов *L. macrochir* и *L. microlepidotus* (1%), *L. soldatovi* и *L. brunneofasciatus* (1.1%), *L. macrochir* и *L. soldatovi* (1.7%), *L. macrochir* и *L. brunneofasciatus* (1.8%), *L. raridens* и *L. tanakae* (1.9%), *L. raridens* и *L. knipowitschi* (1.9%). *L. macrochir* в целом меньше всего отличается от остальных ликодов (*r*-дистанции от 1 до 2.4%, среднее значение 1.9%). *L. multifasciatus* максимально и примерно одинаково удален от прочих видов (в среднем на 2.3%, разброс *r*-дистанций от 2.2 до 2.5%). Средние генетические отличия оставшихся видов

ликодов выглядят следующим образом: *L. brunneofasciatus* – 2.1%, *L. soldatovi* – 2.2%, *L. tanakae* – 2.2%, *L. raridens* и *L. knipowitschi* – 2.3%, *L. fulvus* и *L. microlepidotus* – 2.3% (таблица А.2).

На всех филогенетических деревьях (рисунки 9, 10, Б.1, Б.2) с высоким уровнем достоверности (89/95/1, 96/96/1, 92/97/1, 91/93/1) выделяется группа видов *L. tanakae*, *L. brevicaudus*, *L. knipowitschi* и *L. raridens*, обладающих медиолатеральным типом боковой линии. У остальных изученных видов боковая линия вентрального (*L. brunneofasciatus*) или вентромедиолатерального типа (*L. multifasciatus*, *L. fulvus*, *L. macrochir*, *L. microlepidotus* и *L. soldatovi*). На деревьях по данным о митохондриальных генах (рисунки 9, Б.1) и комбинированных ДНК-последовательностях (рисунок 10) *L. multifasciatus* присоединяется к кластеру «медиолатеральных ликодов», образуя собственную линию. *L. soldatovi* объединяется с *L. brunneofasciatus*, а *L. macrochir* – с *L. microlepidotus*, затем все они группируются. Положение *L. fulvus* на разных филогенетических деревьях меняется: на рисунках 9, Б.1 он находится в крайней позиции к кластеру *L. soldatovi* + *L. brunneofasciatus* + *L. macrochir* + *L. microlepidotus*, на рисунке 10 – к кластеру *L. tanakae* + *L. brevicaudus* + *L. knipowitschi* + *L. raridens* + *L. multifasciatus*. Образование кластеров поддержано высокими оценками апостериорной вероятности, исключая низкую достоверность объединения *L. fulvus* с остальными видами ликодов (68/62/0.88 и 60/64/0.82 для митохондриального и комбинированного деревьев).

Топология этих филогенетических деревьев (рисунки 10, Б.1) с высоким уровнем надежности (98/95/1, 95/92/1) подтверждает монофилетическое происхождение рода *Lycodes*. К сожалению, этого нельзя сказать о дереве, полученном по данным о генах RNF213 и родопсина ядерной ДНК (рисунок Б.2), топология которого не позволяет выявить взаимоотношения видов ликодов. На данном дереве линии ДНК видов *Lycodes* общей группы не формируют. Единственным стабильным кластером (91/93/1) является ассоциация *L. tanakae* + *L. brevicaudus* + *L. knipowitschi* + *L. raridens*. Объединение *L. soldatovi*, *L. macrochir* и *L. microlepidotus* имеет низкую поддержку (58/61/0.82), остальные виды явных группировок не образуют. Таким образом, на всех филогенетических деревьях монофилетичной оказалась лишь группа видов с медиолатеральным типом боковой линии. Отсутствие взаимосвязи между конфигурацией боковой линии и изменчивостью мтДНК было показано ранее для аркто-атлантических и тихоокеанских видов рода *Lycodes* (Møller, Gravlund, 2003). Единственную общую группу в этом исследовании образовали ликоды из Атлантики с медиолатеральным типом боковой линии.

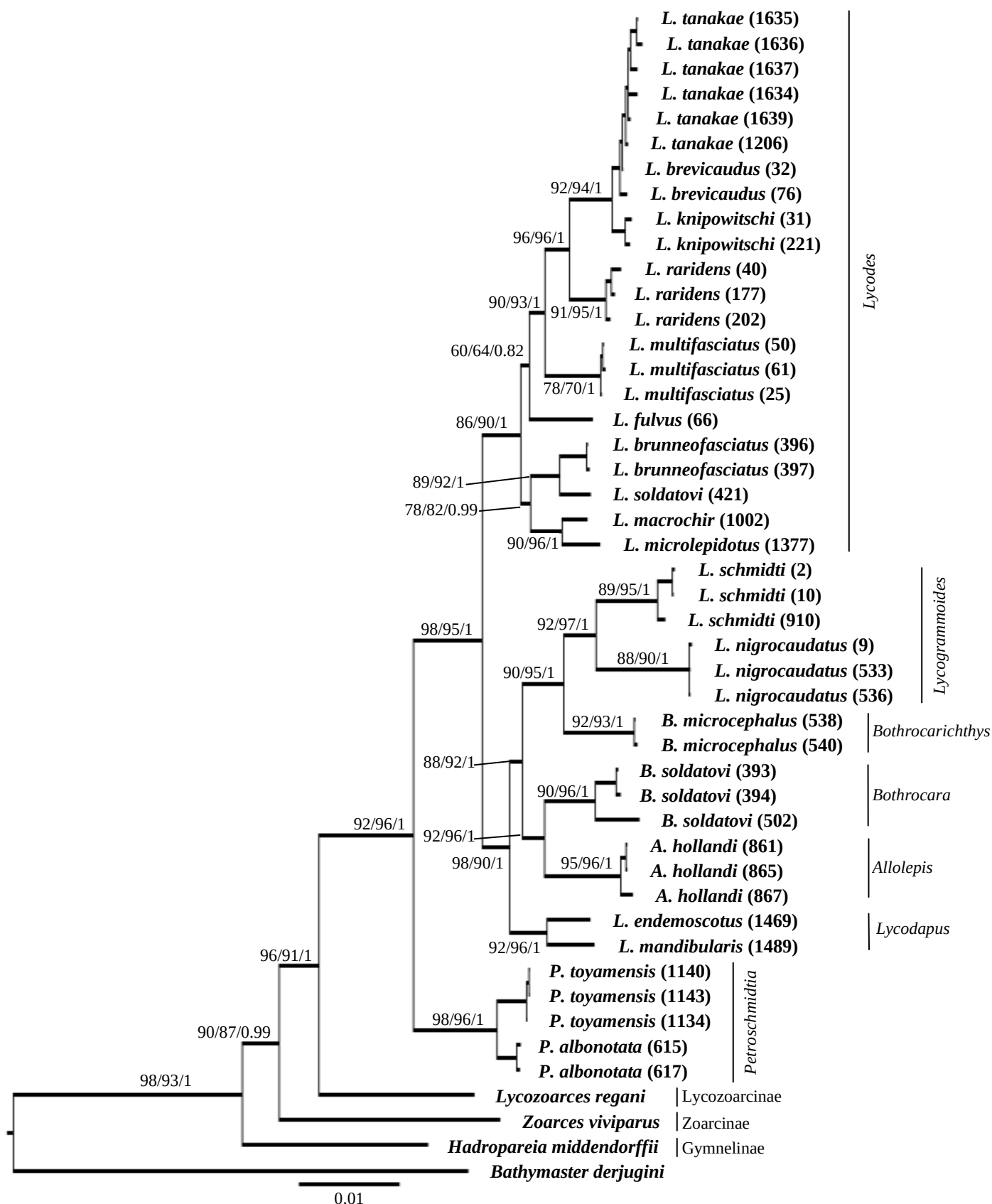


Рисунок 10. Филогенетическое дерево таксонов подсемейства Lycodinae семейства Zoarcidae по данным об объединенных нуклеотидных последовательностях генов COI, цитохрома b, 16S рРНК мтДНК и RNF213, родопсина ядерной ДНК. Приведены бутстрэп-поддержки (% от 1000 реплик) для МР- и МL-деревьев, а также оценки апостериорной вероятности для ВА-дерева (МР/МL/ВА). В основе реконструкции – ВА-дерево

С использованием матрицы по 23 морфологическим признакам из работы (Møller, Gravlund, 2003), а также данных по нуклеотидным последовательностям митохондриальных генов COI, цитохрома b, 16S рРНК и ядерных генов RNF213, родопсина, для тихоокеанских видов рода *Lycodes* реконструировано ВА-дерево (рисунок 11). Для *L. knipowitschi* морфологические данные отсутствуют, поэтому он исключен из анализа. Применены следующие диагностические признаки: наличие подбородочного гребня и его срастание, конфигурация боковой линии, число грудных и хвостовых позвонков, количество связанных с первым лучом грудного плавника позвонков, количество лучей грудного плавника, количество птериigioфоров перед гемальным каналом 1-го хвостового позвонка, расположение чешуи на теле, наличие зубов на нёбных костях и сошнике, преданальное расстояние, размер жаберных щелей, длина головы, глубина отолитной борозды, форма позвонков (симметричность / асимметричность), форма грудного плавника (выемчатый / невыемчатый), наличие шипиков на жаберных тычинках 1-ой дуги, окраска тела (Møller, Gravlund, 2003). Полученное филогенетическое дерево аналогично построенному по данным о генах мтДНК (рисунок 9) и состоит из 2 кластеров: один включает ликодов с медиолатеральной боковой линией *L. tanakae* + *L. brevicaudus* + *L. raridens* вместе с *L. multifasciatus*, второй – *L. soldatovi* + *L. brunneofasciatus* + *L. macrochir* + *L. microlepidotus* + *L. fulvus*. Все ассоциации поддержаны высокими оценками апостериорной вероятности (PP = 0.98-1), кроме объединения *L. multifasciatus* (0.72) и *L. fulvus* (0.84) со своими кластерами.

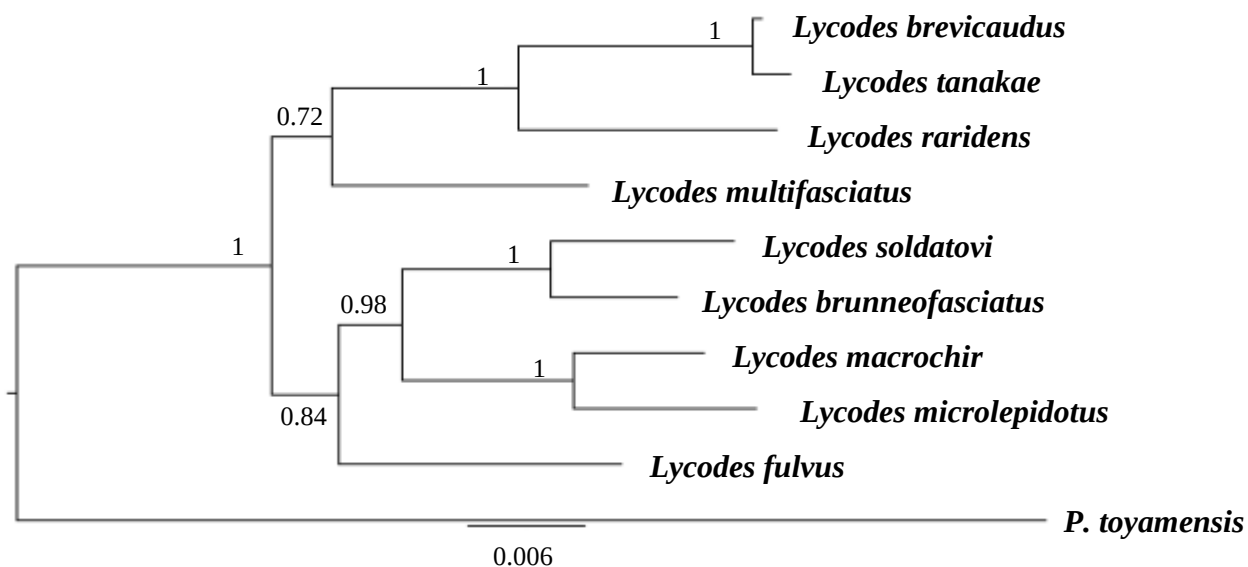


Рисунок 11. ВА-дерево видов рода *Lycodes* подсемейства Lycodinae семейства Zoarcidae по данным комплексного анализа нуклеотидных последовательностей митохондриальных генов COI, цитохрома b, 16S рРНК, ядерных генов RNF213, родопсина и 23 морфологических признаков (из: Møller, Gravlund, 2003). Приведены оценки апостериорной вероятности

1.1.2. Под *Petroschmidtia*

Известно 2 вида рода *Petroschmidtia* – эндемика северо-западной Пацифики. Вид *P. albonotata* описан Таранцом и Андрияшевым (1934) из района о. Ионы северной части Охотского моря. Он распространен в Охотском море, а также на севере Японского моря – в Татарском проливе и у о. Хоккайдо. Описание *P. toyamensis* сделано позднее из залива Тояма восточной части Японского моря (Katayama, 1941). Его ареал находится в Японском море – вдоль побережий островов Японии, у берегов Приморья, и в Охотском море – в районе южных Курильских о-вов и юга Сахалина (Шмидт, 1950; Линдберг, Красюкова, 1975; Toyoshima, 1985; Amaoka et al., 1995; Fedorov, 2004; Антоненко и др., 2004; Великанов, Багинский, 2006).

Род *Petroschmidtia* представлен в настоящей работе экземплярами *P. albonotata* из Притауйского района Охотского моря и *P. toyamensis* от побережья Приморского края Японского моря (таблица А.1). Среднее значение р-дистанций между объединенными нуклеотидными последовательностями мтДНК и яДНК этих видов составляет 1% (таблица А.2). Невысокая внутривидовая вариабельность обнаружена только у *P. albonotata* – 0.1%. Генетическая изменчивость в пределах вида *P. toyamensis* отсутствует (таблицы А.2 и А.3).

Единой точки зрения на таксономический ранг и положение данных видов пока нет. Таранец и Андрияшев (1934) выделили род *Petroschmidtia* на основании комплекса признаков, нехарактерных для рода *Lycodes*: отсутствие пилорических придатков и зубов на небных костях и сошнике; мощные, полностью сросшиеся спереди, покрытые кожей подбородочные гребни; относительно тонкие, небугорковидные жаберные тычинки без шипиков; широкие жаберные отверстия. Позднее было обнаружено, что у *Petroschmidtia*, в отличие от видов *Lycodes*, наружный луч брюшного плавника – неветвистый (Matsubara, Iwai, 1951). Род *Petroschmidtia* считали самостоятельным (Шмидт, 1950; Андрияшев, 1954; Линдберг, Красюкова, 1975; Katayama, 1941; Matsubara, 1955; Masuda et al., 1984; Toyoshima, 1985) вплоть до исследования Андерсона (Anderson, 1994). Этот автор признал уникальным для *Petroschmidtia* только последний признак, посчитав его недостаточным основанием для обособления в отдельный род, и *Petroschmidtia* был включен в синонимию рода *Lycodes*. Такая точка зрения получила поддержку среди некоторых зарубежных и российских ученых, которые стали рассматривать виды рода *Petroschmidtia* в составе рода *Lycodes*: *L. albonotatus* и *L. toyamensis* (Соколовский и др., 2007; Møller, Gravlund, 2003; Miya et al., 2003; Anderson, Fedorov, 2004; Shinohara et al., 2011). Другая группа современных исследователей придерживается мнения о валидности рода *Petroschmidtia* (Шейко, Федоров, 2000; Федоров и др., 2003; Долганов, Савельев, 2013; Fishes of Japan..., 2002; Fedorov, 2004; Balushkin et al., 2011; Eschmeyer, 2014).

Полученные в нашем исследовании высокие оценки генетических дистанций и топология филогенетических деревьев подтверждают монофилию рода *Petroschmidtia* и не позволяют

поместить его в состав рода *Lycodes*. Генетические различия между этими родами (таблица 32) изменяются от 4 до 4.7% (среднее значение 4.4%), более чем в два раза превышая средние р-дистанции между видами ликодов (1.9%) (таблица А.2). На всех деревьях (рисунки 10, Б.1, Б.2) типы ДНК *Petroschmidtia* формируют отчетливо выраженный и надежно поддержанный (98/96/1, 92/90/1, 90/89/1) кластер, хорошо обособленный от кластера *Lycodes*. Сравнительный анализ с использованием данных из GenBank по мтДНК *Lycodes toyamensis* (№ AP004448; Miya et al., 2003) показывает очень незначительный уровень дивергенции между этим экземпляром и нашим *P. toyamensis* (0.07%); они объединяются в общий кластер со 100% достоверностью и отличаются от ликодов в среднем на 7% (Радченко и др., 2009). Существенные генетические различия между *Lycodes* и *Petroschmidtia* получены на основе изучения изменчивости генов COI и цитохрома b Турановым (2013), в работе которого последний род образует кладу с родом *Lycenchelys*, и оба они дифференцированы от клады *Lycodes* на 9.6-11.5%.

Таблица 32. Средние значения р-дистанций (в %) между комбинированными нуклеотидными последовательностями генов COI, цитохрома b, 16S рРНК мтДНК и RNF213, родопсина яДНК таксонов подсемейства Lycodinae семейства Zoarcidae (среднее $\pm$ стандартная ошибка)

		<i>Lycodes</i>	<i>Lycogrammoides</i>	<i>Bothrocara</i>	<i>Bothrocarchthys</i>	<i>Allolepis</i>	<i>Petroschmidtia</i>
<i>Lycodes</i>	MIN						
	MAX						
	Среднее						
<i>Lycogrammoides</i>	MIN	3.6					
	MAX	4.8					
	Среднее	4.3 $\pm$ 0.04					
<i>Bothrocara</i>	MIN	2.9	3.7				
	MAX	3.6	4.0				
	Среднее	3.4 $\pm$ 0.04	3.8 $\pm$ 0.05				
<i>Bothrocarchthys</i>	MIN	3.6	2.9	3.4			
	MAX	4.2	3.3	3.5			
	Среднее	4.0 $\pm$ 0.03	3.1 $\pm$ 0.04	3.5 $\pm$ 0.04			
<i>Allolepis</i>	MIN	3.0	3.6	2.5	3.3		
	MAX	4.1	3.9	2.7	3.5		
	Среднее	3.6 $\pm$ 0.05	3.7 $\pm$ 0.04	2.6 $\pm$ 0.03	3.4 $\pm$ 0.05		
<i>Petroschmidtia</i>	MIN	4.0	5.0	4.2	4.7	4.6	
	MAX	4.7	5.6	4.3	4.9	4.8	
	Среднее	4.4 $\pm$ 0.03	5.3 $\pm$ 0.03	4.3 $\pm$ 0.05	4.8 $\pm$ 0.03	4.7 $\pm$ 0.03	
<i>Lycodapus</i>	MIN	3.0	3.4	3.0	3.1	3.1	3.9
	MAX	3.8	4.1	3.0	3.5	3.3	4.4
	Среднее	3.5 $\pm$ 0.04	3.8 $\pm$ 0.03	3.0 $\pm$ 0.04	3.3 $\pm$ 0.04	3.2 $\pm$ 0.03	4.2 $\pm$ 0.06

В качестве дополнительных морфологических отличий *Petroschmidtia* от *Lycodes* приведем следующие (Радченко и др., 2009): подбородочный гребень на нижнем крае нижней челюсти почти целиком костный (у *Lycodes* этот гребень хрящевой); на лобной кости отсутствуют костные фонтанели надглазничного канала сейсмодатированной системы (у ликодов – всегда есть, от 2 до 5); теменные кости в передней части разъединены верхнезатылочной

костью, но в задней части смыкаются (у ликодов – разъединены по всей длине); гребень на верхней поверхности сошника короткий, до 20% длины кости (у ликодов – длинный, до 50-60%); рукоятка сошника короткая, 32-34% длины парасфеноида (у ликодов – длинная, 54-58%); задний конец верхнечелюстной кости с плавным расширением (у ликодов – с резким расширением, уступом); задний отросток верхнезатылочной кости не достигает верхнего края затылочного отверстия (у ликодов – достигает); лобные кости срастаются только в передней части на уровне орбит (у ликодов – срастаются по всей длине). Перечисленные морфологические различия вместе с результатами молекулярно-генетического анализа свидетельствует, что *Petroschmidtia* не может считаться синонимом или подродом рода *Lycodes*, а является самостоятельным родом.

1.1.3. Группа родов *Bothrocara*

Обособленное систематическое положение родов *Lycogramma* (или *Bothrocara*), *Lycogrammoides*, *Bothrocarina*, *Allolepis* было отмечено Андрияшевым (1939, 1954) и Шмидтом (1950), которые предлагали выделить их в подсемейство *Lycogramminae*. Рассматривая родственные отношения подсемейства *Lycodinae*, Андерсон (Anderson, 1994) определяет особую группу родов – *Bothrocara-group* (рисунок 12), которая включает роды *Bothrocara* (вместе с *Allolepis*), *Bothrocarina*, *Lycogrammoides* и *Lycodapus*. Согласно Андерсону (Anderson, 1994), общим синапоморфным признаком *Bothrocara-group* является отсутствие перепонки в ротовой полости. Еще одним синапоморфным признаком этой группы, с существенно бóльшим таксономическим весом, можно считать наличие между глазами слизистой полости, неизвестной у других представителей подсемейства *Lycodinae* (Радченко и др., 2009).

Статус этих родов и их видов является предметом разногласий. Отечественные ихтиологи вид *Bothrocarina nigrocaudata* Suvorov, 1935 относят к роду *Lycogrammoides*; *Bothrocarina microcephala* (Schmidt, 1938) – к роду *Bothrocarichthys*; *Bothrocara hollandi* (Jordan, Hubbs, 1925) – к роду *Allolepis* (Федоров, Парин, 1998; Шейко, Федоров, 2000; Федоров и др., 2003; Fedorov, 2004). Другая точка зрения состоит в том, что *Allolepis* синонимичен роду *Bothrocara*, *Bothrocarichthys* – роду *Bothrocarina*, а валидным статусом *Lycogrammoides nigrocaudatus* считается *Bothrocarina nigrocaudata* (Anderson, 1994; Anderson, Fedorov, 2004; Fishes of Japan..., 2002; Balushkin et al., 2011; Eschmeyer, 2014).

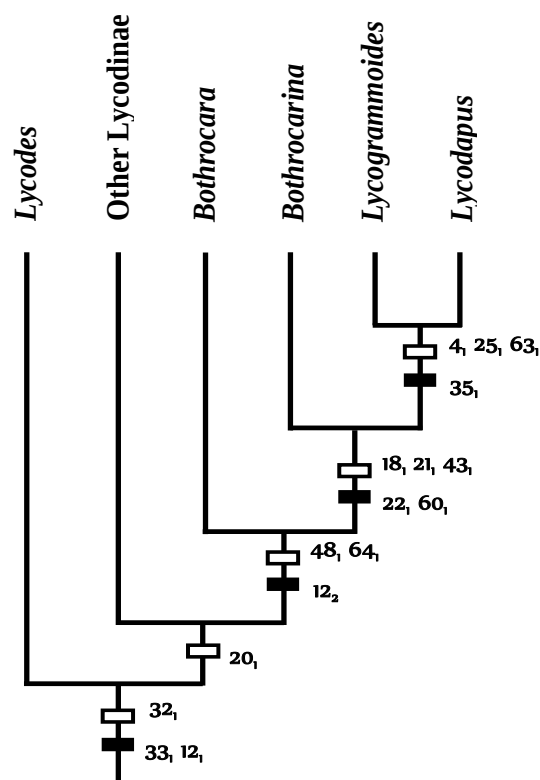


Рисунок 12. Филогенетическая гипотеза родственных отношений родов подсемейства Lycodinae. Цифры обозначают признаки, подстрочные цифры – состояние признаков. Темные полосы – синапоморфные признаки, светлые полосы – гомопластические производные признаки (цит. по: Anderson, 1994)

В нашем анализе эта группа подсемейства Lycodinae представлена 4 родами (*Lycogrammoides*, *Bothrocara*, *Allolepis*, *Bothrocarichthys*) из северной части Охотского моря (Тауйская губа, Притауйский район, западная Камчатка) (таблица А.1). *Lycogrammoides schmidtii* описан Солдатовым и Линдбергом (Soldatov, Lindberg, 1928) из Тауйской губы; он обитает в северо-западной Пацифике – в Охотском море и у Курильских о-вов с океанической стороны. *L. nigrocaudatus* имеет такое же распространение и описан от берегов западной Камчатки. Ареал *Bothrocara soldatovi* находится в Охотском и Беринговом морях, в Тихом океане у восточного побережья Камчатки и Курил; его описание сделано Шмидтом (1950). Вид *Bothrocarichthys microcephalus* широко распространен в Охотском море, у юго-восточной Камчатки и тихоокеанских берегов Курильских о-вов. *Allolepis hollandi* – единственный из представленных здесь видов группы *Bothrocara* обитает в Японском море, а также на юге Охотского моря и у южных Курил (Fedorov, 2004).

В пределах каждого вида этой группы обнаружена невысокая внутривидовая вариабельность объединенных нуклеотидных последовательностей мтДНК и яДНК (таблица А.2): 0.1% для *B. soldatovi* и *B. microcephalus*, 0.2% для *A. hollandi*, 0.3% для *L. schmidtii*.

Генетическая изменчивость у *L. nigrocaudatus* отсутствует (таблицы А.2 и А.3). Внутри рода *Lycogrammoides*, включающего виды *L. schmidt* и *L. nigrocaudatus*, среднее значение р-дистанций составляет 2.9% (таблица А.2). Сравнения родов группы *Bothrocara* по объединенным последовательностям ДНК показывают колебания уровня дивергенции от 2.6% между *Bothrocara* и *Allolepis* до 3.8% между *Bothrocara* и *Lycogrammoides*. Генетические различия между остальными родами следующие: *Bothrocarichthys* / *Lycogrammoides* – 3.1%, *Bothrocarichthys* / *Allolepis* – 3.4%, *Bothrocarichthys* / *Bothrocara* – 3.5%, *Lycogrammoides* / *Allolepis* – 3.7%.

На всех филогенетических деревьях (рисунки 10, Б.1, Б.2) типы ДНК родов группы *Bothrocara* образуют собственный кластер, обособление которого подкреплено надежными оценками достоверности на деревьях по объединенным и митохондриальным данным (98/90/1, 92/89/1), но имеет слабую поддержку на дереве по ядерным генам (45/51/0.52). На этом же дереве (рисунок Б.2) отношения *L. nigrocaudatus*, *L. schmidt* и *B. microcephalus* остаются неразрешенными; кластеры *Bothrocara* + *Allolepis* и *Lycogrammoides* + *Bothrocarichthys* четко разделены, и статистическая поддержка этого разделения достоверная (94/90/1). На двух других деревьях (рисунки 10, Б.1) позиции и взаимосвязи всех видов *Bothrocara* определены с высокими оценками вероятности. Типы ДНК данной группы дифференцируются на два кластера: *A. hollandi* + *B. soldatovi* и *B. microcephalus* + *L. nigrocaudatus* + *L. schmidt*.

Морфологические отличия родов *Bothrocara* и *Allolepis* от *Lycogrammoides* и *Bothrocarichthys* существенные. У *Bothrocara* и *Allolepis* больше лучей в спинном, анальном, грудном и хвостовом плавниках, а также лучей на верхней и нижней костных пластинках хвостового плавника, общее количество позвонков (в том числе хвостовых), число подглазничных костей и подглазничных пор. Кроме того, у *Bothrocara* и *Allolepis* спинная мускулатура доходит до затылка (у *Lycogrammoides* и *Bothrocarichthys* – до глаз), пилорические придатки укороченные (удлиненные), верхняя челюсть выступает над нижней (не выступает), крупные клыковидные зубы на челюстях отсутствуют (имеются), клиновидно-ушная кость мелкая (крупная), радиальные элементы грудного плавника хорошо развитые и образуют позади лопатки «подпорку» (неразвитые, «подпорку» не образуют) (Таранец, 1937; Шмидт, 1950; Masuda et al., 1984; Anderson, 1994; Fishes of Japan..., 2002).

Значения р-дистанций между объединенными нуклеотидными последовательностями ДНК в пределах кластера *Bothrocara* + *Allolepis* составляют 2.5-2.7% (среднее значение 2.6%) (таблица А.2). Род *Allolepis* был выделен на основании своеобразного строения чешуйного покрова. У него часть чешуек неправильной округлой формы, часть – продолговатой; они расположены беспорядочно, под углом друг к другу. Подобный тип очешуения не характерен для представителей семейства Zoarcidae (Таранец, 1937; Шмидт, 1950). Андерсон (Anderson, 1994) не посчитал эти особенности достаточными для придания *Allolepis* родового статуса и

включил его в состав рода *Bothrocara*. Описание же морфологических особенностей рода *Bothrocara* этот автор сделал на основе изучения ализариновых препаратов *B. brunneum* и *B. pusillum*, но не *A. hollandi*. В связи с этим приведем морфологические признаки экземпляра *A. hollandi* из нашей работы (Радченко и др., 2009). Внешняя и средняя крыловидные кости широко контактирует с квадратной по всей передней и верхней поверхности (у *Bothrocara* только на 25% поверхности (Anderson, 1994)); боковые отростки парасфеноида заходят за линию нижнего края и достигают середины тригемино-фациального отверстия (достигают лишь линии нижнего края или незначительно выше); число лепестков ложной жабры 5-6 (7-8). Учитывая отмеченные морфологические особенности рода *Allolepis* и результаты молекулярно-генетического анализа, целесообразно рассматривать его в ранге самостоятельного рода, близкого к роду *Bothrocara*.

Дивергенция по данным об объединенных ДНК в пределах кластера *Lycogrammoides* + *Bothrocarichthys*, в сравнении с группой *Bothrocara* + *Allolepis*, выше – 3% (диапазон значений от 2.8 до 3.3%). Причем различия *L. nigrocaudatus* и *L. schmidt*i (2.9%) немного меньше, чем *B. microcephalus* и *L. schmidt*i (3%), а *L. nigrocaudatus* и *B. microcephalus* отличаются друг от друга значительно – на 3.2% (таблица А.2).

Виды рода *Bothrocarina* (названия приведены соответственно указанным у нижеперечисленных авторов) – *B. microcephala* и *B. nigrocaudata*, довольно сильно (без перекрытия) различаются количеством позвонков и лучей в плавниках, степенью очешуения головы, наличием межглазничной поры (Суворов, 1935; Шмидт, 1950; Anderson, 1994). У Андерсона (Anderson, 1994) описание рода *Bothrocarina* сделано лишь на препарате *B. microcephala*. Поэтому был проведен (Радченко и др., 2009) сравнительный морфологический анализ 2 видов *Bothrocarina* и 1 вида *Lycogrammoides* на основании описаний из работы Андерсона (Anderson, 1994). Получены следующие результаты: *B. microcephala*, *B. nigrocaudata* и *L. schmidt*i сходны по числу жаберных тычинок, количеству и размеру пилорических придатков, наличию соединения участков предкрышечно-нижечелюстного каналов на нижней челюсти и предкрышечной кости, наличию широко приращенной к подбородку нижней губы. *B. microcephala* и *B. nigrocaudata* имеют только 2 общих признака, отличающих их от *L. schmidt*i: свободная верхняя губа и внешне различимые, покрытые соединительной тканью слизистые полости сейсмоденситивных каналов головы. *B. nigrocaudata* и *L. schmidt*i характеризуются, как минимум 15 общими признаками (таблица 33). Таким образом, установлено, что масштаб морфологических различий между *B. microcephala* и *B. nigrocaudata* значительный и не позволяет относить их к одному роду *Bothrocarina*. Для первого вида валидным родовым названием служит *Bothrocarichthys* с типовым видом *Bothrocarichthys microcephalus* Schmidt, 1938 (Шмидт, 1938), для второго – *Lycogrammoides* Soldatov et Lindberg, 1928 (Soldatov, Lindberg, 1928). В синонимию последнего рода следует включить позднее

описанный род *Bothrocarina* Suvorov, 1935 с типовым видом *Bothrocarina nigrocaudata* Suvorov, 1935 (Суворов, 1935).

Таблица 33. Морфологические особенности видов родов *Bothrocarina* и *Lycogrammoides*

Признак	<i>B. microcephala</i>	<i>B. nigrocaudata</i>	<i>L. schmidtii</i>
Число невроматов в боковой линии	48-53	57-62	57-61
Число лучей в спинном плавнике	85-87	59-61	59-64
Число лучей в анальном плавнике	69-74	50-52	51-54
Число лучей в грудном плавнике	9-10	9-11	9-10
Число лучей в хвостовом плавнике	10	7-8	7-8
Число позвонков (формула)	18-20+72-77=92-95	14-15+51-53=65-68	14-16+50-53=64-67
Количество и конфигурация боковых линий	1; дорзомедиолатеральная*	1; медиолатеральная	2; антеролатеральная и медиолатеральная
Длина грудного плавника в % длины головы	92.7-96.7 (93.9)	66.9-74.9 (70.5)	65.7-68.4 (66.9)
Ширина межглазничного пространства в % длины грудного плавника	33.6-37.2 (35.1)	46.9-50.2 (48.4)	49.0-52.3 (51.4)
Ширина истмуса	больше диаметра глаза	меньше диаметра глаза $\approx$ в 2.5 раза	меньше диаметра глаза $\approx$ в 4.0 раза
Сращение верхней губы с рылом	не приращена, свободная	не приращена, свободная	широко приращена
Очешуение головы	сверху до линии задних краев глаз; на щеках не достигает на 4-5 чешуек подглазничного канала; нет чешуи на всех головных каналах	сверху почти до линии середины глаз; на щеках до подглазничного канала; все каналы, исключая на dentale и nasale, покрыты чешуей	сверху почти до линии ноздрей, на щеках до подглазничного канала; все каналы, исключая на dentale и nasale, покрыты чешуей
Межглазничная пора	нет	есть	есть
Форма и размер слизистой полости на лбу	непарная, крупная, больше диаметра глаза	парная, разделена высокой перегородкой, небольшая (примерно в 2 раза меньше глаза)	парная, разделена высокой перегородкой, небольшая (примерно в 2 раза меньше глаза)
Контакт mesopterygoideum с quadratum	есть; на величину около 20% поверхности quadratum	нет; заметно не достигает quadratum	нет; заметно не достигает quadratum

Продолжение таблицы 33

Признак	<i>B. microcephala</i>	<i>B. nigrocaudata</i>	<i>L. schmidtii</i>
Величина заднего отростка hyomandibulare	укороченный, примерно равный переднему	удлиненный, больше переднего	удлиненный, больше переднего
Вентральный отросток на posttemporale	есть	слабо развитый	нет
Продольный костный киль на supraoccipitae	есть крупный, по всей длине кости	нет	нет
Окостенение костей жаберной крышки	слабое; кости почти полностью хрящевые	сильное; доля хряща незначительная	сильное; доля хряща незначительная
Размер слизистых полостей головных каналов СМС	небольшие, внешне хорошо различимые, покрыты соединительной тканью	большие, внешне хорошо различимые, покрыты соединительной тканью	внешне не различимые, покрыты кожей
Зубчики на жаберных тычинках	малочисленные (13-15)	многочисленные (30-35)	многочисленные (30-33)

Примечание. Использованы собственные и литературные данные (Солдатов, Линдберг, 1930; Суворов, 1935; Таранец, 1937; Шмидт, 1938, 1950; Soldatov, Lindberg, 1928; Masuda et al., 1984; Anderson, 1994; Nakabo, 2002). * - термин предложен нами; боковая линия идет от головы параллельно спине выше грудного плавника, затем на некотором расстоянии от конца плавника делает изгиб книзу и тянется до хвоста по средней линии тела.

Результаты морфологического анализа хорошо согласуются с данными анализа изменчивости нуклеотидных последовательностей митохондриальных и ядерных генов, свидетельствуют о более близком генетическом родстве видов *Lycogrammoides nigrocaudatus* и *L. schmidtii*, чем каждого из них с *Bothrocarichthys microcephalus*, и подтверждают точку зрения отечественных исследователей на систематическое положение этих видов (Таранец, 1937; Федоров, Парин, 1998; Шейко, Федоров, 2000; Федоров и др., 2003; Fedorov, 2004).

1.1.4. Род *Lycodapus*

Андрияшев (1939) предлагал выделить род *Lycodapus* в особое монотипическое семейство Lycodapodidae, Шмидт (1950) – в подсемейство Lycodarinae. По мнению Андерсона (Anderson, 1994), морфологическая обособленность этого «странного» рода от Bothrocarina-group и всего подсемейства Lycodinae очень значительная и мозаичная; она обусловлена параллельной изменчивостью, реверсиями и атавистическим характером ряда признаков.

Род *Lycodapus* описан Гилбертом (Gilbert, 1890) и признан валидным (Peden, Anderson, 1978, 1981; Anderson, 1994; Mecklenburg et al., 2002; Anderson, Fedorov, 2004; Fedorov, 2004; Balushkin et al., 2001; Eschmeyer, 2014). Его виды широко распространены в Тихом океане: в дальневосточных морях России, с океанической стороны Японского и Курильского архипелагов, Камчатки, Командорских и Алеутских островов, вдоль тихоокеанского побережья

Северной и Южной Америки, у побережья Антарктиды (Anderson, 1994). Представители рода встречаются на большой глубине – более 2 км, и ведут мезопелагический образ жизни. У *Lycodapus* известны 2 группы видов – коротко- и длиннотычинковые; они отличаются размерами жаберных тычинок и особенностями строения сейсмочувствительной системы головы (Peden, Anderson, 1978, 1981).

Род *Lycodapus* представлен в исследовании тремя видами – *Lycodapus fierasfer* (коллекционные номера the University of Washington Fish Collection – UW113553, UW115137) и *L. mandibularis* (UW049360) с северо-восточного побережья Тихого океана (район штатов Орегон и Калифорния, США), а также *L. endemoscotus* из района Императорских подводных гор (гора Джингу) (таблица А.1). Ареал *L. mandibularis* – от Аляскинского залива до юга Калифорнии; обычно он обитает от поверхности воды (ночью) до глубины 800 м (днем). *L. fierasfer* тоже населяет восточное побережье Тихого океана – от Берингова моря до Панамского залива, встречается на глубине от 50 до 2212 м. *L. endemoscotus* – самый глубоководный из известных видов рода (от 450 до 2225 м); живет в западной (Охотское море) и восточной (от Берингова моря до побережья Перу) частях Тихого океана (Anderson, 1994; Fedorov, 2004).

Генетическая дифференциация и взаимоотношения в пределах рода *Lycodapus* будут рассмотрены на основе данных анализа нуклеотидных последовательностей генов мтДНК (таблица А.3), поскольку по причинам технического характера данные о генах яДНК удалось получить не для всех видов рода. Значения р-дистанций между тремя видами рода составляют в среднем 2.4%, что соответствует уровню отличий между мтДНК видов в подсемействе *Lycodinae*, например, в роде *Lycodes* (3%) (таблица А.3). По степени дивергенции ближе друг к другу оказались «длиннотычинковый» вид *L. fierasfer* и «короткотычинковый» *L. endemoscotus* – 2.1%. Уровень различий в 2.5% выявлен между *L. fierasfer* и «короткотычинковым» *L. mandibularis*, а также между видами *L. endemoscotus* и *L. mandibularis*, отнесшимися к «короткотычинковым» (Peden, Anderson, 1978, 1981). На рисунке Б.1 образование кластера рода *Lycodapus* имеет высокий уровень достоверности (95/98/1), но топология в пределах кластера характеризуется политоимией, и отношения между видами определить не удастся.

С привлечением данных из GenBank о нуклеотидных последовательностях участка гена COI мтДНК других представителей рода *Lycodapus* (таблица А.1) реконструировано ВА-дерево (Радченко и др., 2012 а). Виды *Lycodapus* образуют на нем общий кластер, имеющий 100% поддержку (рисунок 13). «Короткотычинковые» виды единой группы не формируют – *L. leptus* (bg), *L. endemoscotus* (1469), *L. endemoscotus* (bg) и *L. mandibularis* (1489) объединяются вместе (с низкой апостериорной вероятностью 66%), но гаплотип *L. pachysoma* занимает в кластере *Lycodapus* обособленное крайнее положение. Гаплотипы «длиннотычинкового» *L. fierasfer* (1487) и *L. fierasfer* (bg) располагаются внутри кластера «короткотычинковых» видов.

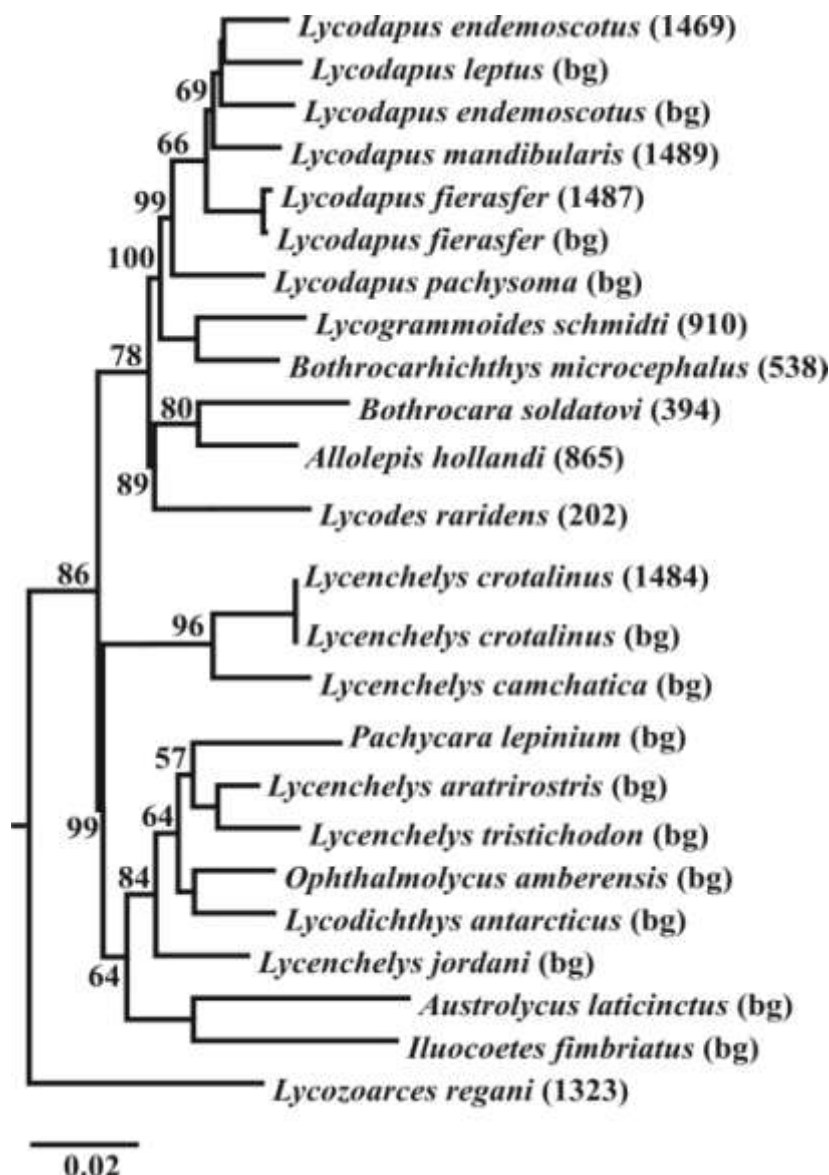


Рисунок 13. ВА-дерево таксонов подсемейства Lycodinae семейства Zoarcidae по данным о нуклеотидных последовательностях гена COI мтДНК. Числа в основаниях кластеров (в %) – значения апостериорной вероятности, умноженные на 100

Генетические различия между «длиннотычинковыми» и «короткотычинковыми» видами составляют в среднем 3.2%, и они меньше, чем в пределах группы «короткотычинковых» видов – 3.5% (таблица 34). Оценки р-дистанций и топология филогенетических деревьев указывают на монофилию *Lycodapus*, но не подтверждают дифференциацию рода на 2 группы видов – «короткотычинковую» и «длиннотычинковую», как было показано по морфологическим признакам (Peden, Anderson, 1978, 1981). Необходимо отметить, что значение р-дистанций между нашим экземпляром *L. endemoscotus* (1469) и образцом из GenBank *L. endemoscotus* (bg) оказалось слишком высоким для сравнений в пределах одного вида – 3.1%. Например, *L. fierasfer* (1487) и *L. fierasfer* (bg) отличаются всего на 0.2% (таблица 33). В то же время, к *L. endemoscotus* (1469) гораздо ближе *L. fierasfer* (2.3%), *L. mandibularis* и *L. leptus* (2.7%).

Вероятным объяснением таких больших внутривидовых различий *L. endemoscotus* может быть ошибочное определение одного из использованных в данной работе экземпляров.

Таблица 34. Значения р-дистанций (в %) между нуклеотидными последовательностями гена COI мтДНК видов подсемейства Lycodinae

	Вид	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23
1	<i>L. raridens</i> (202)																							
2	<i>L. schmidtii</i> (910)	7.2																						
3	<i>B. soldatovi</i> (394)	6.9	7.7																					
4	<i>A. hollandi</i> (865)	6.0	5.8	5.2																				
5	<i>B. microcephalus</i> (538)	6.0	4.0	6.7	4.3																			
6	<i>L. crotalinus</i> (1484)	7.6	7.9	7.6	7.7	7.6																		
7	<i>L. crotalinus</i> (bg)	7.6	8.1	7.6	7.7	7.6	0																	
8	<i>L. jordani</i> (bg)	6.9	6.9	8.1	6.5	6.4	6.9	6.9																
9	<i>L. aratirostris</i> (bg)	6.9	7.2	7.7	6.4	6.9	7.2	7.2	3.6															
10	<i>L. camchatica</i> (bg)	8.1	7.9	7.6	7.7	7.0	3.6	3.6	7.0	6.9														
11	<i>L. tristichodon</i> (bg)	7.6	7.9	8.1	6.5	7.2	8.1	8.1	4.8	2.4	7.2													
12	<i>L. fierasfer</i> (1487)	5.7	5.3	6.2	5.5	4.5	7.6	7.6	6.0	6.4	7.0	7.0												
13	<i>L. mandibularis</i> (1489)	5.7	5.7	6.9	5.7	5.2	7.6	7.6	5.7	5.7	7.4	7.0	3.1											
14	<i>L. endemoscotus</i> (1469)	5.7	5.7	6.5	5.8	4.8	7.6	7.6	5.7	6.7	7.4	8.1	2.4	2.7										
15	<i>L. pachysoma</i> (bg)	5.3	5.7	6.2	4.5	4.8	7.6	7.6	6.0	6.0	7.2	6.7	4.1	3.4	4.1									
16	<i>L. leptus</i> (bg)	5.7	5.5	6.5	5.5	4.3	7.7	7.7	6.4	6.7	7.2	8.1	3.1	3.1	2.7	4.1								
17	<i>L. fierasfer</i> (bg)	5.5	5.2	6.0	5.3	4.3	7.4	7.4	5.8	6.2	6.9	6.9	0.2	2.9	2.2	4.0	3.3							
18	<i>L. endemoscotus</i> (bg)	5.5	6.2	6.7	5.5	4.6	7.1	7.0	6.7	7.0	7.2	8.4	3.1	3.1	3.1	4.5	3.4	2.9						
19	<i>O. amberensis</i> (bg)	7.2	7.9	8.6	7.2	7.6	7.7	7.7	4.1	3.4	7.4	3.3	6.9	6.4	6.9	6.4	7.2	6.7	7.9					
20	<i>L. antarcticus</i> (bg)	7.0	7.6	7.9	7.0	7.4	7.1	7.0	4.0	3.1	7.4	3.6	6.4	6.0	7.0	6.5	7.0	6.2	7.7	3.1				
21	<i>A. laticinctus</i> (bg)	8.6	9.5	10.0	9.5	9.8	9.8	9.8	7.7	8.1	9.1	8.6	9.1	8.9	9.1	8.8	8.8	9.3	10.0	8.2	7.9			
22	<i>I. fimbriatus</i> (bg)	8.2	10.1	10.0	10.0	9.8	9.5	9.5	7.7	7.2	9.1	7.7	8.9	8.8	8.6	8.8	9.3	8.8	8.8	7.2	7.0	7.4		
23	<i>P. lepinium</i> (bg)	8.9	8.9	9.1	9.1	8.9	8.6	8.6	5.2	4.3	8.1	4.3	7.4	8.4	7.9	7.2	8.2	7.6	9.1	5.0	5.7	8.6	8.8	
24	<i>L. regani</i> (1323)	10.3	10.8	10.5	9.1	9.8	9.8	8.1	8.1	8.8	9.5	8.8	9.6	8.8	9.3	9.3	8.6	9.3	8.3	8.6	12.1	11.2	9.6	10.2

1.1.5. Род *Lycenchelys*

Род длиннохвостые ликоды *Lycenchelys* – один из самых крупных, разнообразных и широко распространенных таксонов подсемейства Lycodinae и всего семейства Zoarcidae. Его виды ведут придонный образ жизни, населяют северный и южный районы Пацифики, северную Атлантику, Индийский океан, Антарктиду, Полярный бассейн. В роде *Lycenchelys* выделяют 2 жизненные формы по глубине обитания: батимальную (800-1500 м) и абиссальную (3120-4070 м) (Андрияшев, 1955, 1958, 1980; Федоров, Андрияшев, 1993; Anderson, 1994; Anderson, Fedorov, 2004).

Этот род представлен в работе одним видом *Lycenchelys crotalinus*, пойманным у восточного побережья Тихого океана вблизи штата Калифорния (США). Для анализа генетической изменчивости привлечены данные из GenBank по нуклеотидным последовательностям участка митохондриального гена COI еще 4 видов *Lycenchelys* – восточно-тихоокеанские *L. camchatica* и *L. jordani*, антарктические *L. aratrirostris* и *L. tristichodon*. Кроме того, для определения монофилии рода использованы данные по гену COI близких видов подсемейства Lycodinae из тех же, что и *Lycenchelys*, или близлежащих районов обитания – северо-восточного побережья Пацифики (*Pachycara lepinium*), Антарктики (*Lycodichthys antarcticus* и *Ophthalmolycus amberensis*), юго-западного района Атлантики (*Iluocoetes fimbriatus* и *Austrolycus laticinctus*) (таблица А.1).

На филогенетическом дереве (рисунок 13) виды рода *Lycenchelys* единой группы не образуют, а кластеризуются с родственными таксонами из Южного, Тихого и Атлантического океанов. Топология этого кластера указывает на очевидную корреляцию родственных отношений видов с их географическим распространением. Обособленное положение занимает микрокластер видов *L. crotalinus* и *L. camchatica*, обитающих в северо-восточной части Тихого океана (Берингово море, тихоокеанское побережье Северной Америки к югу до Калифорнии). Отдельный микрокластер образуют 2 эндемичных вида Магеллановой провинции (юго-запад Атлантического океана) – *A. laticinctus* и *I. fimbriatus*, живущие у берегов Чили и Аргентины. В одном микрокластере оказались такие антарктические эндемы, как *O. amberensis* и *L. antarcticus*, а также *L. aratrirostris* и *L. tristichodon*. К последним примыкает *P. lepinium* из вод северо-восточной части Тихого океана; здесь нужно учитывать, что род *Pachycara* имеет весьма широкое распространение в Южном полушарии, его отдельные виды встречаются и у побережья Антарктиды (Anderson, 1994). Из этой в целом стройной схемы выпадает аляскинско-калифорнийский *L. jordani*, находящийся во внешней позиции по отношению к антарктическим таксонам, от которых он отличается в среднем на 4.2% (таблица 33). От географически близких восточно-тихоокеанских видов *Lycenchelys* (*L. crotalinus* и *L. camchatica*) он дифференцирован гораздо значительно – на 7%.

Принимая во внимание весьма высокую морфологическую изменчивость рода *Lycenchelys* (Андрияшев, 1955, 1958, 1980; Федоров, Андрияшев, 1993; Anderson, 1994; Anderson, Balanov, 2000; Anderson, Imamura, 2002; Fedorov, 1995), нельзя исключать и его генетическую гетерогенность. Между антарктическими видами *Lycenchelys* оценки р-дистанций по гену COI составляют 2.4%, между восточно-тихоокеанскими видами (исключая *L. jordani*) – 3.6% (таблица 34). Средний уровень генетической дивергенции между этими двумя группами *Lycenchelys* – очень высокий для сравнений в пределах одного рода (7.5%); он соответствует величине различий между родами подсемейства Lycodinae. С другой стороны, антарктические виды рода *Lycenchelys* (*L. aratrirostris* и *L. tristichodon*) и антарктические виды других родов (*O.*

amberensis и *L. antarcticus*) отличаются всего на 3.4%. Для рода *Lycenchelys* аналогичные результаты получены по данным об изменчивости гена COI, контрольного региона мтДНК и морфологическим данным в работе (Corbella, 2013): *L. bachmanni* из Магеллановой провинции и *L. wilkesi* из Антарктики на филогенетических деревьях оказались в разных кластерах, а значение дивергенции между ними было выше, чем генетические отличия некоторых родов *Lycodinae*.

Таким образом, на основании полученных данных выявлена полифилия рода *Lycenchelys*. Возможно, распределение его представителей по разным группам и высокие значения дивергенции между их мтДНК отражают эволюцию рода, отдельные виды которого возникли либо в северо-восточной части Тихого океана (включая восток Берингова моря), либо у побережья Антарктиды.

1.2. Система подсемейства *Lycodinae*

Современный состав и родственные отношения подсемейства *Lycodinae* определены Андерсоном (Anderson, 1994) в ревизии семейства бельдюговых рыб. На филогенетической схеме (рисунок 12), полученной этим автором с помощью кладистического анализа морфологических признаков, примитивным оказался род *Lycodes*, а наиболее молодой – группа *Bothrocara*. В нее вошли роды *Bothrocara* (вместе с *Allolepis*), *Bothrocarina*, *Lycogrammoides* и *Lycodapus*; последние два рода сближены друг с другом. Остальные *Lycodinae* занимают промежуточное между *Lycodes* и *Bothrocara*-group положение. Андерсон не стал обсуждать филогению рода *Lycenchelys* из-за отсутствия надежных морфологических признаков, не подверженных параллельной изменчивости (гомоплазии), но отметил его близость к родам *Derepodichthys* и *Taranetzella*. Маталланас (Matallanas, 2010) включил род *Lycodapus* в одну кладу с *Bothrocara* и объединил оба рода на следующем этапе дивергенции с родом *Lycenchelys*.

Данные сравнительного анализа комбинированных нуклеотидных последовательностей ДНК подсемейства *Lycodinae* показывают, что генетические отличия родов *Lycodes*, *Lycogrammoides*, *Bothrocara*, *Allolepis*, *Bothrocarhichtys*, *Lycodapus*, *Petroschmidtia* варьируют в среднем от 2.6% между *Bothrocara* и *Allolepis* до 5.3% между *Lycogrammoides* и *Petroschmidtia* (таблица 32).

Генетическое родство родов группы *Bothrocara* обосновано выше, поэтому в данном разделе обсуждаются взаимоотношения всей группы с остальными родами подсемейства *Lycodinae*. Группа *Bothrocara* меньше всего отличается от рода *Lycodapus* – на 3.4%; при этом ближе к *Lycodapus* оказывается род *Bothrocara* (3%), а дальше – род *Lycogrammoides* (3.8%) (таблица 32). *Lycodapus* также проявляет сходство с родом *Lycodes* – средний уровень различий 3.8%. Предположение Андрияшева (1939) и Шмидта (1950) о значительной обособленности

Lycodapus и выделении его в отдельное подсемейство или семейство не подтверждается. Структура филогенетических деревьев (рисунки 10, Б.1, Б.2) свидетельствует о близкородственных связях рода *Lycodapus* с *Bothrocara*-group – они надежно (за исключением дерева по ядерным генам) объединяются в один кластер.

Самый значительный вклад в наблюдаемую дивергенцию между типами объединенной ДНК родов подсемейства *Lycodinae* вносит род *Petroschmidtia*, который дифференцирован от других таксонов на 4-5.6%. Роды *Petroschmidtia* и *Lycodapus* дивергировали друг от друга на 4.2%. Генетические расстояния между *Petroschmidtia* и *Lycodes* находятся в диапазоне от 4 до 4.7% (среднее значение 4.5%). Существеннее всего род *Petroschmidtia* отличается от группы *Bothrocara*: оценки р-дистанций варьируют от 4.3% между *Petroschmidtia* и *Bothrocara* до 5.3% между *Petroschmidtia* и *Lycogrammoides*, составляя в среднем 4.8% (таблица 32).

Из-за отсутствия данных по изменчивости ядерных маркеров рода *Lycenchelys*, его филогенетические связи и положение в подсемействе *Lycodinae* обсуждаются только на основе анализа нуклеотидных последовательностей митохондриальных маркеров. Судя по значениям р-дистанций (таблица 35) и кластеризации гаплотипов на филогенетическом дереве (рисунок Б.1), ближним родственником *Lycenchelys* является род *Petroschmidtia* (4.8%). От родов *Lycodes* и *Lycodapus* род *Lycenchelys* дифференцирован гораздо больше – на 6.8%. Максимальный средний уровень дивергенции, 7.4%, наблюдается между *Lycenchelys* и родами группы *Bothrocara*: *Bothrocara* / *Lycenchelys* – 6.6%, *Allolepis* / *Lycenchelys* и *Bothrocarhichtys* / *Lycenchelys* – 7.5%, *Lycogrammoides* / *Lycenchelys* – 7.8%.

Топологии консенсусных филогенетических деревьев, реконструированных на основе митохондриальных (рисунок Б.1) и комбинированных (рисунок 10) нуклеотидных последовательностей, однозначно и с высокой достоверностью (бустрэп-оценки и оценки апостериорной вероятности больше 70% и 0.95, соответственно) определяют отношения между изученными родами подсемейства *Lycodinae*. На деревьях четко дифференцированы три группы. Базальное положение занимает кластер *Petroschmidtia* + *Lycenchelys*, существенно дивергировавший от остальных групп – в среднем на 7% по митохондриальным и на 4.6% по объединенным данным. Следующим обособляется макрокластер, объединяющий кластеры рода *Lycodes* и группы *Bothrocara* + *Lycodapus*, которые отличаются друг от друга на 5.5% (гены мтДНК) и 3.7% (объединенные нуклеотидные последовательности).

Таблица 35. Средние значения р-дистанций (в %) между нуклеотидными последовательностями генов COI, цитохрома b, 16S рРНК мтДНК (ниже диагонали) и RNF213, родопсина яДНК (выше диагонали) видов подсемейства Lycodinae семейства Zoarcidae. Прочерки - отсутствие данных. (среднее $\pm$ стандартная ошибка)

		<i>Lycodes</i>	<i>Lycogrammoides</i>	<i>Bothrocara</i>	<i>Bothrocarchthys</i>	<i>Allolepis</i>	<i>Petroschmidtia</i>	<i>Lycenchelis</i>	<i>Lycodapus</i>
<i>Lycodes</i>	MIN		0.7	0.5	0.8	0.6	0.7	-	0.4
	MAX		1.8	1.5	1.5	1.5	1.5	-	1.3
	Среднее		1.2 $\pm$ 0.03	1.0 $\pm$ 0.03	1.2 $\pm$ 0.02	1.1 $\pm$ 0.05	1.1 $\pm$ 0.04	-	0.9 $\pm$ 0.06
<i>Lycogrammoides</i>	MIN	5.3		0.7	0.2	0.9	1.3	-	0.8
	MAX	7.1		1.0	0.5	1.0	1.7	-	1.2
	Среднее	6.4 $\pm$ 0.15		0.9 $\pm$ 0.03	0.4 $\pm$ 0.02	1.0 $\pm$ 0.05	1.5 $\pm$ 0.05	-	1.0 $\pm$ 0.03
<i>Bothrocara</i>	MIN	4.3	5.6		0.8	0.2	1.2	-	0.6
	MAX	5.3	6.0		1.0	0.3	1.3	-	0.9
	Среднее	4.9 $\pm$ 0.18	5.8 $\pm$ 0.16		0.9 $\pm$ 0.03	0.2 $\pm$ 0.04	1.2 $\pm$ 0.03	-	0.7 $\pm$ 0.04
<i>Bothrocarchthys</i>	MIN	5.3	4.6	5.1		1.1	1.5	-	1.0
	MAX	6.1	5.1	5.2		1.2	1.6	-	1.1
	Среднее	5.8 $\pm$ 0.14	4.9 $\pm$ 0.13	5.2 $\pm$ 0.12		1.2 $\pm$ 0.05	1.5 $\pm$ 0.04	-	1.0 $\pm$ 0.05
<i>Allolepis</i>	MIN	4.6	5.4	4.0	4.8		1.2	-	0.7
	MAX	6.0	5.9	4.3	5.1		1.3	-	0.9
	Среднее	5.4 $\pm$ 0.13	5.6 $\pm$ 0.13	4.1 $\pm$ 0.12	4.9 $\pm$ 0.13		1.2 $\pm$ 0.03	-	0.8 $\pm$ 0.05
<i>Petroschmidtia</i>	MIN	6.0	7.3	6.1	6.8	6.8		-	0.9
	MAX	7.1	8.2	6.4	7.1	7.2		-	1.0
	Среднее	6.7 $\pm$ 0.11	7.7 $\pm$ 0.19	6.3 $\pm$ 0.18	7.1 $\pm$ 0.14	7.1 $\pm$ 0.12		-	1.0 $\pm$ 0.03
<i>Lycenchelis</i>	MIN	6.3	7.6	6.5	7.5	7.4	4.7		-
	MAX	7.0	8.1	6.6	7.5	7.7	4.9		-
	Среднее	6.8 $\pm$ 0.14	7.8 $\pm$ 0.18	6.6 $\pm$ 0.15	7.5 $\pm$ 0.15	7.5 $\pm$ 0.14	4.8 $\pm$ 0.13		-
<i>Lycodapus</i>	MIN	4.5	5.1	4.1	4.4	4.5	5.9	6.8	
	MAX	5.7	6.0	4.6	5.0	4.9	6.6	6.9	
	Среднее	5.2 $\pm$ 0.13	5.5 $\pm$ 0.15	4.3 $\pm$ 0.12	4.6 $\pm$ 0.17	4.7 $\pm$ 0.17	6.3 $\pm$ 0.15	6.8 $\pm$ 0.20	

Узлы ветвления филогенетического дерева, построенного по данным о ядерных генах (рисунок Б.2), имеют низкую статистическую поддержку, за исключением кластеризации родов группы *Bothrocara*. Тем не менее, конфигурация дерева позволяет сделать предположения о родственных отношениях подсемейства Lycodinae для *Bothrocara*-group, *Lycodapus* и *Petroschmidtia*. Перечисленные таксоны формируют общий кластер, в пределах которого сначала отделяется род *Petroschmidtia*, затем – род *Lycodapus* вместе с группой *Bothrocara*. Значения р-дистанций, рассчитанные на основе анализа последовательностей генов родопсина и RNF213 ядерной ДНК, в пределах группы *Bothrocara* составляют в среднем 0.8% (таблицы 35, А.3). Между этой группой и родом *Lycodapus* генетические различия почти такие же – 0.9%. Кластеры *Petroschmidtia* и *Bothrocara*-group + *Lycodapus* дифференцированы на 1.3%. Виды рода *Lycodes* не объединяются в монофилетический кластер, поэтому выявить его положение в подсемействе по маркерам ядерной ДНК не представляется возможным.

Реконструированная по данным об изменчивости митохондриальных и ядерных маркеров система подсемейства Lycodinae, в которой кластер родов *Petroschmidtia* и *Lycenchelis* находится у основания дерева, а кластеры *Lycodes* и группы *Bothrocara* + *Lycodapus* занимают продвинутое положение, соответствует филогенетической схеме по генам COI и цитохрома b мтДНК, представленной в работе Туранова (2013). Полученные данные также совпадают с

морфологическими схемами: в части выделения особой группы родов *Bothrocara* и родственных отношений рода *Lycodapus* с этой группой (Anderson, 1994; Matallanas, 2010). В отличие от филогении Андерсона (Anderson, 1994) (рисунок 12), генетически род *Lycodapus* значительно ближе к роду *Bothrocara*, чем к роду *Lycogrammoides*. Кроме того, Андерсон (Anderson, 1994) не признавал валидность рода *Petroschmidtia* и считал его синонимом рода *Lycodes*, а последний определял, как примитивный по отношению ко всем остальным родам подсемейства *Lycodinae*.

Разделение таксонов подсемейства *Lycodinae* на три крупные группы по молекулярно-генетическим признакам в целом согласуется с морфологическими различиями между ними. Роды группы *Bothrocara* характеризуются такими морфологическими особенностями, как отсутствие брюшных плавников и редукция тазовых костей (у *Petroschmidtia* и *Lycodes* достаточно развитые); отсутствие подбородочных гребней (имеются, у *Lycodes* – спереди свободные, хрящевые, у *Petroschmidtia* – спереди сросшиеся, частично костные); наличие низкого бокового отростка парасфеноида, достигающего нижнего края тригеминофациального отверстия (у *Petroschmidtia* и *Lycodes* высокий, достигает верхнего края этого отверстия); отсутствие или незначительный контакт внешней и средней крыловидных костей с квадратной костью (широко контактируют по всей передней и верхней поверхности квадратной кости); наличие 9-17 лучей в грудном плавнике (14-24 лучей); как правило, сильное очешуение туловища и головы (слабое; голова всегда голая); наличие слизистой полости между глазами (отсутствует);* несрастающиеся лобные кости (у *Lycodes* срастаются полностью, у *Petroschmidtia* – в передней половине). Кроме того, род *Petroschmidtia* отличается отсутствием пилорических придатков и зубов на небных костях и сошнике (Солдатов, Линдберг, 1930; Суворов, 1935; Таранец, 1937; Шмидт, 1938, 1950; Soldatov, Lindberg, 1928; Toyoshima, 1985; Anderson, 1994).

С использованием матрицы по 76 морфологическим признакам из работы Андерсона (Anderson, 1994), а также данных по нуклеотидным последовательностям митохондриальных генов COI, цитохрома b, 16S рРНК для родов подсемейства *Lycodinae* реконструировано ВА-дерево (рисунок 14). Данные по генам родопсина и RNF213 ядерной ДНК не включены в анализ в связи с тем, что для рода *Lycenchelys* отсутствуют. Для рода *Allolepis* взяты морфологические признаки рода *Bothrocara*, для *Petroschmidtia* – рода *Lycodes*, поскольку Андерсон (Anderson, 1994) сводит их в синонимию. Для рода *Bothrocarichthys* и вида *Lycogrammoides nigrocaudatus* привлечены морфологические данные по роду *Bothrocarina*, т.к. у Андерсона (Anderson, 1994) *Bothrocarichthys* синонимичен *Bothrocarina*, а валидным статусом *Lycogrammoides nigrocaudatus* является *Bothrocarina nigrocaudata*. Порядок ветвления и кластеризации таксонов на филогенетических деревьях, построенных на основе молекулярно-генетического (рисунки 10, Б.1) и комплексного генетико-морфологического анализа (рисунок 14), практически

* Слизистая полость образована разросшимися сводами костных каналов на лобной кости в районе их сближения между глазами; сверху покрыта кожей, затем соединительной тканью; обнаруживается только при препарировании.

одинаковый. Отличие заключается в расположении рода *Lycodapus*, который на комплексном дереве (рисунок 14) находится ближе к родам *Lycogrammoides* и *Bothrocarichthys*, в центре кластера *Bothrocara*-group, а не в крайней к нему позиции, как на молекулярно-генетических деревьях. Положение в основании дерева занимает кластер *Petroschmidtia* + *Lycenchelys*; затем дифференцируется макрокластер, состоящий из линии рода *Lycodes* и кластера группы *Bothrocara* + *Lycodapus*. Высокие оценки апостериорной вероятности (0.99-1) подтверждают образование всех группировок.

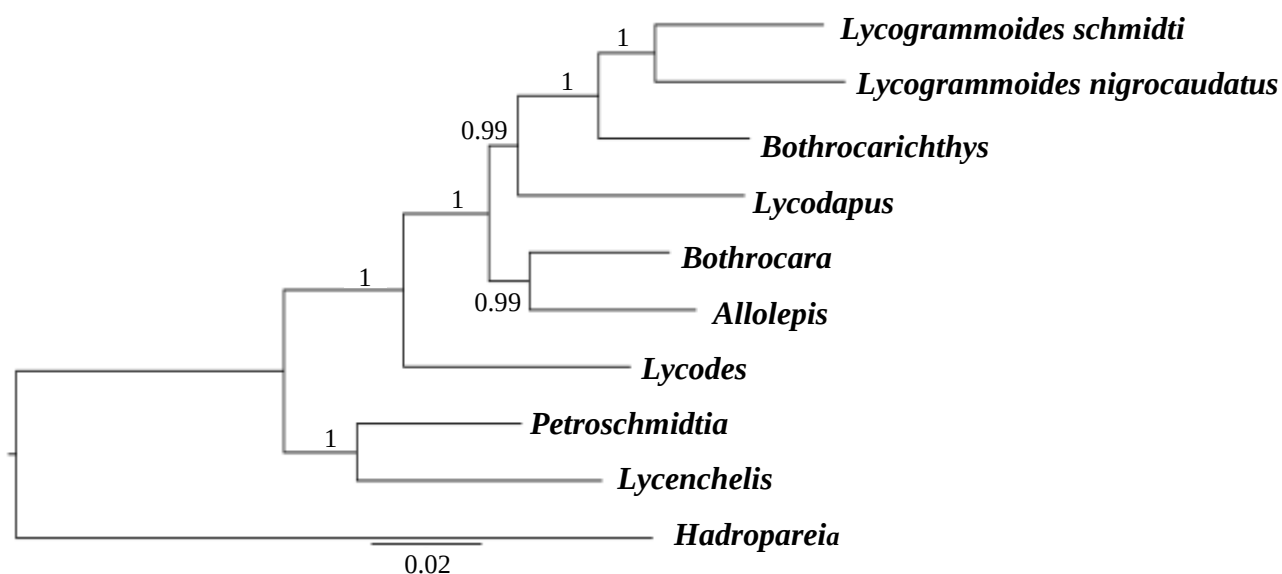


Рисунок 14. ВА-дерево родов подсемейства Lycodinae семейства Zoarcidae по данным комплексного анализа нуклеотидных последовательностей митохондриальных генов COI, цитохрома b, 16S рРНК и 76 морфологических признаков (из: Anderson, 1994). Приведены оценки апостериорной вероятности

Таким образом, молекулярно-генетический анализ генов митохондриального и ядерного генома 21 вида из 8 родов бельдюговых рыб подсемейства Lycodinae позволяет сделать следующие выводы. Для рода *Lycodes* показана монофилия и отсутствие связи между изменчивостью мтДНК и конфигурацией боковой линии; подтверждено основанное на сравнительно-морфологических данных мнение, что *L. tanaka* и *L. brevicauda* принадлежат к одному виду. Обоснована родовая самостоятельность *Petroschmidtia*, включающего виды *P. albonotata* и *P. toyamensis*. Определена принадлежность к роду *Lycogrammoides* видов *L. schmidtii* и *L. nigrocaudatus*. Восстановлен родовой статус рода *Bothrocarichthys* с видом *B. microcephalus* и рода *Allolepis* с видом *A. hollandi*. Генетически обосновано выделение на основе морфологических особенностей в обособленную группу родов *Lycogrammoides*, *Bothrocara*, *Allolepis*, *Bothrocarichthys*. Обнаружено, что род *Lycodapus* гораздо ближе к группе родов *Bothrocara*, чем род *Lycenchelys*. Показана генетическая неоднородность рода *Lycenchelys*, представленного двумя группами видов по характеру распространения – северо-восточной тихоокеанской и антарктической. Исследованные таксоны подсемейства Lycodinae образуют

монофилетическую группу и распадаются на три крупных кластера: 1 – расположенный ближе к гипотетическому предку и включающий роды *Petroschmidtia* и *Lycenchelys*, 2 и 3 – продвинутые, состоящие из видов рода *Lycodes* и родов *Bothrocara*, *Allolepis*, *Bothrocarichthys*, *Lycogrammoides* (группа *Bothrocara*), *Lycodapus*. Система *Lycodinae* по молекулярно-генетическим признакам соответствует филогенетической гипотезе взаимоотношений родов подсемейства (Anderson, 1994), основанной на морфологических признаках, в части, касающейся обособления группы родов *Bothrocara* и родственных отношений с этой группой рода *Lycodapus*. Основное отличие заключается в том, что в морфологической филогении Андерсона (Anderson, 1994) род *Lycodes* является самым примитивным в подсемействе *Lycodinae*, а род *Petroschmidtia* вообще не считается валидным, в то время, как в молекулярно-генетической филогении самостоятельный род *Petroschmidtia* занимает базальное, а *Lycodes* вместе с *Bothrocara*-group – производное положение.

2. Подсемейство *Zoarcinae*

2.1. Генетическая дифференциация и родственные отношения таксонов подсемейства *Zoarcinae*

По современным представлениям в состав подсемейства *Zoarcinae* входит единственный род *Zoarces*, который включает 6 видов и обладает мозаичным ареалом в морях и океанах Северного полушария. 4 вида известны из северо-западной части Тихого океана, 2 вида – из северо-восточной и северо-западной Атлантики. Только в Охотском море встречаются бельдюга Федорова *Z. fedorovi* (у северного и северо-восточного побережий) и бельдюга Андрияшева *Z. andriashevi* (у западного побережья Камчатки). С ареалом бельдюги Федорова здесь перекрывается северная часть ареала восточной бельдюги *Z. elongatus*, которая распространена также в южной части Охотского моря, в Японском море и северной части Желтого моря. Самый южный ареал в дальневосточных морях имеет бельдюга Гилла *Z. gillii*, обитающая в центральной и южной частях Японского моря и в Желтом море. В северо-восточной Атлантике (от пролива Ла-Манш до Кольского полуострова и Белого моря) распространена европейская бельдюга *Z. viviparus*, а в северо-западной Атлантике у побережья Северной Америки (от залива Св. Лаврентия к югу до Северной Каролины) – американская бельдюга *Z. americanus* (Андрияшев, 1954; Берг, 1949; Линдберг, Красюкова, 1975; Парин и др., 2005; Токранов, 2005; Федоров и др., 2003; Черешнев, Поезжалова-Чегодаева, 2011; Шмидт, 1950; Amaoka et al., 1995; Anderson, 1994; Fedorov, 2004; Leim, Scott, 1966; The Fishes of Japan..., 1984).

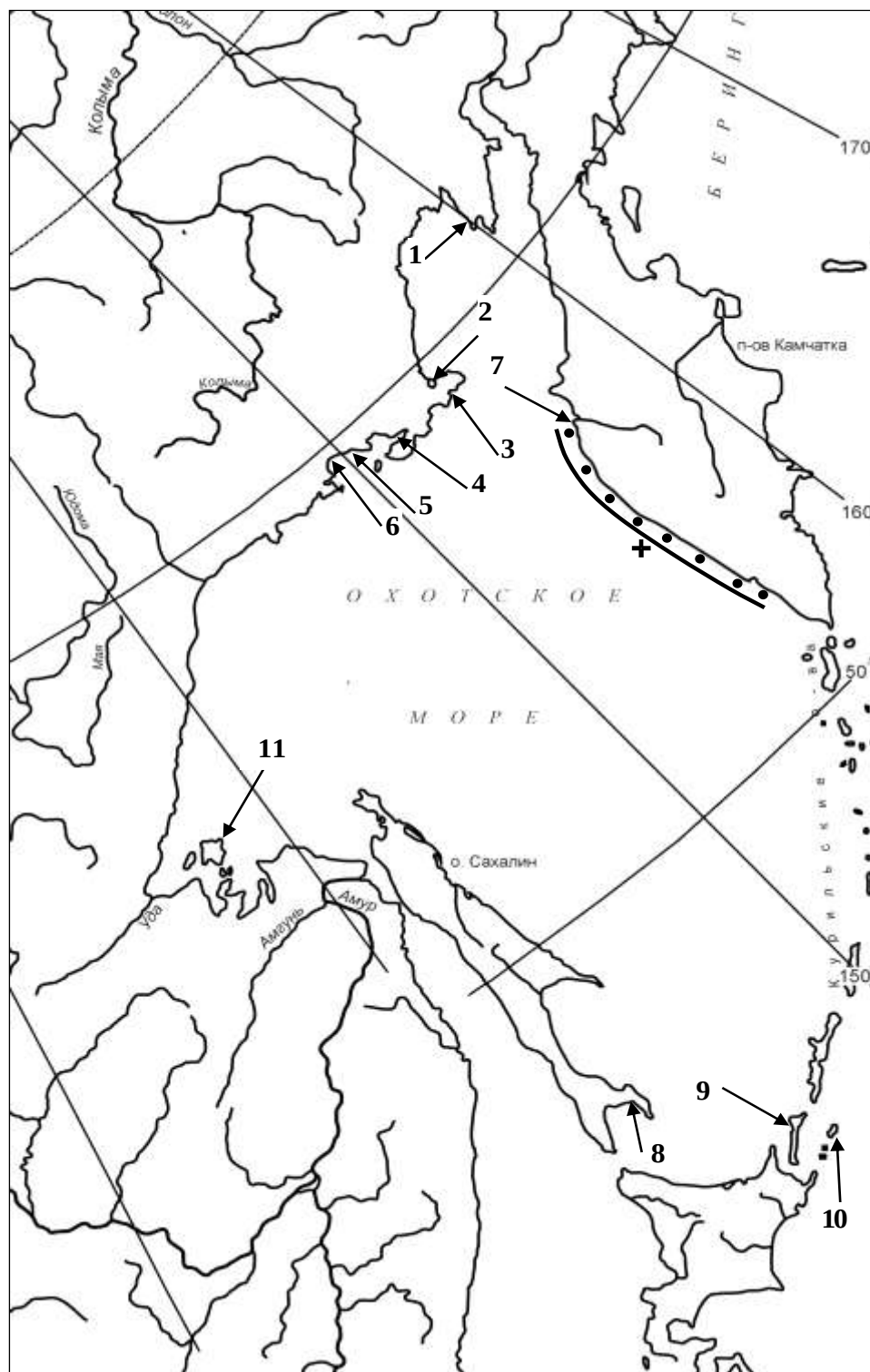


Рисунок 15. Места сбора бельдюг в Охотском море: 1 – бухта Имповеем, п-ов Тайгонос; 2 – залив Перевалочный, Ямская губа; 3 – залив Кекурный, п-ов Пягина; 4 – залив Одян, устье р. Кулькуты; 5 – бухта Нагаева; 6 – Амахтонский залив, устья рр. Тауй и Яна; 7 – мыс Хайрюзова, западная Камчатка; 8 – о. Сахалин, залив Анива; 9 – о. Кунашир; 10 – о. Шикотан; 11 – о. Большой Шантар, Шантарские о-ва. Черные кружки – места лова бельдюг из работы Токранова (2005); сплошная линия – места лова бельдюг из сборов Назаркина (2008 г.), крестик – место поимки типовой серии бельдюги Андрияшева (Парин и др., 2005)

В настоящее время признается видовая самостоятельность всех бельдюг (Eschmeyer, 2014). Однако раньше были высказаны мнения о близости *Z. viviparus* и *Z. elongatus* (Берг, 1949) или даже о систематическом единстве этих видов и всего лишь подвидовом статусе последнего (Андрияшев, 1954; Линдберг, Красюкова, 1975; Шмидт, 1950). Основанием для такой точки зрения стала значительная изменчивость и общность некоторых диагностических признаков у *Z. viviparus* и *Z. elongatus* (близкое число лучей в плавниках и позвонков, сходный характер окраски и пропорций тела). *Z. gillii* и *Z. americanus* отличаются от остальных бельдюг максимальным количеством позвонков и лучей в непарных плавниках. Некоторое внешнее сходство характерно также для *Z. gillii* и недавно описанных видов *Z. andriashevi* и *Z. fedorovi*, которые обладают крупным округлым черным пятном в передней части спинного плавника. Наряду с дифференцированными по отдельным признакам видами среди бельдюг имеются виды, различающиеся комплексами морфологических признаков, что затрудняет определение родственных взаимосвязей рода *Zoarces* на основе сравнительно-морфологических данных и требует проведения комплексного анализа с использованием молекулярно-генетических методов (Черешнев, Поезжалова-Чегодаева, 2011).

Нуклеотидные последовательности митохондриальных генов COI, цитохрома b, 16S рРНК и ядерных генов RNF213, родопсина были определены у 53 экземпляров, RAG1 – у 15 экземпляров от 6 видов рода *Zoarces* подсемейства Zoarcinae. Представители рода выловлены в Охотском (Шантарские о-ва, Тауйская губа, Притауйский район, залив Шелихова, южные Курильские о-ва, западная Камчатка, Сахалин; рисунок 15) и Японском морях, а также в Балтийском море и у восточного побережья Северной Америки (таблица А.1). В качестве внешней группы использованы: для определения монофилии подсемейства и укоренения деревьев – виды из близкородственных подсемейств Lycodinae (*L. brevicaudus*), Gymnelinae (*H. middendorffii*), Lycozoarcinae (*L. regani*), а также *B. derjugini* из семейства Bathymasteridae (для комплексного молекулярно-генетического и морфологического анализа).

Консенсусные филогенетические деревья получены на основе независимого анализа генов мтДНК (рисунок Б.3) и яДНК (рисунок Б.4), комбинированного анализа, объединяющего последовательности митохондриальных и ядерных генов (рисунок 16), генетические и морфологические данные (рисунок 17). В таблицах 36 и А.4 даны значения р-дистанций между комбинированными последовательностями генов мтДНК и яДНК видов подсемейства Zoarcinae, в таблицах 37 и А.5 – по генам мтДНК и яДНК отдельно.

Сравнительный анализ нуклеотидных последовательностей митохондриальных и ядерных генов показал наличие у представителей подсемейства Zoarcinae мутаций, идентифицирующих таксоны (таблицы 9, 13, 16, 21, 25, 29). Бельдюга Гилла отличается от других видов самым большим количеством мутационных изменений: по четыре замены выявлено в генах родопсина и RAG1, три – в гене цитохрома b, две – в гене 16S рРНК, одна – в гене COI. В нуклеотидных

последовательностях генов мтДНК и яДНК присутствуют мутации, объединяющие те или иные виды *Zoarces*. Так, в последовательности гена RNF213 установлены две мутации, маркирующие виды бельдюг, кроме *Z. americanus*, и еще две – для всех видов, за исключением *Z. gillii* и *Z. americanus*. В митохондриальных генах COI и 16S рРНК у видов рода *Zoarces* (кроме *Z. gillii*) обнаружено две нуклеотидные замены. В последовательности гена 16S рРНК зафиксировано две мутации, одна из которых является общей для *Z. gillii* и *Z. americanus*, вторая – для *Z. fedorovi*, *Z. viviparus* и *Z. elongatus*. В этом же гене произошла однонуклеотидная делеция, специфичная для *Z. fedorovi* и *Z. viviparus*. Только в последовательностях ядерных генов выявлено шесть мутаций (две – в гене RNF213, одна – в гене родопсина, три – в гене RAG1), объединяющих все виды подсемейства Zoarcinae и отличающих их от других подсемейств бельдюговых рыб и семейств подотряда Zoarcoidei в целом.

Судя по существенному варьированию значений *p*-дистанций от 0.5 до 5.1% между комбинированными последовательностями ДНК видов бельдюг (таблица А.4), для рода *Zoarces* характерно несколько уровней дивергенции – от минимальных между политетическими видами, различающимися комплексами перекрывающихся признаков, до максимальных между далеко уклонившимися по отдельным диагностическим признакам таксонами (Черешнев, Поезжалова-Чегодаева, 2011).

У *Z. gillii* и *Z. viviparus* внутривидовой полиморфизм не зафиксирован, вероятно, из-за малочисленности изученных экземпляров (таблица А.4). Самая низкая оценка *p*-дистанций по комбинированным данным обнаружена у *Z. americanus* – 0.1%. Средние оценки дивергенции между последовательностями ДНК в пределах вида *Z. fedorovi* составляют 0.2%, *Z. elongatus* – 0.27%. Наибольшая гетерогенность характерна для *Z. andriashevi* – 0.3%. Размер выборок и разнообразие районов сбора трех видов бельдюг из Охотского моря позволили получить интересные данные об их разнообразии, распространении и таксономическом статусе.

2.1.1. Бельдюга Андрияшева *Zoarces andriashevi*

До недавнего времени считалось, что в северной части Охотского моря обитает только восточная бельдюга *Z. elongatus*, распространенная в прибрежных водах у материкового и западно-камчатского побережий (Шмидт, 1950; Таранец, 1937; Андрияшев, 1954; Линдберг, Красюкова, 1975; Борец, 2000; Шейко, Федоров, 2000; Федоров и др., 2003; Токранов, 2005). Неизвестную у западной Камчатки форму бельдюги, по наличию круглого черного пятна в начале спинного плавника, отнесли к *Z. gillii* (Григорьев, 2004). Позже эта форма была описана как бельдюга Андрияшева *Z. andriashevi* (Парин и др., 2005).

В 2008 г. у побережья западной Камчатки поймана морфологически своеобразная, ранее неизвестная здесь бельдюга; район вылова практически совпал с участками, для которых

указывалась восточная бельдюга (Токранов, 2005) и откуда была описана бельдюга Андрияшева (Парин и др., 2005) (рисунок 15). Вместе с тем, восточная бельдюга в уловах 2008 г. ни разу не была обнаружена. Морфологический анализ показал, что новая форма бельдюги по наличию черного пятна в начале спинного плавника и морфометрическим признакам сходна с бельдюгой Андрияшева, но отличается от нее отсутствием контакта теменных костей черепа. По данным анализа изменчивости генов мтДНК было установлено, что новая форма бельдюги значительно обособлена от *Z. elongatus*: их гаплотипы дифференцированы на 2% и образуют разные группы на филогенетическом дереве (Черешнев и др., 2009). Перечисленные обстоятельства вызвали сомнение в правильности определения топографии теменных костей в описании бельдюги Андрияшева (Парин и др., 2005), поэтому типовая серия этого вида (ЗИН № 53485) была переисследована. Оказалось, что у типовых экземпляров теменные кости разделены верхнезатылочной и, скорее всего, авторы описания вида (Парин и др., 2005) ошибочно приняли контакт лобных костей за контакт теменных. Таким образом, на основании морфологических и молекулярно-генетических данных бельдюга, пойманная в 2008 г. у берегов западной Камчатки, отнесена нами к виду *Z. andriashevi* (Черешнев и др., 2009).

По последним данным этот вид населяет только побережье восточной части Охотского моря в районе западно-камчатского шельфа от 51° почти до 60° с.ш. (Черешнев, Поезжалова-Чегодаева, 2011). Экземпляры *Z. andriashevi* № 1171, 1172, 1204, 1205, использованные в исследовании, собраны в типовом месте обитания – на шельфе западной Камчатки. Генетические различия между ними незначительные: по генам мтДНК – 0.2% (таблица А.5), по комбинированным последовательностям ДНК – 0.1% (таблица А.4).

На филогенетических деревьях (рисунки 16, Б.3) группа *Z. andriashevi* № 1171, 1172, 1204, 1205 образует общий кластер с экземплярами № 1445, 1446, 1464, добытыми в ходе экспедиции на Шантарские о-ва в районе о. Большой Шантар и определенными как *Zoarces* sp. К сожалению, описание этих экземпляров не проводилось и их видовой статус не был установлен. Однако, судя по особенностям окраски и другим внешним морфологическим признакам, эти образцы, скорее всего, относятся к *Z. andriashevi* (Поезжалова-Чегодаева, личное сообщение). Так же как *Z. andriashevi* и *Z. fedorovi*, в начале спинного плавника они имеют черное округлое пятно и темные полосы, наклоненные к голове; у *Zoarces* sp., так же как и у бельдюги Андрияшева, этих полос 8-10 (против 11-13 у бельдюги Федорова), они более четкие, угол наклона заметно больше. *Z. elongatus* отличает отсутствие черного пятна в начале спинного плавника, а темные полосы (12-15) в начале спинного плавника отклонены к хвосту. На боках тела бельдюги Андрияшева всегда имеется продольный ряд из 11-16 крупных белых пятен (у *Zoarces* sp. – 13-15 пятен); иногда на брюхе параллельно расположен еще один ряд таких же белых пятен, что так же присутствовало в окраске *Zoarces* sp. Подобная особенность окраски не

отмечена для восточной бельдюги и крайне редко встречается у бельдюги Федорова в виде беспорядочных мелких белых крапин (Черешнев, Поезжалова-Чегодаева, 2011). Число колючих лучей спинного плавника у исследуемых экземпляров *Zoarces* sp. составило 10-12, что характерно для бельдюги Андрияшева (10-16 лучей) и восточной бельдюги (6-15 лучей). По пластическим признакам образцы *Zoarces* sp. так же сходны с *Z. andriashevi*: средним размером головы, низкой и узкой задней ее частью, достаточно длинными грудными плавниками, составляющими более половины вентроанального расстояния (Черешнев, Поезжалова-Чегодаева, 2011).

Известно, что среди охотоморских видов рода *Zoarces* только восточная бельдюга *Z. elongatus* встречается к юго-западу от Тауйской губы – у Шантарских островов (Черешнев, Поезжалова-Чегодаева, 2011). Оценки р-дистанций между *Z. elongatus* и образцами *Zoarces* sp. от о. Большой Шантар составляют 2.2% для генов мтДНК (таблица А.5) и 1.3% для объединенных последовательностей (таблица А.4), что соответствует различиям между близкородственными видами в семействе Zoarcidae (Møller, Gravlund, 2003; Радченко и др., 2009; Туранов, 2013; Черешнев, Поезжалова-Чегодаева, 2011). Такой же уровень дифференциации *Zoarces* sp. от другого охотоморского вида *Z. fedorovi* – 2.4% (по мтДНК; таблица А.5) и 1.4% (по объединенной ДНК; таблица А.4).

К бельдюгам неопределенного видового статуса оказался очень близок *Z. andriashevi*; значения дивергенции между их мтДНК оценены в 0.6% (таблица А.5), между объединенными последовательностями – 0.3% (таблица А.4). Отметим, что генетические различия в пределах группы бельдюг *Zoarces* sp. Шантарских о-вов примерно такие же – 0.5 и 0.3%, соответственно. Таким образом, на основании рассчитанных р-дистанций и топологии филогенетических деревьев (рисунки 16, Б.3) сделано предположение о принадлежности шантарских экземпляров *Zoarces* sp. (№ 1445, 1446, 1464) к виду *Z. andriashevi* (эти образцы в таблицах и рисунках поименованы как *Z. andriashevi*), а также о распространении этого охотоморского вида не только на шельфе западной Камчатки, но и в районе Шантарских о-вов.

2.1.2. Бельдюга Федорова *Zoarces fedorovi*

Бельдюга Федорова *Z. fedorovi* – эндемичный вид подсемейства Zoarcinae, населяющий прибрежные воды северной части Охотского моря от Тауйской губы до лагуны Имповеем на западном побережье п-ва Тайгонос (Черешнев и др., 2007, 2009; Черешнев, Поезжалова-Чегодаева, 2011).

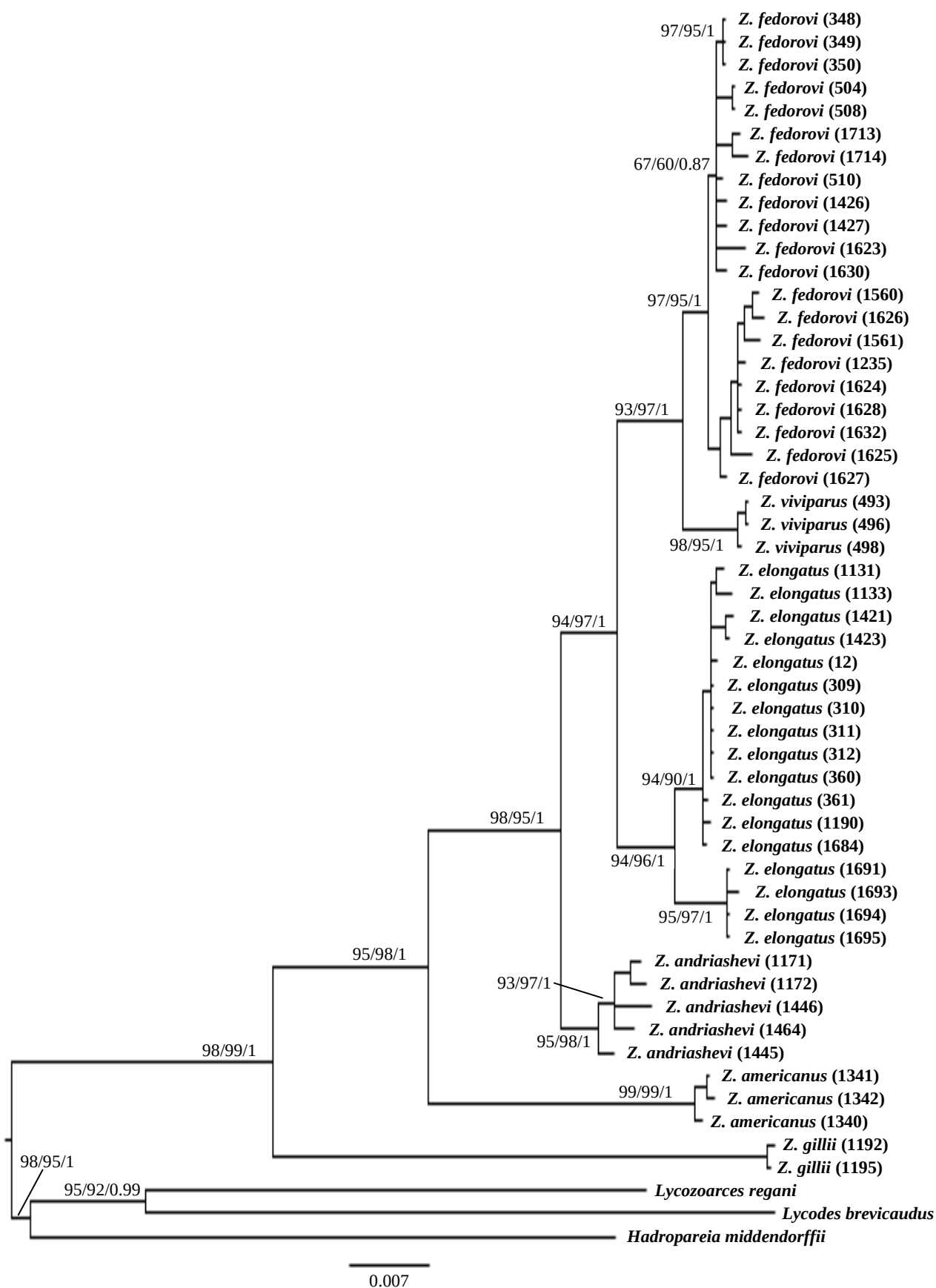


Рисунок 16. Филогенетическое дерево таксонов подсемейства Zoarcinae семейства Zoarcidae по данным об объединенных нуклеотидных последовательностях генов COI, цитохрома b, 16S рРНК мтДНК и RNF213, родопсина яДНК. Приведены бутстрэп-поддержки (% от 1000 реплик) для MP- и ML-деревьев, а также оценки апостериорной вероятности для BA-дерева (MP/ML/BA). В основе реконструкции – BA-дерево

В этих же районах обитает симпатричная с бельдюгой Федорова восточная бельдюга *Z. elongatus*, которая отличается от нее комплексом морфологических признаков, остеологическими характеристиками и уровнем изменчивости нуклеотидных последовательностей мтДНК (Радченко и др., 2010; Воскобойникова и др., 2010; Черешнев, Поезжалова-Чегодаева, 2011). Самой яркой особенностью в окраске, различающей эти виды, является наличие у бельдюги Федорова крупного темного овального пятна в передней части спинного плавника и расположение на этом плавнике темных полосок, наклоненных вперед верхними концами. Подобный рисунок окраски есть у еще одного охотоморского вида – бельдюги Андрияшева *Z. andriashevi*, но эти виды хорошо отличаются морфологически и генетически (Черешнев и др., 2009; Радченко и др., 2010; Воскобойникова и др., 2010).

У побережья западной Камчатки в районе мыса Хайрюзова были пойманы 5 экземпляров бельдюг (№ 1557-1561, таблица А.1). Все они имели на спинном плавнике крупное, округлое, темное пятно и наклоненные к голове темные полоски, что характерно и для *Z. fedorovi*, и для *Z. andriashevi*. Известно, что в прибрежных водах у мыса Хайрюзова обитает только бельдюга Андрияшева, населяющая сублиторальную зону в диапазоне глубин 11-50 м (Черешнев, Поезжалова-Чегодаева, 2011). Для идентификации найденных бельдюг применены сравнительно-морфологический (изучено 4 экз.), остеологический (1 экз.) и молекулярно-генетический (5 экз.) подходы. Полученные результаты, в совокупности с биологическими и экологическими данными, позволяют заключить, что западно-камчатские бельдюги, пойманные в районе мыса Хайрюзова, относятся к виду *Z. fedorovi*. Западно-камчатская бельдюга Федорова надежно отличается от симпатричной с ней бельдюги Андрияшева по большинству морфологических признаков, при этом наиболее значительно по общему количеству позвонков и числу хвостовых позвонков, числу лучей спинного и левого грудного плавников, колючих лучей спинного плавника, мягких ветвистых лучей анального плавника и задней части спинного плавника, числу передних невромастов туловищной боковой линии до перегиба, полосок на спинном плавнике (таблица 36: Черешнев и др., 2013; Поезжалова-Чегодаева, личное сообщение). Исследование особенностей строения неврокраниума и отдельных костей головы экземпляра западно-камчатской бельдюги также показывает ее принадлежность к *Z. fedorovi*. Необходимо отметить, что западно-камчатская бельдюга Федорова отличается от особей из типового местообитания (Тауйская губа) бóльшими средними значениями некоторых меристических признаков (таблица 35), что обусловлено либо случайными причинами (малое количество экземпляров), либо географической и межпопуляционной изменчивостью морфологических признаков.

Таблица 36. Морфологические признаки бельдюг рода *Zoarces* северной части Охотского моря

Признак	<i>Z. fedorovi</i> Тауйская губа (83 экз.)		<i>Z. fedorovi</i> зап. Камчатка (4 экз.)		<i>Z. fedorovi</i> Шантарские о-ва (1 экз.)		<i>Z. elongatus</i> Охотское море (43 экз.)		<i>Z. andriashevi</i> зап. Камчатка (54 экз.)	
	Lim	M	Lim	M	Lim	M	Lim	M	Lim	M
Меристические признаки										
Туловищные позвонки	18-24	21.7	22-23	22.7	22	–	22-28	24.3	22-24	23.1
Хвостовые позвонки	75-89	80.6	85-87	86.0	76	–	93-104	98.0	92-98	95.0
Общее число позвонков	96-108	102.3	108-110	108.7	98	–	113-130	122.2	115-121	118.1
Мягкие ветвистые лучи в начале спинного плавника	70-79	74.1	78-81	80.0	79	–	81-94	87.7	75-78	80.4
Колючие лучи спинного плавника	3-10	6.5	5-7	6.2	7	–	6-15	10.4	10-16	12.3
Мягкие ветвистые лучи в конце спинного плавника	17-25	21.2	20-24	21.3	23	–	20-29	25.0	22-30	25.0
Общее число лучей спинного плавника	89-107	102.1	108-110	108.7	109	–	113-130	123.0	114-121	118.1
Мягкие ветвистые лучи анального плавника	73-89	79.9	86-89	87.7	76	–	92-103	97.7	93-100	95.9
Лучи в левом грудном плавнике	15-18	16.5	17-18	17.3	16	–	17-22	19.1	17-20	18.5
Остеологические признаки										
Нижняя лопасть mesethmoideum	Выступает перед верхней		Выступает перед верхней		Выступает перед верхней		Выступает перед верхней		Не выступает перед верхней	
Киль на parasphenoideum	Есть		Есть		Есть		Есть		Нет	
Угол между орбитальными краями frontalia	Тупой		Тупой		Тупой		Тупой		Острый	
Длина frontalia в % от длины черепа	77.9-86.5%		77.9-86.5%		77.7 %		77.9-86.5%		60.0-69.7%	
Форма головки vomer	Сглаженная, края округлые		Сглаженная, края округлые		Сглаженная, края округлые		Сглаженная, края округлые		Квадратной формы	
Наклон головки vomer	Наклонена назад		Наклонена назад		Наклонена назад		Направлена вперед		Направлена вперед	
Верхний край supraoccipitale	Разделяет frontalia		Разделяет frontalia		Разделяет frontalia		Не разделяет frontalia		Не разделяет frontalia	
Нижний край mesoptergoideum	Не соприкасается с верхним краем quadratum		Не соприкасается с верхним краем quadratum		Не соприкасается с верхним краем quadratum		Не соприкасается с верхним краем quadratum		Соприкасается с верхним краем quadratum	
Нижний край suboperculum	Выступает за край верхнего отростка		Выступает за край верхнего отростка		Выступает за край верхнего отростка		Не выступает за край верхнего отростка		Выступает за край верхнего отростка	
Боковой отросток coracoideum	Удлиненный, зауженный		Удлиненный, зауженный		Удлиненный, зауженный		Широкий, укороченный		Широкий, укороченный	
Соединительная ткань вдоль нижнего края operculum	Есть		Есть		Нет		Нет		Нет	

Примечание. *Lim* – пределы изменчивости признака; *M* – среднее значение признака

Сравнительный анализ нуклеотидных последовательностей ДНК видов рода *Zoarces* показал, что бельдюги, пойманные у западной Камчатки (№ 1557-1561), однозначно относятся к виду *Z. fedorovi*. На филогенетических деревьях, построенных по митохондриальным и объединенным последовательностям (рисунки Б.3, 16), типы ДНК западно-камчатской бельдюги и бельдюги Федорова из типового места обитания образуют общий кластер с высокой степенью поддержки (91/94/0.98, 97/95/1). Генетическая дивергенция в пределах этого кластера колеблется от 0.1 до 0.8% по генам мтДНК (таблица А.5) и от 0.1 до 0.4% по объединенной ДНК (таблица А.4), составляя в среднем 0.28 и 0.18%, соответственно, что находится на уровне внутривидовых различий.

Западно-камчатская бельдюга Федорова и симпатричная с ней бельдюга Андрияшева очень хорошо дифференцированы друг от друга. На деревьях (рисунки 16, Б.3) типы ДНК этих видов обособлены и формируют отдельные кластеры. Они различаются в среднем на 2.3% (по генам мтДНК, таблица А.5) и 1.3% (по объединенным последовательностям, таблица А.4), что сопоставимо с генетическим расстоянием между видами одного рода, в частности между видами рода *Lycodes* из близкого подсемейства *Lycodinae* (Радченко и др., 2009).

В пользу принадлежности западно-камчатских бельдюг из района мыса Хайрюзова к виду *Z. fedorovi* свидетельствуют также экологические данные. Бельдюги пойманы в литоральной ванне под камнями на каменистой гряде во время отлива, почти в таком же биотопе, что и в типовом местообитании в Тайской губе (Черешнев и др., 2007). Соленость воды в месте вылова была пониженной из-за распреснения приустьевого пространства водами крупных рек Хайрюзова и Белоголовая, впадающих в море у мыса Хайрюзова. Бельдюга Андрияшева, симпатричная в этом районе с бельдюгой Федорова – типичный морской вид и в прибрежье на глубинах менее 11 м нигде на западной Камчатке не обнаружена (Ильинский, Кузнецова, 2010; Токранов, 2005).

На филогенетических деревьях (рисунки 16, Б.3) в кластер *Z. fedorovi* попадают экземпляры № 1713 и 1714, выловленные в районе Шантарских о-вов (о. Феклистова) и определенные как *Zoarces* sp. Средние оценки р-дистанций между образцами от о. Феклистова и остальными охотоморскими бельдюгами составляют: *Zoarces* sp. / *Z. fedorovi* – 0.4%, *Zoarces* sp. / *Z. elongatus* – 2%, *Zoarces* sp. / *Z. andriashevi* – 2.3% для генов мтДНК; *Zoarces* sp. / *Z. fedorovi* – 0.03%, *Zoarces* sp. / *Z. elongatus* – 0.1%, *Zoarces* sp. / *Z. andriashevi* – 0.1% для генов яДНК (таблица А.5); *Zoarces* sp. / *Z. fedorovi* – 0.3%, *Zoarces* sp. / *Z. elongatus* – 1.2%, *Zoarces* sp. / *Z. andriashevi* – 1.4% для объединенных последовательностей (таблица А.4). Генетические расстояния *Zoarces* sp. Шантарских о-вов от *Z. elongatus* и *Z. andriashevi* соответствуют различиям между близкородственными видами в семействе *Zoarcidae*, в то время как дистанции

с *Z. fedorovi* – внутривидовым различиям (Møller, Gravlund, 2003; Радченко и др., 2009; Туранов, 2013; Черешнев, Поезжалова-Чегодаева, 2011).

Сравнительный анализ морфологических признаков и особенностей окраски подтверждает, что экземпляры бельдюг № 1713 и 1714 относятся к виду *Z. fedorovi* (таблица 36). В начале спинного плавника у них имеется одно крупное черное овальное пятно (как у *Z. fedorovi* и *Z. andriashevi*), 11-13 полосок на спинном плавнике с нечеткими очертаниями под небольшим углом наклонены к голове (как у *Z. fedorovi*). У *Z. elongatus* черного пятна в начале спинного плавника нет, полоски на спинном плавнике всегда отклонены к хвосту. Окраска *Zoarces* sp. характеризуется зеленовато-серым тоном туловища и плавников, отсутствием белых крапин, как и у бельдюги Федорова. Близость к *Z. fedorovi* определяется и на основании счетных признаков: в спинном плавнике 109 лучей, из них передних членистых 79, колючих VII и задних членистых 23; 76, 16 и 3 луча в анальном, грудном и брюшном плавниках, соответственно; позвонков 98, из них 22 туловищных и 76 хвостовых. Для *Z. elongatus* и *Z. andriashevi*, в отличие от *Z. fedorovi*, свойственны бóльшие значения сравниваемых признаков. Изучение остеологических признаков одного из экземпляров *Zoarces* sp. также указывает на морфологическое сходство с *Z. fedorovi* – по строению крыши черепа, строению и форме лобных костей (frontalia), расположению головки сошника (vomer). Особенности строения грудного плавника, присущие *Z. fedorovi*, отмечены и у *Zoarces* sp. – боковой отросток коракоида (coracoideum), как у *Z. fedorovi*, удлинённый и зауженный.

Известно, что среди охотоморских видов рода *Zoarces* только восточная бельдюга *Z. elongatus* встречается к юго-западу от Тауйской губы – у Шантарских островов (Черешнев, Поезжалова-Чегодаева, 2011). Кроме того, по новейшим данным (см. предыдущий раздел), в этом же районе обитает и *Z. andriashevi*. На основании оценок р-дистанций, топологии филогенетических деревьев, морфологических особенностей предполагается, что экземпляры *Zoarces* sp. Шантарских о-вов (№ 1712 и 1713) принадлежат к виду *Z. fedorovi* (в таблицах и рисунках они поименованы как *Z. fedorovi*).

На рисунке 16 в структуре кластера *Z. fedorovi* образуются две группы, в одну из которых попадают все западно-камчатские бельдюги вместе с большей частью образцов из Ямской губы (№ 1624-1628, 1632), а также экземпляр из крайней восточной точки ареала на материковом побережье (п-в Тайгонос). В другой группе – бельдюга Федорова из Тауйской губы, близкой к ней бухты Кекурной (п-в Пьягина), Ямской губы (№ 1623, 1630) и Шантарских о-вов (№ 1712, 1713). В данном случае можно говорить о существовании у *Z. fedorovi* генетической популяционной подразделенности и совпадении данных молекулярно-генетического и морфологического анализа, согласно которым западно-камчатские экземпляры хорошо

отличаются от экземпляров из Тауйской губы по отдельным меристическим признакам (таблица 36).

Таким образом, с помощью изучения изменчивости митохондриальной и ядерной ДНК, внешней морфологии, окраски, остеологических особенностей, западно-камчатские и шантарские бельдюги неясной таксономической принадлежности идентифицированы как *Z. fedorovi*. Первые находки вида *Z. fedorovi* у мыса Хайрюзова и о. Феклистова расширяют его ареал в Охотском море до крайней юго-восточной точки на западной Камчатке и крайней юго-западной точки у Шантарских о-вов.

2.1.3. Восточная бельдюга *Zoarces elongatus*

Среди тихоокеанских бельдюг *Z. elongatus* имеет наиболее обширный ареал, включающий Охотское и Японское моря, северную часть Желтого моря, океаническое побережье южных Курильских о-вов (Андряшев, 1954; Макушок, 1971; Линдберг, Красюкова, 1975; Anderson, 1994; Шейко, Федоров, 2000; Федоров и др., 2003; Токранов, 2005). На севере Охотского моря распространение восточной бельдюги в основном совпадает с ареалом *Z. fedorovi* – в Тауйской губе, вдоль Кони-Пьягинского побережья, Ямской губе и заливе Имповеем п-ва Тайгонос. В Тауйской губе *Z. elongatus* обитает повсеместно: в Ольском, Янском и Тауйском лиманах, бухтах Гертнера, Нагаева и Светлая, у о. Недоразумения, в Амахтонском и Мотыклейском заливах. Восточную бельдюгу указывают и для Пенжинской губы (Шмидт, 1950), и даже для западной Камчатки – в устье р. Утхолок (Пустовит, Пичугин, 2006). Скорее всего, это связано с неправильным определением, которое невозможно проверить из-за отсутствия коллекционных экземпляров. Судя по месту поимки бельдюги в устье р. Утхолок, она с большей вероятностью принадлежит к виду *Z. fedorovi*, экологически тяготеющему к сильно опресненным и полностью пресным водам (Черешнев и др., 2007, 2009; Черешнев, Поезжалова-Чегодаева, 2011). Не исключено, что и в Пенжинской губе вместо восточной бельдюги обитает бельдюга Федорова (или оба вида, как в лагуне Имповеем), поскольку Пенжинская губа испытывает довольно сильное опреснение водами р. Пенжина. Южнее и юго-западнее Тауйской губы *Z. elongatus* встречается у Шантарских о-вов, вокруг Сахалина, в Северном Приморье, в районе южных Курил, у Хоккайдо (Черешнев, Поезжалова-Чегодаева, 2011).

Восточная бельдюга представлена в работе 22 экземплярами, добытыми в северной части Охотского моря на значительном протяжении ареала – от Тауйской губы до Сахалина и южных Курильских о-вов (таблица А.1). Сравнительный анализ нуклеотидных последовательностей ДНК показал, что для *Z. elongatus* характерен существенный внутривидовой полиморфизм: значения дивергенции варьируют от 0.1 до 1.1% по генам мтДНК (таблица А.5) и от 0.1 до 0.7%

по объединенным ДНК (таблица А.4). Уровни внутривидовой изменчивости двух других охотоморских бельдюг, также пойманных в географически отдаленных местах обитания, заметно ниже. В группе бельдюги Федорова, собранной от Тауйской губы до западно-камчатского м. Хайрюзова, генетические различия составили 0.1-0.8% (мтДНК) и 0.1-0.4% (комбинированная ДНК). Для бельдюги Андрияшева из таких далеко расположенных участков ареала, как западная Камчатка и Шантарские о-ва, р-дистанции оценены в 0.1-0.9% (мтДНК) и 0.1-0.4% (комбинированная ДНК).

Максимальные отличия в 1-1.1% по митохондриальным и 0.6-0.7% по объединенным последовательностям выявлены между бельдюгами из южной части Охотского моря – экземпляром № 1133 от о. Сахалин (залив Анива) и группой от о. Шикотан (южные Курилы). Сахалинский *Z. elongatus* оказался гораздо ближе не только к экземплярам от другого южно-курильского острова – Кунашир (0.1% по мтДНК и объединенной ДНК; таблицы А.4, А.5), но и к северо-охотоморским бельдюгам из Тауйской губы (0.2 и 0.1%, соответственно). Генетическая дифференциация не обнаружена у бельдюг из Тауйской губы, собранных в бухте Нагаева и Амахтонском заливе у о. Шеликан, однако, между этой группой и образцами рыб из устья р. Яна (также Амахтонский залив) небольшие различия имеются (0.16 и 0.1%). Первая группа тауйской восточной бельдюги практически не отличается от географически разобщенных с ней *Z. elongatus* от о. Кунашир (0.02 и 0.1%). Почти полное отсутствие дивергенции характерно для бельдюги курильского о. Шикотан (от 0 до 0.1% по мтДНК и объединенной ДНК), за исключением экземпляра № 1707, который существенно отдален от своей группы (на 0.8-0.9% по мтДНК; данные по объединенной ДНК отсутствуют) и близок с остальными *Z. elongatus* (0.1-0.3%).

Топология ВА-деревьев, реконструированных по данным анализа генов мтДНК (рисунок Б.3) и комбинированных последовательностей мтДНК и яДНК (рисунок 16), с высокой степенью достоверности (98/94/1 и 94/96/1, соответственно) подтверждает существование у *Z. elongatus* значимой внутривидовой генетической гетерогенности, однако, ее корреляция с географическим распределением вида не до конца понятна. Кластер восточной бельдюги разделяется на две группы: в первую входят типы ДНК экземпляров из Тауйской губы, от о-вов Сахалин и Кунашир, во вторую – от о. Шикотан. На филогенетическом дереве по маркерам мтДНК (рисунок Б.3) в первом микрокластере надежно (98/99/1) обособляются все бельдюги Тауйской губы, линии сахалинских и кунаширских бельдюг никаких взаимосвязей не формируют. Очевидная подразделенность вида в соответствии с общностью обитания нарушается попаданием в первую группу *Z. elongatus* № 1707, добытого в бухте Крабовой о. Шикотан. Здесь же был выловлен образец № 1706, положение которого в микрокластере бельдюг о. Шикотан закономерно, поскольку они собраны в расположенной рядом бухте

Горобец. Необычным фактом является существенная генетическая дифференциация этих двух пойманных в одном месте образцов *Z. elongatus* – генетическое расстояние между ними составляет 0.8% (таблица А.5).

В целом, самый весомый вклад в наблюдаемую внутривидовую изменчивость *Z. elongatus* вносит группа о. Шикотан. Ее кластер очень хорошо отличается от кластера остальных бельдюг: на 0.8-1.1% по мтДНК (среднее значение 0.9%; таблица А.5) и на 0.5-0.7% по объединенной ДНК (среднее значение 0.6%; таблица А.4). Подобные уровни различий в роде *Zoarcetes* превосходят внутривидовые и скорее соответствуют генетическим дистанциям между близкородственными видами, например, между *Z. fedorovi* и *Z. viviparus* (0.8-1.3% по мтДНК и 0.5-0.8% по объединенной ДНК; таблица А.4, А.5).

Необходимо отметить, что *Z. elongatus* населяет биотопы от поверхности до 10-20 м с нормальной соленостью и никогда не встречается в опресненных и пресных водах приустьевых пространств рек (Черешнев, Поезжалова-Чегодаева, 2011). Шикотанские бельдюги были отловлены в верхней части устья р. Горобец во время отлива, в почти пресной воде, в зарослях водорослей. Похожие экологические предпочтения свойственны только бельдюге Федорова, которая во время отливов остается в руслах рек, под камнями в местах подтока пресной воды. Однако, бельдюга из бухты Горобец о. Шикотан не обладала особенностями окраски (крупным черным пятном в начале спинного плавника) и другими внешними морфологическими признаками, характерными для *Z. fedorovi*, и была определена как *Z. elongatus*. Кроме того, по последним данным о распространении рода *Zoarcetes*, из известных на сегодняшний день видов в районе южных Курильских о-вов обитает только восточная бельдюга (Черешнев, Поезжалова-Чегодаева, 2011). Анализ каталога коллекций рыб семейства Zoarcidae Зоологического института РАН (Balushkin et al., 2011) показывает, что в нескольких точках о. Шикотан (бухты Крабовая, Ноторо, Отрадная, мыс Анама) были собраны бельдюги, определенные как *Z. elongatus*; но они, в отличие от экземпляров из бухты Горобец, выловлены на глубине 6-8 м.

Таким образом, на основании данных об изменчивости ДНК можно утверждать о существовании у *Z. elongatus* значительной генетической гетерогенности, коррелирующей с географическим распространением вида, а также о находке на южно-курильском о. Шикотан далеко дивергировавшей внутривидовой формы восточной бельдюги, которая, возможно, заслуживает подвидового или даже видового статуса. Для уточнения таксономической принадлежности бельдюги о. Шикотан необходимы подробные исследования внешней морфологии, остеологии, топографии и формы костей головы, а также сравнительный морфологический анализ с другими представителями рода *Zoarcetes*.

2.2. Система подсемейства *Zoarcinae*

Кладистический анализ остеологических признаков бельдюг рода *Zoarcetes*, проведенный в работе Черешнева и Поезжаловой-Чегодаевой (2011), определил *Z. fedorovi* как самый древний (генерализованный) вид, а *Z. gillii* и *Z. americanus* как наиболее молодые (продвинутые) виды. На кладограмме (Черешнев, Поезжалова-Чегодаева, 2011: рис. 20) показана последовательная дивергенция видов в ряду *Z. fedorovi* – *Z. andriashevi* – *Z. elongatus* – *Z. viviparus* – *Z. gillii* – *Z. americanus*.

Молекулярно-генетический анализ митохондриальных и ядерных ДНК-маркеров дает иную картину взаимоотношений видов рода *Zoarcetes*; сходство заключается лишь в обособленном положении *Z. gillii* и *Z. americanus*, а также в образовании близкородственной группы охотоморских бельдюг.

Как следует из таблиц 37 и 38, самый низкий уровень межвидовой дивергенции обнаружен между *Z. fedorovi* и *Z. viviparus* – от 0.8 до 1.3% по мтДНК, от 0.5 до 0.8% по объединенным данным, средние значения 1 и 0.6%, соответственно. К этой паре видов ближе всего *Z. elongatus*: средние генетические дистанции между восточной бельдюгой и бельдюгой Федорова – 1.9 и 1.2%, между восточной и европейской бельдюгами – 2.1 и 1.3% (по мтДНК и объединенной ДНК). Степень отличий бельдюги Андрияшева от трех перечисленных видов в среднем несколько выше: бельдюга Андрияшева / восточная бельдюга – 2.1 и 1.3%, бельдюга Андрияшева / бельдюга Федорова – 2.2 и 1.3%, бельдюга Андрияшева / европейская бельдюга – 2.3 и 1.4% (по митохондриальной и объединенной ДНК, соответственно). Уровень отличий *Z. americanus* намного значительнее: от 4.0 и 2.8% при сравнении с бельдюгой Андрияшева до 4.9 и 3.3% – с восточной бельдюгой. Наиболее дифференцирована бельдюга Гилла: *Z. elongatus* / *Z. gillii* – 6.9 и 4.5%, *Z. andriashevi* / *Z. gillii* – 6.8 и 4.6%, *Z. fedorovi* / *Z. gillii* – 7.4 и 4.8%, *Z. viviparus* / *Z. gillii* – 7.4 и 4.9%, *Z. americanus* / *Z. gillii* – 7.7 и 5.1%. Примечательно, что с последними оценками дивергенции сопоставим уровень генетических отличий *Lycozoarcetes regani* из родственного подсемейства *Lycozoarcinae* от бельдюг рода *Zoarcetes*: от 8.6 (6.0)% между *L. regani* и *Z. elongatus* до 9.8 (6.8)% между *L. regani* и *Z. gillii*.

Таблица 37. Средние значения р-дистанций (в %) между комбинированными нуклеотидными последовательностями генов COI, цитохрома b, 16S рРНК мтДНК и RNF213, родопсина яДНК таксонов подсемейства Zoarcinae семейства Zoarcidae (среднее $\pm$ стандартная ошибка)

		<i>Z. elongatus</i>	<i>Z. fedorovi</i>	<i>Z. gillii</i>	<i>Z. andriashevi</i>	<i>Z. americanus</i>	<i>Z. viviparus</i>
<i>Z. elongatus</i>	MIN						
	MAX						
	Среднее						
<i>Z. fedorovi</i>	MIN	1.0					
	MAX	1.4					
	Среднее	1.2 $\pm$ 0.02					
<i>Z. gillii</i>	MIN	4.4	4.7				
	MAX	4.6	5.0				
	Среднее	4.5 $\pm$ 0.02	4.8 $\pm$ 0.01				
<i>Z. andriashevi</i>	MIN	1.1	1.1	4.5			
	MAX	1.6	1.6	4.8			
	Среднее	1.3 $\pm$ 0.02	1.3 $\pm$ 0.02	4.6 $\pm$ 0.01			
<i>Z. americanus</i>	MIN	3.2	3.1	5.0	2.7		
	MAX	3.4	3.4	5.1	3.0		
	Среднее	3.3 $\pm$ 0.01	3.2 $\pm$ 0.02	5.1 $\pm$ 0.03	2.8 $\pm$ 0.02		
<i>Z. viviparus</i>	MIN	1.1	0.5	4.8	1.3	3.2	
	MAX	1.4	0.8	4.9	1.5	3.3	
	Среднее	1.3 $\pm$ 0.02	0.6 $\pm$ 0.02	4.9 $\pm$ 0.01	1.4 $\pm$ 0.01	3.2 $\pm$ 0.01	
<i>L. breviceaudus</i>	MIN	6.8	6.9	7.3	6.6	6.6	6.9
	MAX	6.9	7.1	7.3	6.9	6.8	7.0
	Среднее	6.8 $\pm$ 0.01	6.9 $\pm$ 0.02	7.3 $\pm$ 0.02	6.7 $\pm$ 0.01	6.7 $\pm$ 0.02	7.0 $\pm$ 0.02
<i>H. middendorffii</i>	MIN	6.6	6.4	7.1	6.2	6.3	6.5
	MAX	6.7	6.6	7.2	6.4	6.4	6.6
	Среднее	6.7 $\pm$ 0.01	6.5 $\pm$ 0.02	7.2 $\pm$ 0.02	6.3 $\pm$ 0.02	6.4 $\pm$ 0.01	6.6 $\pm$ 0.01
<i>L. regani</i>	MIN	5.9	6.3	6.8	6.1	6.2	6.4
	MAX	6.3	6.5	6.8	6.2	6.3	6.4
	Среднее	6.0 $\pm$ 0.04	6.4 $\pm$ 0.03	6.8 $\pm$ 0.04	6.2 $\pm$ 0.04	6.2 $\pm$ 0.05	6.4 $\pm$ 0.04

Таким образом, колебание значений дифференциации в пределах рода *Zoarcetes* очень значительное – в среднем от 1% между мтДНК (0.6% между объединенной ДНК) *Z. fedorovi* и *Z. viviparus* до 7.3% между мтДНК (4.8% между объединенной ДНК) *Z. gillii* и остальными бельдюгами. Изменение оценок дивергенции мтДНК в широких пределах показано ранее для видов рода *Lycodes*, относящегося к семейству Zoarcidae – от 0.74 до 4.07% (Радченко и др., 2009). Примечательно, что генетические отличия родов *Petroschmidtia* и *Lycodes* по генам мтДНК (6.3-7.6%) того же уровня, что и отличия бельдюги Гилла от остальных видов рода *Zoarcetes* (6.8-7.7%).

Таблица 38. Средние значения р-дистанций (в %) между нуклеотидными последовательностями генов COI, цитохрома b, 16S рРНК мтДНК (ниже диагонали) и RNF213, родопсина яДНК (выше диагонали) таксонов подсемейства Zoarcinae семейства Zoarcidae (среднее $\pm$ стандартная ошибка)

		<i>Z. elongatus</i>	<i>Z. fedorovi</i>	<i>Z. gillii</i>	<i>Z. andriashevi</i>	<i>Z. americanus</i>	<i>Z. viviparus</i>	<i>L. brevicaudus</i>	<i>H. middendorffii</i>	<i>L. regani</i>
<i>Z. elongatus</i>	MIN		0.0	1.0	0.0	0.8	0.0	2.4	1.6	2.1
	MAX		0.4	1.1	0.3	1.2	0.2	2.7	1.9	2.3
	Среднее		0.1 $\pm$ 0.01	1.0 $\pm$ 0.008	0.1 $\pm$ 0.009	1.0 $\pm$ 0.02	0.03 $\pm$ 0.009	2.5 $\pm$ 0.02	1.7 $\pm$ 0.02	2.2 $\pm$ 0.02
<i>Z. fedorovi</i>	MIN	1.6		0.9	0.0	0.9	0.0	2.4	1.6	2.1
	MAX	2.4		1.2	0.3	1.2	0.2	2.6	1.9	2.3
	Среднее	1.9 $\pm$ 0.03		1.0 $\pm$ 0.01	0.1 $\pm$ 0.01	1.1 $\pm$ 0.01	0.1 $\pm$ 0.01	2.5 $\pm$ 0.02	1.7 $\pm$ 0.03	2.2 $\pm$ 0.03
<i>Z. gillii</i>	MIN	6.7	7.2		1.0	1.0	1.0	2.6	2.1	2.3
	MAX	7.1	7.7		1.2	1.2	1.0	2.6	2.1	2.3
	Среднее	6.9 $\pm$ 0.05	7.4 $\pm$ 0.04		1.1 $\pm$ 0.009	1.1 $\pm$ 0.008	1.0 $\pm$ 0.009	2.6 $\pm$ 0.03	2.1 $\pm$ 0.01	2.3 $\pm$ 0.03
<i>Z. andriashevi</i>	MIN	1.8	1.8	6.7		0.9	0.1	2.4	1.7	2.1
	MAX	2.5	2.6	7.1		1.1	0.1	2.5	1.8	2.3
	Среднее	2.1 $\pm$ 0.08	2.2 $\pm$ 0.05	6.8 $\pm$ 0.06		1.0 $\pm$ 0.02	0.1 $\pm$ 0.01	2.4 $\pm$ 0.01	1.8 $\pm$ 0.009	2.2 $\pm$ 0.01
<i>Z. americanus</i>	MIN	4.8	4.4	7.6	3.9		0.9	2.2	1.5	1.7
	MAX	5.0	5.1	7.7	4.2		1.0	2.4	1.7	1.8
	Среднее	4.9 $\pm$ 0.03	4.7 $\pm$ 0.02	7.7 $\pm$ 0.02	4.0 $\pm$ 0.02		1.0 $\pm$ 0.01	2.3 $\pm$ 0.01	1.6 $\pm$ 0.01	1.8 $\pm$ 0.01
<i>Z. viviparus</i>	MIN	1.9	0.8	7.4	2.1	4.7		2.5	1.7	2.1
	MAX	2.3	1.3	7.5	2.5	4.8		2.5	1.7	2.1
	Среднее	2.1 $\pm$ 0.03	1.0 $\pm$ 0.04	7.4 $\pm$ 0.03	2.3 $\pm$ 0.03	4.7 $\pm$ 0.02		2.5 $\pm$ 0.03	1.7 $\pm$ 0.01	2.1 $\pm$ 0.02
<i>L. brevicaudus</i>	MIN	9.6	9.8	10.4	9.4	9.6	9.9			
	MAX	9.8	10.2	10.4	9.9	9.7	9.9			
	Среднее	9.6 $\pm$ 0.02	9.9 $\pm$ 0.03	10.4 $\pm$ 0.04	9.6 $\pm$ 0.04	9.7 $\pm$ 0.02	9.9 $\pm$ 0.04			
<i>H. middendorffii</i>	MIN	9.8	9.6	10.5	9.2	9.5	9.7			
	MAX	10.1	10.0	10.5	9.5	9.5	9.8			
	Среднее	9.9 $\pm$ 0.02	9.7 $\pm$ 0.03	10.5 $\pm$ 0.03	9.3 $\pm$ 0.03	9.5 $\pm$ 0.04	9.8 $\pm$ 0.02			
<i>L. regani</i>	MIN	8.4	9.1	9.7	8.7	9.2	9.2			
	MAX	9.0	9.4	9.8	8.9	9.2	9.2			
	Среднее	8.6 $\pm$ 0.05	9.2 $\pm$ 0.06	9.8 $\pm$ 0.06	8.8 $\pm$ 0.05	9.2 $\pm$ 0.07	9.2 $\pm$ 0.05			

Филогенетические деревья, реконструированные на основе анализа изменчивости генов мтДНК (рисунок Б.3) и объединенных последовательностей митохондриальных и ядерных генов (рисунок 16), имеют одинаковый видовой состав и расположение кластеров. Типы ДНК бельдюг группируются следующим образом: базальную позицию занимает линия бельдюги Гилла, которая очень серьезно отличается от других бельдюг – на 7.3% по мтДНК и 4.8% по объединенной ДНК (таблицы 37, 38). Затем обособляется американская бельдюга, дивергенция которой от остальных четырех видов также высокая – 4.6 и 3.2% (по митохондриальной и объединенной ДНК, соответственно). За ней отделяется группа бельдюги Андрияшева, дифференцированная от группы *Z. fedorovi*, *Z. viviparus* и *Z. elongatus* на 2.3 (1.3)%. Наконец, последние три вида образуют макрокластер, состоящий из кластера бельдюги Федорова вместе с европейской бельдюгой и кластера восточной бельдюги; различия между ними чуть ниже предыдущих – 2.1 (1.2)%. Структура деревьев и оценки р-дистанций свидетельствуют о большем генетическом родстве географически разобщенных *Z. fedorovi* и *Z. viviparus*, чем симпатрично обитающих *Z. fedorovi* и *Z. elongatus*. Такой результат не подтверждается морфологическими данными, поскольку бельдюга Федорова довольно существенно отличается и от европейской, и от восточной бельдюги; уровень различий между *Z. fedorovi* и этими видами примерно одинаковый, тогда как *Z. viviparus* и *Z. elongatus* более сходны друг с другом, чем каждый из них с *Z. fedorovi* (Черешнев, Поезжалова-Чегодаева, 2011). Оценки устойчивости узлов ветвлений филогенетических деревьев подтверждают обнаруженные ассоциации типов ДНК видов бельдюг на высоких уровнях достоверности.

Топология дерева, полученного на основе нуклеотидных последовательностей генов RNF213 и родопсина яДНК (рисунок Б.4), ясно указывает на монофилию рода *Zoarcetes*, но, в отличие от предыдущих деревьев, не позволяет выявить родственные отношения всех изученных видов бельдюг. Обособленную, хорошо поддержанную (98/94/1 и 96/93/1) позицию имеют только сильно отличающиеся линии *Z. gillii* (среднее значение р-дистанций – 1.05%; таблица 37) и *Z. americanus* (1.04%). Уровень дифференциации этих видов друг от друга является максимальным для сравнительного анализа нуклеотидных последовательностей ядерных маркеров бельдюг – 1.1%. Отличия остальных видов невелики – от 0.03% между восточной и европейской бельдюгами до 0.1% между бельдюгой Андрияшева и восточной; поэтому они не формируют собственных кластеров и определить их взаимосвязи на данном дереве (рисунок Б.4) невозможно.

Сходный с генетическим уровень дивергенции и группировки видов рода *Zoarcetes* показан и по морфологическим признакам (Черешнев и др., 2007, 2009; Anderson, 1994), хотя и не так очевидно, как по молекулярно-генетическим данным. Согласно морфологическим исследованиям Андерсона (Anderson, 1994), род *Zoarcetes* характеризуется преобладанием

признаков с примитивным состоянием (65 признаков) и небольшим количеством – с продвинутым состоянием (11), однако состояние отдельных признаков варьирует внутри рода. Так, от всех видов рода бельдюга Гилла отличается наличием контакта по всей длине внутренних краев теменных костей – у остальных видов они разъединены верхнезатылочной костью (Черешнев и др., 2007, 2009; Anderson, 1994: fig. 25). Следует отметить, что из более 50 родов семейства Zoarcidae только в роде *Zoarcetes* этот признак (топография теменных костей) подвержен изменчивости. В остальных родах, в том числе самых многочисленных *Lycodes* и *Lycenchelys*, он чрезвычайно устойчивый – контакт теменных костей либо имеется, либо отсутствует. Андерсон (Anderson, 1994) считает наличие соединения теменных костей – продвинутым состоянием признака в семействе Zoarcidae. Таким образом, кроме *Z. gillii*, у всех видов рода наблюдается примитивное состояние этого признака. Данное обстоятельство свидетельствует о значительном таксономическом весе особенностей топографии теменных костей у бельдюги Гилла и в совокупности с молекулярно-генетическими данными подтверждает серьезное обособление этого вида от других видов рода *Zoarcetes*.

У американской бельдюги известно уникальное продвинутое состояние другого морфологического признака – верхняя губа у нее сросшаяся с рылом (у остальных видов она свободная – примитивное состояние). Кроме того, *Z. americanus* характеризуется максимальными значениями числа позвонков и лучей в непарных плавниках (по этим признакам к нему ближе всего бельдюга Гилла), птеригофоров спинного плавника между черепом и первым позвонком, птеригофоров анального плавника перед первой гемальной дугой (по этому признаку сходен с бельдюгой Гилла), а также притупленной, почти цилиндрической формой зубов (дробящего типа), тогда как у остальных видов они конической формы. Американская бельдюга имеет и другие особенности – самый крупный вид рода, достигающий длины в 1 м, обладает наружным оплодотворением и развитием потомства, в отличие от других бельдюг, размножающихся живорождением (Андряшев, 1954; Черешнев, Поезжалова-Чегодаева, 2011; Leim, Scott, 1966; Fritzsche, 1978).

Среди остальных четырех видов бельдюг больше всего лучей в плавниках и позвонков у восточной бельдюги, меньше всего (с хиатусом от остальных) – у бельдюги Федорова. Восточная и европейская бельдюги образуют пару по характеру окраски – сетчатому рисунку на теле и спинном плавнике. Другую пару по окраске составляют бельдюги Федорова и Андряшева – их отличает наличие в передней части спинного плавника крупного, черного, округлого пятна. Последний признак характеризует также бельдюгу Гилла и встречается у молоди американской бельдюги (Черешнев и др., 2007, 2009).

С использованием матрицы по 56 остеологическим признакам из работы Черешнева и Поезжаловой-Чегодаевой (2011) в комплексе с данными по нуклеотидным

последовательностям митохондриальных генов COI, цитохрома b, 16S рРНК и ядерных генов RNF213, родопсина реконструировано филогенетическое дерево для видов рода *Zoarces* (рисунок 17). Его структура и состав кластеров аналогичны топологии ВА-деревьев, полученных по данным о генах митохондриальной (рисунок Б.3) и комбинированной ДНК (рисунок 16), и отражают последовательную дивергенцию видов в ряду *Z. gillii* – *Z. americanus* – *Z. andriashevi* – *Z. elongatus* – *Z. fedorovi* + *Z. viviparus*. Образование всех взаимосвязей поддержано максимальными оценками апостериорной вероятности.

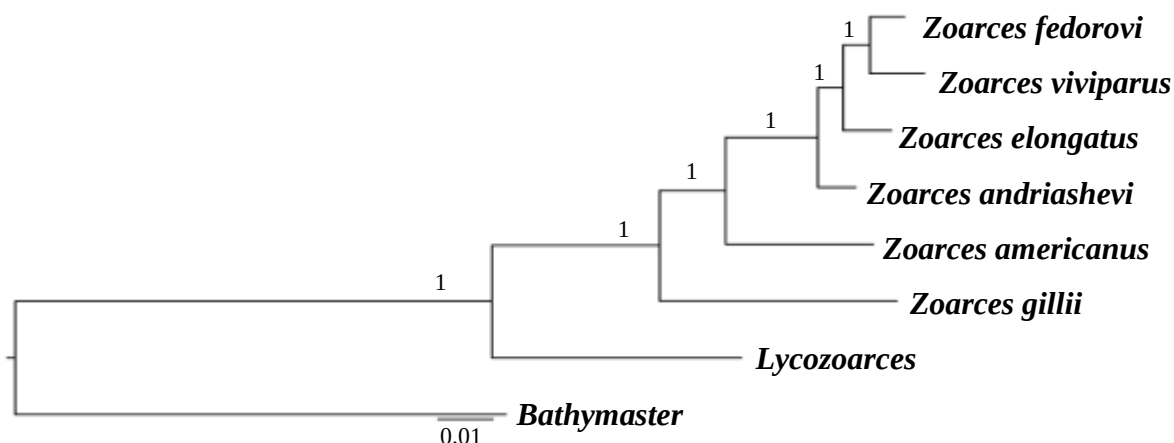


Рисунок 17. ВА-дерево таксонов подсемейства Zoarcinae семейства Zoarcidae по данным комплексного анализа нуклеотидных последовательностей митохондриальных генов COI, цитохрома b, 16S рРНК, ядерных генов RNF213, родопсина и 56 морфологических признаков (из: Черешнев, Поезжалова-Чегодаева, 2011). Приведены оценки апостериорной вероятности

Таким образом, комплексный молекулярно-генетический и морфологический анализ свидетельствует о монофилетическом происхождении рода *Zoarces* и всего подсемейства Zoarcinae. Для бельдюг характерно несколько уровней дивергенции – от минимальных между видами, различающимися комплексами перекрывающихся признаков, до максимальных между далеко уклонившимися по отдельным диагностическим признакам таксонами. На основе данных об изменчивости нуклеотидных последовательностей митохондриальных и ядерных ДНК-маркеров в роде *Zoarces* близкородственные отношения выявлены для *Z. fedorovi* и *Z. viviparus*, сходство с ними показано для *Z. elongatus* и *Z. andriashevi*. *Z. americanus* и *Z. gillii* существенно удалены от других видов. Виды рода *Zoarces* четко дифференцированы на три группы: 1 – бельдюги Федорова, Андрияшева, восточная и европейская, 2 – американская бельдюга, 3 – бельдюга Гилла. Молекулярно-генетическая и сравнительно-морфологическая филогении рода *Zoarces* согласуются не в полной мере; сходство между ними заключается в установлении обособленного положения *Z. gillii* и *Z. americanus*, определении близкого родства

группы охотоморских бельдюг, подтверждении монофилии рода *Zoarces* и всего подсемейства Zoarcinae.

3. Подсемейство Gymnelinae

3.1. Генетическая дифференциация и родственные отношения таксонов подсемейства Gymnelinae

К настоящему времени известно 14 родов и 47 валидных видов подсемейства Gymnelinae (Eschmeyer, 2014). Это подсемейство – второе по объему в семействе бельдюговых рыб, распространено в основном в арктических морях, северо-западной части Тихого и Атлантического океанов; кроме того, род *Seleniolycus* обитает в Антарктике, а род *Melanostigma* – в бореальных морях Северного и Южного полушарий. Гимнелины характеризуются большим количеством эндемичных таксонов, например, 11 родов и около 30 видов являются эндемиками дальневосточных морей России. Систематика и филогенетические связи отдельных родов и видов подсемейства окончательно не определены, в частности, это касается родов *Krusensterniella*, *Gymnelopsis* и *Gymnelus*; в двух последних недавно описано несколько новых видов (Солдатов, Линдберг, 1930; Таранец, 1937; Шмидт, 1950; Чернова, 2000; Шейко, Федоров, 2000; Федоров и др., 2003; Назаркин, Чернова, 2003; Anderson, 1994; Anderson, Fedorov, 2004; Fedorov, 2004; Shinohara et al., 2004, 2006; Shinohara, Sakurai, 2006; Anderson, Imamura, 2008).

Нуклеотидные последовательности участков митохондриальных генов COI, цитохрома b, 16S рРНК проанализированы у 81 экземпляра, ядерных генов RNF213 и родопсина – у 27 экземпляров 10 видов из 7 родов, RAG1 – у 12 экземпляров 9 видов из 6 родов подсемейства Gymnelinae. Представители подсемейства собраны в Охотском (Тауйская и Ямская губы, Шантарские и Курильские о-ва, залив Шелихова, западная Камчатка, Сахалин), Японском (Приморье), Беринговом морях (таблица А.1). При реконструкции филогенетических деревьев в качестве внешней группы использованы: для оценки монофилии подсемейства – виды из близкородственных подсемейств Zoarcinae (*Z. elongatus*), Lycodinae (*L. raridens*), Lycozoarcinae (*L. regani*); для укоренения деревьев – *B. derjugini* (Bathymasteridae).

Консенсусные филогенетические деревья получены на основе независимого анализа генов мтДНК (рисунки 19, Б.5), яДНК (рисунок Б.6), комбинированного анализа, объединяющего последовательности митохондриальных и ядерных генов (рисунок 18), комплексного генетико-морфологического анализа (рисунок 20). В таблицах 40 и А.6 приведены значения р-дистанций между комбинированными нуклеотидными последовательностями митохондриальных и

ядерных генов видов подсемейства Gymnelinae, в таблице А.7 – отдельно по генам мтДНК и яДНК.

Сравнительный анализ нуклеотидных последовательностей митохондриальных и ядерных генов показал наличие у представителей подсемейства Gymnelinae нуклеотидных замен, идентифицирующих таксоны (таблицы 9, 13, 16, 21, 25, 29). В последовательностях гена COI мтДНК обнаружена одна мутация, отличающая род *Gymnelus*, и одна – *Gymnelopsis*; в гене цитохрома b – три замены для *Gymnelopsis*; в гене 16S рРНК – по одной мутации для родов *Hadropareia*, *Magadanichthys* и *Krusensterniella*; в гене родопсина – две мутационных изменения для *Gymnelopsis*. Выявлены и общие мутации, маркирующие группы родов: для *Gymnelopsis* и *Krusensterniella* – одна замена и две однонуклеотидные инсерции в гене 16S рРНК, одна мутация в гене RNF213; для всех родов, кроме *Gymnelus* и *Gymnelopsis* – одна мутация в гене цитохрома b. В последовательности гена RNF213 зафиксированы два нуклеотидных изменения, объединяющие всех представителей подсемейства Gymnelinae (за исключением рода *Gymnelus*), а в гене RAG1 – две мутации, специфичные для всех таксонов подсемейства Gymnelinae. Необходимо отметить, что в нуклеотидной последовательности гена RNF213, одного из самых консервативных из использованных в работе маркеров, установлены две мутации, общие для рода *Gymnelus* и таксонов подсемейств Lycodinae и Zoarcinae семейства бельдюговых рыб.

Судя по оценкам р-дистанций между комбинированными нуклеотидными последовательностями митохондриальных и ядерных генов (таблица А.6), уровень дивергенции между ДНК таксонов подсемейства Gymnelinae меняется в широких пределах – от 0.7% между видами *Gymnelus bilabrus* и *G. hemifasciatus* до 6.6% между родами *Gymnelus* и *Krusensterniella*, а также между *Krusensterniella* и *Davidijordania*. В целом, усредненные генетические расстояния между таксонами разного уровня подсемейства Gymnelinae, полученные по данным об объединенных нуклеотидных последовательностях ДНК, изменяются от 0.1 до 0.3% в пределах видов, от 0.6 до 2.8% между видами одного рода и от 2.3 до 6.2% между родами. Топология филогенетических деревьев отражает монофилию каждого из изученных родов, исключая род *Gymnelus*, и всего подсемейства Gymnelinae.

3.1.1. Род *Hadropareia*

Род *Hadropareia* и вид *H. middendorffii* описаны Шмидтом (1904) из района Шантарских о-вов (о. Большой Шантар). Второй вид рода *H. semisquamata* обнаружен на литорали курильских островов Шикотан и Итуруп (Матюшин, 1989). Ареал обоих видов находится в северо-западной части Тихого океана: *H. middendorffii* широко распространен от Шантарских о-вов до западно-

камчатского побережья включительно, *H. semisquamata* известен пока только от южных Курильских о-вов (Fedorov, 2004).

Род *Hadropareia* представлен в работе видами *H. middendorffii* и *H. semisquamata* (таблица А.1). Средние значения р-дистанций между этими видами невысокие для сравнений в пределах одного рода; они изменяются от 1 до 1.7% по мтДНК, от 0.1 до 0.4% по яДНК и от 0.6 до 0.9% по объединенным последовательностям, составляя в среднем 1.1, 0.1 и 0.7%, соответственно (таблицы А.6, А.7). Морфологические различия *H. middendorffii* и *H. semisquamata* также не очень существенные. Они касаются, главным образом, наличия чешуйного покрова (у первого отсутствует, у второго есть только в хвостовой части) и межглазничной поры сейсмочувствительной системы головы (у *H. middendorffii* обычно отсутствует, у *H. semisquamata* имеется), а также числа лучей в грудном и анальном плавниках, количества туловищных и хвостовых позвонков (Матюшин, 1989).

На филогенетических деревьях, построенных на основе анализа генов мтДНК (рисунок Б.5) и объединенной ДНК (рисунок 18), *H. middendorffii* и *H. semisquamata* образуют монофилетическую группу, поддержанную высокими оценками апостериорной вероятности и бутстрэп-анализа (98/95/1, 95/92/1); при этом каждый вид имеет свой кластер. ВА-дерево по генам яДНК (рисунок Б.6) не позволяет установить филогенетические связи в роде *Hadropareia*. Представители *H. middendorffii* формируют собственный кластер, но не группируются с *H. semisquamata*, и положение видов по отношению друг к другу остается неясным.

Для определения степени внутривидовой изменчивости и структурированности вида в соответствии с общностью местообитания проведен молекулярно-генетический анализ толстощека Миддендорфа. С этой целью использованы данные по генам COI, цитохрома b и 16S рРНК митохондриального генома *H. middendorffii*, 64 экземпляра которого собраны в 14 точках ареала на побережье Охотского моря – на Шантарских о-вах, в Тауйской, Ямской и Пенжинской губах, заливе Шелихова, на западной Камчатке (таблица А.1). Сравнение нуклеотидных последовательностей митохондриальных маркеров толстощека показало варьирование оценок генетических расстояний от 0.1 до 0.9% (таблица А.7). Самые существенные отличия от остальных представителей вида выявлены у экземпляра *H. middendorffii* (№ 1521), выловленного рядом с мысом Гранитный п-ва Тайгонос – от 0.5 до 0.9%. Однако, этот образец толстощека Миддендорфа оказался генетически одинаково удален как от экземпляров из того же района (на 0.5-0.8%), так и от добытых в других местах (0.5-0.9%).

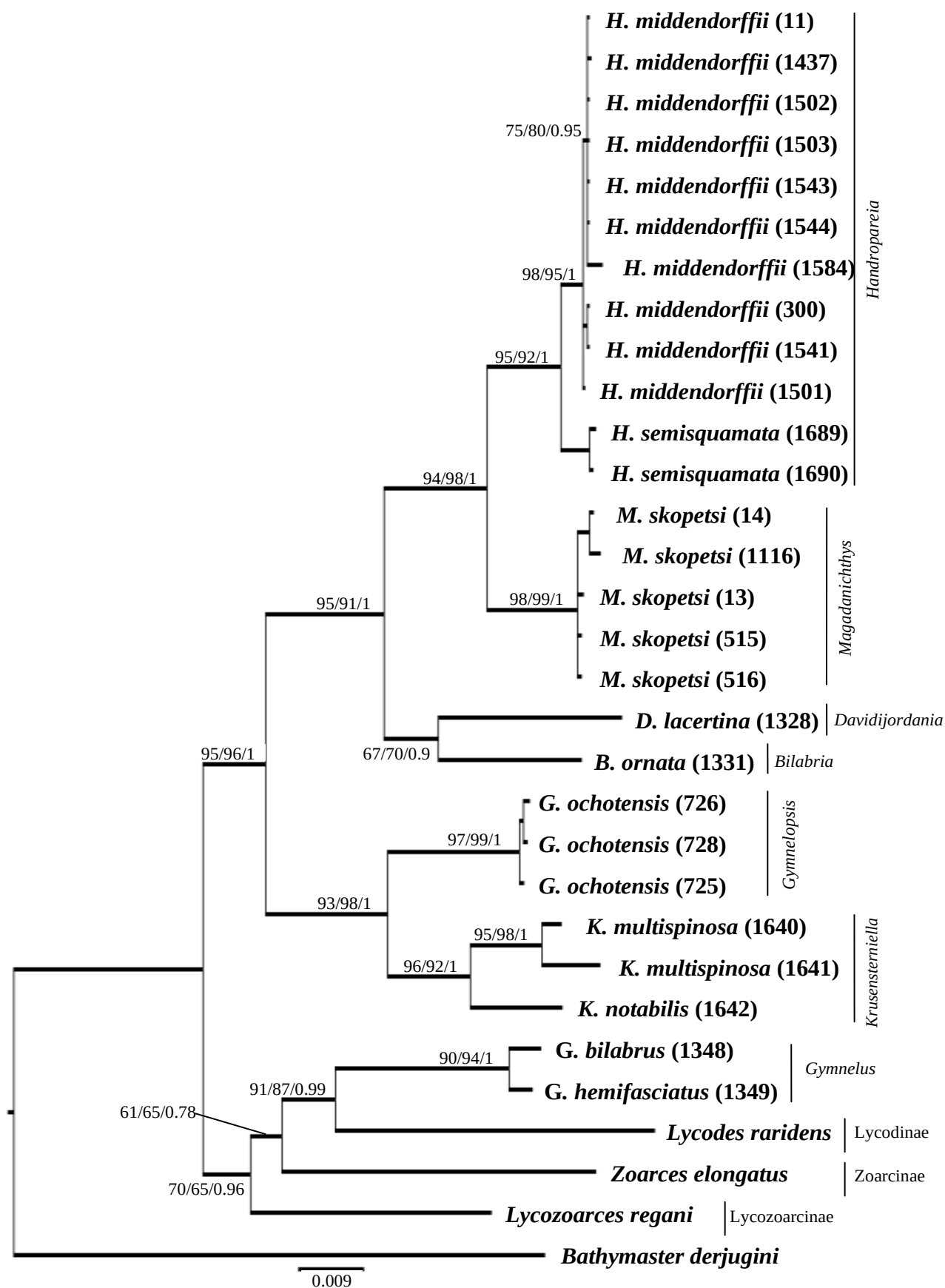


Рисунок 18. Филогенетическое дерево таксонов подсемейства Gymnelinae семейства Zoarcidae по данным об объединенных нуклеотидных последовательностях генов COI, цитохрома b, 16S рРНК мтДНК и RNF213, родопсина ядерной ДНК. Приведены бутстрэп-поддержки (% от 1000 реплик) для МР- и ML-деревьев, а также оценки апостериорной вероятности для ВА-дерева (МР/ML/ВА). В основе реконструкции – ВА-дерево

Топология дерева (рисунок Б.5), полученного на основе филогенетического анализа митохондриальных генов COI, цитохрома b и 16S рРНК, указывает на полное отсутствие связи между внутривидовой генетической изменчивостью *H. middendorffii* и его географическим распределением. Типы мтДНК большинства представителей толстощека Миддендорфа образуют на дереве две группы, но в их состав входят экземпляры как из соседствующих, так и из удаленных мест обитания. Остальная часть образцов не формирует никаких группировок. В целом для кластера *H. middendorffii* характерна политомия, а взаимосвязи в пределах вида остаются неопределенными. Сравнительный анализ биологических признаков *H. middendorffii* из семи точек ареала, расположенных в Тауйской губе, заливах Шелихова и Бабушкина, также показал отсутствие популяционно-географической подразделенности вида: экземпляры из всех районов исследования оказались сходны по размерам, темпам роста, срокам проявления полового диморфизма, плодовитости, размеру икринок, срокам нереста (личное сообщение Е.А. Поезжаловой-Чегодаевой). Возможно, для установления географической подразделенности вида *H. middendorffii* на основе молекулярно-генетических данных требуется применение более полиморфных ДНК-маркеров, например, контрольного региона мтДНК.

3.1.2. Род *Gymnelus*

Род *Gymnelus* распространен циркумполярно в арктических морях и на севере Тихого океана. По данным разных авторов, он включает от 5 (Anderson, 1982, 1994) до 15 видов (Чернова, 1998 а-б, 1999 а-б, 2000; Fedorov, 2004). С точки зрения Андерсона (Anderson, Fedorov, 2004), большинство из описанных в последнее время видов *Gymnelus* может оказаться экофенотипами трех видов: *G. hemifasciatus*, *G. viridis* и *G. retrodorsalis*. Согласно Эшмейеру (Eschmeyer, 2014) многие из известных видов рода являются синонимами либо *G. viridis* (*G. bilabrus*, *G. barsukovi*, *G. obscurus*, *G. pictus*), либо *G. hemifasciatus* (*G. knipowitschi*, *G. platycephalus*). Очевидно, что таксономический состав рода *Gymnelus* остается неопределенным. Сложности с идентификацией его видов возникают из-за использования высоко вариабельных диагностических признаков, которые изменяются с возрастом особи, например, морфометрических особенностей и характера окраски (Шмидт, 1950; Anderson, 1982, 1994; Чернова, 2000; Mecklenburg et al., 2011).

Род *Gymnelus* представлен в нашем исследовании 2 видами из северной части Берингова моря – *G. bilabrus* и *G. hemifasciatus*, для которых получены данные об изменчивости митохондриальных генов COI, цитохрома b, 16S рРНК и ядерных генов RNF213, родопсина, RAG1. Сравнительный анализ показывает невысокие значения р-дистанций между этими видами: 0.7% по объединенным последовательностям ДНК (таблица А.6) и 1.1% по

последовательностям мтДНК (таблица А.7). На всех филогенетических деревьях (рисунки 18, Б.5, Б. 6) *G. bilabrus* и *G. hemifasciatus* формируют отдельный кластер, расположенный обособленно от таксонов подсемейства Gymnelinae. Необычным является то, что род *Gymnelus* группируется с видами из других подсемейств бельдюговых рыб – Lycodinae, Zoarcinae и Lycozoarcinae. В этом разделе мы обсудим взаимоотношения видов *Gymnelus*, а к его положению в подсемействе Gymnelinae вернемся позже (см. раздел 3.2).

Странное расположение на деревьях видов рода *Gymnelus* вызывало сомнение в правильности определения *G. bilabrus* и *G. hemifasciatus* и продиктовало необходимость привлечения дополнительных молекулярно-генетических данных. Для тестирования таксономической принадлежности исследуемых экземпляров *G. bilabrus* (№ 1348) и *G. hemifasciatus* (№ 1349) использованы нуклеотидные последовательности участка гена COI мтДНК *G. hemifasciatus* (4 экз.), *G. viridis* (4 экз.) и *G. retrodorsalis* (1 экз.) из базы GenBank (таблица А.1). Последовательности гена COI мтДНК *G. bilabrus* в GenBank отсутствовали. Результаты сравнительного анализа (таблица 39, рисунок 19) однозначно указывают на принадлежность образцов № 1348 и 1349 к роду *Gymnelus*, однако видовая идентификация экземпляра № 1349 не подтверждается. Он почти не отличается от *G. viridis* –

Таблица 39. Значения р-дистанций (в %) между нуклеотидными последовательностями гена COI мтДНК таксонов подсемейства Gymnelinae семейства Zoarcidae

Вид	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22
1 <i>G. bilabrus</i> (1348)																						
2 <i>G. viridis</i> (HQ712421)	1.6																					
3 <i>G. viridis</i> (KC015427)	1.6	0.4																				
4 <i>G. viridis</i> (HQ712413)	1.4	0.2	0.2																			
5 <i>G. viridis</i> (HQ712420)	1.4	0.2	0.2	0																		
6 <i>G. hemifasciatus</i> (1349)	1.4	0.2	0.2	0	0																	
7 <i>G. hemifasciatus</i> (GU804881)	1.4	1.3	1.3	1.1	1.1	1.1																
8 <i>G. hemifasciatus</i> (HQ712389)	1.6	1.1	1.1	0.9	0.9	0.9	0.2															
9 <i>G. hemifasciatus</i> (HQ712401)	1.3	1.1	1.1	0.9	0.9	0.9	0.2	0.4														
10 <i>G. hemifasciatus</i> (HQ712395)	1.4	1.3	1.3	1.1	1.1	1.1	0	0.2	0.2													
11 <i>G. retrodorsalis</i> (KC015425)	5.8	5.6	5.6	5.4	5.4	5.4	5.0	5.2	4.8	5.0												
12 <i>H. middendorffii</i> (11)	12.0	11.7	11.3	11.5	11.5	11.5	11.3	11.5	11.1	11.3	12.6											
13 <i>H. semisquamata</i> (1689)	12.2	11.9	11.5	11.7	11.7	11.7	11.5	11.7	11.3	11.5	12.4	1.6										
14 <i>M. skopetsi</i> (13)	12.6	12.8	12.4	12.6	12.6	12.6	12.4	12.6	12.2	12.4	12.6	5.8	6.2									
15 <i>D. lacertina</i> (1328)	15.0	14.3	13.8	14.1	14.1	14.1	13.8	13.6	13.6	13.8	14.5	9.0	9.4	10.9								
16 <i>B. ornata</i> (1331)	11.3	11.1	11.5	11.3	11.3	11.3	10.5	10.7	10.2	10.5	10.2	9.2	8.8	10.7	8.6							
17 <i>G. ochotensis</i> (725)	10.9	12.0	11.5	11.8	11.8	11.8	10.9	11.1	10.7	10.9	10.0	11.9	10.6	12.2	12.1	10.6						
18 <i>K. multispinosa</i> (1640)	12.2	12.0	11.5	11.8	11.8	11.8	11.3	11.5	11.1	11.3	10.9	10.4	9.6	11.5	12.5	10.4	5.0					
19 <i>K. notabilis</i> (1642)	12.4	12.6	12.2	12.4	12.4	12.4	12.4	12.2	12.2	12.4	10.7	11.9	11.5	11.9	12.5	11.3	4.8	4.3				
20 <i>Z. elongatus</i>	11.6	10.5	10.1	10.3	10.3	10.3	10.7	10.5	10.9	10.7	11.2	12.2	12.2	12.6	12.8	12.7	12.7	11.8	12.7			
21 <i>L. raridens</i>	11.5	11.3	11.3	11.5	11.5	11.5	11.3	11.5	11.5	11.3	10.5	12.3	11.9	11.4	13.7	12.4	12.5	11.9	12.3	13.3		
22 <i>L. regani</i>	9.8	9.6	9.6	9.4	9.4	9.4	8.7	9.0	9.0	8.7	9.2	10.8	10.6	11.7	12.8	10.8	11.7	10.0	11.0	10.0	10.9	
23 <i>B. derjugini</i>	16.0	16.6	16.2	16.4	16.4	16.4	16.0	16.2	16.2	16.0	16.5	17.1	17.3	17.5	18.3	18.5	15.6	16.6	15.9	16.2	17.6	16.9

оценка р-дистанций между последовательностями гена COI мтДНК варьирует от 0 до 0.2%, составляя в среднем 0.1% (таблица 39). На филогенетическом дереве (рисунок 19) гаплотип *G. hemifasciatus* (№ 1349) кластеризуется вместе с гаплотипом *G. viridis*, и эта группировка имеет высокую степень достоверности (0.99); в пределах данного кластера уровень дивергенции колеблется от 0 до 0.4% (среднее значение 0.16%).

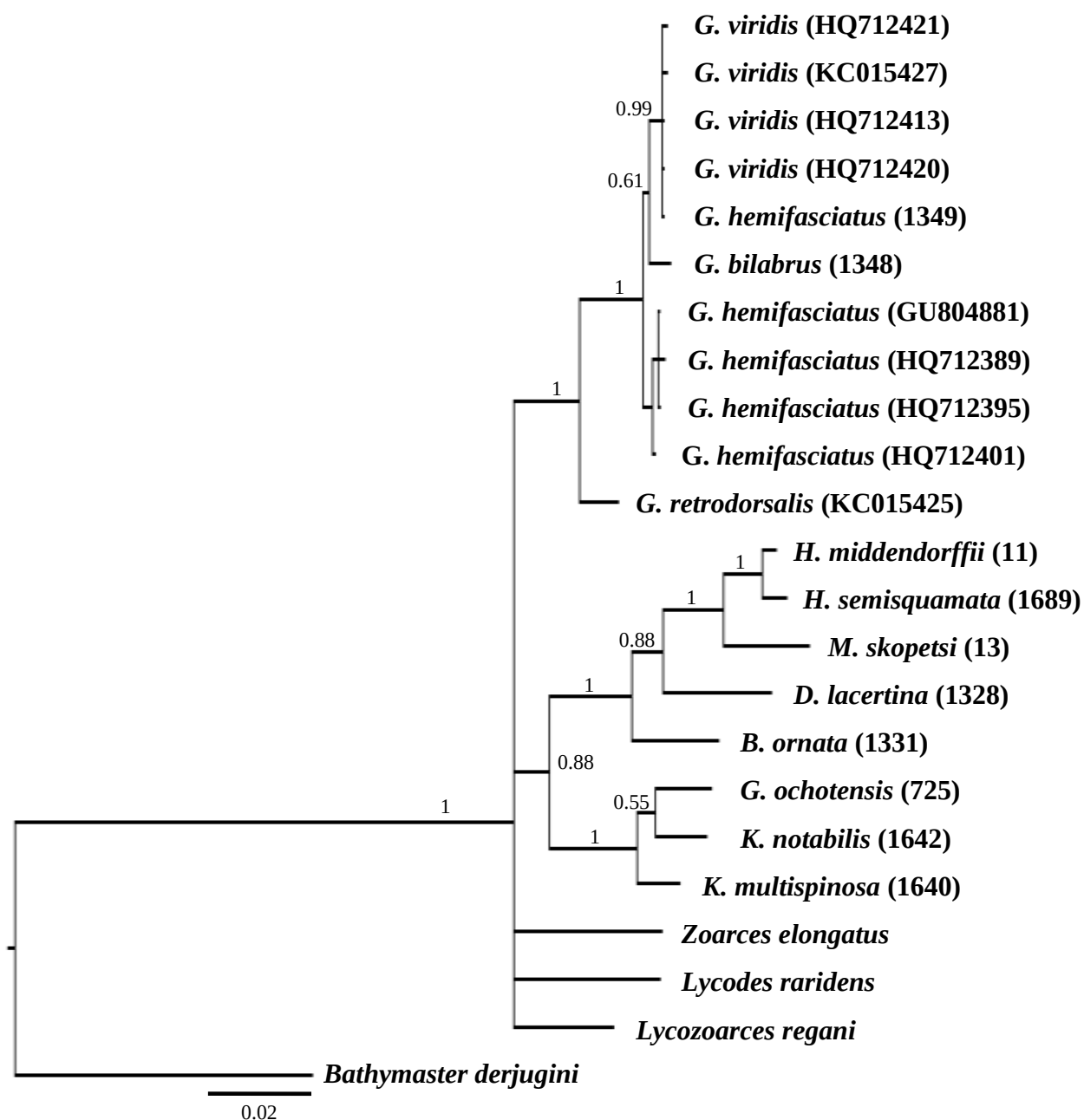


Рисунок 19. ВА-дерево таксонов подсемейства Gymnelinae семейства Zoarcidae по данным о нуклеотидных последовательностях гена COI мтДНК. Приведены оценки апостериорной вероятности

С другой стороны, экземпляр *G. hemifasciatus* (№ 1349) дифференцирован от представителей этого же вида из GenBank гораздо больше – на 0.9-1.1% (среднее значение 1%), что соответствует различиям между *G. viridis* и *G. hemifasciatus*. *G. hemifasciatus* из GenBank образует на филогенетическом дереве собственный кластер, с максимальной надежностью и таким же, как в группе *G. viridis*, уровнем дивергенции. Р-дистанции между этими двумя кластерами оцениваются в 1.1% (диапазон 0.9-1.3%). Такая оценка р-дистанций соответствует различиям между близкородственными видами, например, между валидными *H. middendorffii* и *H. semisquamata* – 1.6% (таблица 39). Обособление гаплотипа *G. bilabrus* (№ 1348) во внешнее положение к кластеру *G. viridis* имеет недостаточную величину апостериорной вероятности (66%). Значительнее всего отличается от остальных *G. retrodorsalis* – на 4.8-5.8%.

Как отмечено выше, существуют разные взгляды на видовой состав рода *Gymnelus*. Андерсон (Anderson, Fedorov, 2004) признает валидными только 6 видов – *G. gracilis*, *G. hemifasciatus*, *G. pauciporus*, *G. popovi*, *G. retrodorsalis*, *G. viridis*. Черновой (1998 а-б, 1999 а-б, 2000) описано еще несколько видов из арктических и дальневосточных морей – *G. andersoni*, *G. barsukovi*, *G. diporus*, *G. esipovi*, *G. obscurus*, *G. platycephalus*, *G. soldatovi*, *G. taeniatus*, *G. knipowitschi*, которые Андерсон (Anderson, Fedorov, 2004) считает экологическими формами *G. hemifasciatus*, *G. retrodorsalis* или *G. viridis*. Кроме того, Черновой сделано переописание *G. hemifasciatus* (Чернова, 1999 а) и восстановлена валидность *G. bilabrus* (Чернова, 1998 а). Одни авторы принимают систему рода *Gymnelus* по Андерсону (Mecklenburg et al., 2011; Eschmeyer, 2014), другие – систему Черновой (Шейко, Федоров, 2000; Fedorov, 2004; Balushkin et al., 2011).

G. bilabrus был описан Андрияшевым (1937) по экземплярам из северной части Берингова моря. В ревизии рода *Gymnelus* Андерсон (Anderson, 1982) свел его в синонимию *G. viridis*, посчитав отличительные признаки этих видов не имеющими таксономического значения. Основанием для восстановления видового статуса *G. bilabrus* послужили значимые различия в строении сейсмодатчика системы (Чернова, 1998 а), обнаруженные при сравнении его голотипа с образцами из Берингова моря и моря Бофорта, а также с *G. viridis* из типового местообитания (юго-запад Гренландии) и с описанием *G. viridis*, сделанным Андерсоном (Anderson, 1982). Ареал *G. bilabrus* находится на севере Берингова моря и в Беринговом проливе, в море Бофорта и, вероятно, в Чукотском море. *G. viridis* населяет воды Гренландии и Канадской Арктики; в арктических морях, а также в Анадырском заливе Берингова моря его замещает *G. knipowitschi* (Чернова, 1998 а, 1999 а, 2000; Fedorov, 2004).

Описание *G. hemifasciatus* также было сделано Андрияшевым (1937), и до ревизии Андерсона (Anderson, 1982) считалось, что он обитает в дальневосточных морях. Андерсон, признавая *G. hemifasciatus* самостоятельным видом рода *Gymnelus*, расширил его ареал до арктического Баренцева моря. При переописании этого вида, сравнивая *G. viridis* от

Гренландии, *G. hemifasciatus* из Берингова моря и представителей рода из арктических морей, Чернова (1999 а) пришла к выводу об ограниченном ареале *G. hemifasciatus* – только в северной и западной частях Берингова моря. В арктических морях его замещает *G. knipowitschi* (Чернова, 1999 а, 2000; Fedorov, 2004). Кроме *G. knipowitschi*, и на севере Берингова моря, и в близлежащих морях Арктики распространены недавно описанные *G. barsukovi* и *G. platycephalus* (Чернова, 2000).

Полученные нами молекулярно-генетические данные подтверждают видовой статус *G. bilabrus*, восстановленный Черновой (1998 а), и указывают на недостоверное определение не только *G. hemifasciatus* (№ 1349) из нашей выборки, но и гимнелюсов из Банка генов. *G. hemifasciatus* (№ 1349) группируется с 4 образцами *G. viridis* из GenBank (рисунок 19), и различия между ними находятся на уровне, не превышающем внутривидовых дистанций. Если следовать системе Черновой (Чернова, 2000), то собранные на северо-востоке Чукотского моря (см. таблицу А.1) представители рода *Gymnelus* никак не могут относиться к виду *G. viridis*, поскольку его ареал ограничен Гренландией и Канадской Арктикой. С другой стороны, *G. hemifasciatus*, выловленный, судя по сведениям из GenBank, в северо-восточной и северо-западной частях Чукотского моря, обитает только в Беринговом море (Чернова, 2000).

Последовательности гена COI мтДНК *G. viridis* (за исключением *G. viridis* KC015427 из северо-западной Атлантики) и *G. hemifasciatus* из Банка генов были получены Мекленбург с соавторами (Mecklenburg et al., 2011). В их работе, посвященной изучению биологического разнообразия рыб арктических морей, было показано, что эти виды отличаются на 1.2% (с диапазоном 0.9-1.6%) и характеризуются небольшой внутригрупповой изменчивостью (0.1% для *G. viridis* и 0.3% для *G. hemifasciatus*). Авторы обнаружили, что последовательности гена COI образцов, определенных по Черновой (1999 б, 2000) как *G. platycephalus* и *G. knipowitschi*, попадают в группу *G. hemifasciatus*, а определенных как *G. barsukovi* – в кладу *G. viridis*. На том основании, что *G. viridis* распространен в Арктике, было сделано предположение о принадлежности экземпляра *G. viridis* (KC015427) из северо-западной Атлантики (Канада, Нью-Брансуик) к какому-то другому виду, близкому к *G. retrodorsalis*. Этот образец, использованный и в нашей работе, кластеризуется вместе с остальными *G. viridis* (рисунок 19).

Обобщая перечисленные факты, можно сделать определенные допущения. Вероятно, образцы из GenBank, идентифицированные как *G. viridis*, а также наш № 1349, определенный как *G. hemifasciatus*, принадлежат к виду *G. barsukovi*. Этот вид, обитающий на севере Берингова моря и в Арктике (от западной части моря Лаптевых до Канадской Арктики) сходен с *G. viridis* однотонной окраской, большим числом позвонков (95-101 и 97-104), широкой головой, наибольшими размерами (243 и 256 мм) (Чернова, 2000). *G. barsukovi* также характеризуется общими с *G. hemifasciatus* диагностическими признаками – строением

супратемпоральной комиссуры, которая соединяет темпоральные каналы и имеет 3 поры, и началом спинного плавника над первой третью грудного. Известная на сегодняшний день крайняя восточная точка ареала *G. barsukovi* расположена в районе канадского залива Унгава на севере п-ва Лабрадор (Чернова, 2000). В юго-восточной его части находится залив Святого Лаврентия – место поимки *G. viridis* (KC015427), видовой принадлежность которого вызвала сомнение Мекленбург с соавторами (Mecklenburg et al., 2011). Вполне возможно, что этот гимнелюс тоже относится к виду *G. barsukovi*, о чем косвенно свидетельствуют результаты молекулярно-генетического анализа.

Можно предположить, что экземпляры, обозначенные в GenBank как *G. hemifasciatus*, принадлежат к *G. platycephalus* или *G. knipowitschi*. Вид *G. platycephalus* распространен в Чукотском и на севере Берингова моря; он морфологически близок к *G. hemifasciatus* строением супратемпоральной комиссуры, началом спинного плавника, размером головы (Чернова, 2000). Ареал *G. knipowitschi* гораздо шире, но так же, как ареал *G. platycephalus*, он включает северную часть Берингова моря, в которой обитает и *G. hemifasciatus*. Сходство между *G. knipowitschi* и *G. hemifasciatus* заключается в числе позвонков (86-94 и 88-96) и лучей в спинном и анальном плавниках, поперечно-полосатой окраске, небольших размерах тела (Чернова, 1999 а). Необходимо отметить, что выводы о видовой принадлежности изученных представителей рода *Gymnelus* являются предположениями, сделанными на основе косвенных данных. Они требуют получения прямых доказательств и проведения обширных совместных сравнительно-морфологических и молекулярно-генетических исследований объемной выборки гимнелюсов из разных участков ареала.

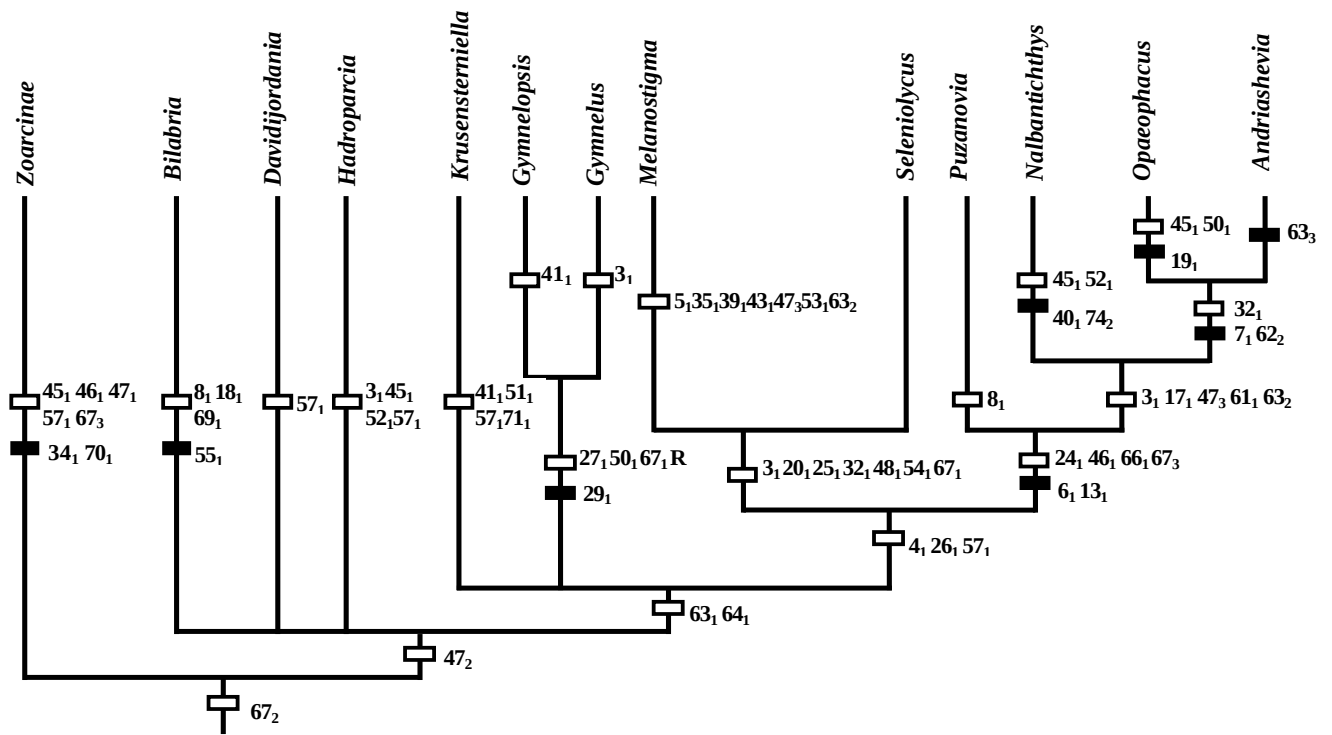
3.2. Система подсемейства *Gymnelinae*

Неоднородность подсемейства *Gymnelinae* была отмечена некоторыми отечественными исследователями; они предлагали род *Krusensterniella* поместить в подсемейство *Zoarcinae*, роды *Gymnelus*, *Gymnelopsis*, *Derjuginia*, *Commandorella* выделить в самостоятельное подсемейство *Gymnelinae*, роды *Hadropareia*, *Bilabria*, *Davidijordania* – в подсемейство *Hadropareinae* (Андрияшев, 1939; Шмидт, 1950), а роды *Andriashevia*, *Puzanovia* и *Nalbantichthys* – в подсемейство *Nalbantichthyinae* (Федоров, Шейко, 1988). По мнению Шиохары с соавторами (Shinohara et al., 2004), в состав подсемейства *Hadropareinae* следует включить и *Magadanichthys*, обладающий наибольшим морфологическим сходством с *Hadropareia*, *Davidijordania*, *Bilabria*. Отчасти такое подразделение гимнелин подтверждается результатами работ Андерсона (Anderson, 1994: fig. 15) и Шиохары с соавторами (Shinohara et al., 2004: fig.10). Тем не менее, в ревизии Андерсона (Anderson, 1994) и последующих публикациях

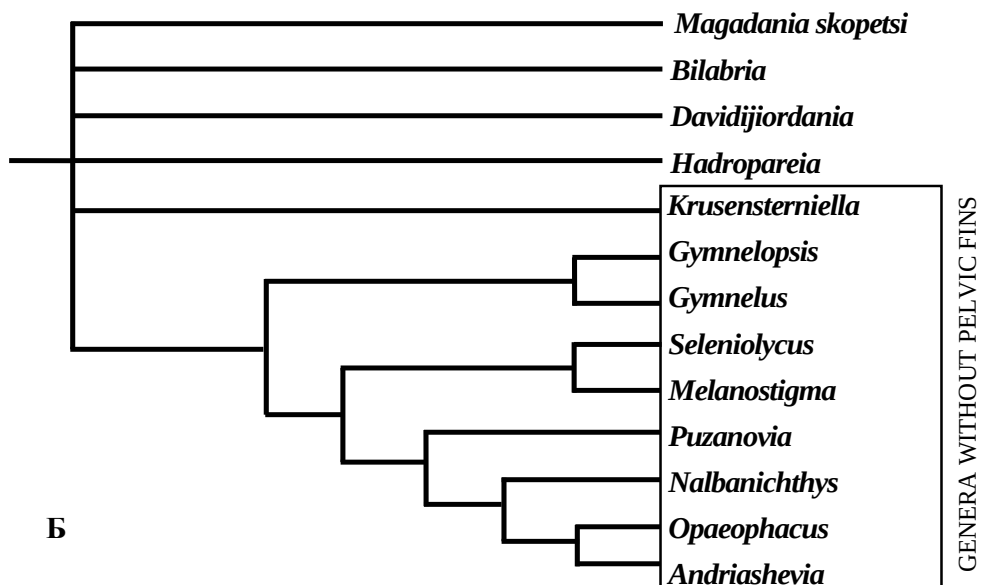
(Fedorov, 2004; Anderson, Fedorov, 2004; Shinohara et al., 2004) подсемейство Gymnelinae представлено как таксономически единое.

Существующие до недавнего времени схемы родственных отношений подсемейства Gymnelinae были получены с использованием кладистического анализа морфологических признаков. На этих схемах (рисунок 20 А, Б) гимнелины дифференцированы на две группы – примитивные роды, обладающие брюшными плавниками (*Magadanichthys*, *Bilabria*, *Davidijordania*, *Hadropareia*), и эволюционно продвинутые роды, лишенные брюшных плавников (*Ericandersonia*, *Krusensterniella*, *Gymnelopsis*, *Gymnelus*, *Melanostigma*, *Nalbantichthys*, *Opaeophacus*, *Puzanovia*, *Seleniolycus*, *Andriashevia*). Кроме того, пять последних родов формируют собственную обособленную группу – у них полностью редуцированы тазовые кости, уменьшены размеры грудного плавника, вплоть до его исчезновения у *Andriashevia* (Anderson, 1994; Shinohara et al., 2004; Shinohara, Sakurai, 2006).

Молекулярно-генетический анализ митохондриальных и ядерных ДНК-маркеров дает похожую картину взаимоотношений таксонов подсемейства Gymnelinae; основное несоответствие заключается в обособленном положении рода *Gymnelus*. Данные сравнения комбинированных нуклеотидных последовательностей ДНК подсемейства Gymnelinae показывают самые высокие генетические отличия для рода *Gymnelus* – в среднем 6.1%. Ряд оценок р-дистанций между этим родом и остальными выглядит следующим образом: 5.8% – *Gymnelus* / *Gymnelopsis* и *Gymnelus* / *Bilabria*, 6% – *Gymnelus* / *Hadropareia*, 6.1% – *Gymnelus* / *Magadanichthys*, 6.2% – *Gymnelus* / *Krusensterniella* и *Gymnelus* / *Davidijordania* (таблица 39). Примечательно, что дифференциация *Gymnelopsis* от *Gymnelus* такая же значительная, как *Gymnelopsis* от других гимнелин (в среднем 5.4%), а различия между *Gymnelopsis* и *Krusensterniella* даже меньше – 3.7%.



А



Б

Рисунок 20. Филогенетические гипотезы взаимоотношений родов подсемейства Gymnelinae по морфологическим признакам: А – из работы Андерсона (Anderson, 1994); Б – из работы Шинохары и др. (Shinohara et al., 2004). Цифры обозначают признаки, подстрочные цифры – состояние признаков. Светлые полосы – гомопластические апоморфные признаки, темные полосы – негомпластические апоморфные признаки

Таблица 40. Средние значения р-дистанций (в %) между комбинированными нуклеотидными последовательностями генов COI, цитохрома b, 16S рРНК мтДНК и RNF213, родопсина яДНК таксонов подсемейства *Gymnelinae* семейства *Zoarcidae* (среднее $\pm$ стандартная ошибка)

		<i>Hadropareia</i>	<i>Magadanichthys</i>	<i>Davidijordania</i>	<i>Bilabria</i>	<i>Gymnelopsis</i>	<i>Gymnelus</i>
<i>Hadropareia</i>	MIN						
	MAX						
	Среднее						
<i>Magadanichthys</i>	MIN	2.2					
	MAX	2.6					
	Среднее	2.3 $\pm$ 0.02					
<i>Davidijordania</i>	MIN	4.2	4.4				
	MAX	4.3	4.5				
	Среднее	4.2 $\pm$ 0.01	4.4 $\pm$ 0.03				
<i>Bilabria</i>	MIN	4.2	4.0	3.8			
	MAX	4.4	4.1	3.8			
	Среднее	4.3 $\pm$ 0.02	4.1 $\pm$ 0.02	3.8 $\pm$ 0.01			
<i>Gymnelopsis</i>	MIN	5.6	5.7	6.1	5.3		
	MAX	6.1	5.9	6.1	5.3		
	Среднее	5.9 $\pm$ 0.03	5.8 $\pm$ 0.02	6.1 $\pm$ 0.01	5.3 $\pm$ 0.01		
<i>Gymnelus</i>	MIN	5.9	6.0	6.1	5.8	5.8	
	MAX	6.1	6.2	6.3	5.8	5.9	
	Среднее	6.0 $\pm$ 0.02	6.1 $\pm$ 0.02	6.2 $\pm$ 0.03	5.8 $\pm$ 0.02	5.8 $\pm$ 0.02	
<i>Krusensterniella</i>	MIN	5.5	5.7	6.0	5.5	3.5	6.0
	MAX	6.5	6.4	6.6	6.0	4.0	6.6
	Среднее	6.0 $\pm$ 0.03	5.9 $\pm$ 0.03	6.2 $\pm$ 0.03	5.7 $\pm$ 0.03	3.7 $\pm$ 0.02	6.2 $\pm$ 0.02

На филогенетических деревьях по данным об изменчивости генов мтДНК (рисунки 19, Б.5), яДНК (рисунок Б.6) и объединенных последовательностей ДНК (рисунок 18) виды рода *Gymnelus* образуют отдельный кластер, обособленный от таксонов подсемейства *Gymnelinae*. Они группируются (за исключением рисунка 19) с видами из других подсемейств бельдюговых рыб – *Lycodinae*, *Zoarcinae* и *Lycozoarcinae*. Оценки апостериорной вероятности и бутстрэп-анализа подтверждают достоверность формирования собственного кластера *Gymnelus* (90/94/1, 93/95/1, 70/64/0.95 на рисунках 18, Б.5, Б.6, соответственно) и объединения его с линиями других подсемейств (70/65/0.96, 90/93/0.99, 87/84/0.96).

Необходимо отметить, что в нуклеотидной последовательности гена RNF213, одного из самых консервативных маркеров, установлено 2 мутации, общие для *Gymnelus* и таксонов подсемейств *Lycodinae* и *Zoarcinae*. Генетические расстояния между родом *Gymnelus* и таксонами из других подсемейств *Zoarcidae*, использованными в качестве внешних групп в филогенетических реконструкциях, такие же или даже ниже отличий *Gymnelus* от родов подсемейства *Gymnelinae*. Дифференциация между ДНК *Gymnelus* и *Lycozoarces* (подсемейство *Lycozoarcinae*) составляет 5.3%, между *Gymnelus* и *Zoarces* (*Zoarcinae*) – 5.7%, между *Gymnelus* и *Lycodes* (*Lycodinae*) – 5.8%; последняя оценка соответствует различиям между *Gymnelus* и

Gymnelopsis (таблица 40). Дивергенция родов *Gymnelinae* (без *Gymnelus*) от таксонов из родственных подсемейств бельдюговых рыб существеннее: в среднем на 6.5% от *Lycozoarces*, на 6.7% от *Zoarces*, на 6.8% от *Lycodes*.

На основе данных сравнительно-морфологического анализа считается, что к роду *Gymnelus* очень близок род *Gymnelopsis*. Значительные различия между ними наблюдаются по двум альтернативным признакам – наличию чешуи на теле у *Gymnelopsis* (отсутствует у *Gymnelus*) и контакту внутренних краев теменных костей у *Gymnelus* (у *Gymnelopsis* теменные кости разделены верхнезатылочной) (Anderson, 1982; Чернова, 2000; Назаркин, Чернова, 2003). Эти роды объединяются на всех кладограммах, основанных на анализе морфологических признаков (Anderson, 1994: fig. 15; Shinohara et al., 2004: fig. 10; Shinohara, Sakurai, 2006: fig. 8).

При сравнении 76 диагностических признаков, которые Андерсон (Anderson, 1994: table 2) использовал для кладистического анализа в семействе Zoarcidae, обнаружено, что к роду *Gymnelus* действительно ближе всего род *Gymnelopsis*. Они отличаются, кроме выше названных, еще по 2 признакам – наличию отверстий в нижней челюсти для мандибулярных пор у *Gymnelopsis* (у *Gymnelus* отсутствуют) и числу лучей хвостового плавника, которых у *Gymnelus* 9-12, а у *Gymnelopsis* меньше 9. Однако, роды *Gymnelopsis* и *Krusensterniella* также очень сходны; альтернативные различия между ними существуют всего по четырем признакам – контакту между supraoccipitale и exoccipitale, контакту между ceratohyale и epihyale, развитию вентрального отростка posttemporale, наличию колючих шипов в средней части спинного плавника. Андерсон (Anderson, 1994) приводит еще две отличительные особенности – число жаберных лучей и позвонков; но у *Krusensterniella* и *Gymnelopsis* эти признаки перекрываются. А вот от рода *Gymnelus* остальные таксоны подсемейства *Gymnelinae* морфологически отличаются гораздо больше: роды из примитивной группы с брюшными плавниками *Davidijordania*, *Hadropareia* и *Bilabria* – по 8, 10 и 11 признакам, соответственно; род *Krusensterniella* из одной с *Gymnelus* продвинутой группы без брюшных плавников – по 9 признакам; роды из той же группы *Puzanovia*, *Seleniolycus*, *Andriashevia*, *Melanostigma*, *Nalbantichthys* и *Opaephacus* – по 14-22 признакам (Anderson, 1994: table 2). С другой стороны, морфологическая дифференциация *Gymnelus* от родов из других подсемейств находится на том же или даже меньшем уровне: от *Lycozoarces* – по 9, от *Zoarces* – по 12, от *Lycodes* – по 13 признакам.

На основе полученных к настоящему времени морфологических и молекулярно-генетических данных обосновать необычное, удаленное от подсемейства *Gymnelinae*, положение рода *Gymnelus* не представляется возможным. Для этого необходимо проведение дополнительного комплексного анализа морфологических и генетических признаков с более широким охватом таксонов. Можно только предположить, что в нынешнем составе

подсемейство *Gymnelinae* является высоко гетерогенной группой, из которой значительно обособляется род *Gymnelus*. Не исключено, что этот род заслуживает более высокого статуса. Топология рисунка 19, на котором представлено самое большое в работе количество экземпляров и видов рода *Gymnelus*, однозначно свидетельствует об одинаковом уровне дифференциации друг от друга подсемейств *Gymnelinae*, *Lycodinae*, *Zoarcinae*, *Lycozoarcinae* и группы *Gymnelus*. В свете выше сказанного, род *Gymnelus* будет исключен из дальнейшего обсуждения взаимоотношений в подсемействе *Gymnelinae* и семействе *Zoarcidae*.

Сравнительный анализ р-дистанций родов подсемейства *Gymnelinae* по объединенным последовательностям ДНК показывает, что их средние значения варьируют от 2.3% между *Hadropareia* и *Magadanichthys* до 6.2% между *Davidijordania* и *Krusensterniella* (таблица 40). Самые низкие оценки р-дистанций обнаружены между *Magadanichthys* и *Hadropareia* – 2.3%. Гораздо существеннее род *Magadanichthys* отличается от *Bilabria* и *Davidijordania* – на 4.1 и 4.4%, соответственно. Значительнее всего от *Magadanichthys* дивергировали роды *Gymnelopsis* и *Krusensterniella* – на 5.8 и 5.9%. Род *Hadropareia* примерно одинаково удален от *Davidijordania* и *Bilabria* – на 4.2 и 4.3%, и более существенно от *Gymnelopsis* и *Krusensterniella* – на 5.9 и 6%. Роды *Davidijordania* и *Bilabria* довольно близки, отличаясь всего на 3.8%; подобная относительно невысокая оценка р-дистанций характерна для *Gymnelopsis* и *Krusensterniella* – 3.7%. Однако степень дифференциации между типами ДНК родов из этих групп ощутимо больше: *Bilabria* / *Gymnelopsis* – 5.3%, *Bilabria* / *Krusensterniella* – 5.7%, *Davidijordania* / *Gymnelopsis* – 6.1%, *Davidijordania* / *Krusensterniella* – 6.2%.

Магадания Скопеца *Magadanichthys skopetsi* – недавно описанный охотоморский эндемичный род и вид подсемейства *Gymnelinae*, обнаруженный в бухте Нагаева Тайской губы, у Шантарских о-вов и в сахалинском заливе Северный (Shinohara et al., 2004, 2006). С помощью морфологического анализа положение *Magadanichthys* в группе родов, обладающих брюшными плавниками, выявить не удалось – все четыре рода (*Magadanichthys*, *Bilabria*, *Davidijordania*, *Hadropareia*) оказались равноудаленными друг от друга (Shinohara et al., 2004: fig. 10). Проведенное позже изучение прижизненной окраски показало очень сильные отличия *Magadanichthys* от других родов подсемейства (Shinohara et al., 2006).

В представленной работе у *M. skopetsi* впервые определены нуклеотидные последовательности митохондриальных генов COI, цитохрома b, 16S рРНК и ядерных генов RNF213, родопсина, RAG1. Молекулярно-генетический анализ 5 экземпляров этого вида из Тайской губы Охотского моря показывает существование внутривидовой дифференциации по объединенным ДНК от 0.1 до 0.3% (таблица А.6). На филогенетических деревьях, реконструированных по данным о нуклеотидных последовательностях генов мтДНК, яДНК и объединенной ДНК таксонов подсемейства *Gymnelinae*, ближе всего к *Magadanichthys*

находятся типы ДНК рода *Hadropareia*, с высоким уровнем достоверности (94/98/1, 91/95/1, 92/93/1) объединяясь в общий кластер (рисунки 18, Б.5, Б.6). Молекулярно-генетические данные о родственных отношениях *Hadropareia* и *Magadanichthys* согласуются с результатами анализа подсемейства Gymnelinae по морфологическим признакам, в соответствии с которыми эти роды расположены в одной кладе с другими гимнелинами, имеющими брюшные плавники (Shinohara et al., 2004: fig. 10B). Однако, морфологические различия между *Hadropareia* и *Magadanichthys* – самые существенные в этой группе гимнелин. Следует отметить, что *Magadanichthys* обладает наибольшим числом морфологических признаков с производным состоянием (4 из 7 используемых) по сравнению с *Bilabria* (2), *Hadropareia* (1) и *Davidijordania* (0) (Shinohara et al., 2004: table 2), что характеризует данный род как эволюционно наиболее продвинутый.

К группе родов *Magadanichthys* и *Hadropareia* на деревьях присоединяется группа *Davidijordania* и *Bilabria*, различия между ними составляют в среднем 4.3% (таблица 39). Все перечисленные роды, относящиеся к примитивным гимнелинам с брюшными плавниками, находятся в обособленном кластере, образование которого подтверждают высокие оценки достоверности (95/91/1, 93/88/1, 88/94/1) (рисунки 18, Б.5, Б.6). Подобным образом эти таксоны размещаются на кладограммах, построенных по морфологическим признакам (Anderson, 1994; Shinohara et al., 2004; Shinohara, Sakurai, 2006), но там роды одинаково обособлены и не образуют отдельных клад (рисунок 20 А, Б).

Род *Krusensterniella* в настоящем исследовании представляют виды *K. multispinosa* и *K. notabilis*. Положение *Krusensterniella* в семействе бельдюговых рыб до ревизии Андерсона (Anderson, 1994) было спорным. Он был описан Шмидтом (1904) по экземплярам, добытым у восточного берега о. Сахалин. Известны 4 вида *Krusensterniella*, *K. notabilis*, *K. multispinosa*, *K. maculata* и *K. pavlovskii*, являющиеся эндемиками северо-западной части Тихого океана (Шмидт, 1950; Линдберг, Красюкова, 1975; Шейко, Федоров, 2000; Fedorov, 2004). Рыбы этого рода отличаются от других таксонов семейства Zoarcidae уникальной морфологической особенностью – наличием в середине спинного плавника колючих шипов. Такие же колючие шипы, но в конце спинного плавника, имеются лишь у рода *Zoarces* (Черешнев, Поезжалова-Чегодаева, 2011).

Шмидт (1904, 1950) рассматривает *Krusensterniella* в составе семейства Zoarcidae как промежуточный род между *Gymnelus* (подсемейство Gymnelinae) и *Zoarces* (подсемейство Zoarcinae), поместив его в своей системе в последнее подсемейство. Макушок (1961 а) также выделяет группу *Krusensterniella* – *Zoarces*, близкую к подсемейству Gymnelinae, с одной стороны, и к роду *Neozoarces* – с другой, определяя всех их как близкородственные таксоны. Андерсон (Anderson, 1994; Anderson, Fedorov, 2004) включает *Krusensterniella* в подсемейство

Gymnelinae. Он отмечает, что этот род исследователи традиционно сближали с *Zoarcetes* по наличию колючих лучей в спинном плавнике (Шмидт, 1904, 1950; Андрияшев, 1939; Макушок, 1961 а), и считает колючие лучи у представителей этих родов не гомологичными, а конвергентными образованиями, не связанными с близким генетическим родством данных таксонов.

На филогенетических деревьях (рисунки 18, Б.5, Б.6) типы ДНК видов рода *Krusensterniella* – *K. multispinosa* и *K. notabilis*, объединены в микрокластер и отличаются друг от друга на 2.5% (таблица А.6). К роду *Krusensterniella* ближе всех оказался *Gymnelopsis*; вместе они формируют обособленный кластер гимнелин, не имеющих брюшных плавников. В ДНК этих родов обнаружены идентифицирующие мутации, отличающие их от остальных таксонов подсемейства Gymnelinae, семейства Zoarcidae и всего подотряда бельдюговидных рыб: две инсерции и одна замена в последовательности митохондриального гена 16S рРНК, а также одна замена в ядерном гене RNF213.

Молекулярно-генетические данные не подтверждают точку зрения Шмидта (1904, 1950) и Андрияшева (1939) о филогенетической близости *Krusensterniella* и *Zoarcetes* и включении первого рода в состав подсемейства Zoarcinae. *Krusensterniella* обнаруживает очевидное родство с представителем семейства Gymnelinae – родом *Gymnelopsis*. Морфологическое сходство этих родов довольно значительное; они отличаются лишь по четырем альтернативным признакам из 76, использованных Андерсоном (Anderson, 1994) в кладистическом анализе: по наличию контакта supraoccipitale и exoccipitale (узкий у *Krusensterniella* – широкий у *Gymnelopsis*), контакта ceratohyale и epihyale (гладкий – зазубренный), развитию вентрального отростка posttemporale (слаборазвитый – хорошо развитый), наличию колючих шипов в середине спинного плавника (есть – нет).

Структура филогенетических деревьев (рисунки 18, Б.5, Б.6) подтверждает монофилетическое происхождение подсемейства Gymnelinae, которое разделяется на две далеко дивергировавшие линии. Роды *Hadropareia*, *Magadanichthys*, *Bilabria*, *Davidijordania* образуют общую группу таксонов, имеющих брюшные плавники. Роды *Krusensterniella* и *Gymnelopsis* формируют группу гимнелин, лишенных брюшных плавников. Различия между этими группами составляют в среднем 5.9% по объединенной ДНК. Примечательно, что с такой оценкой дивергенции сопоставим уровень генетических отличий *L. regani* из родственного подсемейства Lycozoarcinae и видов подсемейства Gymnelinae – от 5.9 до 6.9%, а также *L. regani* и *L. raridens* из подсемейства Lycodinae – 6.1%.

С использованием матриц по 42 морфологическим признакам из работ Андерсона (Anderson, 1994) и Шинохары с коллегами (Shinohara et al., 2004), а также данных по нуклеотидным последовательностям митохондриальных генов COI, цитохрома b, 16S рРНК,

ядерных генов RNF213 и родопсина для родов подсемейства Gymnelinae реконструировано ВА-дерево (рисунок 21). Порядок ветвления и кластеризации таксонов на «генетико-морфологическом» дереве такой же, как на построенных на основе молекулярно-генетического анализа филогенетических деревьях (рисунки 18, Б.5, Б.6). Гимнеловые рыбы четко разделены на две группы – роды, представители которых имеют брюшные плавники, и роды, у представителей которых отсутствуют брюшные плавники. Эти группы в равной степени дивергировали от общего ствола дерева, в отличие от кладограмм по морфологическим признакам, на которых первая группа занимает предковое положение, вторая – производное (Anderson, 1994; Shinohara et al., 2004; Shinohara, Sakurai, 2006). Группа родов с брюшными плавниками дифференцирована на кластеры, состоящие из относительно примитивной линии *Bilabria* – *Davidijordania* и более молодой линии *Magadanichthys* – *Hadropareia*. Это – второе отличие от морфологических схем, на которых все четыре рода одинаково удалены друг от друга (Anderson, 1994; Shinohara et al., 2004; Shinohara, Sakurai, 2006). В группе родов без брюшных плавников относительно молодую ветвь представляет *Gymnelopsis*, а более древнюю – длинная ветвь *Krusensterniella*, что согласуется с морфологическими филогениями подсемейства Gymnelinae (рисунок 20 А, Б). Высокие оценки достоверности подтверждают образование перечисленных группировок (рисунок 21).

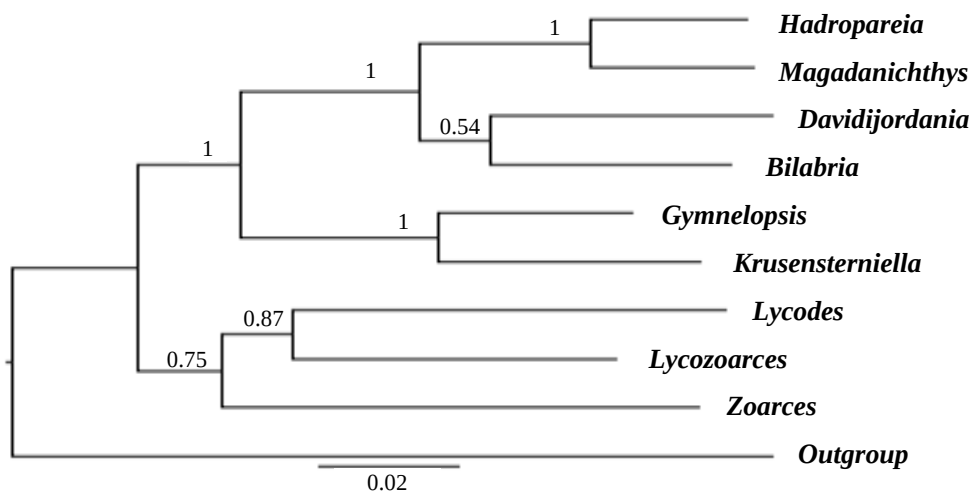


Рисунок 21. ВА-дерево родов подсемейства Gymnelinae семейства Zoarcidae по данным комплексного анализа нуклеотидных последовательностей митохондриальных генов COI, цитохрома b, 16S рРНК, ядерных генов RNF213, родопсина и 42 морфологических признаков (из: Anderson, 1994; Shinohara et al., 2004). Приведены оценки апостериорной вероятности

Таким образом, молекулярно-генетический и филогенетический анализ генов митохондриального и ядерного генома 10 видов из 7 родов бельдюговых рыб подсемейства Gymnelinae позволил получить следующие результаты. Впервые определены нуклеотидные

последовательности генов COI, цитохрома b, 16S рРНК, RNF213, родопсина у *M. skopetsi* – представителя нового, монотипического рода *Magadanichthys*. Сравнение этого рода с другими таксонами подсемейства Gymnelinae указывает на высокое генетическое сходство *Magadanichthys* и *Hadropareia*. Установлена близость родов *Magadanichthys*, *Hadropareia*, *Bilabria*, *Davidijordania*. Показано, что род *Krusensterniella* входит в состав подсемейства Gymnelinae и является близким родственником рода *Gymnelopsis*. Подтверждены филогенетические гипотезы, основанные на морфологических данных, в соответствии с которыми подсемейство Gymnelinae разделено на две сильно отличающиеся линии: роды *Hadropareia*, *Magadanichthys*, *Bilabria*, *Davidijordania* составляют группу гимнелин, имеющих брюшные плавники, а роды *Krusensterniella* и *Gymnelopsis* формируют группу таксонов, лишенных брюшных плавников. Топология ВА деревьев с высоким уровнем достоверности отражает монофилию каждого из изученных родов, кроме рода *Gymnelus*, и всего подсемейства Gymnelinae. Род *Gymnelus* значительно дифференцирован от остальных родов подсемейства Gymnelinae и не исключено, что он заслуживает более высокого таксономического статуса.

4. Семейство Zoarcidae

В подотряде бельдюговидных рыб семейство Zoarcidae – самое обширное по количеству таксонов (из Eschmeyer, 2014: 5 подсемейств, 95 родов и 303 валидных вида) и распространению (Тихий, Северный-Ледовитый, Индийский океаны, северная Атлантика, приантарктические воды). Его представителей отличают от других семейств подотряда Zoarcoidei следующие диагностические признаки: удлинённое тело; спинной и анальный плавники объединены с хвостовым; базисфеноид, плавательный пузырь, вторая пара ноздрей, верхняя челюсть отсутствуют; очешуение мелкое, циклоидное, или отсутствует; брюшные плавники, псевдожабры, пилорические придатки рудиментарные или отсутствуют; жаберных лучей 4-8 (обычно 6); яичник непарный; позвонков 58-150 (Anderson, 1994; Anderson, Fedorov, 2004).

Взгляды исследователей на состав семейства Zoarcidae были разными. Андрияшев (1939) включал в него 6 подсемейств: Zoarcinae (с родами *Zoarces* и *Krusensterniella*), Lycozoarcinae, Hadropareinae (с *Davidojordania*, *Bilabria*, *Hadropareia*), Lycogramminae (с *Lycogramma*, *Bothrocarina*, *Lycogrammoides*, *Bothrocarina*, *Allolepis*), Gymnelinae (с *Gymnelis*, *Commandorella*, *Gymnelopsis*, *Derjuginia*) и Lycodinae (с *Lycodes*, *Petroschmidtia*, *Lycenchelis*); для рода *Lycodapus* он предложил отдельное семейство Lycodapodidae. Шмидт (1950) понизил статус последнего до подсемейства Lycodapodinae и поместил его в Zoarcidae; в остальном представления этих авторов о структуре семейства бельюговых рыб совпадали. В системе Джордана (Jordan, 1963)

таксоны бельдюговых рыб входили в состав отдела Zoarciformes и разделялись на семейства Zoarcidae (Lycodidae), Lycodapodidae и Derepodichthyidae. В последующих работах семейства Lycodidae, Lycodapodidae и Derepodichthyidae были объединены в единое семейство Zoarcidae, без деления на подсемейства (Greenwood et al., 1966; McAllister, 1968; Расс, Линдберг, 1971). Его современный состав, по данным одних авторов (Anderson, 1994; Anderson, Fedorov, 2004; Nelson, 2006), включает подсемейства Zoarcinae, Gymnelinae, Lycodinae и Lycozoarcinae. Другие авторы относят к этому семейству еще и подсемейство Neozoarcinae (Макушок, 1961 а; Линдберг, Красюкова, 1975; Eschmeyer, 2014).

4.1. Генетическая дифференциация подсемейств семейства Zoarcidae

Нуклеотидные последовательности участков митохондриальных генов COI, цитохрома b, 16S рРНК определены у 225 экземпляров от 38 видов, ядерных генов RNF213 и родопсина – у 120 экземпляров от 36 видов, RAG1 – у 50 экземпляров от 29 видов семейства Zoarcidae. Поскольку состав и филогения в пределах родов и подсемейств обсуждены в предыдущих разделах, а представление данных по всем проанализированным образцам затруднено из-за большого объема, для установления уровней генетической дивергенции и родственных отношений между подсемействами бельдюговых рыб отобрано по 1-2 экземпляра каждого вида – всего 60 и 40 последовательностей генов мтДНК и яДНК, соответственно. При построении филогенетических деревьев в качестве внешней группы использованы *B. derjugini* (Bathymasteridae) и *Trachurus trachurus* (отряд Perciformes, семейство Carangidae, № AB108498 в GenBank).

У представителей семейства Zoarcidae обнаружены специфичные мутации в последовательностях ДНК, общие для тех или иных подсемейств (таблицы 9, 16, 21). В последовательностях митохондриального гена COI зафиксирована одна мутация, объединяющая подсемейства Lycodinae, Gymnelinae и Lycozoarcinae. В гене 16S рРНК установлено два мутационных изменения: первое маркирует подсемейства Lycodinae, Gymnelinae и Lycozoarcinae, второе – Lycodinae, Zoarcinae и Lycozoarcinae. В гене RNF213 выявлено три замены: две специфичны для подсемейств Lycodinae и Zoarcinae, одна – для Zoarcinae и Lycozoarcinae. Ни в одной из исследованных генных последовательностей не обнаружены мутации, объединяющие все таксоны семейства Zoarcidae и отличающие их от представителей других семейств подотряда Zoarcoidei.

Сравнительный анализ нуклеотидных последовательностей митохондриальных и ядерных генов подсемейств семейства Zoarcidae показывает, что значения р-дистанций варьируют от 7.4% между видами Lycodinae и Lycozoarcinae до 11.6% между видами Lycodinae и Gymnelinae

по мтДНК, от 1.2% между Gymnelinae и Lycozoarcinae до 2.6% между Zoarcinae и Lycodinae по яДНК (таблицы 41, А.8), от 4.2% между Lycodinae и Lycozoarcinae до 6% между Lycodinae и Gymnelinae по объединенной ДНК (таблицы 42, А.9). Отличия *B. derjugini* из родственного семейства Bathymasteridae от подсемейств Gymnelinae, Lycozoarcinae, Lycodinae и Zoarcinae бельдюговых рыб в среднем составляют: по митохондриальным генам – 12.5, 12.6, 12.7 и 12.8%; по ядерным генам – 3.0, 3.0, 3.3 и 3.4%; по объединенным данным – 7.1, 7.1, 7.4 и 7.5%.

Таблица 41. Средние значения р-дистанций (в %) между нуклеотидными последовательностями генов COI, цитохрома b, 16S рРНК мтДНК (ниже диагонали) и RNF213, родопсина, RAG1 яДНК (выше диагонали) подсемейств семейства Zoarcidae (среднее $\pm$ стандартная ошибка)

		Lycodinae	Zoarcinae	Gymnelinae	Lycozoarcinae	<i>B. derjugini</i>
Lycodinae	MIN		1.6	1.5	1.5	3.1
	MAX		2.6	2.3	2.1	3.6
	Среднее		2.0 $\pm$ 0.04	1.9 $\pm$ 0.04	1.7 $\pm$ 0.04	3.3 $\pm$ 0.04
Zoarcinae	MIN	7.9		1.4	1.4	3.3
	MAX	11.4		2.0	1.9	3.7
	Среднее	9.8 $\pm$ 0.09		1.7 $\pm$ 0.03	1.7 $\pm$ 0.02	3.4 $\pm$ 0.03
Gymnelinae	MIN	8.3	9.1		1.2	2.9
	MAX	11.6	11.2		1.7	3.2
	Среднее	9.6 $\pm$ 0.07	10.0 $\pm$ 0.09		1.4 $\pm$ 0.03	3.0 $\pm$ 0.02
Lycozoarcinae	MIN	7.4	8.4	8.6		3.0
	MAX	9.7	9.8	10.3		3.0
	Среднее	8.6 $\pm$ 0.1	9.1 $\pm$ 0.1	9.2 $\pm$ 0.2		3.0 $\pm$ 0.02
<i>B. derjugini</i>	MIN	11.4	12.2	11.9	12.6	
	MAX	14.3	13.2	12.9	12.6	
	Среднее	12.7 $\pm$ 0.1	12.8 $\pm$ 0.2	12.5 $\pm$ 0.2	12.6 $\pm$ 0.2	

Разные генетические системы (митохондриальная и ядерная ДНК) дают неодинаковые оценки родства подсемейств бельдюговых рыб. По генам мтДНК самая низкая средняя оценка р-дистанций обнаружена между подсемействами Lycodinae и Lycozoarcinae (8.6%), самая высокая – между Zoarcinae и Gymnelinae (9.9%). Последнее подсемейство наиболее дифференцировано от остальных: Gymnelinae / Lycodinae – 9.6%, Gymnelinae / Lycozoarcinae – 9.2% (таблица 41). По генам яДНК ближе всех оказались подсемейства Gymnelinae и Lycozoarcinae (1.4%), а дальше – Zoarcinae и Lycodinae (2.0%); при этом последнее подсемейство сильнее всех отличается от других: Lycodinae / Lycozoarcinae – 1.7%, Lycodinae / Gymnelinae – 1.9%.

Таблица 42. Средние значения р-дистанций (в %) между комбинированными нуклеотидными последовательностями генов COI, цитохрома b, 16S рРНК мтДНК и RNF213, родопсина, RAG1 яДНК подсемейств семейства Zoarcidae (среднее $\pm$ стандартная ошибка)

		Lycodinae	Zoarcinae	Gymnelinae	Lycozoarcinae
Lycodinae	MIN				
	MAX				
	Среднее				
Zoarcinae	MIN	4.6			
	MAX	6.3			
	Среднее	5.4 $\pm$ 0.06			
Gymnelinae	MIN	4.6	4.8		
	MAX	6.0	5.8		
	Среднее	5.2 $\pm$ 0.05	5.2 $\pm$ 0.06		
Lycozoarcinae	MIN	4.2	4.6	4.5	
	MAX	5.2	5.3	5.0	
	Среднее	4.7 $\pm$ 0.07	4.9 $\pm$ 0.06	4.8 $\pm$ 0.08	
<i>B. derjugini</i>	MIN	6.9	7.1	6.9	7.1
	MAX	8.1	7.8	7.3	7.1
	Среднее	7.4 $\pm$ 0.08	7.5 $\pm$ 0.08	7.1 $\pm$ 0.07	7.1 $\pm$ 0.09

Анализ объединенных последовательностей ДНК показывает, что средние генетические расстояния между четырьмя подсемействами семейства Zoarcidae изменяются незначительно – от 4.7 до 5.4%; максимальное сходство характеризует подсемейства Lycodinae и Lycozoarcinae, максимальное различие – Zoarcinae и Lycodinae (таблица 42).

Рассчитанная по данным о полиморфизме 3 генов мтДНК дивергенция таксонов бельдюговых рыб находится на том же уровне, что и в работе Туранова (2013), где с использованием небольшого количества видов на основе митохондриальных генов COI и цитохрома b показаны генетические отличия подсемейств (без Lycozoarcinae) от 10.4 до 11%. В противовес нашим результатам, Zoarcinae ближе к Lycodinae (10.4%) и к Gymnelinae (10.6%), а наиболее дифференцированы Gymnelinae и Lycodinae (11%). На филогенетическом дереве (Туранов, 2013: рис. 7.1.3) базальную позицию занимает подсемейство Zoarcinae, затем следует линия Gymnelinae и последней – линия Lycodinae. Все реконструированные в нашей работе филогенетические деревья дают такое же эволюционно продвинутое положение подсемейства Lycodinae, позиции других подсемейств принципиально иные (рисунки 22, Б.7, Б.8).

4.2. Система семейства Zoarcidae

Топология консенсусных деревьев, реконструированных на основе митохондриальных (рисунок Б.7) и комбинированных (рисунок 22) нуклеотидных последовательностей, однозначно и с высокой достоверностью определяет филогенетические отношения

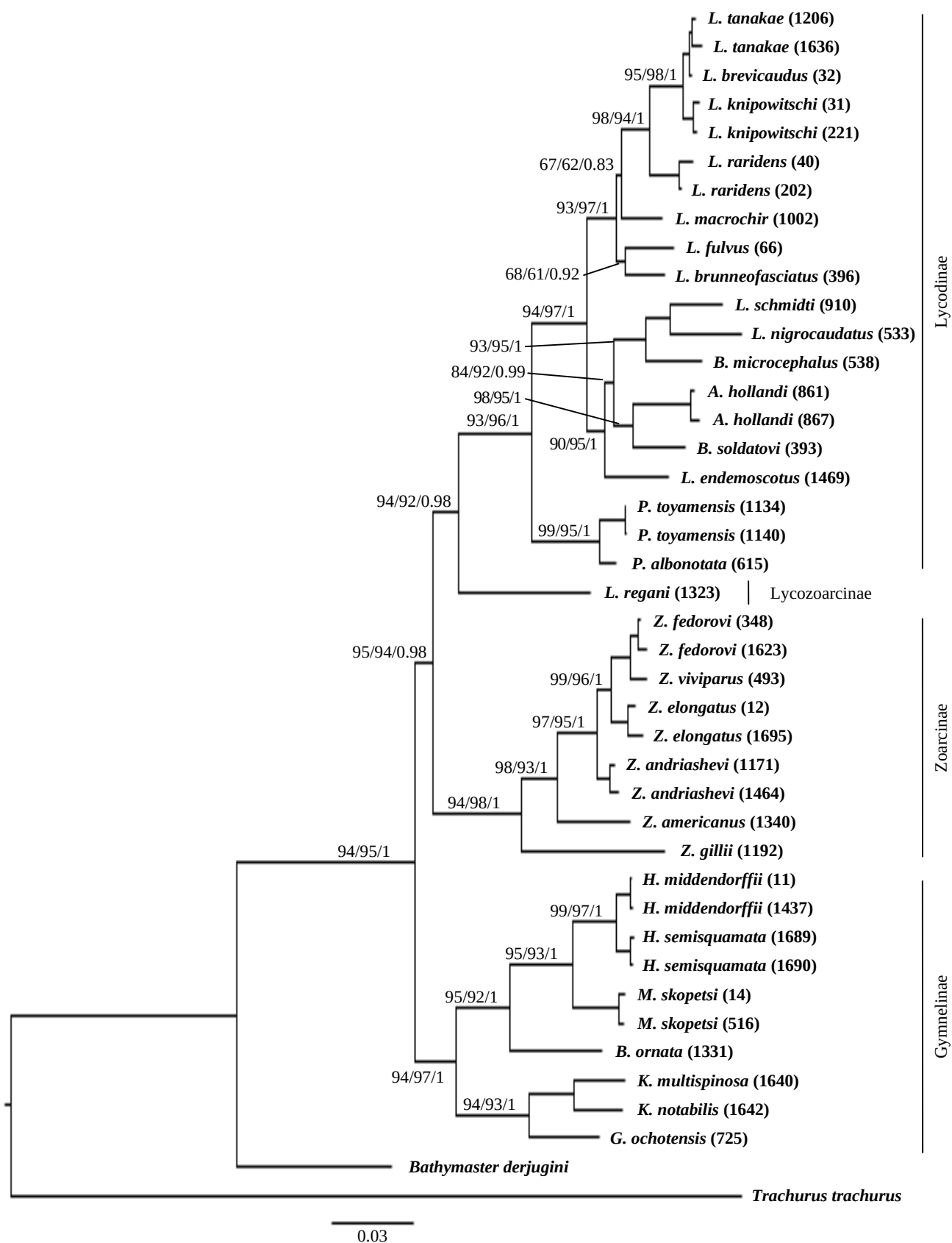


Рисунок 22. Филогенетическое дерево таксонов семейства Zoarcidae по данным об объединенных нуклеотидных последовательностях генов COI, цитохрома b, 16S рРНК мтДНК и RNF213, родопсина, RAG1 ядерной ДНК. Приведены бутстрэп-поддержки (% от 1000 реплик) для МР- и МЛ-деревьев, а также оценки апостериорной вероятности для ВА-дерева (МР/МЛ/ВА). В основе реконструкции – ВА-дерево

между подсемействами семейства Zoarcidae. На деревьях четко выделяются три кластера. Базальное положение занимает кластер подсемейства Gymnelinae, дивергировавший от остальных групп в среднем на 9.6% по митохондриальным (таблица 41) и на 5.1% по комбинированным данным (таблица 42). Следующим отделяется кластер подсемейства Zoarcinae, который на том же уровне, что и Gymnelinae, отличается от других кластеров – на 9.6% (гены мтДНК) и 5.2% (комбинированные последовательности). Затем обособляется линия Lycosoarcinae, которая наименьшим образом дифференцирована от остальных подсемейств: от Lycodinae – на 8.6% по мтДНК и 4.7% по объединенной ДНК, от Zoarcinae – на 9.1 и 4.8%, от Gymnelinae – на 9.2 и 4.8%, соответственно. Терминальное положение занимает кластер подсемейства Lycodinae, который находится на генетическом расстоянии в 9.3% (мтДНК) и 5.1% (объединенная ДНК) от прочих подсемейств. Узлы ветвления филогенетического дерева, построенного по данным о ядерных генах (рисунок Б.8), в основном имеют высокую поддержку. Его топология отличается от двух предыдущих только расположением ветви подсемейства Lycosoarcinae у основания дерева, которое, однако, не подкреплено статистически (64/59/0.73).

В части базальной позиции Lycosoarcinae наше дерево по яДНК согласуется с филогенетической гипотезой родственных отношений подсемейств семейства Zoarcidae (рисунок 7), полученной Андерсоном (Anderson, 1994) на основании морфологических признаков. На его схеме подсемейство Lycosoarcinae представляет примитивную, сестринскую группу по отношению к остальным подсемействам, а Zoarcinae образует одну кладу с Gymnelinae, и вместе они занимают продвинутое положение. Реконструкция системы бельдюговых рыб на основании молекулярно-генетических признаков отличается от морфологической системы Андерсона (Anderson, 1994) по нескольким позициям: во-первых, подсемейство Lycodinae – наиболее молодое, во-вторых, Lycodinae и Lycosoarcinae – самые близкородственные подсемейства, в-третьих, группа Lycodinae + Lycosoarcinae – сестринская с подсемейством Zoarcinae, в-четвертых, Gymnelinae – самое примитивное, эволюционно древнее подсемейство семейства Zoarcidae.

С использованием матрицы по 76 морфологическим признакам из работы Андерсона (Anderson, 1994) и нуклеотидных последовательностей митохондриальных генов COI, цитохрома b, 16S рРНК для родов и подсемейств семейства Zoarcidae реконструировано ВА-дерево (рисунок 23). Данные по ядерным генам RNF213 и родопсина не включены в анализ в связи с тем, что для рода *Lycenchelys* отсутствуют. Для рода *Allolepis* взяты морфологические признаки рода *Bothrocara*, для *Petroschmidtia* – рода *Lycodes*, поскольку Андерсон (Anderson, 1994) сводит их в синонимию. Для родов *Bothrocarichthys* и *Lycogrammoides* привлечены морфологические данные по роду *Bothrocarina*, т.к. у Андерсона (Anderson, 1994)

получены следующие результаты. Подсемейства *Lycodinae*, *Lycozoarcinae*, *Zoarcinae* и *Gymnelinae*, входящие в состав семейства бельдюговых рыб, характеризуются однородностью и монофилетическим происхождением. Исключительное положение рода *Gymnelus* за пределами подсемейства *Gymnelinae*, к которому этот род отнесен по морфологическим признакам, свидетельствует о его значительной генетической обособленности и вероятности более высокого таксономического статуса. Несмотря на то, что генетические расстояния между всеми четырьмя подсемействами семейства *Zoarcidae* изменяются незначительно, они очень четко дифференцированы друг от друга. Разные генетические системы дают неодинаковые оценки степени родства подсемейств бельдюговых рыб: гены мтДНК определяют в ближайшие родственники подсемейства *Lycodinae* и *Lycozoarcinae*, а в дальние – подсемейство *Gymnelinae*; гены яДНК сближают *Gymnelinae* и *Lycozoarcinae*, а наиболее отдаляют – *Lycodinae*. В молекулярно-генетической системе семейства *Zoarcidae*, статистически поддержанной высокими значениями апостериорной вероятности и бутстрэп-анализа, первым от общего предкового ствола отделяется подсемейство *Gymnelinae*, следом – подсемейство *Zoarcinae*, и в последнюю очередь – кластер, объединяющий подсемейства *Lycozoarcinae* и *Lycodinae*. Основная морфологическая гипотеза родственных связей семейства *Zoarcidae* (Anderson, 1994), согласно которой *Lycozoarcinae* представляет примитивное подсемейство, а *Gymnelinae* и *Zoarcinae* объединены в общую кладу и занимают продвинутую позицию, не в полной мере соответствует нашей молекулярно-генетической гипотезе филогенетических отношений бельдюговых рыб, определяющей подсемейство *Gymnelinae* как самое эволюционно древнее, а подсемейство *Lycodinae* как наиболее молодое и близкое к подсемейству *Lycozoarcinae*.

Глава VI. Молекулярная систематика и родственные отношения в семействе Stichaeidae

В этой главе приведены результаты анализа изменчивости нуклеотидных последовательностей участков митохондриальных генов COI, цитохрома b, 16S рРНК и ядерных генов RNF213, родопсина 78 экземпляров от 31 вида из 22 родов, а также ядерного гена RAG1 41 экземпляра от 28 видов из 18 родов, принадлежащих к 6-7 подсемействам стихеевых рыб семейства Stichaeidae. В таблицах 44, 45, 46, 53, А.10, А.13, А.16 даны значения р-дистанций между комбинированными нуклеотидными последовательностями митохондриальных и ядерных генов таксонов семейства, в таблицах 43, 47, 50, 52, А.11, А.12, А.14, А.16 – отдельно по генам мтДНК и яДНК. На рисунках Б.9, Б.11, Б.13, Б.15, Б.17 приведены филогенетические деревья, полученные по данным независимого анализа генов мтДНК, на рисунках Б.10, Б.12, Б.14, Б.16, Б.18 – по яДНК, на рисунках 24, 25, 26, 27, 30 – по комбинированным данным. На основе молекулярно-генетического анализа определены степени дивергенции и родственные взаимоотношения на уровне видов, родов и подсемейств, реконструированы системы подсемейств и всего семейства Stichaeidae. Обсуждается соответствие молекулярно-генетических и морфологических схем родственных отношений стихеевых рыб.

1. Подсемейство Stichaeinae

1.1. Генетическая дифференциация и родственные отношения таксонов подсемейства

Stichaeinae

По последним сведениям подсемейство Stichaeinae включает 14 видов и 6 родов (Eschmeyer, 2014). В работе представлено 8 видов из 4 родов – *Stichaeus*, *Stichaeopsis*, *Ernogrammus* и *Eumesogrammus*. Материал собран в Охотском (Тауйская губа, Притауйский район, западная Камчатка, Шантарские и Курильские о-ва) и Японском (Приморье) морях (таблица А.1). Нуклеотидные последовательности участков митохондриальных генов COI, цитохрома b, 16S рРНК и ядерных генов RNF213, родопсина определены у 26 экземпляров Stichaeinae; последовательности гена RAG1 яДНК определены у 14 экземпляров. При реконструкции филогенетических деревьев в качестве внешней группы использованы: для оценки монофилии подсемейства – виды из близкородственных подсемейств Chirolophinae (*Chirolophis japonicus*), Alectriinae (*Alectrias alectrolophus*), Opisthocentrinae (*Opisthocentrus*

ocellatus), Lumpeninae (*Acantholumpenus mackayi*); для укоренения деревьев – *Bathymaster derjugini* и *Eleginops maclovinus*.

Сравнительный анализ нуклеотидных последовательностей митохондриальных и ядерных генов показал наличие у отдельных видов подсемейства Stichaeinae идентифицирующих таксон-специфичных мутаций в генах 16S рРНК, родопсина и RAG1 (таблицы 16, 25, 29). Наибольшее количество маркирующих мутаций отличает вид *Ernogrammus hexagrammus*: одна замена в последовательности гена 16S рРНК, семь – в гене родопсина. Для вида *Stichaeopsis nana* характерны семь специфичных изменений в гене RAG1. По одной маркирующей мутации обнаружено для видов *S. nevelskoi* (ген 16S рРНК), *Stichaeus nozawae* (ген родопсина) и *S. grigorjewi* (ген RAG1). В последовательностях изученных митохондриальных и ядерных генов не зафиксировано ни одной мутации, общей для видов и родов подсемейства Stichaeinae и отличающей их от представителей других подсемейств семейства стихеевых рыб.

Судя по оценкам р-дистанций между комбинированными нуклеотидными последовательностями митохондриальных и ядерных генов (таблица А.10), уровень дивергенции ДНК видов подсемейства Stichaeinae варьирует очень существенно – от 0.4% между видами *S. nozawae* и *S. grigorjewi* до 8% между *S. punctatus* и *E. hexagrammus*. В целом, значения р-дистанций между объединенными последовательностями изменяются от 0.1 до 0.7% в пределах видов, от 0.4 до 7.6% между видами одного рода и от 6.4 до 7.5% между родами Stichaeinae. Топология филогенетических деревьев отражает значительную гетерогенность родов и полифилию всего подсемейства Stichaeinae.

1.1.1. Род *Stichaeus*

Род *Stichaeus* описан Рейнхардтом (Reinhardt, 1836) и признан валидным (Макушок, 1958; Линдберг, Красюкова, 1975; Miki, Maruyama, 1986; Лаврова, 1990; Mecklenburg et al., 2002; Mecklenburg, Sheiko, 2004; Mecklenburg et al., 2011; Eschmeyer, 2014 и др.). В настоящее время известно 5 видов рода: *S. fuscus*, *S. grigorjewi*, *S. nozawae*, *S. ochriamkini* и *S. punctatus*. Ареал рода расположен в основном в северо-западной Пацифике (Японское и Охотское моря, Тихоокеанское побережье Курильских о-вов). Только *S. punctatus* имеет более широкое, вероятно, циркумполярное распространение – на севере Тихого и Атлантического океанов, в Арктике (Fedorov, 2004). Иногда выделяют формы или подвиды *S. punctatus* – *S. punctatus pulcherrimus* Taranetz, 1935, обитающий в Охотском море (Гижигинская, Тауйская, Удская губы, Шантарские о-ва, заливы Анива и Терпения, о. Шикотан, западная Камчатка), и *S. punctatus punctatus* Fabricius, 1780, описанный от западной Гренландии, населяющий Чукотское и Берингово моря, тихоокеанское побережье Северной Америки, а также обнаруженный в

заливе Шелихова Охотского моря (Лаврова, 1990). К основным диагностическим признакам рода *Stichaeus* относят следующие: обособленный хвостовой плавник с 12 основными лучами, продолженные вперед жаберные отверстия, развитые брюшные плавники, крупные грудные плавники, один туловищный сейсмочувствительный канал.

Род *Stichaeus* представлен в исследовании 4 видами. *S. nozawae* (4 экз.) и *S. grigorjewi* (6 экз.) собраны в заливе Петра Великого (Японское море), *S. punctatus* (2 экз.) – в Тауйской губе (Охотское море), *S. ochriamkini* (4 экз.) – в заливе Петра Великого и у Шантарских островов (Охотское море).

Несмотря на малое количество экземпляров каждого вида, у стихеев выявлена внутривидовая изменчивость. Значение дивергенции между объединенными последовательностями ДНК у *S. punctatus* составляет 0.1%, у *S. grigorjewi* – от 0.1 до 0.2%, у *S. nozawae* – от 0.1 до 0.4% (таблица А.10). Максимальная генетическая дифференциация обнаружена у *S. ochriamkini* – в среднем 0.5%. Это связано с тем, что изученные экземпляры вида выловлены в географически разобщенных регионах. Объединенные ДНК экземпляров *S. ochriamkini* из залива Петра Великого отличаются от образцов Шантарских островов на 0.7%, в то время как экземпляры стихея Охрямкина из одного места обитания – всего на 0.2 и 0.1%, соответственно. Топология деревьев, построенных на основе филогенетического анализа митохондриальных генов COI, цитохрома b, 16S рРНК (рисунок Б.9), ядерных генов RNF213 и родопсина (рисунок Б.10), объединенных ДНК-последовательностей (рисунок 24) указывает на наличие внутривидовой генетической дифференциации *S. ochriamkini*, связанной с пространственным распределением вида. Типы ДНК *S. ochriamkini* из Охотского и Японского морей образуют две четкие группы в соответствии с общностью места обитания. Значительное варьирование внутривидовых генетических расстояний (0.15-1.24%) у стихея Охрямкина получено ранее по данным об изменчивости гена COI мтДНК (Туранов, 2013); однако, в этой работе корреляция генетической и географической подразделенности вида не показана, поскольку все экземпляры собраны в одном районе Японского моря. Для подтверждения существования популяционно-генетической структурированности *S. ochriamkini* необходимо увеличение выборки с привлечением представителей из разных участков ареала.

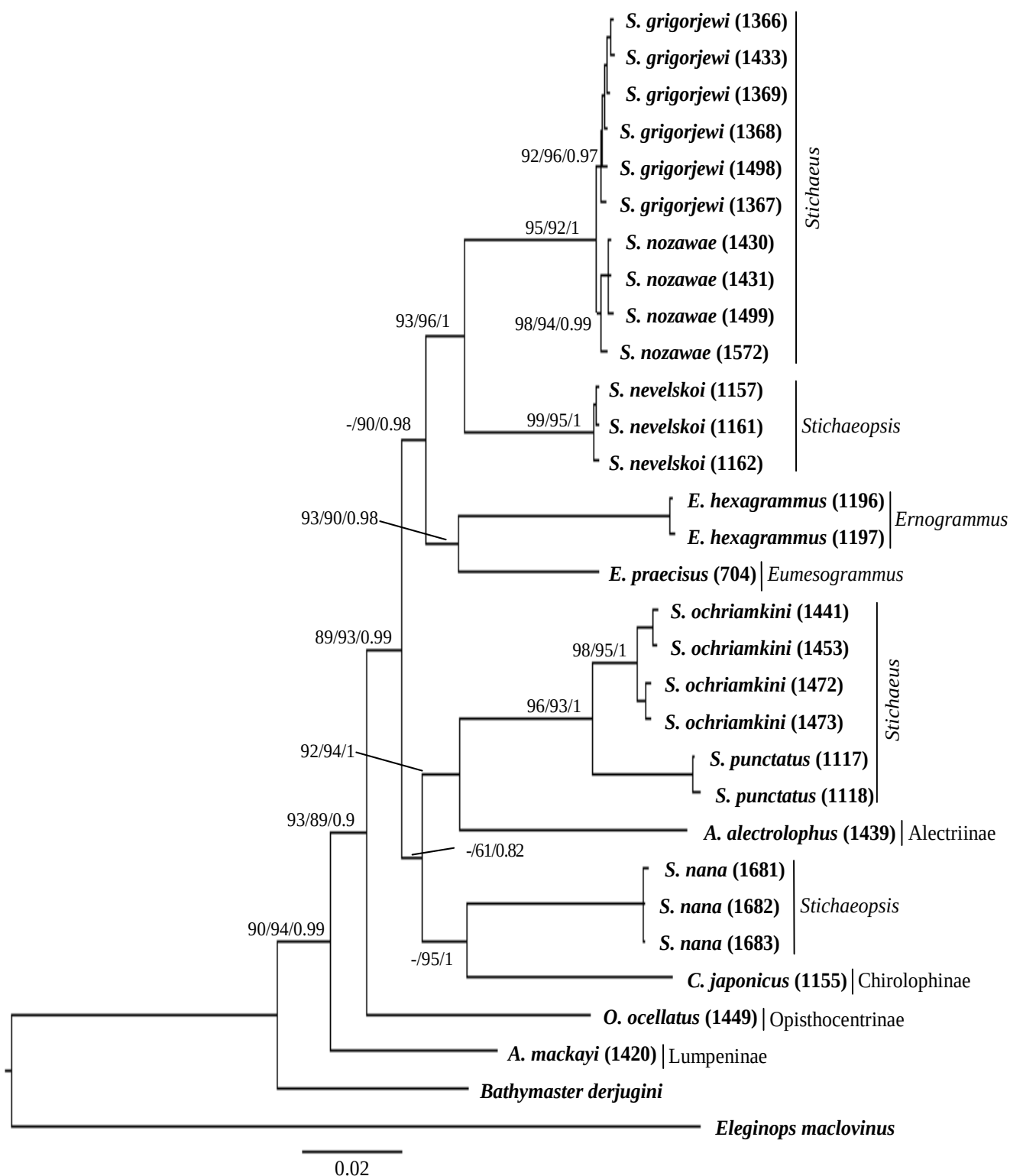


Рисунок 24. Филогенетическое дерево таксонов подсемейства Stichaeinae семейства Stichaeidae по данным об объединенных нуклеотидных последовательностях генов COI, цитохрома b, 16S рРНК мтДНК и RNF213, родопсина ядерной ДНК. Приведены бутстрэп-поддержки (% от 1000 реплик) для MP- и ML-деревьев, а также оценки апостериорной вероятности для BA-дерева (MP/ML/BA). В основе реконструкции – BA-дерево. Прочерки обозначают иной порядок ветвления

Судя по степени дивергенции между объединенными последовательностями ДНК, род *Stichaeus* чрезвычайно неоднороден. Межвидовые р-дистанции изменяются в очень широких пределах – от 0.4% между *S. nozawae* и *S. grigorjewi* до 7.7% между *S. punctatus* и *S. nozawae* (таблица А.10).

Очень низкий для видовых сравнений уровень различий обнаружен между *S. nozawae* и *S. grigorjewi* – в среднем 0.41% (таблица А.10). При этом разные генетические системы (митохондриальная и ядерная) дают одинаковые оценки генетических расстояний между данными видами – 0.4 (диапазон 0.3-0.6)% по генам мтДНК и 0.39 (0-0.7)% по генам яДНК (таблица А.11). Необходимо отметить, что внутривидовая дифференциация *S. nozawae* и *S. grigorjewi* имеет близкие значения – в среднем 0.22 и 0.12% по объединенным последовательностям ДНК (таблица А.10), 0.17 и 0.11% по мтДНК, 0.23 и 0.15% по яДНК, соответственно (таблица А.11). Ранее в нескольких молекулярно-генетических исследованиях семейства стихеевых рыб также был получен сопоставимый с внутривидовым уровень межвидовой дивергенции для *S. grigorjewi* и *S. nozawae* (Kartavtsev et al., 2009; Kwun, Kim, 2013; Туранов, 2013) и даже предложено рассматривать эти таксоны как один вид (Kartavtsev et al., 2009).

Морфологически *S. grigorjewi* и *S. nozawae* различаются как хорошие виды по таким неперекрывающимся диагностическим признакам, как число лучей в спинном и анальном плавниках, количество позвонков, размер и положение глаза и рта, протяженность верхней челюсти, число пор сейсмочувствительной системы головы (Макушок, 1958; Линдберг, Красюкова, 1975; Питрук и др., 2011). По мнению Макушка (1958) *S. grigorjewi* настолько значительно обособлен, что может быть выделен в подрод. Оба вида описаны от о. Хоккайдо: стихей Григорьева – с тихоокеанского побережья острова (залив Утиура), стихей Нозавы – с япономорского (залив Отару). Их ареалы перекрываются в Японском море и южной части Охотского моря, в Тихом океане у южных Курильских о-вов. *S. grigorjewi* распространен шире, обитает еще и в Желтом море (Линдберг, Красюкова, 1975; Лаврова, 1990; Борец, 1997; Колпаков, Клишкин, 2004). *S. grigorjewi* и *S. nozawae* имеют сходный, донный образ жизни, но если первый встречается на глубинах до 288 м, то второй – гораздо глубже, до 520 м. Размножаются они в похожих биотопах – на валунно-галечном мелководье в зарослях водорослей на глубине менее 10 м, и в одно время – конец весны-начало лета. Отличия видов по биологическим характеристикам довольно существенные: стихей Григорьева имеет большие размеры и более высокие темпы роста; у стихей Нозавы выше абсолютная и относительная плодовитость; по типу питания стихей Григорьева – ихтиобентофаг, а стихей Нозавы – нектобентофаг (Колпаков, Клишкин, 2004).

Несмотря на низкие для межвидовых сравнений оценки *p*-дистанций, на филогенетическом дереве, построенном по объединенным последовательностям ДНК (рисунок 24), *S. grigorjewi* и *S. nozawae* находятся в отдельных микрокластерах, образование которых поддержано высокими значениями бутстрэп-оценок и апостериорной вероятности (95/92/1). На филогенетическом дереве по генам мтДНК (рисунок Б.9) *S. nozawae* также имеет собственный микрокластер, типы мтДНК *S. grigorjewi* расположены обособленно, но группы не формируют. Маркеры яДНК совершенно не дифференцируют виды. На рисунке Б.10 только часть экземпляров *S. grigorjewi* и *S. nozawae* попадает в два микрокластера, остальные хаотично расположены по общему для этих видов кластеру, который характеризуется политомией и неопределенностью взаимосвязей между таксонами. Невысокие уровни генетической дифференциации мтДНК показаны ранее для некоторых валидных видов подотряда Zoarcoidei: *Z. fedorovi* / *Z. viviparus* – 0.95% (Радченко и др., 2010), *L. knipowitschi* / *L. brevicaudus* – 0.74% (Радченко и др., 2009). Как и в случае с *S. grigorjewi* и *S. nozawae*, возможно, речь идет о молодых, недавно дивергировавших видах, которые морфологически и биологически хорошо обособились, но не накопили еще достаточного количества мутационных изменений ДНК для генетической видовой идентификации.

Вторую родственную группу рода *Stichaeus* образуют *S. punctatus* и *S. ochriamkini*. Оценки *p*-дистанций между этими видами в среднем составляют 4.7% на основе данных об изменчивости нуклеотидных последовательностей генов мтДНК, 1.6% – генов яДНК (таблица А.11), 3.5% – объединенных последовательностей ДНК (таблица А.10). На филогенетических деревьях (рисунки 24, Б.9, Б.10) последовательности ДНК *S. punctatus* и *S. ochriamkini* формируют два четких видовых микрокластера, которые с высокой степенью достоверности (96/93/1, 95/97/1, 95/90/0.98) объединяются в общий кластер.

Очень большие для сравнений внутри рода оценки *p*-дистанций обнаружены между ДНК двух групп *Stichaeus* – *S. punctatus*, *S. ochriamkini* и *S. grigorjewi*, *S. nozawae*. По данным о митохондриальных генах максимально отличаются *S. punctatus* и *S. grigorjewi* – в среднем на 10.4%. Остальные попарные сравнения выглядят следующим образом: *S. punctatus* / *S. nozawae* – 10.3%, *S. ochriamkini* / *S. grigorjewi* – 10.1%, *S. ochriamkini* / *S. nozawae* – 10% (таблица А.11). По данным о генах ядерной ДНК и объединенным последовательностям самые большие генетические дистанции установлены для *S. punctatus* и *S. nozawae* – 3.6 и 7.6%, соответственно; затем в порядке уменьшения: *S. punctatus* / *S. grigorjewi* – 3.5 и 7.6%, *S. ochriamkini* / *S. nozawae* – 2.8 и 7.2%, *S. ochriamkini* / *S. grigorjewi* – 2.7 и 7.1% (таблицы А.10, А.11). В среднем *S. punctatus* + *S. ochriamkini* отличаются от *S. grigorjewi* + *S. nozawae* на 10.2, 3.2 и 7.4% по мтДНК, яДНК и объединенной ДНК, соответственно. На всех филогенетических деревьях подсемейства Stichaeinae кластеры *S. punctatus* + *S. ochriamkini* и *S. grigorjewi* + *S. nozawae* очень четко

обособлены и единой монофилетической группы не образуют (рисунки 24, Б.9, Б.10). Такое же разделение рода *Stichaeus*, но по данным об изменчивости митохондриальных генов COI и цитохрома b, показано и Турановым (2013), в работе которого клады *S. punctatus*, *S. ochriamkini* и *S. grigorjewi*, *S. nozawae*, *S. fuscus* дифференцированы в среднем на 11.8%. Подобные высокие уровни дифференциации, полученные на основе анализа изменчивости митохондриальных генов COI, 16S рРНК и ядерных генов RNF213, RAG2, характеризуют более крупные таксоны – семейства подотряда Zoarcoidei (Kwun, Kim, 2013).

Род *Stichaeus* Макушок (1958) отнес к наименее специализированному в подсемействе Stichaeinae по наличию таких примитивных морфологических признаков, как относительно небольшое количество позвонков, зубы на сошнике и небных костях, конечный рот (за исключением *S. grigorjewi*), многочисленные правильно расположенные поры сейсмодатчиков каналов головы, отсутствие колючих лучей в задней части анального плавника, сифон жаберной крышки, 6 лучей жаберной перепонки. В ряду *S. punctatus* – *S. ochriamkini* – *S. nozawae* – *S. grigorjewi* специализация постепенно увеличивается: удлиняется тело, уплощается крыша черепа и удлиняется его заглазничная часть, появляется второй ряд пор подглазничного канала сейсмодатчиковой системы головы, уменьшается количество мягких лучей в брюшных плавниках, расширяется срастание жаберных перепонки. *S. grigorjewi* считается самым специализированным, приспособленным к хищному образу жизни благодаря появлению некоторых особенностей – большого верхнего рта и верхнего расположения глаз, хорошо развитой мускулатуры анального плавника, большого числа хвостовых позвонков. Весь род *Stichaeus* Макушок (1958) разделил на две пары видов: наиболее примитивные виды *S. punctatus* и *S. ochriamkini*, наиболее специализированные – *S. nozawae* и *S. grigorjewi*. Такое разделение на основе морфологических признаков согласуется с полученной в представленном исследовании генетической дифференциацией рода *Stichaeus* по данным об изменчивости митохондриальных и ядерных маркеров.

1.1.2. Под *Stichaeopsis*

Род *Stichaeopsis* с типовым видом *Stichaeopsis nana* описан (Kner, Steindachner, 1870) из залива Де-Кастри Японского моря. Включает 4 вида – *S. nana*, *S. epallax*, *S. nevelskoi* и *S. hopkinsii* (Макушок, 1958; Линдберг, Красюкова, 1975; Лаврова, 1990). Последний вид некоторые авторы относят к *Plagiogrammus*, еще одному роду в подсемействе Stichaeinae (Follett, Powell, 1988; Mecklenburg, Sheiko, 2004; Eschmeyer, 2014). Виды рода распространены в северо-западной Пацифике – в Японском море от Сахалина до залива Петра Великого, в южной части Охотского моря (*S. nevelskoi* в западной, северной и восточной частях), в Тихом океане у

южных Курильских островов. *S. hopkinsii* обитает у северо-восточного побережья Тихого океана в районе центральной и южной Калифорнии (Линдберг, Красюкова, 1975; Fedorov, 2004; Mecklenburg, Sheiko, 2004). Для *Stichaeopsis* свойственна хорошо развитая сейсмодатчик система туловища, специализация которой направлена на увеличение размеров и степени взаимосвязи продольных сейсмодатчиков каналов; специализация усиливается в ряду *S. epallax* – *S. nevelskoi* – *S. nana* (Макушок, 1958, 1961 в).

Род *Stichaeopsis* представлен в работе 2 видами из Охотского моря. *S. nevelskoi* (3 экз.) пойман на шельфе западной Камчатки, *S. nana* (3 экз.) – у южных Курильских островов (Кунашир) (таблица А.1). Для этих стихеев характерна несущественная внутривидовая дивергенция, имеющая сходные значения для разных генетических систем. Средние оценки р-дистанций по генам мтДНК, яДНК и комбинированным ДНК-последовательностям в пределах видов *S. nevelskoi* и *S. nana* составляют 0.1 и 0.07%, соответственно (таблицы А.10, А.11).

С другой стороны, между ДНК *S. nevelskoi* и *S. nana* обнаружены очень большие для сравнений внутри рода генетические расстояния. Так, на основе анализа митохондриальных маркеров эти виды отличаются в среднем на 9.5%, по данным о ядерных маркерах – на 2.6%, на основе анализа объединенных ДНК – на 6.7% (таблицы А.10, А.11). Полученные оценки р-дистанций определенно свидетельствуют о высокой гетерогенности рода *Stichaeopsis*. В точности, как и для рода *Stichaeus*, такой уровень дифференциации соответствует генетическим различиям между подсемействами семейства Zoarcidae (Радченко и др., 2012 а; глава V данной работы) и даже между семействами подотряда Zoarcoidei (Kwun, Kim, 2013). Неоднородность *Stichaeopsis* подтверждает и топология построенных деревьев (рисунки 24, Б.9, Б.10), на которых ДНК-линии *S. nevelskoi* и *S. nana* никоим образом не связаны и занимают разобщенные позиции. *S. nevelskoi* тяготеет к группе *S. nozawae* – *S. grigorjewi*, а *S. nana* расположен отдельно не только по отношению к *S. nevelskoi*, но и к видам других родов подсемейства Stichaeinae.

Изолированное положение *S. nana* на филогенетических деревьях согласуется с морфологическими особенностями этого вида. *S. nana* является наиболее специализированным представителем рода *Stichaeopsis* – он имеет самую развитую сейсмодатчик систему, в которой вертикальные ветви боковых линий соединяются в сеть из чувствительных сейсмодатчиков каналов вокруг всего тела (Макушок, 1958). Макушок (1961 в) также отмечал обособление *S. nana* от остальных видов рода на основании некоторых анатомических признаков, касающихся замены сифона жаберной крышки задневерхней вырезкой, редукции первого колючего луча анального плавника, расщепления внутреннего луча брюшного плавника. Этот вид отличается не только от других *Stichaeopsis*, но и от таксонов всего подсемейства Stichaeinae – сейсмодатчик система головы *S. nana* характеризуется 4-5 носовыми (против 2-3) и 10-12 предкрышечными (против 6) порами (Макушок, 1958).

1.2. Система подсемейства Stichaeinae

Современный состав и родственные отношения подсемейства Stichaeinae установлены Макушком (1958) в ревизии надсемейства Stichaeoidea. Подсемейство включает 5 родов – *Stichaeus*, *Stichaeopsis*, *Ernogrammus*, *Eumesogrammus* и *Ulvaria*. В последней версии Каталога рыб (Eschmeyer, 2014) к ним добавлен еще один род *Plagiogrammus*.

Взгляды исследователей на систематику и филогенетические связи подсемейства Stichaeinae неоднозначны. Таранец (1936) включил виды родов *Ernogrammus* и *Ozorthe* в синонимию рода *Stichaeopsis*. Шмидт (1950) разделил виды, ныне относящиеся к подсемейству Stichaeinae, на два подсемейства: Stichaeinae, в которое поместил виды рода *Stichaeus*, и Stichaeopsinae с видами родов *Stichaeopsis* и *Eumesogrammus*. Ятсу (Yatsu, 1986) на основании похожего строения туловищных каналов сейсмочувствительной системы перевел род *Ernogrammus* из подсемейства Stichaeinae в подсемейство Xiphisterinae и указал на близкое родство *S. epallax* с Xiphisterinae. Кроме того, этот автор свел в синонимию роды *Stichaeopsis* и *Plagiogrammus* (Yatsu, 1986). Фоллетт и Пауэлл (Follett, Powell, 1988), при описании нового вида *Ernogrammus walkeri* и сравнении его с родственными таксонами из Stichaeinae, подчеркнули близость *Ernogrammus* и *Stichaeopsis*, а также определили *Plagiogrammus* как самостоятельный род. При описании нового вида *Ernogrammus zhirmunskii* было обнаружено его сходство не только с ближайшим родственником *Ernogrammus hexagrammus*, но и с представителем другого рода – *Eumesogrammus praecisus* (Markevich, Kharin, 2011).

Молекулярно-генетический анализ митохондриальных и ядерных ДНК-маркеров дает сложную картину взаимоотношений таксонов Stichaeinae. Усредненные оценки р-дистанций родов подсемейства очень большие для сравнений такого уровня; они варьируют от 8.7% между *Stichaeus* и *Eumesogrammus* до 10.5% между *Stichaeus* и *Ernogrammus* по генам мтДНК, от 2.2% между *Stichaeus* и *Stichaeopsis* до 3.3% между *Stichaeopsis* и *Ernogrammus* по генам яДНК (таблица 43). Генетические расстояния на основе данных об объединенных последовательностях ДНК изменяются так же, как и по митохондриальным генам: между *Stichaeus* и *Eumesogrammus* – минимальные р-дистанции (6.2%), а между *Stichaeus* и *Ernogrammus* – максимальные (7.5%) (таблица 44). Генетические различия между объединенными ДНК остальных родов следующие: *Eumesogrammus* / *Stichaeopsis* – 6.4%, *Stichaeus* / *Stichaeopsis* – 6.5%, *Eumesogrammus* / *Ernogrammus* – 7%, *Ernogrammus* / *Stichaeopsis* – 7.4%.

Таблица 43. Средние значения р-дистанций (в %) между нуклеотидными последовательностями генов COI, цитохрома b, 16S рРНК мтДНК (ниже диагонали) и RNF213, родопсина яДНК (выше диагонали) таксонов подсемейства Stichaeinae семейства Stichaeidae (среднее $\pm$ стандартная ошибка)

		<i>Eumesogrammus</i>	<i>Ernogrammus</i>	<i>Stichaeus</i>	<i>Stichaeopsis</i>
<i>Eumesogrammus</i>	MIN		2.6	2.1	2.3
	MAX		2.6	3.6	2.9
	Среднее		2.6 $\pm$ 0.00	2.5 $\pm$ 0.12	2.6 $\pm$ 0.11
<i>Ernogrammus</i>	MIN	9.6		2.4	3.1
	MAX	9.9		3.4	3.4
	Среднее	9.7 $\pm$ 0.08		3.0 $\pm$ 0.09	3.3 $\pm$ 0.06
<i>Stichaeus</i>	MIN	8.2	10.0		1.2
	MAX	9.6	11.2		3.5
	Среднее	8.7 $\pm$ 0.14	10.5 $\pm$ 0.11		2.2 $\pm$ 0.15
<i>Stichaeopsis</i>	MIN	7.9	10.1	8.2	
	MAX	9.8	10.3	10.8	
	Среднее	8.9 $\pm$ 0.37	10.2 $\pm$ 0.03	9.3 $\pm$ 0.13	

Таблица 44. Средние значения р-дистанций (в %) между комбинированными нуклеотидными последовательностями генов COI, цитохрома b, 16S рРНК мтДНК и RNF213, родопсина яДНК таксонов подсемейства Stichaeinae семейства Stichaeidae (среднее $\pm$ стандартная ошибка)

		<i>Eumesogrammus</i>	<i>Ernogrammus</i>	<i>Stichaeus</i>	<i>Stichaeopsis</i>
<i>Eumesogrammus</i>	MIN				
	MAX				
	Среднее				
<i>Ernogrammus</i>	MIN	6.9			
	MAX	7.0			
	Среднее	7.0 $\pm$ 0.05			
<i>Stichaeus</i>	MIN	5.8	7.3		
	MAX	7.1	8.0		
	Среднее	6.2 $\pm$ 0.09	7.5 $\pm$ 0.08		
<i>Stichaeopsis</i>	MIN	5.8	7.3	5.5	
	MAX	7.0	7.5	7.6	
	Среднее	6.4 $\pm$ 0.16	7.4 $\pm$ 0.05	6.5 $\pm$ 0.07	

Поскольку, как показано выше, роды *Stichaeus* и *Stichaeopsis* включают в себя высоко гетерогенные группы (виды), целесообразно оценить р-дистанции в подсемействе Stichaeinae с учетом такой неоднородности. Уровень дифференциации группы *S. nozawae* + *S. grigorjewi* (род *Stichaeus*) от остальных представителей подсемейства самый низкий; он составляет в среднем 6.3% и изменяется следующим образом: *S. nozawae* + *S. grigorjewi* / *S. nevelskoi* – 5.5%, *S. nozawae* + *S. grigorjewi* / *Eumesogrammus* – 5.9%, *S. nozawae* + *S. grigorjewi* / *S. nana* – 6.6%, *S. nozawae* + *S. grigorjewi* / *Ernogrammus* – 7.3% (таблица А.10). Наиболее значительный вклад в наблюдаемую генетическую дивергенцию подсемейства Stichaeinae вносит род *Ernogrammus*,

который отличается от других таксонов в среднем на 7.5%. Ближе всех *Ernogrammus* находится к группе *S. nozawae* + *S. grigorjewi* (род *Stichaeus*) – 7.3%, а дальше всего он от группы *S. punctatus* + *S. ochriamkini* (род *Stichaeus*) – 7.7%. Последняя группа, в сравнении с *S. nozawae* + *S. grigorjewi*, гораздо существеннее дифференцирована от видов и родов Stichaeinae – на 7.3%. Необходимо отметить, что данные группы принадлежат к одному роду *Stichaeus*, но генетически очень сильно разобщены – на 7.4% (таблица А.10). Расстояние между видами рода *Stichaeopsis* (*S. nevelskoi* и *S. nana*) также высокое (6.7%); как и группы *Stichaeus*, они обособлены от других представителей подсемейства неодинаково: *S. nevelskoi* – на 6.4%, *S. nana* – на 7.1%. Интересно, что близкие значения р-дистанций характерны для сравнений таксонов подсемейства Stichaeinae и видов из других подсемейств стихеевых рыб, использованных в качестве внешних групп. Например, различия объединенных последовательностей ДНК видов Stichaeinae и *C. japonicus* (Chirolophinae) варьируют от 7.1 до 7.8%, с *A. alectrolophus* (Alectriinae) – от 7.1 до 8.2%, с *O. ocellatus* (Opisthocentrinae) – от 7 до 8.1%, с *A. mackayi* (Lumpeninae) – от 6.8 до 7.6% (таблица А.10).

Топология реконструированных филогенетических деревьев (рисунки 24, Б.9, Б.10) отражает полифилию родов *Stichaeus* и *Stichaeopsis*, а также всего подсемейства Stichaeinae. Консенсусные деревья, основанные на митохондриальных (рисунок Б.9) и ядерных (рисунок Б.10) нуклеотидных последовательностях, не позволяют однозначно определить филогенетические отношения между изученными таксонами подсемейства, т.к. образование большинства группировок имеет низкие оценки вероятности и для многих кластеров характерна политомия.

На рисунке Б.9 позиция у основания дерева занята группой *S. punctatus* + *S. ochriamkini* (род *Stichaeus*), которая кластеризуется с *Alectrias alectrolophus* из родственного подсемейства Alectriinae; это объединение статистически достоверно (92/90/1). Типы мтДНК остальных представителей Stichaeinae формируют (с невысокой поддержкой 70/67/0.8) общий макрокластер, в который попадает *C. japonicus* из подсемейства Chirolophinae. Макрокластер состоит из двух группировок: кластера *S. nana* (род *Stichaeopsis*) с *C. japonicus* (94/91/1) и кластера, включающего только виды Stichaeinae (-/60/0.54). В последнем кластере объединяется группа *S. nozawae* + *S. grigorjewi* (род *Stichaeus*) и род *Eumesogrammus* (-/92/0.95), к ним политомически присоединяются линии вида *S. nevelskoi* (род *Stichaeopsis*) и рода *Ernogrammus*. МР-дерево отличается структурой последнего кластера, в котором *S. nevelskoi* объединяется с *S. nozawae* + *S. grigorjewi*, а *E. hexagrammus* с *E. praecisus*.

Для топологии дерева, построенного по генам яДНК (рисунок Б.10), свойственна политомия, поэтому установить взаимоотношения видов и родов подсемейства Stichaeinae на его основе не представляется возможным. Тем не менее, отдельные группировки заслуживают

внимания, т.к. они статистически устойчивы и/или встречаются на других деревьях. Так, одна из групп рода *Stichaeus* – *S. nozawae* + *S. grigorjewi* – с максимальным уровнем надежности (98/95/1) объединяется с видом *S. nevelskoi*. Еще одна достоверная группа (95/90/0.98) – *S. punctatus* + *S. ochriamkini*. Общий кластер типов яДНК родов *Eumesogrammus* и *Ernogrammus* характеризуется невысокой оценкой апостериорной вероятности (65/69/0.87), но он интересен тем, что, так же как и предыдущие кластеры, повторяется в структуре консенсусного ВА-дерева, полученного по данным о комбинированных последовательностях ДНК.

Поскольку структура филогенетического дерева, полученного по данным об объединенных последовательностях ДНК (рисунок 24), почти полностью поддерживается на высоком уровне значимости, само дерево может быть принято в качестве надежной схемы родственных связей подсемейства Stichaeinae. На дереве типы ДНК видов Stichaeinae разделяются на два равноудаленных макрокластера, один из которых состоит только из представителей подсемейства, а второй содержит еще и таксоны других подсемейств семейства стихеевых рыб. В первом макрокластере четко дифференцированы два кластера: 1 – часть видов рода *Stichaeus* (*S. nozawae* + *S. grigorjewi*) и вид *S. nevelskoi* из рода *Stichaeopsis*, со средним значением р-дистанций в пределах кластера 5.5%; 2 – виды родов *Eumesogrammus* и *Ernogrammus*, с расстоянием 6.9% (таблица А.10). Генетические различия между этими кластерами составляют в среднем 6.6%. Второй, «смешанный» макрокластер также включает два кластера: 1 – виды рода *Stichaeus* (*S. punctatus* + *S. ochriamkini*) и *A. alectrolophus* из подсемейства Alectriinae, с уровнем различий в пределах кластера 7.3%; 2 – вид *S. nana* из рода *Stichaeopsis* и *C. japonicus* из подсемейства Chirolophinae, с генетическим расстоянием 7.3%. Средняя оценка р-дистанций между данными кластерами – 7.7% (таблица А.10). Тестирование устойчивости узлов ветвлений филогенетического дерева (рисунок 24) подтверждает образование всех ассоциаций типов ДНК видов подсемейства Stichaeinae на высоком уровне значимости, за исключением объединения кластеров (*S. punctatus* + *S. ochriamkini*) + *A. alectrolophus* и *S. nana* + *C. japonicus*, статистическая поддержка которого не превышает величин -/61/0.82. МР-дерево отличается от ML- и ВА-деревьев расположением ДНК-линии вида *S. nana*, который перемещается из макрокластера *S. punctatus* + *S. ochriamkini* + *A. alectrolophus* + *C. japonicus* во внешнюю позицию макрокластера *S. nozawae* + *S. grigorjewi* + *S. nevelskoi* + *E. hexagrammus* + *E. praecisus*.

Анализ морфологических признаков дает иное представление о взаимоотношениях таксонов подсемейства Stichaeinae, чем молекулярно-генетический анализ митохондриальных и ядерных ДНК-маркеров. На филогенетической схеме Макушка (1958) (рисунок 6) роды Stichaeinae формируют компактную группу, в которой примитивным, наименее специализированным является род *Stichaeus*, роды *Eumesogrammus*, *Ulvaria* и *Stichaeopsis*

составляют более молодую близкородственную группу, а *Ernogrammus* занимает между ними промежуточное положение. На молекулярно-генетической схеме подсемейства Stichaeinae полифилетично, поскольку его таксоны общей группы не образуют, а объединяются с видами, относящимися к другим подсемействам стихеевых рыб. Генетические расстояния как в пределах подсемейства Stichaeinae, так и между видами разных подсемейств находятся на одном уровне, за единственным исключением различий в кластере (*S. nozawae* + *S. grigorjewi*) + *S. nevelskoi*.

Сходство сравнительно-морфологических и молекулярно-генетических результатов заключается, во-первых, в дифференциации рода *Stichaeus* на группы *S. nozawae* + *S. grigorjewi* и *S. punctatus* + *S. ochriamkini*, во-вторых, в существенной разобщенности *S. nana* и *E. hexagrammus* с остальными Stichaeinae. Напомним, что Макушок (1958) разделил *Stichaeus* на примитивную группу *S. punctatus* и *S. ochriamkini*, и специализированную группу *S. nozawae* и *S. grigorjewi*; об этом разделении свидетельствуют и большие генетические дистанции между ними (таблицы А.10, А.11). *S. nana*, по мнению Макушка (1958, 1961 в), сильно отличается от родственных таксонов развитой сейсмодатированной системой туловища и некоторыми анатомическими чертами, что подтверждается изолированным положением данного вида на филогенетических деревьях (рисунки 24, Б.9, Б.10). На основе особенностей строения сейсмодатированных систем туловища и головы, а также сращения жаберных перепонки с межжаберным промежутком Макушок (1958) определил вид *E. hexagrammus* как значительно обособленный от близких видов подсемейства; на такую обособленность указывают и высокие оценки дивергенции этого вида от других представителей Stichaeinae.

Наша схема родственных связей подсемейства Stichaeinae (рисунок 24) согласуется с данными молекулярно-генетических исследований коллег (Kwun, Kim, 2013), установивших на основе анализа маркеров митохондриальной и ядерной ДНК сестринские отношения для видов родов *Stichaeus* и *Stichaeopsis* и дифференциацию рода *Ernogrammus* от остальных Stichaeinae. На филогенетических деревьях (Kwun, Kim, 2013: fig. 2-3) группа *S. grigorjewi* + *S. nozawae* объединяется с *Stichaeopsis epallax*, и вместе они отдалены от *Ernogrammus*, который кластеризуется с видами подсемейства Chirolophinae. Имеется сходство и с филогенетической схемой, полученной по данным об изменчивости генов COI и цитохрома b мтДНК (Туранов, 2013), в части кластеризации *S. grigorjewi* + *S. nozawae* с родами *Ernogrammus* и *Eumesogrammus*, разделения рода *Stichaeus* на две группы, объединения *S. punctatus* + *S. ochriamkini* с представителями подсемейства Alectriinae.

Таким образом, молекулярно-генетический и филогенетический анализ генов митохондриального и ядерного генома стихеевых рыб подсемейства Stichaeinae позволяет сделать несколько важных выводов. Оценки генетических дистанций между большинством

таксонов подсемейства *Stichaeinae* достигают очень высоких значений, характерных для сравнений подсемейств и даже семейств подотряда *Zoarcoidei*. Топология реконструированных филогенетических деревьев отражает генетическую неоднородность родов *Stichaeus* и *Stichaeopsis* и полифилетические отношения в подсемействе *Stichaeinae*. Между валидными видами *S. nozawae* и *S. grigorjewi* выявлен низкий уровень генетических различий, однако на деревьях они располагаются в собственных, «видовых» кластерах; предполагается, что эти морфологически хорошо отличающиеся виды дивергировали относительно недавно и не накопили в ДНК изменений, достаточных для четкой генетической идентификации. Подтверждены морфологические данные о дифференциации рода *Stichaeus* на две пары видов, *S. punctatus* – *S. ochriamkini* и *S. nozawae* – *S. grigorjewi*, а также об отличии *E. hexagrammus* (род *Ernogrammus*) от близких видов. Определено, что виды рода *Stichaeopsis*, *S. nana* и *S. nevelskoi*, значительно удалены друг от друга. Показаны сестринские отношения видов *S. nozawae* + *S. grigorjewi* и *S. nevelskoi*, относящихся к разным родам, а также филогенетическая связь этой группы с родами *Ernogrammus* и *Eumesogrammus*. Установлена существенная обособленность группы *S. punctatus* – *S. ochriamkini*, которая объединяется с видом из подсемейства *Alectriinae*, и вида *S. nana*, который кластеризуется вместе с видом из подсемейства *Chirolophinae*. Полученные молекулярно-генетические результаты соответствуют морфологическим в частях, относящихся к дифференциации рода *Stichaeus* на группы *S. nozawae* – *S. grigorjewi* и *S. punctatus* – *S. ochriamkini*, и к разобщенности видов *S. nana* и *E. hexagrammus* с остальными *Stichaeinae*.

2. Подсемейство *Opisthocentrinae*

2.1. Генетическая дифференциация и родственные отношения таксонов подсемейства

Opisthocentrinae

К настоящему времени известно 6 родов и 12 видов подсемейства *Opisthocentrinae* (Eschmeyer, 2014). Ареал родов *Askoldia*, *Kasatkia*, *Opisthocentrus* и *Pholidapus* находится на северо-западе Пацифики – в Охотском и Японском морях, у Тихоокеанского побережья Курильских островов и острова Хоккайдо; *Opisthocentrus* встречается еще и в Беринговом море. Виды родов *Lumpenopsis* и *Plectobranhus* распространены в северо-восточной части Тихого океана – у берегов Калифорнии и Британской Колумбии (Mecklenburg, Sheiko, 2004).

Основой для данного раздела послужила наша работа (Черешнев и др., 2011), посвященная комплексному молекулярно-генетическому и сравнительно-морфологическому изучению родов *Opisthocentrus*, *Pholidapus* и *Askoldia*. Нуклеотидные последовательности участков митохондриальных генов COI, цитохрома b, 16S рРНК и ядерных генов RNF213,

родопсина проанализированы у 15 экземпляров, гена RAG1 – у 9 особей от 5 видов из 3 родов подсемейства Opisthocentrinae. Представители подсемейства собраны в Охотском (Тауйская губа, Притауйский район, Шантарские о-ва, Сахалин) и Японском (Приморье) морях (таблица А.1). При реконструкции филогенетических деревьев в качестве внешней группы использованы: для оценки монофилии подсемейства – виды из родственных подсемейств Chirolophinae (*C. japonicus*), Alectriinae (*A. alectrolophus*), Stichaeinae (*E. praecisus*) и Lumpeninae (*A. mackayi*); для укоренения деревьев – *Bathymaster derjugini* и *Eleginops maclovinus*.

Сравнительный анализ нуклеотидных последовательностей митохондриальных и ядерных генов показал наличие у отдельных видов подсемейства Opisthocentrinae идентифицирующих таксон-специфичных мутаций в генах COI, 16S рРНК, родопсина и RAG1 (таблицы 9, 16, 25, 29). У всех видов рода *Opisthocentrus* обнаружено по одной замене в генах 16S рРНК, родопсина и RAG1; каждый вид этого рода отличается одна мутация в гене RAG1. Виды рода *Askoldia* характеризуют две замены в гене COI, а также по одной мутации в генах 16S рРНК и родопсина. Род *Pholidapus* маркируют два мутационных изменения – в генах COI и родопсина. В последовательностях митохондриального гена 16S рРНК, ядерных генов родопсина и RAG1 зафиксировано по одной мутации, общей для всех таксонов подсемейства Opisthocentrinae и отличающей их от других подсемейств стихеевых рыб.

Таблица 45. Значения р-дистанций (в %) между комбинированными нуклеотидными последовательностями генов COI, цитохрома b, 16S рРНК мтДНК и RNF213, родопсина яДНК таксонов подсемейства Opisthocentrinae семейства Stichaeidae

Вид	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
1 <i>O. ocellatus</i> (1097)																				
2 <i>O. ocellatus</i> (1449)	0.5																			
3 <i>O. tenuis</i> (1145)	1.6	1.6																		
4 <i>O. tenuis</i> (1146)	1.6	1.7	0.1																	
5 <i>O. tenuis</i> (1147)	1.6	1.6	0	0.1																
6 <i>O. tenuis</i> (1148)	1.6	1.6	0.1	0.1	0.1															
7 <i>O. zonope</i> (1151)	3.5	3.5	3.6	3.6	3.6	3.6														
8 <i>O. zonope</i> (1152)	3.6	3.5	3.7	3.7	3.7	3.7	0.1													
9 <i>O. zonope</i> (1153)	3.6	3.5	3.7	3.7	3.7	3.7	0.1	0.1												
10 <i>A. variegata</i> (326)	5.1	4.9	5.2	5.2	5.2	5.2	5.2	5.2	5.2											
11 <i>A. variegata</i> (1465)	5.1	5.0	5.2	5.2	5.2	5.2	5.2	5.2	5.3	0.1										
12 <i>A. variegata</i> (1470)	5.1	5.0	5.2	5.2	5.2	5.2	5.2	5.2	5.3	0.2	0.1									
13 <i>A. variegata</i> (1471)	5.2	5.1	5.3	5.3	5.3	5.3	5.3	5.3	5.3	0.3	0.2	0.1								
14 <i>P. dybowskii</i> (1314)	5.0	4.9	5.4	5.4	5.4	5.5	4.9	5.0	5.0	4.3	4.3	4.3	4.3							
15 <i>P. dybowskii</i> (1402)	5.1	5.0	5.6	5.6	5.6	5.6	5.1	5.1	5.1	4.4	4.4	4.4	4.4	0.3						
16 <i>E. praecisus</i> (704)	7.1	7.0	7.5	7.5	7.5	7.5	7.5	7.5	7.5	7.2	7.2	7.2	7.2	7.2	7.4					
17 <i>C. japonicus</i> (1155)	8.5	8.7	8.8	8.8	8.8	8.8	8.8	8.8	8.9	8.3	8.3	8.3	8.3	8.3	8.4	7.3				
18 <i>A. alectrolophus</i> (1439)	8.1	8.1	8.6	8.7	8.6	8.6	8.3	8.3	8.3	7.7	7.7	7.7	7.7	7.4	7.5	7.4	7.7			
19 <i>A. mackayi</i> (1420)	7.8	7.8	8.1	8.1	8.1	8.1	7.4	7.4	7.5	7.0	7.0	6.9	6.9	6.9	7.0	7.4	8.0	7.9		
20 <i>B. derjugini</i>	7.8	7.9	8.1	8.1	8.1	8.2	7.5	7.5	7.5	7.7	7.7	7.7	7.7	7.6	7.8	7.9	8.3	8.1	7.5	
21 <i>E. maclovinus</i>	15.8	15.8	16.1	16.1	16.1	16.2	15.6	15.7	15.7	15.3	15.3	15.3	15.4	15.5	15.6	15.2	15.8	16.3	15.4	15.2

Оценки р-дистанций объединенных нуклеотидных последовательностей митохондриальных и ядерных генов (таблица 45) изменяются от 0.1 до 0.5% в пределах видов, от 1.6 до 3.7% между видами одного рода и от 4.3 до 5.6% между родами подсемейства *Opisthocentrinae*. Топология консенсусных филогенетических деревьев (рисунки 25, Б.11, Б.12) свидетельствует об однородности каждого из изученных родов, а также о монофилии всего подсемейства *Opisthocentrinae*.

2.1.1. Род *Opisthocentrus*

Род *Opisthocentrus* с типовым видом *Centronotus quinquemaculatus* (синоним *Opisthocentrus ocellatus*) описан (Кнер, 1868) предположительно из залива Де-Кастри Японского моря. В настоящее время известно 3 вида рода: *O. ocellatus*, *O. tenuis* и *O. zonope* (Eschmeyer, 2014). *O. ocellatus* широко распространен в Охотском море, в Японском море – от Татарского пролива до Корейского п-ва, в Беринговом море – в водах Анадырского залива, в Тихом океане – у юго-восточной Камчатки и Курильских о-вов. *O. tenuis* обитает в Японском море – заливе Петра Великого и по всему побережью Приморья, а также у тихоокеанского побережья – от острова Хоккайдо до центральной части острова Хонсю. Ареал *O. zonope* расположен в Японском море от Татарского пролива до Кореи и в Тихом океане у южных Курильских о-вов (Mecklenburg, Sheiko, 2004; Fedorov, 2004).

Виды рода *Opisthocentrus* отличаются от остальных родов *Opisthocentrinae* по числу межглазничных пор и жаберных тычинок, окраске спины, началу анального плавника, размерам взрослых особей (Макушок, 1958, 1961 в; Линдберг, Красюкова, 1975; Рутенко, Иванков, 2009; Amaoka et al., 1977; Shiogaki, 1984; The Fishes ..., 1984; Mecklenburg et al., 2002; Fishes ..., 2002; Черешнев и др., 2011).

В исследовании род *Opisthocentrus* представлен 3 видами: *O. ocellatus* (2 экз.) собран в районе о. Талан и Шантарских о-вов Охотского моря, *O. tenuis* (4 экз.) и *O. zonope* (3 экз.) – в заливе Петра Великого Японского моря (таблица А.1). У опистоцентров обнаружена внутривидовая изменчивость: для *O. tenuis* и *O. zonope* средние оценки р-дистанций по комбинированному ДНК составляют 0.08 и 0.1% (таблица 45). Для *O. ocellatus*, несмотря на минимальное количество экземпляров, характерна более существенная внутривидовая изменчивость: 0.8% по генам мтДНК (таблица А.12) и 0.5% по объединенным ДНК-последовательностям (таблица 45). Это связано с тем, что изученные образцы *O. ocellatus* выловлены в значительно удаленных точках Охотского моря – в северной части у о. Талан и в западной части у Шантарских о-вов (о. Феклистова).

Сравнения видов рода *Opisthocentrus* определяют близкое родство *O. ocellatus* и *O. tenuis*, которые отличаются в среднем на 2.5% по мтДНК, на 0.3% по яДНК и на 1.6% по объединенным ДНК. Уровень дифференциации этих видов от *O. zonope* гораздо значительнее и практически одинаковый. Оценки р-дистанций по генам мтДНК составляют 5.6% между *O. ocellatus* и *O. zonope*, 5.7% между *O. tenuis* и *O. zonope*. По ядерным генам *O. zonope* отличается от *O. ocellatus* и *O. tenuis* на 0.4 и 0.6%, соответственно. Генетические расстояния *O. ocellatus* / *O. zonope* и *O. tenuis* / *O. zonope* на основе комбинированных ДНК – 3.5 и 3.7%, соответственно (таблицы 45, А.12). Топология всех реконструированных деревьев (рисунки 25, Б.11, Б.12) на высоком уровне достоверности подтверждает генетическое сходство *O. ocellatus* с *O. tenuis* (94/98/1, 96/98/1, 94/92/0.98) и обособление от них *O. zonope* (93/97/1, 94/96/1, 98/94/1). Виды рода *Opisthocentrus* образуют один кластер, в котором сначала объединяются типы ДНК *O. tenuis* и *O. ocellatus*, а затем к ним присоединяется *O. zonope*.

Такие результаты в полной мере соответствуют морфологическим данным. *O. zonope* резко выделяется среди видов рода *Opisthocentrus* по некоторым счетным признакам и характеру окраски. У него, по сравнению с *O. tenuis* и *O. ocellatus*, заметно меньше лучей в непарных плавниках, позвонков (общее число и в каждом отделе), нет зубов на сошнике, более сильное очешуение головы, обычно 4 пятна на спинном плавнике и 4 темные поперечные полосы на верху головы между рылом и началом спинного плавника, темная вертикальная полоска у основания хвостового плавника, равные по длине грудной и хвостовой плавники, самая малая предельная длина тела (таблица 46: Черешнев и др., 2011). *O. tenuis* и *O. ocellatus* более сходны друг с другом, чем каждый из них с *O. zonope*. У них близкое число лучей в анальном и грудном плавниках, позвонков, парапофизарных перемычек, жаберных тычинок; имеются зубы на сошнике; одинаковое очешуение головы; сходная топография начала анального плавника и предельная длина тела. Но у *O. tenuis* больше лучей в спинном плавнике и пятен на нем, а также отсутствуют «глазки» на этих пятнах; на рыле хорошо заметное, довольно крупное белое пятно; нет поперечных полосок по верху головы; самые короткие в роде *Opisthocentrus* грудные плавники (меньше длины хвостового плавника) (Макушок, 1958, 1961 в; Линдберг, Красюкова, 1975; Рутенко, Иванков, 2009; Amaoka et al., 1977; Shiogaki, 1984; The Fishes ..., 1984; Mecklenburg et al., 2002; Fishes ..., 2002; Черешнев и др., 2011).

Таблица 46. Морфологические признаки видов родов *Opisthocentrus*, *Askoldia* и *Pholidapus* подсемейства Opisthocentrinae

Признаки	Виды				
	<i>O. ocellatus</i>	<i>O. zonope</i>	<i>O. tenuis</i>	<i>A. variegata</i>	<i>P. dybowskii</i>
Число колючих лучей в спинном плавнике	(50) 54-60 (63)	48-53 (55)	59-63	(57) 59-65 (68)	60-66
Число колючих (римские цифры) и мягких ветвистых лучей в анальном плавнике	I-II (31) 33-39 (42)	II 30-34 (37)	II 35-39 (41)	II 33-36 (39)	II 38-41 (43)
Число лучей в грудном плавнике	18-21	19-21	18-21	20-23	17-19
Число лучей в брюшном плавнике	нет	нет	нет	I 3	нет
Число туловищных позвонков	21-23	19-20	22-23	23-24	23-25
Число хвостовых позвонков	39-44	36-38	41-44	40-42	43-46
Общее число позвонков	61-67	56-58	64-67	63-66	66-70
Число парапофизарных перемычек туловищных позвонков	7-9	7-8	7-9	7-9	8-10
Число жаберных тычинок	12-18	13-16	(14) 16-19 (21)	19-21	16-21
Зубы на сошнике	есть	нет	есть	есть	есть
Очешуение головы	есть	есть	есть	есть	нет
Число межглазничных пор	2-4 (чаще 3)	3	3-4 (чаще 3)	5	5-8 (чаще 5)
Число пор в затылочной комиссуре	3-5 (чаще 3)	3	3-5 (чаще 3)	3	3-10 (чаще 7)
Величина задних верхнечелюстных зубов	Не крупнее остальных верхнечелюстных зубов				Заметно крупнее остальных зубов
Число и расположение темных пятен на спинном плавнике (у взрослых рыб)	4-7 (чаще 5)	4-5 (чаще 4)	5-8 (чаще 6)	Пятен нет, есть широкая продольная черная полоса	0-5 (чаще 1-2); только в передней части плавника
Белое овальное пятно на верхней поверхности рыла	нет	нет	есть	нет	нет
Число поперечных черных полос наверху головы между рылом и началом спинного плавника	4 (между передними, задними краями глаз, на затылке и перед D)		нет	нет	нет
Начало анального плавника под n-лучом спинного плавника	21-23	20-21	22-24	24-26	24-26
Длина грудного плавника в % от длины хвостового плавника (среднее)	112.2-126.5 (118.5)	100.0-104.8 (101.6)	75.0-86.5 (82.1)	120.6-130.5 (125.5)	119.2-131.4 (125.2)
Предельная длина, см	20.0	12.5	16.0	45.0	46.0

Примечание. В скобках для числа лучей в спинном и анальном плавниках, и для числа жаберных тычинок отмечены крайние значения, вызывающие сомнения, из следующих работ: Макушок, 1958; Линдберг, Красюкова, 1975; Рутенко, Иванков, 2010; Fishes ..., 2002.

2.1.2. Род *Askoldia*

Род *Askoldia* с типовым видом *A. variegata* описан (Павленко, 1910) из района о. Аскольд залива Петра Великого (Японское море). Он распространен в северной части Охотского моря до тихоокеанского побережья Хоккайдо и в Японском море до залива Петра Великого.

Существует несколько взглядов на систематический состав рода. В ревизии стихеевых рыб Макушок (1958) определил *Askoldia* как монотипический род, содержащий вид *A. variegata* с подвидами *A. variegata variegata* Soldatov, 1927 и *A. variegata knipowitchii* Pavlenko, 1910. Такая точка зрения была поддержана некоторыми отечественными (Линдберг, Красюкова, 1975; Соколовская и др., 1998; Новиков и др., 2002) и зарубежными (Amaoka et al., 1977, 1995; Fishes of Japan..., 2002) авторами. Другие исследователи считают эти подвиды самостоятельными видами, ареалы которых не перекрываются: вид *A. variegata* обитает только в Японском море (залив Петра Великого), *A. knipowitchii* – в Охотском море (заливы Анива и Терпения, Шантарские о-ва, о. Завьялова, о. Недоразумения, о. Спафарьева, Тауйская губа) и с тихоокеанской стороны северных Курил и юго-восточной Камчатки (Шейко, Федоров, 2000; Федоров и др., 2003; Fedorov, 2004). В соответствии с еще одним мнением, род *Askoldia* включает единственный вид *A. variegata*, без разделения на подвиды (Mecklenburg, Sheiko, 2004; Eschmeyer, 2014).

В нашем исследовании род *Askoldia* представлен 4 экземплярами вида *A. variegata*. Они пойманы на широком протяжении ареала вида, в четырех точках северо-западной части Тихого океана: в Японском море – залив Петра Великого и побережье северного Приморья, в Охотском море – Шантарские о-ва (о. Феклистова) и Притауйский район (таблица А.1). Сравнительный анализ нуклеотидных последовательностей митохондриальных и ядерных генов показывает существование различий между экземплярами *A. variegata*. Оценки р-дистанций варьируют от 0 до 0.3% по мтДНК, от 0 до 0.2% по яДНК, от 0.1 до 0.3% по объединенным ДНК, составляя в среднем 0.18, 0.1 и 0.17%, соответственно (таблицы 45, А.12). Вероятно, проявление внутривидовой генетической изменчивости объясняется тем, что изученные особи вида собраны в географически разобщенных регионах. Типы мтДНК *A. variegata* из Японского моря отличаются от образцов из Охотского моря на 0.25%, в то время как охотоморские экземпляры из Притауйского района и о. Феклистова отличаются на 0.1%, а япономорские *A. variegata* из залива Петра Великого и побережья северного Приморья полностью идентичны. Аналогичная внутривидовая дифференциация наблюдается и по комбинированным ДНК-последовательностям. Топология деревьев, построенных на основе филогенетического анализа митохондриальных генов (рисунок Б.11) и объединенных ДНК (рисунок 25), подтверждает

генетическую изменчивость *A. variegata*, связанную с пространственным распределением вида. Типы ДНК *A. variegata* из Охотского и Японского морей образуют две группы в соответствии с общностью места обитания, и эта кластеризация поддерживается высокими оценками достоверности (98/97/1 и 94/97/1 на рисунках Б.11 и 25, соответственно). Необходимо отметить, что полученные значения генетических расстояний между экземплярами *A. variegata* из разных областей ареала – очень низкие для разделения на два вида, *A. variegata* и *A. knipowitchii*, и даже на два подвида, *A. v. variegata* и *A. v. knipowitchii*. Скорее всего, в данном случае можно говорить о существовании географических форм *A. variegata*.

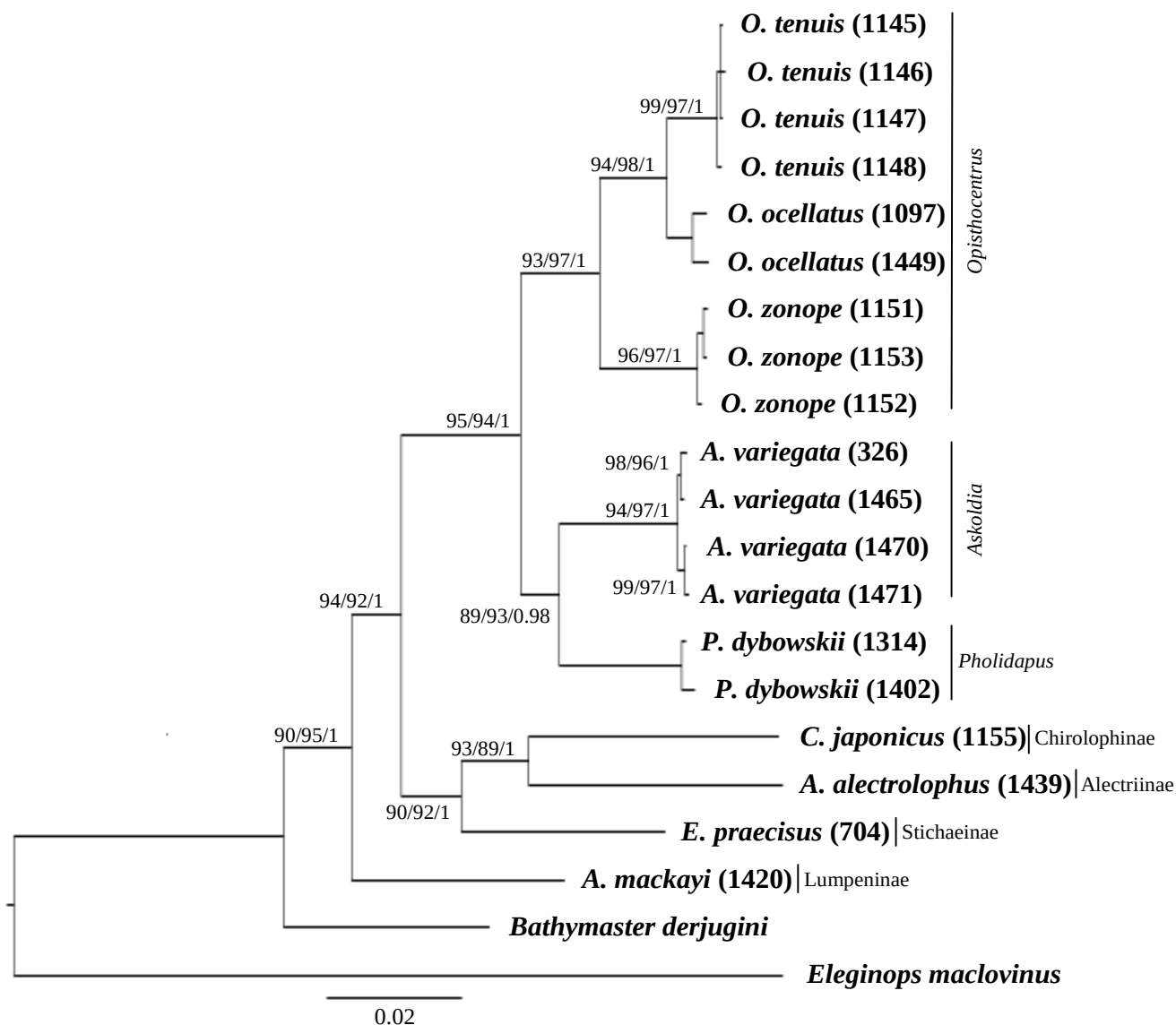


Рисунок 25. Филогенетическое дерево таксонов подсемейства Opisthocentrinae семейства Stichaeidae по данным об объединенных нуклеотидных последовательностях генов COI, цитохрома b, 16S рРНК мтДНК и RNF213, родопсина ядерной ДНК. Приведены бутстрэп-поддержки (% от 1000 реплик) для МР- и ML-деревьев, а также оценки апостериорной вероятности для ВА-дерева (МР/ML/ВА). В основе реконструкции – ВА-дерево

2.2. Система подсемейства *Opisthocentrinae*

Проводя ревизию стихеевых рыб, Макушок (1958) выделил в составе подсемейства *Opisthocentrinae* группу близкородственных, наиболее специализированных родов *Askoldia* – *Opisthocentrus*. Первый род – монотипический и содержит вид *A. variegata*. В род *Opisthocentrus* в качестве синонима был включен *Pholidapus dybowskii*, а вид *O. zonope*, хотя и рассматривался как южная форма *O. ocellatus*, оставлен в ранге самостоятельного вида. Таким образом, в роде *Opisthocentrus*, согласно Макушку (1958), присутствовали виды *O. dybowskii*, *O. ocellatus* и *O. zonope*. В 1897 г. из Вулканического залива (тихоокеанская сторона Хоккайдо) описан еще один вид рода *Opisthocentrus* – *O. tenuis* (Bean, Bean, 1897). Однако, поскольку Шмидт (1904) свел его в синонимию *O. ocellatus*, он отсутствовал в списках рыб ранних (Шмидт, 1904; Солдатов, Линдберг, 1930; Таранец, 1937) и более поздних (Шмидт, 1950; Макушок, 1958; Линдберг, Красюкова, 1975; Шейко, 1983; Новиков и др., 2002) работ по систематике и фауне рыб дальневосточных морей России. Достоверные находки *O. tenuis* были сделаны в заливе Петра Великого лишь в 1996 г. (Ябэ и др., 1997), и с тех пор он указывается в списках рыб России и этого района Японского моря (Соколовская и др., 1998; Соколовский и др., 2007, 2009; Fedorov, 2004). Японские ихтиологи, напротив, всегда считали *O. tenuis* самостоятельным видом, распространенным в прибрежных водах островов Хоккайдо и Хонсю с океанической и япономорской сторон (The Fishes..., 1984; Shiogaki, 1984; Amaoka et al., 1995; Fishes of Japan..., 2002).

Объем и систематический состав группы *Askoldia* – *Opisthocentrus*, предложенные Макушом (1958), были приняты отечественными (Линдберг, Красюкова, 1975; Лаврова, 1990) и частично японскими исследователями, включавшими *Pholidapus* в синонимию рода *Opisthocentrus* (The Fishes..., 1984). Такая ситуация существовала до ревизии родов *Pholidapus* и *Opisthocentrus*, проведенной Шиогаки (Shiogaki, 1984), в которой был восстановлен род *Pholidapus* и обоснована видовая самостоятельность всех трех видов рода *Opisthocentrus* – *O. ocellatus*, *O. zonope* и *O. tenuis*. Род *Askoldia* этим автором не рассматривался, по-видимому, из-за отсутствия проблемы с его таксономическим статусом. Таким образом, новый состав группы *Askoldia* – *Opisthocentrus* дополнился родом *Pholidapus* и включал следующие виды: *A. variegata*, *P. dybowskii*, *O. ocellatus*, *O. zonope* и *O. tenuis*. В таком виде перечисленные таксоны вошли в новейшие сводки по фауне рыб дальневосточных морей России и сопредельных вод (Ябэ и др., 1997; Соколовская и др., 1998; Шейко, Федоров, 2000; Федоров и др., 2003; Соколовский и др., 2007, 2009; Amaoka et al., 1995; Fedorov, 2004; Fishes of Japan..., 2002; Mecklenburg, Sheiko, 2004).

Недавно была опубликована статья, в которой на основе статистического анализа морфологических признаков подтверждена таксономическая обособленность *O. ocellatus*, *O. zonope*, *O. tenuis*, а род *Pholidapus* вновь сведен в синонимию рода *Opisthocentrus* (Рутенко, Иванков, 2009). Авторы посчитали, что отличия в строении сейсмодатчика головы при большом сходстве по остальным признакам не дают основания для выделения *Pholidapus* в отдельный род.

Молекулярно-генетический анализ, проведенный в представленной работе, позволил получить однозначную картину взаимоотношений таксонов подсемейства *Opisthocentrinae*. Сравнение нуклеотидных последовательностей митохондриальных и ядерных генов показывает, что уровень дивергенции между родами подсемейства варьирует не очень существенно: по мтДНК – от 6.3 до 8.6%, по яДНК – от 0.5 до 1.2%, по объединенным ДНК – от 4.3 до 5.6% (таблицы 45, А.12). Минимальные различия обнаружены между родами *Askoldia* и *Pholidapus*: средняя оценка р-дистанций между их мтДНК составляет 6.5%, между комбинированными последовательностями – 4.4%. Отличия рода *Opisthocentrus* от родов *Askoldia* и *Pholidapus* больше и примерно одинаковы. По митохондриальным генам пары родов *Opisthocentrus* / *Pholidapus* и *Opisthocentrus* / *Askoldia* находятся на генетическом расстоянии 7.9 и 8.2%; по объединенным ДНК – 5.3 и 5.2%, соответственно. Сравнение по генам яДНК дает несколько иные результаты. Дифференциация между *Askoldia* и *Opisthocentrus* оказывается ниже (0.7%) , чем между парами родов *Opisthocentrus* / *Pholidapus* (1.14%) и *Askoldia* / *Pholidapus* (1.2%).

На филогенетических деревьях, реконструированных по генам мтДНК (рисунок Б.11) и объединенным последовательностям (рисунок 25), виды рода *Opisthocentrus* образуют один кластер, в котором сначала объединяются *O. tenuis* и *O. ocellatus*, а затем к ним присоединяется *O. zonope*. Второй кластер состоит из микрокластеров *Askoldia* и *Pholidapus*, равноудаленных от кластера *Opisthocentrus*. Генетические дистанции между группами *Opisthocentrus* и *Askoldia* – *Pholidapus* составляют в среднем 8.1 и 5.2% по мтДНК и объединенной ДНК, соответственно. На дереве, построенном по генам яДНК (рисунок Б.12), положение и структура кластера рода *Opisthocentrus* такая же, как на предыдущих деревьях. Но, в отличие от «митохондриального» и «комбинированного» филогенетических деревьев, на этом дереве роды *Askoldia* и *Pholidapus* общего кластера не образуют – сначала к кластеру *Opisthocentrus* присоединяется *Askoldia*, затем *Pholidapus*. Последний род отличается от группы *Opisthocentrus* – *Askoldia* на 1.17%. Однако, образование общего кластера родов *Opisthocentrus* и *Askoldia* имеет низкую поддержку (68/62/0.92), и значит данная ассоциация типов ДНК не может считаться надежной. В целом, высокие оценки устойчивости узлов ветвлений филогенетических деревьев позволяют

рассматривать представленные схемы взаимосвязей ДНК подсемейства *Opisthocentrinae* как статистически достоверные.

Молекулярно-генетические результаты хорошо согласуются с морфологическими данными. В таблице 46 представлены морфологические признаки всех видов родов *Opisthocentrus*, *Askoldia* и *Pholidapus*. Значения счетных признаков у изученных экземпляров видов не выходят за пределы крайних значений, известных из литературных данных, поэтому они рассматриваются вместе.

Род *Askoldia* морфологически близок к роду *Opisthocentrus*, они отличаются лишь отсутствием брюшных плавников у *Opisthocentrus*. В ряду *Askoldia* – *Opisthocentrus* – *Pholidapus* наблюдается последовательное уменьшение степени очешуения головы. Максимальное очешуение характерно для рода *Askoldia*, у которого, по нашим данным, чешуя имеется на жаберных лучах, истмусе, нижней челюсти, жаберных крышках, под глазами и на верхней поверхности головы, доходя до передних пор носового канала. В роде *Opisthocentrus* самое сильное очешуение головы у *O. zonope* – чешуйный покров по верху головы достигает передних краев глаз; у *O. ocellatus* и *O. tenuis* – только задних межглазничных пор. У рода *Pholidapus* на голове чешуи нет. Кроме отмеченных выше признаков, *Askoldia* хорошо дифференцируется от *Opisthocentrus* и *Pholidapus* по большему числу лучей в грудном плавнике и характеру окраски спинного плавника взрослых рыб (таблица 46). К этому следует добавить уникальные элементы окраски туловища – под спинным плавником расположен ряд из 5-8 круглых темных пятен, которые окружены широкими светлыми ободками, а на боках тела – «леопардовый» рисунок из светлых и темных пятен. Весь комплекс перечисленных признаков можно рассматривать как «разрыв» между *Askoldia*, с одной стороны, *Opisthocentrus* и *Pholidapus*, с другой.

При попарном сравнении родов выступают дополнительные признаки и комбинации признаков. Так от рода *Opisthocentrus* род *Askoldia* отличается большим числом туловищных позвонков и жаберных тычинок, пятью межглазничными порами в сейсмодатированной системе головы, отсутствием черных поперечных полосок на верхней поверхности головы, началом анального плавника под 24-26 лучом спинного плавника, существенно большей максимальной длиной тела. По сравнению с *Pholidapus* у рода *Askoldia* меньше общее число позвонков, неувеличенные задние зубы на верхней челюсти, три поры в затылочной комиссуре. Отличия рода *Opisthocentrus* заключаются в меньшем числе межглазничных пор: у *Opisthocentrus* их три против пяти – у *Askoldia* и *Pholidapus* (таблица 46).

При включении *Pholidapus* в синонимию *Opisthocentrus* Макушок (1958) указал, что эти роды различаются только отсутствием чешуи на голове у *Pholidapus*, тогда как остальные отличительные признаки – «бесспорно видовые». Вместе с тем, Макушок (1958) отметил

существенный «разрыв» между родом *Pholidapus* и другими таксонами надсемейства Stichaeoidea (включая Opisthocentrinae) по наличию на верхней челюсти сильно увеличенных последних зубов, значительно превосходящих по размерам остальные верхнечелюстные зубы. Подобная особенность не встречается больше в подотряде Zoarcoidei (Anderson, 1994; наши данные), поэтому достаточно только одного этого признака для обоснования родового статуса *Pholidapus*. Кроме того, *Pholidapus* отличается от *Opisthocentrus* по количеству лучей в непарных плавниках, числу позвонков (туловищных, хвостовых и общему) и парапофизарных перемычек туловищных позвонков, межглазничных пор и пор в затылочной комиссуре, очешуению головы, числу и расположению темных пятен на спинном плавнике, началу анального плавника, предельным размерам тела (таблица 46). *Pholidapus* также характеризуется однотонной окраской туловища и своеобразным рисунком спинного плавника, состоящим из темных, вытянутых, крупных и мелких пятен количеством 12-15.

Род *Opisthocentrus* представляет собой компактную группу видов, четко дифференцированную от родов *Askoldia* и *Pholidapus*. К общим морфологическим признакам, присутствующим у всех трех видов рода и отличающим их от *Askoldia* и *Pholidapus*, относятся следующие: три межглазничные поры, три поры в затылочной комиссуре (отличие только от *Pholidapus*), меньшее количество жаберных тычинок, равномерно расположенные вдоль спинного плавника 4-8 темных круглых пятен, наличие 2-4 темных поперечных полосок на верху головы, начало анального плавника под 20-24 лучом спинного, существенно меньшие размеры взрослых рыб (таблица 46).

Таким образом, с использованием молекулярно-генетического и сравнительно-морфологического анализа получены следующие выводы о таксономическом статусе и родственных отношениях видов и родов подсемейства Opisthocentrinae. Внутри рода *Opisthocentrus* самими близкими являются виды *O. ocellatus* и *O. tenuis*, а *O. zonope* значительно отличается от них. Низкие значения генетических расстояний между представителями *A. variegata* из разных областей ареала указывают на систематическое единство этого вида и не подтверждают его разделение не только на виды, но и на подвиды; вероятнее всего, можно говорить о двух географических формах *A. variegata* – южной *A. v. variegata* (Японское море) и северной *A. v. knipowitchii* (Охотское море). Уровень генетической и морфологической дифференциации не позволяет рассматривать *Pholidapus* в составе рода *Opisthocentrus*; *Pholidapus* существенно обособлен от *Opisthocentrus* и является самостоятельным родом подсемейства Opisthocentrinae. Роды *Pholidapus* и *Askoldia* более сходны друг с другом, чем с родом *Opisthocentrus*. Каждый из изученных родов однороден, а подсемейство Opisthocentrinae в целом представляет собой монофилетическую группу.

3. Подсемейство Lumpeninae

3.1. Генетическая дифференциация и родственные отношения подсемейства Lumpeninae

По последним данным, согласно электронной версии Каталога рыб (Eschmeyer, 2014), подсемейство Lumpeninae включает 11 видов из 8 родов – *Acantholumpenus*, *Anisarchus*, *Leptoclinus*, *Lumpenella*, *Lumpenus*, *Neolumpenus*, *Poroclinus* и *Xenolumpenus*. Виды подсемейства распространены в арктических морях, северной и северо-западной частях Тихого и Атлантического океанов; горизонтальное распространение большинства видов находится ниже границы отлива на глубинах до 200 м (Mecklenburg, Sheiko, 2004).

В работе подсемейство представлено 6 видами из 6 родов: *Acantholumpenus mackayi*, обитающим в Арктике от моря Бофорта до залива Аляска, в Охотском и Японском морях; *Anisarchus medius*, имеющим циркумполярный ареал (Арктика, северные Пацифика и Атлантика); *Leptoclinus maculatus*, населяющим Баренцево, Белое, Берингово, Охотское, Японское моря и тихоокеанское побережье юго-восточной Камчатки и Курил; *Lumpenella longirostris*, живущим преимущественно в северной Пацифике от юго-восточной Аляски до северной Японии; *Lumpenus sagitta*, распространенным в Беринговом, Охотском и Японском морях; *Xenolumpenus longipterus*, описанным недавно из Японского (Хоккайдо и северное Приморье) и Охотского (южные Курильские о-ва) морей (Mecklenburg, Sheiko, 2004; Fedorov, 2004; Shinohara, Yabe, 2009; Земнухов и др., 2013).

Нуклеотидные последовательности участков митохондриальных генов COI, цитохрома b, 16S рРНК, ядерных генов RNF213 и родопсина проанализированы у 14 экземпляров от 6 видов из 6 родов, RAG1 – у 5 экземпляров от 4 видов из 4 родов подсемейства Lumpeninae. Представители подсемейства пойманы в Охотском море: Тауйской губе, Притауйском районе, Ульбанском заливе, у южных Курильских о-вов, на шельфе западной Камчатки (таблица А.1). При реконструкции филогенетических деревьев в качестве внешней группы использованы: для оценки монофилии подсемейства – виды из близкородственных подсемейств Chirolophinae (*C. japonicus*), Alectriinae (*A. alectrolophus*), Stichaeinae (*E. praecisus*) и Opisthocentrinae (*O. ocellatus*); для укоренения деревьев – *Bathymaster derjugini* и *Eleginops maclovinus*.

Филогенетические деревья получены на основе анализа генов мтДНК (рисунок Б.13), яДНК (рисунок Б.14), комбинированного анализа (рисунок 26). В таблицах 48 и А.13 даны значения р-дистанций между комбинированными ДНК, в таблицах 47 и А.14 – отдельно по генам мтДНК и яДНК видов подсемейства Lumpeninae.

Сравнительный анализ нуклеотидных последовательностей митохондриальных и ядерных генов показал наличие у представителей подсемейства Lumpeninae нуклеотидных

замен, идентифицирующих таксоны (таблицы 9, 13, 16, 25, 29). В последовательностях генов COI и цитохрома b мтДНК обнаружено по одной мутации, отличающей род *Acantholumpenus*; в гене 16S рПНК – мутация для рода *Leptoclinus*. В последовательностях генов яДНК выявлены шесть мутационных изменений для *Acantholumpenus* (по три в генах родопсина и RAG1) и одно – для рода *Anisarchus* (в гене родопсина). В последовательностях ядерных генов найдены общие для изученных таксонов подсемейства мутации, отличающие их от представителей других подсемейств стихеевых рыб и всего подотряда Zoarcoidei: в гене родопсина – три, в гене RAG1 – два нуклеотидных изменения.

Между экземплярами в пределах видов *A. mackayi*, *L. maculatus* и *A. medius* обнаружен полиморфизм нуклеотидных последовательностей ДНК. Для *L. maculatus* характерны самые высокие оценки р-дистанций, которые варьируют от 0.4 до 0.8% по генам мтДНК, 0.1% по яДНК (таблица А.14) и от 0.3 до 0.5% по объединенным ДНК (таблица А.13). Уровни изменчивости внутри двух других видов несколько ниже. У особей *A. mackayi* различия выявлены только по генам яДНК – среднее генетическое расстояние составляет 0.2%. Для *A. medius* р-дистанции меняются от 0 до 0.3% по митохондриальным генам, от 0.1 до 0.4% по ядерным генам и от 0.1 до 0.3% по объединенным ДНК. Дифференциация между изученными представителями *A. mackayi*, *L. maculatus* и *A. medius* не связана с пространственным распределением и географической подразделенностью этих видов: экземпляры, собранные из одного и разных мест обитания, отличаются практически одинаково.

Судя по величинам р-дистанций между нуклеотидными последовательностями митохондриальных и ядерных генов, расстояния в пределах подсемейства Lumpeninae варьирует незначительно. Так, по мтДНК они меняются от 6.2% между *A. medius* и *L. longirostris* до 8% между *L. maculatus* и *A. mackayi*; по яДНК – от 0.7% между *L. longirostris* и *L. maculatus* до 1.9% между *A. mackayi* и *A. medius*, *X. longipterus*, *L. longirostris*; по объединенным ДНК – от 4% между *A. medius* и *L. longirostris* до 5.5% между *A. mackayi* и *L. maculatus* (таблицы А.13, А.14). Генетические расстояния между объединенными нуклеотидными последовательностями ДНК таксонов разного уровня подсемейства Lumpeninae составляют: от 0.1 до 0.3% в пределах видов и от 4 до 5.3% между родами.

Максимальный вклад в изменчивость мтДНК подсемейства Lumpeninae вносит род *Leptoclinus*, который дифференцирован от других родов в среднем на 7.7%. Значительно все же он отличается от *Acantholumpenus* и *Xenolumpenus* – на 8%. Генетические расстояния между *Leptoclinus* и *Lumpenus* оцениваются в 7.6%, между *Leptoclinus* и *Anisarchus* – 7.4%, между *Leptoclinus* и *Lumpenella* – в 7.3%. В свою очередь, род *Lumpenella* с остальными родами сходен в наибольшей степени – их разделяют в среднем 6.6% дивергенции мтДНК. Самым близким к *Lumpenella* оказывается род *Anisarchus*, средняя оценка р-дистанций между ними составляет

6.2%, а самым отдаленным – род *Leptoclinus* (7.3%). *Lumpenella* отличается от рода *Xenolumpenus* на 6.8%, от *Acantholumpenus* – на 6.5%, от *Lumpenus* – на 6.3%. Другие сравнения мтДНК каждого отдельного рода и группы родов подсемейства выглядят следующим образом: с *Lumpenus* – 6.9%, с *Acantholumpenus* – 7.1%, с *Anisarchus* – 7.1%, с *Xenolumpenus* – 7.4% (таблица 47).

Таблица 47. Средние значения р-дистанций (в %) между нуклеотидными последовательностями генов COI, цитохрома b, 16S рРНК мтДНК (ниже диагонали) и RNF213, родопсина яДНК (выше диагонали) таксонов подсемейства *Lumpeninae* семейства *Stichaeidae* (среднее $\pm$ стандартная ошибка)

		<i>Lumpenus</i>	<i>Leptoclinus</i>	<i>Acantholumpenus</i>	<i>Anisarchus</i>	<i>Xenolumpenus</i>	<i>Lumpenella</i>
<i>Lumpenus</i>	MIN		1.2	1.2	1.1	1.5	1.2
	MAX		1.3	1.7	1.4	1.5	1.2
	Среднее		1.3 $\pm$ 0.03	1.3 $\pm$ 0.09	1.2 $\pm$ 0.08	1.5 $\pm$ 0.00	1.2 $\pm$ 0.00
<i>Leptoclinus</i>	MIN	7.6		1.1	0.8	1.2	0.7
	MAX	7.7		1.7	1.2	1.3	0.8
	Среднее	7.6 $\pm$ 0.03		1.3 $\pm$ 0.08	1.0 $\pm$ 0.07	1.3 $\pm$ 0.04	0.8 $\pm$ 0.03
<i>Acantholumpenus</i>	MIN	6.3	7.9		1.1	1.4	1.4
	MAX	6.3	8.0		1.9	1.9	1.9
	Среднее	6.3 $\pm$ 0.00	8.0 $\pm$ 0.03		1.3 $\pm$ 0.08	1.5 $\pm$ 0.06	1.5 $\pm$ 0.06
<i>Anisarchus</i>	MIN	7.3	7.3	7.3		1.2	0.8
	MAX	7.3	7.7	7.3		1.5	1.1
	Среднее	7.3 $\pm$ 0.00	7.4 $\pm$ 0.03	7.3 $\pm$ 0.00		1.3 $\pm$ 0.05	0.9 $\pm$ 0.06
<i>Xenolumpenus</i>	MIN	7.1	7.9	7.5	7.4		1.2
	MAX	7.1	8.0	7.5	7.4		1.2
	Среднее	7.1 $\pm$ 0.00	8.0 $\pm$ 0.03	7.5 $\pm$ 0.00	7.4 $\pm$ 0.00		1.2 $\pm$ 0.00
<i>Lumpenella</i>	MIN	6.3	7.2	6.5	6.2	6.8	
	MAX	6.3	7.3	6.5	6.2	6.8	
	Среднее	6.3 $\pm$ 0.00	7.3 $\pm$ 0.04	6.5 $\pm$ 0.00	6.2 $\pm$ 0.00	6.8 $\pm$ 0.00	

Подобная тенденция сходства-различия родов наблюдается и по комбинированным ДНК-последовательностям: *Lumpenella* / остальные роды – 4.4%, *Lumpenus* / остальные – 4.6%, *Anisarchus* / остальные – 4.7%, *Acantholumpenus* / остальные – 4.9%, *Xenolumpenus* / остальные – 5.1%, *Leptoclinus* / остальные – 5.1% (таблица 48).

Несколько иные направления дифференциации родов подсемейства получены на основе анализа изменчивости генов яДНК. Как и в случае данных по мтДНК и объединенным последовательностям, *Lumpenella* находится ближе всего к другим родам – их разделяют 1.12% дивергенции. Но, в противовес предшествующим результатам, минимальный уровень отличий от остальных таксонов характерен также и для рода *Leptoclinus* (1.12%), а максимальные генетические расстояния от других родов обнаружены для *Acantholumpenus*. Они составляют в среднем 1.35%, с варьированием от 1.3% между типами яДНК *Acantholumpenus* и *Leptoclinus* до

1.5% между *Acantholumpenus* / *Lumpenella* и *Acantholumpenus* / *Xenolumpenus*. Оценки р-дистанций между оставшимися родами подсемейства Lumpeninae увеличиваются в ряду: *Anisarchus* / остальные – 1.2%, *Lumpenus* / остальные – 1.3%, *Xenolumpenus* / остальные – 1.4% (таблица 47).

Таблица 48. Средние значения р-дистанций (в %) между комбинированными нуклеотидными последовательностями генов COI, цитохрома b, 16S рРНК мтДНК и RNF213, родопсина яДНК таксонов подсемейства Lumpeninae семейства Stichaeidae (среднее ± стандартная ошибка)

		<i>Lumpenus</i>	<i>Leptoclinus</i>	<i>Acantholumpenus</i>	<i>Anisarchus</i>	<i>Xenolumpenus</i>
<i>Lumpenus</i>	MIN					
	MAX					
	Среднее					
<i>Leptoclinus</i>	MIN	5.0				
	MAX	5.1				
	Среднее	5.1±0.03				
<i>Acantholumpenus</i>	MIN	4.2	5.2			
	MAX	4.4	5.5			
	Среднее	4.2±0.02	5.3±0.04			
<i>Anisarchus</i>	MIN	4.8	4.7	4.8		
	MAX	5.0	5.0	5.2		
	Среднее	4.9±0.03	4.8±0.05	4.9±0.06		
<i>Xenolumpenus</i>	MIN	4.9	5.3	5.1	4.9	
	MAX	4.9	5.3	5.3	5.1	
	Среднее	4.9±0.00	5.3±0.00	5.1±0.03	5.0±0.04	
<i>Lumpenella</i>	MIN	4.3	4.6	4.5	4.0	4.6
	MAX	4.3	4.7	4.7	4.1	4.6
	Среднее	4.3±0.00	4.7±0.03	4.5±0.03	4.0±0.04	4.6±0.00

На филогенетических деревьях, реконструированных по данным о нуклеотидных последовательностях генов мтДНК (рисунок Б.13) и объединенной ДНК (рисунок 26) подсемейства Lumpeninae, порядок ветвления и кластеризации таксонов одинаковый. Базальную позицию занимает род *Xenolumpenus*, который отличается от других родов на 7.4% по мтДНК и 5.1% по объединенной ДНК. Затем обособляется кластер рода *Leptoclinus*, дивергенция которого от остальных четырех родов составляет 7.6 и 5.1% (по митохондриальной и объединенной ДНК, соответственно). За ним в виде макрокластера отделяется группа, состоящая из *Lumpenella*, *Anisarchus*, *Lumpenus* и *Acantholumpenus*. Эти роды образуют два кластера, которые дифференцированы друг от друга на 6.9% (по мтДНК) и 4.7% (по объединенной ДНК). Генетические расстояния в пределах кластера, включающего роды *Lumpenella* и *Anisarchus*, оцениваются в 6.2 и 4% (по митохондриальной и объединенной ДНК, соответственно). Значения р-дистанций внутри кластера, содержащего роды *Lumpenus* и *Acantholumpenus*, составляют 6.3% (по мтДНК) и 4.3% (по объединенной ДНК). Топология МР-деревя по объединенным данным имеет некоторые отличия – ДНК-линии родов

Acantholumpenus и *Lumpenus* последовательно присоединяются к кластеру *Lumpenella* + *Anisarchus*. Высокие оценки апостериорной вероятности и бутстрэп-анализа достоверно подтверждают образование всех группировок подсемейства Lumpeninae.

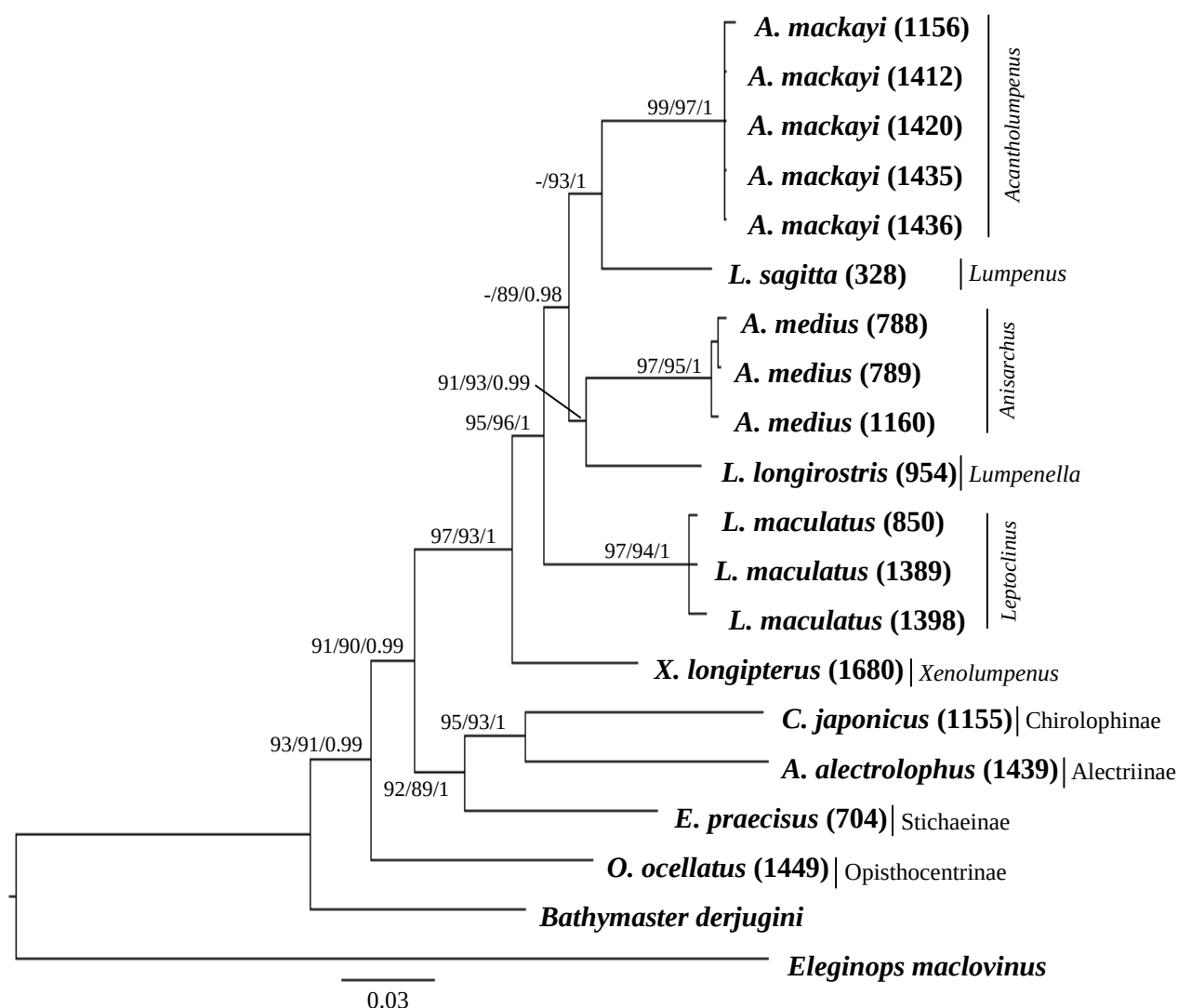


Рисунок 26. Филогенетическое дерево таксонов подсемейства Lumpeninae семейства Stichaeidae по данным об объединенных нуклеотидных последовательностях генов COI, цитохрома b, 16S рРНК мтДНК и RNF213, родопсина ядерной ДНК. Приведены бутстрэп-поддержки (% от 1000 реплик) для MP- и ML-деревьев, а также оценки апостериорной вероятности для ВА-дерева (MP/ML/ВА). В основе реконструкции – ВА-дерево. Прочерки обозначают иной порядок ветвления

Большинство узлов ветвления филогенетического дерева, построенного по данным о ядерных генах (рисунок Б.14), имеют низкую статистическую поддержку. Тем не менее, конфигурация дерева почти полностью повторяет топологию статистически надежных филогенетических схем, полученных на основе мтДНК и объединенной ДНК. Отличия состоят

в положении кластеров группы *Lumpenus* + *Acantholumpenus* и рода *Leptoclinus*. Они меняются местами, и кластер *Leptoclinus* объединяется с кластером *Lumpenella* + *Anisarchus* в общий макрокластер.

3.2. Система подсемейства Lumpeninae

В ранних работах подсемейство Lumpeninae выделялось в отдельное семейство Lumpenidae (Андрияшев, 1939; Шмидт, 1950; Jordan, 1963), которое состояло из 3-8 родов. Так Шмидт (1950) включал в это семейство роды *Lumpenus* (с 4 видами), *Lumpenella* (1 вид) и *Leptoclinus* (1 вид). По мнению Джордэна (Jordan, 1963), кроме перечисленных *Lumpenus* и *Leptoclinus*, в семейство входили роды *Anisarchus*, *Poroclinus*, *Ctenodon*, *Centroblennius*, *Leptoblennius* и *Leptogunnellus*. Позже последние 4 рода были сведены в синонимию *Leptoclinus* (*Ctenodon*) и *Lumpenus* (Макушок, 1973; Mecklenburg, Sheiko, 2004).

Макушок (1958) выделял в подсемействе Lumpeninae 6 родов: *Lumpenus* (3 вида), *Anisarchus* (2 вида), *Leptoclinus* (1 вид), *Poroclinus* (1 вид), *Acantholumpenus* (1 вид) и *Lumpenella* (1 вид). Затем были описаны и включены в Lumpeninae еще 2 рода – *Leptostichaeus* (Miki, 1985) и *Neolumpenus* (Miki et al., 1987). Таким образом, в составе подсемейства люмпеновых теперь значились 8 родов (Mecklenburg, Sheiko, 2004; Fedorov, 2004). Совсем недавно у япономорского побережья Хоккайдо (Shinohara, Yabe, 2009), а также в районе северного Приморья и у охотоморского побережья южных Курил (Земнухов и др., 2013) был обнаружен новый вид, отнесенный к подсемейству Lumpeninae – длинноперый люмпен *Xenolumpenus longipterus*. Последняя версия списка Lumpeninae (Eschmeyer, 2014) содержит 8 родов. В него включен род *Xenolumpenus*, а род *Leptostichaeus* на основании ряда морфологических признаков (Земнухов, 2012), выведен из его состава. Обособленность *Leptostichaeus* от люмпенин подтверждена и результатами молекулярно-генетического анализа (Радченко и др., 2012 б), обсуждению которых посвящен специальный раздел в данной работе.

К основным диагностическим признакам таксонов подсемейства Lumpeninae относятся следующие: отсутствие сейсмодатчиков каналов тела (боковая линия – в виде открыто сидящих невроматов), частичная редукция сейсмодатчиковой системы головы (утрата заглазничного, затылочного, подглазничного каналов), постоянное количество пор в оставшихся каналах сейсмодатчиковой системы головы (нижнечелюстных пор не больше двух), существенно удлинённые грудные и развитые брюшные плавники, отделение хвостового плавника от спинного и анального (Макушок, 1958; Линдберг, Красюкова, 1975; Mecklenburg, Sheiko, 2004; Shinohara, Yabe, 2009). Специализация подсемейства Lumpeninae, связанная с переходом к более подвижному образу жизни, шла в направлении значительного удлинения

тела и грудных плавников, высвобождения хвостового плавника, редукции сейсмодатчикной системы головы и тела, утраты сифона жаберной крышки, увеличения жаберных отверстий (Макушок, 1958).

Система подсемейства разработана Макушом (1958) (рисунок 6). Используя ряд признаков, в частности, особенности строения черепа и наличие колючек (или шипов) в анальном и брюшных плавниках, он разделил шесть известных в то время родов люмпенин на две филогенетические группы. В первую вошли *Lumpenus*, *Leptoclinus* и *Anisarchus*; при этом род *Lumpenus*, имеющий примитивное строение черепа, определен как наиболее близкий к предковой форме. Вторая группа, обособленная от *Lumpenus* – *Leptoclinus* – *Anisarchus*, включала самые специализированные роды *Acantholumpenus* (высоко специализированное строение черепа) и *Lumpenella*, а также *Poroclinus*; последний род также характеризуется примитивными признаками – наличием сошниковых и небных зубов (Макушок, 1958). Описанные позднее роды *Neolumpenus* и *Xenolumpenus* более сходны с *Anisarchus* – по таким признакам, как малое число лучей в спинном и анальном плавниках, высота тела, длина головы (Shinohara, Yabe, 2009). С другой стороны, *Xenolumpenus* значительно дифференцирован от других люмпенин – по удлиненным неразветвленным лучам анального, грудных и брюшных плавников с хорошо разделенными плавниковыми перепонками (Shinohara, Yabe, 2009). Земнухов с соавторами (2013) охарактеризовали *X. longipterus* как один из самых специализированных видов подсемейства Lumpeninae.

Топология филогенетических деревьев, полученных на основе митохондриальных (рисунок Б.13) и комбинированных (рисунок 26) нуклеотидных последовательностей, однозначно и с высокой достоверностью определяет родственные отношения между изученными таксонами подсемейства Lumpeninae. Его виды и роды на всех деревьях образуют устойчивую единую группу, что свидетельствует о монофилетическом происхождении люмпенин. Наши молекулярно-генетические построения согласуются с морфологическими гипотезами родственных отношений Lumpeninae в части значительных отличий рода *Xenolumpenus* от остальных представителей подсемейства. Этот род на деревьях всегда занимает удаленную, обособленную позицию у основания кластера Lumpeninae. Кроме того, сходство с морфологическими реконструкциями заключается в околобазальном положении рода *Leptoclinus*, близком к общей предковой форме. И, хотя Макушок (1958) отводит эту роль роду *Lumpenus*, имеющему самое примитивное строение черепа, на его схеме родственных связей (Макушок, 1958; рисунок 6) линия рода *Leptoclinus* ответвляется от точки, расположенной ближе всех к гипотетическому предку люмпенин. Генетические расстояния родов *Xenolumpenus* и *Leptoclinus* относительно других представителей подсемейства одинаково высокие – 5.1% по объединенным ДНК (таблица 48). И еще одно важное совпадение

морфологической и молекулярно-генетической филогений – терминальная, эволюционно продвинутая позиция рода *Acantholumpenus*, который Макушок (1958) отнес к высоко специализированным таксонам подсемейства *Lumpeninae*.

Реконструированная по молекулярно-генетическим признакам система подсемейства *Lumpeninae* расходится с морфологической схемой Макушка (1958) в нескольких пунктах: во-первых, отсутствует разделение родов на две филогенетические группы *Lumpenus* – *Leptoclinus* – *Anisarchus* (древняя) и *Lumpenella* – *Poroclinus* – *Acantholumpenus* (молодая); во-вторых, выделяются две другие группы – *Lumpenella* + *Anisarchus* и *Lumpenus* + *Acantholumpenus*, которые занимают продвинутую и равноудаленную от исходного ствола позицию; в-третьих, вместе с *Acantholumpenus*, одну из молодых групп составляет *Lumpenus*, тогда как по морфологическим данным он определен как самый близкий к предковой форме род.

Отметим, что полученная нами система подсемейства *Lumpeninae* почти полностью согласуется с филогенетической схемой из работы Туранова (2013), построенной по генам COI и цитохрома b мтДНК. Несоответствие касается лишь рода, занимающего базальное положение: в нашей реконструкции – это *Xenolumpenus*, а в схеме Туранова (2013) – *Leptoclinus*. Сходство, которое заключается в сестринских отношениях родов *Lumpenella* и *Anisarchus*, есть и с данными исследования корейских коллег (Kwun, Kim, 2013), но имеется и существенное отличие – род *Lumpenus* на их филогенетических деревьях расположен ближе к гипотетическому предку.

Таким образом, молекулярно-генетический и филогенетический анализ генов митохондриального и ядерного геномов 6 родов стихеевых рыб подсемейства *Lumpeninae* позволяет сделать следующие выводы. Генетическая дифференциация в пределах подсемейства *Lumpeninae* варьирует незначительно, отличия родов друг от друга находятся на одном уровне. *Lumpeninae* представляет собой генетически однородное, монофилетическое подсемейство, которое разделяется на следующие филогенетические линии: 1 – базальная, включает род *Xenolumpenus*; 2 – базальная, содержит род *Leptoclinus*; 3 – терминальная, состоит из близкородственных групп *Lumpenella* + *Anisarchus* и *Lumpenus* + *Acantholumpenus*, равноудаленных от общего предкового ствола. Подтверждена значительная обособленность морфологически высоко специализированных родов *Xenolumpenus* и *Acantholumpenus*. Полученная молекулярно-генетическая и морфологическая (Макушок, 1958) системы подсемейства *Lumpeninae* совпадают лишь частично – сходство состоит в базальном положении рода *Leptoclinus* и продвинутой позиции рода *Acantholumpenus*. Основное отличие заключается в том, что в морфологической филогении Макушка (1958) подсемейство разделено на две группы: эволюционно древнюю *Lumpenus* – *Leptoclinus* – *Anisarchus* и молодую *Lumpenella* – *Poroclinus* – *Acantholumpenus*, а самым близким к общему предку является род *Lumpenus*.

Напротив, в молекулярно-генетической филогении определяются две другие, продвинутые, группы: *Lumpenella* + *Anisarchus* и *Lumpenus* + *Acantholumpenus*, а *Lumpenus* оказывается молодым родом.

4. Подсемейство Alectriinae

4.1. Генетическая дифференциация и родственные отношения таксонов подсемейства

Alectriinae

Подсемейство морские петушки Alectriinae sensu Макушок, 1958 включает 3 рода: *Alectrias*, *Anoplarchus*, *Pseudalectrias*. Род *Alectridium*, описанный Гилбертом и Борком (Gilbert, Burke, 1912, 1923 – цит. по: Макушок, 1958), помещен Макушком (1958) в синонимию рода *Alectrias*, но другие авторы признают его самостоятельность (Fedorov, 2004; Mecklenburg, Sheiko, 2004; Nelson, 2006; Eschmeyer, 2014).

Ареалы родов *Alectrias*, *Alectridium* и *Pseudalectrias* расположены в северной и северо-западных частях Тихого океана. Виды *Alectrias* встречаются в Беринговом, Охотском и Японском морях. Представители рода *Alectridium* обитают в Беринговом и Охотском морях, у тихоокеанского побережья Камчатки и северных Курильских о-вов. *Pseudalectrias* распространен в южной части Охотского моря, в Японском море от Татарского пролива до залива Петра Великого, в Тихом океане у юго-восточной Камчатки и южных Курил. Только виды рода *Anoplarchus* населяют воды северо-восточной Пацифики – от Алеутских о-вов до берегов северной Калифорнии (Fedorov, 2004; Mecklenburg, Sheiko, 2004).

В работе изучено 4 вида из 3 родов – *Alectrias*, *Anoplarchus*, *Pseudalectrias*. Представители подсемейства добыты в Охотском море – в Тайгской губе, у Шантарских и Курильских о-вов (таблица А.1). Экземпляры *Anoplarchus insignis* от северо-восточного побережья Тихого океана (о. Сан-Хуан, штат Вашингтон, США) получены благодаря содействию профессора Т. Питча (Университет штата Вашингтон). Нуклеотидные последовательности участков митохондриальных генов COI, цитохрома b, 16S рРНК и ядерных генов RNF213, родопсина определены у 14 экземпляров; последовательности гена RAG1 яДНК – у 8 экземпляров видов подсемейства. При реконструкции филогенетических деревьев в качестве внешней группы использованы: для оценки монофилии подсемейства – виды из близкородственных подсемейств Chirolophinae (*C. japonicus*), Stichaeinae (*E. praecisus*), Opisthocentrinae (*O. ocellatus*), Lumpeninae (*A. mackayi*); для укоренения деревьев – *Bathymaster derjugini* и *Eleginops maclovinus*.

Сравнительный анализ нуклеотидных последовательностей митохондриальных и ядерных ДНК показал присутствие у видов подсемейства Alectriinae идентифицирующих мутаций во

всех изученных генах (таблицы 9, 13, 16, 21, 25, 29). Наибольшее количество маркирующих мутаций обнаружено у вида *Pseudalectrias tarasovi*: три замены в последовательностях генов мтДНК (по одной в каждом гене), две – в ядерном гене RAG1, одна – в гене родопсина. Для вида *Alectrias alectrolophus* характерно одно видоспецифичное изменение в гене цитохрома b и три – в последовательности гена RAG1. Общая мутация в гене родопсина маркирует виды рода *Alectrias*, а замена в гене 16S рРНК – роды *Alectrias* и *Anoplarchus*. В последовательностях консервативных ядерных генов RNF213 и RAG1 зафиксировано по одной мутации, общей для всех таксонов подсемейства Alectriinae и отличающей их от представителей других подсемейств стихеевых рыб и подотряда Zoarcoidei.

Судя по оценкам р-дистанций между комбинированными нуклеотидными последовательностями митохондриальных и ядерных генов (таблица 49), уровень дивергенции изменяется от 0.1 до 0.4% в пределах видов, от 4.6 до 4.8% между видами одного рода, от 4.4 до 6.8% между родами подсемейства. Структура консенсусных филогенетических деревьев (рисунки 27, Б.15, Б.16) свидетельствует о монофилетических отношениях в подсемействе Alectriinae.

Таблица 49. Значения р-дистанций (в %) между комбинированными нуклеотидными последовательностями генов COI, цитохрома b, 16S рРНК мтДНК и RNF213, родопсина яДНК таксонов подсемейства Alectriinae семейства Stichaeidae

Вид	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
1 <i>A. gallinus</i> (1457)																			
2 <i>A. gallinus</i> (1460)	0.4																		
3 <i>A. gallinus</i> (1461)	0.3	0.2																	
4 <i>A. alectrolophus</i> (317)	4.6	4.7	4.7																
5 <i>A. alectrolophus</i> (318)	4.6	4.7	4.7	0.1															
6 <i>A. alectrolophus</i> (1111)	4.6	4.7	4.7	0	0														
7 <i>A. alectrolophus</i> (1439)	4.6	4.8	4.8	0.1	0.2	0.1													
8 <i>A. alectrolophus</i> (1440)	4.6	4.7	4.7	0	0.1	0	0.1												
9 <i>A. insignis</i> (1479)	4.6	4.6	4.6	5.5	5.5	5.4	5.5	5.5											
10 <i>A. insignis</i> (1481)	4.5	4.4	4.5	5.4	5.3	5.3	5.4	5.4	0.2										
11 <i>A. insignis</i> (1482)	4.6	4.6	4.6	5.5	5.4	5.4	5.5	5.4	0.3	0.4									
12 <i>P. tarasovi</i> (1686)	6.5	6.5	6.5	6.8	6.8	6.8	6.8	6.7	6.6	6.6	6.6								
13 <i>P. tarasovi</i> (1687)	6.5	6.5	6.5	6.8	6.8	6.8	6.8	6.8	6.6	6.6	6.6	0.1							
14 <i>P. tarasovi</i> (1688)	6.4	6.4	6.4	6.7	6.7	6.7	6.8	6.7	6.5	6.5	6.6	0.1	0.1						
15 <i>E. praecisus</i> (704)	7.2	7.2	7.2	7.4	7.4	7.4	7.4	7.3	7.5	7.6	7.5	6.8	6.8	6.7					
16 <i>C. japonicus</i> (1155)	7.0	7.2	7.0	7.7	7.7	7.7	7.7	7.7	7.4	7.3	7.3	7.8	7.8	7.7	7.3				
17 <i>O. ocellatus</i> (1449)	7.9	7.8	7.9	8.0	8.0	7.9	8.1	8.0	7.7	7.8	7.7	8.1	8.1	8.0	7.0	8.7			
18 <i>A. mackayi</i> (1420)	7.5	7.5	7.5	7.8	7.8	7.8	7.9	7.8	7.7	7.7	7.6	7.5	7.6	7.5	7.4	8.0	7.8		
19 <i>B. derjugini</i>	7.7	7.8	7.7	8.1	8.1	8.0	8.1	8.0	8.3	8.2	8.1	8.4	8.4	8.3	7.9	8.3	7.9	7.5	
20 <i>E. maclovinus</i>	15.6	15.5	15.6	16.2	16.2	16.2	16.3	16.2	15.5	15.5	15.6	15.6	15.7	15.6	15.2	15.8	15.8	15.4	15.2

4.1.1. Род *Alectrias*

Типовой вид рода *Alectrias*, *Blennius alectrolophus* (синоним *Alectrias alectrolophus*), описан (Pallas, 1814) из залива Шелихова Охотского моря; описание самого рода сделано Джордэном и Эверманном (Jordan and Evermann 1898).

В настоящее время известно 6 видов *Alectrias*: *A. alectrolophus*, *A. benjamini*, *A. cirratus*, *A. gallinus*, *A. mutsuensis* (Eschmeyer, 2014) и новый *A. markevichi* (Шейко, 2012). Наиболее обширный и самый северный ареал имеет *A. alectrolophus*, который преимущественно распространен в Беринговом (Командорские о-ва), Охотском (заливы Анива и Еринейский, Тауйская губа, Шантарские о-ва) и на севере Японского моря (залив Де-Кастри); встречается в южной части Чукотского моря, у тихоокеанского берега юго-восточной Камчатки, южных Курильских о-вов, Хоккайдо. Также широкий, но более южный ареал у *A. benjamini* – от залива Анива Охотского моря, через Японское море от Татарского пролива до Корейского п-ва, вплоть до северной части Желтого моря; у тихоокеанского побережья южных Курил и Японии (от Хоккайдо до северного Хонсю). С областью распространения *A. alectrolophus* частично перекрывается ареал вида *A. gallinus*, обитающего на севере (мыс Укой, Шантарские о-ва, Еринейский залив, Тауйская губа) и западе (залив Терпения) Охотского моря, в Тихом океане у Курильских о-вов, и недавно обнаруженного в Татарском проливе Японского моря. Остальные три вида населяют в основном западную часть Японского моря (*A. cirratus*, *A. markevichi*) и тихоокеанское побережье Хоккайдо, северного и северо-восточного Хонсю, южных Курильских о-вов (*A. mutsuensis* и *A. markevichi*) (Макушок, 1958; Линдберг, Красюкова, 1975; Shiogaki, 1985; Черешнев и др., 2003; Fedorov, 2004; Mecklenburg, Sheiko, 2004; Баланов и др., 2009; Шейко, 2012).

К основным диагностическим признакам рода *Alectrias* относятся следующие: отсутствие межглазничной поры из-за рыльно-затылочного гребня, наличие чешуйного покрова в задней части тела и зубов на небных костях, свободные от истмуса жаберные мембраны (Макушок, 1958).

В исследовании род *Alectrias* представлен 2 видами из Охотского моря: *A. gallinus* (3 экз.) собран в районе Шантарских о-вов (о. Феклистова), *A. alectrolophus* (5 экз.) – в Тауйской губе (бухты Нагаева и Гертнера) и у Шантарских о-вов (о. Малый Шантар) (таблица А.1).

У морских петушков обнаружен внутривидовой полиморфизм нуклеотидных последовательностей митохондриальных и ядерных генов. У *A. gallinus* генетическая изменчивость несколько выше, хотя его экземпляры пойманы в одной географической точке: оценки р-дистанций по комбинированным ДНК составляют от 0.2 до 0.4%, по последовательностям мтДНК – от 0.2 до 0.5%, по яДНК – от 0.2 до 0.3% (таблицы 49, 50).

Основной вклад в генетическую неоднородность вида *A. alectrolophus* вносит один из экземпляров, выловленных у о. Малый Шантар (№ 1439). По митохондриальным генам он отличается на 0.05%, тогда как остальные представители вида полностью идентичны; по генам яДНК он также дифференцирован больше других – в среднем на 0.07 (с диапазоном 0.1-0.3)%. В целом, несмотря на удаленность точек сбора *A. alectrolophus*, внутривидовая вариабельность его незначительна: 0.02, 0.1 и 0.07% по генам мтДНК, яДНК и объединенным последовательностям, соответственно (таблицы 49, 50). Судя по сравнительным оценкам р-дистанций, в данном случае в пределах видов *A. gallinus* и *A. alectrolophus* выявлена индивидуальная изменчивость невысокого уровня.

Таблица 50. Значения р-дистанций (в %) между нуклеотидными последовательностями генов COI, цитохрома b, 16S рРНК мтДНК (ниже диагонали) и RNF213, родопсина яДНК (выше диагонали) таксонов подсемейства Alectriinae семейства Stichaeidae

Вид	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
1 <i>A. gallinus</i> (1457)		0.2	0.2	0.4	0.4	0.4	0.5	0.4	1.0	0.8	0.9	1.2	1.3	1.2	2.3	1.6	1.7	1.9	2.3	13.0
2 <i>A. gallinus</i> (1460)	0.5		0.3	0.7	0.7	0.6	0.8	0.6	1.3	1.1	1.2	1.3	1.5	1.3	2.5	1.9	1.6	2.2	2.6	13.0
3 <i>A. gallinus</i> (1461)	0.4	0.2		0.6	0.6	0.5	0.7	0.5	1.2	1.0	1.0	1.3	1.4	1.2	2.4	1.8	1.7	2.1	2.4	12.9
4 <i>A. alectrolophus</i> (317)	7.4	7.4	7.5		0.1	0	0.2	0	1.0	0.8	0.9	1.4	1.5	1.4	2.5	1.9	1.7	2.1	2.6	13.2
5 <i>A. alectrolophus</i> (318)	7.4	7.4	7.5	0		0.1	0.3	0.1	1.0	0.8	0.9	1.4	1.5	1.4	2.5	1.9	1.7	2.1	2.6	13.2
6 <i>A. alectrolophus</i> (1111)	7.4	7.4	7.4	0	0		0.1	0	1.0	0.7	0.8	1.3	1.5	1.3	2.4	1.8	1.6	2.0	2.5	13.2
7 <i>A. alectrolophus</i> (1439)	7.4	7.4	7.5	0	0.1	0.1		0.1	1.2	1.0	1.0	1.6	1.7	1.5	2.6	2.0	1.8	2.2	2.6	13.3
8 <i>A. alectrolophus</i> (1440)	7.4	7.4	7.5	0	0	0	0		1.0	0.7	0.8	1.3	1.5	1.3	2.4	1.8	1.5	2.0	2.4	13.1
9 <i>A. insignis</i> (1479)	7.2	6.9	7.1	8.6	8.6	8.5	8.6	8.6		0.1	0.3	1.6	1.7	1.5	2.4	2.1	1.9	1.9	2.7	12.6
10 <i>A. insignis</i> (1481)	7.1	6.8	7.0	8.6	8.5	8.5	8.5	8.6	0.3		0.2	1.5	1.6	1.5	2.2	2.0	1.8	1.8	2.6	12.7
11 <i>A. insignis</i> (1482)	7.3	7.0	7.2	8.7	8.6	8.6	8.6	8.7	0.2	0.4		1.4	1.5	1.4	2.2	1.9	1.8	1.8	2.6	12.7
12 <i>P. tarasovi</i> (1686)	9.8	9.8	9.7	10.2	10.2	10.2	10.2	10.2	9.9	9.9	10.1		0.1	0	2.2	2.2	1.9	1.8	2.5	12.9
13 <i>P. tarasovi</i> (1687)	9.7	9.7	9.7	10.1	10.1	10.1	10.1	10.1	9.8	9.9	10.0	0.1		0.1	2.4	2.3	2.1	2.0	2.6	13.1
14 <i>P. tarasovi</i> (1688)	9.7	9.7	9.7	10.1	10.1	10.1	10.1	10.1	9.8	9.9	10.0	0.1	0		2.2	2.1	1.9	1.8	2.5	12.9
15 <i>E. praecisus</i> (704)	10.4	10.3	10.4	10.6	10.6	10.6	10.6	10.6	11.0	11.2	11.1	9.8	9.6	9.6		2.6	2.6	2.4	2.5	13.0
16 <i>C. japonicus</i> (1155)	10.5	10.7	10.5	11.6	11.6	11.6	11.6	11.6	11.0	10.9	11.0	11.4	11.4	11.4	10.4		2.0	2.5	2.6	13.3
17 <i>O. ocellatus</i> (1449)	12.0	11.9	12.0	12.2	12.2	12.2	12.3	12.2	11.8	11.9	11.8	12.1	11.9	11.9	9.9	13.2		1.8	2.6	13.0
18 <i>A. mackayi</i> (1420)	11.2	11.1	11.1	11.7	11.7	11.6	11.7	11.7	11.7	11.8	11.7	11.2	11.1	11.1	10.7	11.7	11.8		2.7	12.5
19 <i>B. derjugini</i>	11.3	11.2	11.3	11.8	11.8	11.7	11.8	11.8	12.2	12.1	12.0	12.2	12.0	12.0	11.6	12.1	11.4	10.7		12.8
20 <i>E. maclovinus</i>	17.3	17.2	17.3	18.2	18.2	18.2	18.3	18.2	17.6	17.6	17.6	17.2	17.3	17.3	16.7	17.5	17.7	17.4	16.9	

Полученные на основе сравнения нуклеотидных последовательностей генов мтДНК и яДНК генетические расстояния показывают существенные отличия видов рода *Alectrias*. Средние оценки р-дистанций между *A. gallinus* и *A. alectrolophus* составляют: 7.4 (диапазон 7.4-7.5)% по митохондриальным генам, 4.7 (4.6-4.8)% по комбинированным ДНК (таблицы 49, 50). В пределах подотряда Zoarcoidei подобные высокие уровни дивергенции обнаружены при сравнении видов из разных родов одного подсемейства, например видов подсемейства Lycodinae (Радченко и др., 2009; Туранов, 2013), и даже видов из разных подсемейств одного семейства, в частности, видов семейства Zoarcidae (Радченко и др., 2014). Межвидовая

дифференциация по данным о ядерных генах в роде *Alectrias* не такая большая – изменяясь от 0.4 до 0.7%, составляет в среднем 0.6% (таблица 50).

Значительные отличия *A. alectrolophus* и *A. gallinus* подтверждаются результатами морфологического анализа. У вида *A. alectrolophus* больше высота туловища у начала анального плавника, большее количество преуральных позвонков с широкими невральными отростками и тонких колючек в спинном плавнике, рыльно-затылочный кожистый гребень имеет ровный профиль. С другой стороны, у *A. gallinus* длиннее грудные и хвостовой плавники, выше степень слияния анального и хвостового плавников, сдвинутое ближе к хвосту начало чешуйного покрова, 5-я пара затылочной комиссуры далеко отодвинута назад, гребень состоит из двух частей (Баланов и др., 2009; Шейко, 2012).

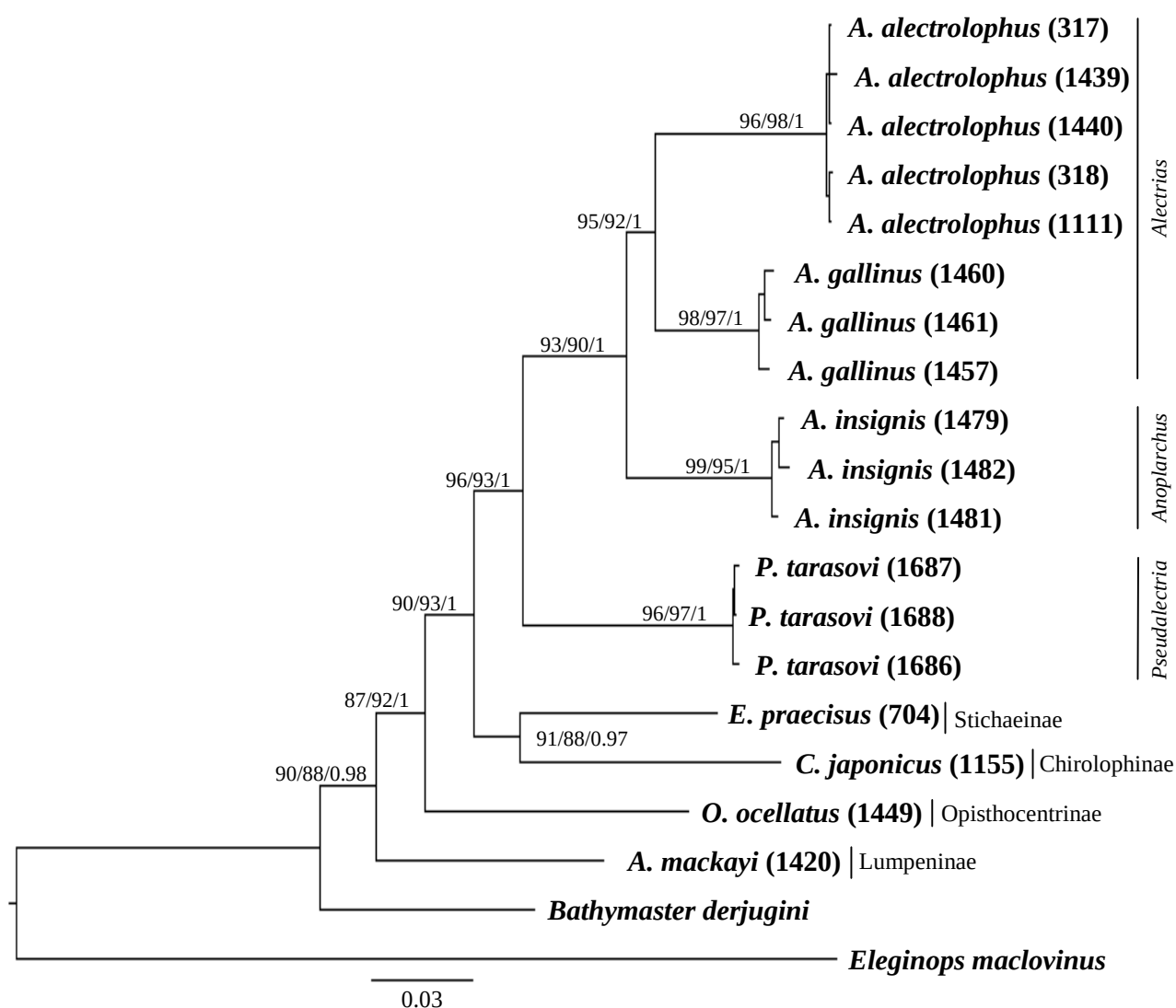


Рисунок 27. Филогенетическое дерево таксонов подсемейства Alectriinae семейства Stichaeidae по данным об объединенных нуклеотидных последовательностях генов COI, цитохрома b, 16S рРНК мтДНК и RNF213, родопсина ядерной ДНК. Приведены бутстрэп-поддержки (% от 1000 реплик) для MP- и ML-деревьев, а также оценки апостериорной вероятности для BA-дерева (MP/ML/BA). В основе реконструкции – BA-дерево

Тем не менее, топология филогенетических деревьев, реконструированных по данным о генах яДНК и объединенных ДНК-последовательностях (рисунки 27, Б.16), свидетельствует о генетическом родстве видов *A. alectrolophus* и *A. gallinus*, а так же о монофилии рода *Alectrias*. *A. alectrolophus* и *A. gallinus* образуют общий кластер с высоким уровнем достоверности (95/92/1, 86/92/1). На дереве, полученном по генам мтДНК (рисунок Б.15), виды рода *Alectrias* не группируются вместе – *A. alectrolophus* занимает обособленное положение, а *A. gallinus* объединяется с видом рода *Anoplarchus*. Но образование последнего кластера имеет достаточно низкую оценку апостериорной вероятности (64/62/0.92) и, следовательно, не может считаться надежным.

На основании анализа 74 морфологических признаков Шейко (2012) предложил разделить род *Alectrias* на естественные группы, виды которых характеризуются синапоморфиями. К сублиторальной группе он отнес *A. gallinus*, *A. cirratus* и *A. mutsuensis*. В литоральную группу помещены *A. alectrolophus* и *A. benjamini*. Такое разделение вполне соответствует молекулярно-генетическим данным о высоких уровнях р-дистанций и разобщении видов рода *Alectrias* на «митохондриальном» дереве, которые характеризуют *A. alectrolophus* и *A. gallinus* как довольно далеко дивергировавшие виды.

4.2. Система подсемейства Alectriinae

Шмидт (1950) определил роды *Alectrias* и *Alectridium* в подсемейство Cebedichthyinae семейства Stichaeidae вместе с родом *Neozoarces*, также имеющим межглазничный кожистый гребень. Позже роды *Alectrias*, *Anoplarchus* и *Pseudalectrias* были выделены Макушком (1958) в подсемейство Alectriinae. Стодарт (Stoddard, 1985, цит. по: German, Horn, 2006) предложил филогенетическую схему подсемейства Xiphisterinae, в состав которого вошло подсемейство Alectriinae sensu Макушок, 1958, но уже в ранге трибы Alectriini. Мекленбург и Шейко (Mecklenburg, Sheiko, 2004) оставили в составе подсемейства Xiphisterinae трибу Alectriini, поместив в нее роды *Alectrias*, *Alectridium*, *Anoplarchus* и *Pseudalectrias*. Часть исследователей также включают эти четыре рода в подсемейство Xiphisterinae, но без разделения на трибы (Nelson, 2006; Eschmeyer, 2014). Другие авторы придерживаются системы Макушка (1958) и признают самостоятельность подсемейства Alectriinae с родами *Alectrias*, *Alectridium*, *Anoplarchus* и *Pseudalectrias* (Линдберг, Красюкова, 1975; Miki et al., 1987; Назаркин, 1998; Шейко, 2012; Черешнев и др., 2013).

Таксоны подсемейства Alectriinae отличает комплекс морфологических признаков: чешуйный покров частично или полностью редуцирован, есть рыльно-затылочный гребень, в жаберной перепонке 5 лучей, в спинном плавнике тонкие и гибкие колючки постепенно

утолщаются до твердых шипов, мощные передние ребра крепятся к телам позвонков, в начале анального плавника 1 недоразвитая колючка, грудные плавники маленькие (из 8-10 лучей), брюшные плавники отсутствуют, сейсмодатчик система туловища в виде срединной и верхней ветвей открыто сидящих невроматов (Макушок, 1958). Подсемейство *Alectriinae* считается одним из самых обособленных и специализированных в семействе стихеевых рыб. Основное направление его специализации связано с изменением образа жизни: выход в литоральную зону сопровождался адаптацией к змеевидному движению – происходило удлинение тела, уменьшение грудных и утрата брюшных плавников, редукция чешуйного покрова и боковой линии туловища (Макушок, 1958; Линдберг, Красюкова, 1975).

По морфологическим признакам роды *Alectrias* и *Anoplarchus* очень близки, сходство между ними заключается в одинаковом числе и расположении пор сейсмодатчиков каналов головы, наличии хорошо выраженного гребня, устройстве черепа вплоть до мелких особенностей, строении грудных плавников и т.д. Но, в отличие от *Alectrias*, жаберные мембраны у *Anoplarchus* широко срастаются с межжаберным промежутком, что является признаком специализации. Род *Pseudalectrias* существенно дифференцирован и от *Alectrias*, и от *Anoplarchus* – у него отсутствует чешуя, небные зубы и парапофизарные перемычки позвонков; частично редуцированы пилорические придатки, кожистый гребень, грудные плавники; иное строение сейсмодатчиков системы головы – редуцирован подглазничный канал, надглазничные каналы объединены и есть непарная межглазничная пора, уменьшено число пор (носовых, подглазничных, нижнечелюстных, предкрышечных, заглазничных) (Макушок, 1958; Miki et al., 1987).

Подобные тенденции схождения-различия таксонов подсемейства *Alectriinae* получены по данным о полиморфизме нуклеотидных последовательностей митохондриальных и ядерных ДНК-маркеров. Между видами родов *Alectrias* и *Anoplarchus* обнаружены невысокие значения *p*-дистанций. В сравнениях последовательностей генов мтДНК они в среднем составляют 8%, изменяясь от 6.8 до 8.7% (таблица 50). Такие существенные колебания генетических расстояний обусловлены разными уровнями дифференциации видов *Alectrias* от рода *Anoplarchus* – *A. gallinus* отличается от *Anoplarchus* меньше (в среднем на 7.1%), чем *A. alectrolophus* (на 8.6%). По генам яДНК оценки *p*-дистанций между *Alectrias* и *Anoplarchus* находятся в пределах 0.7-1.3 (среднее 0.96)%; при этом виды *Alectrias* отличаются от *Anoplarchus* примерно одинаково. Анализ комбинированных ДНК дает результаты изменчивости, аналогичные данным по мтДНК: *Alectrias* и *Anoplarchus* различаются в среднем на 5.1%, с широким диапазоном от 4.4 до 5.5%, который определяется более близким расстоянием между *A. gallinus* и *Anoplarchus* (4.55%), чем между *A. alectrolophus* и *Anoplarchus* (5.4%) (таблица 49).

Дифференциация рода *Pseudalectrias* гораздо выше и имеет близкие величины в сравнениях с *Alectrias* и *Anoplarchus*. Р-дистанции, рассчитанные на основе митохондриальных генов, оценены для пары родов *Alectrias* / *Pseudalectrias* в 9.98 (с варьированием от 9.7 до 10.2)% и для *Anoplarchus* / *Pseudalectrias* в 9.92 (с варьированием 9.8-10.1)% (таблица 50). По данным о генах яДНК эти оценки составляют в среднем 1.4 (с диапазоном 1.2-1.7)% и 1.5 (1.4-1.7)% для сравнений *Alectrias* / *Pseudalectrias* и *Anoplarchus* / *Pseudalectrias*, соответственно. По объединенным ДНК-последовательностям генетические расстояния между *Pseudalectrias* и остальными двумя родами подсемейства Alectriinae также имеют почти равные значения – 6.7 (с колебанием от 6.4 до 6.8)% для *Alectrias* / *Pseudalectrias* и 6.6 (6.5-6.6)% для *Anoplarchus* / *Pseudalectrias* (таблица 49).

Существующие до недавнего времени гипотезы родственных связей подсемейства Alectriinae были получены с использованием морфологического анализа (Макушок, 1958; Stoddard, 1985, цит. по: German, Horn, 2006). В соответствии с филогенетической гипотезой Макушка (1958) (рисунок 6) роды *Alectrias* и *Anoplarchus* сходны и образуют одну кладу, род *Pseudalectrias* значительно удален от них и расположен ближе к гипотетическому общему предку. По Стоддарду (Stoddard, 1985, цит. по: German, Horn, 2006) (рисунок 28) триба Alectriini состоит из клады близкородственных *Anoplarchus insignis* и *A. purpureus*, которая объединяется с кладой *Alectrias* и *Alectridium* («остальные Alectriini»), последним к этой группе присоединяется род *Pseudalectrias*.

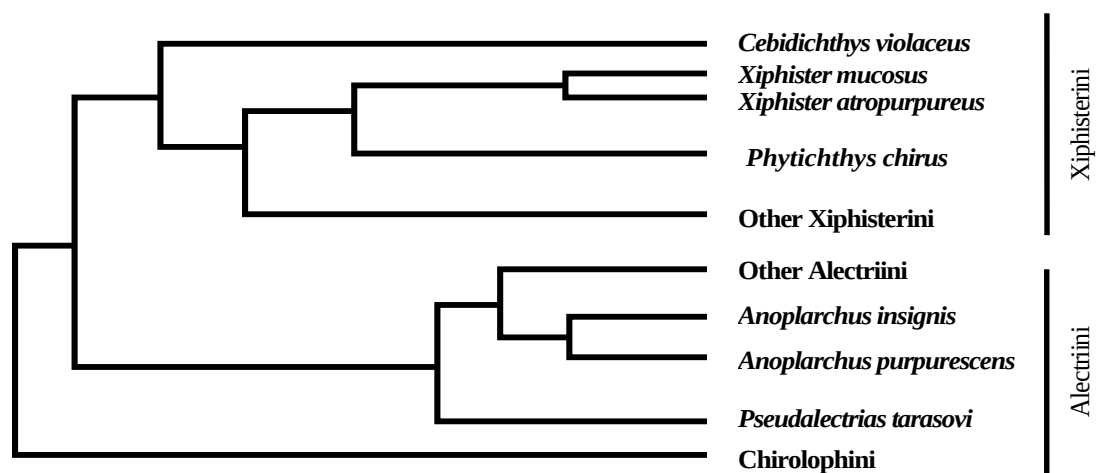


Рисунок 28. Филогенетическая гипотеза родственных отношений двух триб подсемейства Xiphisterinae, семейства Stichaeidae, основанная на анализе 49 морфологических признаков (Stoddard, 1985, цит. по: German, Horn, 2006)

Реконструированные по молекулярно-генетическим данным схемы родственных отношений подсемейства Alectriinae в полной мере согласуются с морфологическими

филогениями. Структура консенсусных деревьев (рисунки 27, Б.15, Б.16) однозначно и с высокой достоверностью свидетельствует о близком генетическом сходстве родов *Alectrias* и *Anoplarchus* (93/90/1, 89/92/1, 91/90/0.98), существенной обособленности от них рода *Pseudalectrias* (96/93/1, 87/90/0.96, 89/91/0.98) и монофилии подсемейства Alectriinae. На деревьях базальное положение занимает линия *Pseudalectrias*, дивергировавшая от остальных родов в среднем на 9.96% по митохондриальным генам, на 1.4% по ядерным генам (таблица 50) и на 6.6% по комбинированным ДНК (таблица 49). Следом отделяется кластер, общий для родов *Alectrias* и *Anoplarchus*. На «ядерном» (рисунок Б.16) и «комбинированном» (рисунок 27) деревьях в пределах этого кластера виды рода *Alectrias* формируют собственный микрокластер; при этом группы *Anoplarchus* и *Alectrias* почти в равной степени удалены от линии *Pseudalectrias*. На «митохондриальном» дереве (рисунок Б.15) взаимное расположение таксонов в кластере *Anoplarchus* + *Alectrias* иное – *A. alectrolophus* занимает обособленное положение, а *A. gallinus* объединяется с родом *Anoplarchus*; однако, это объединение статистически не поддержано (64/62/0.92) и не может считаться достоверным.

Таким образом, оценки генетических расстояний и структура филогенетических деревьев, полученные на основе анализа изменчивости нуклеотидных последовательностей митохондриальных и ядерных генов, а также комбинированных ДНК 4 видов и 3 родов подсемейства Alectriinae, позволяют сделать следующие выводы. Виды рода *Alectrias* существенно разобщены, тем не менее, сам род является однородным и монофилетичным. Показано близкое родство *Alectrias* и *Anoplarchus* и обособленность от них рода *Pseudalectrias*, который достаточно далеко и в равной степени от них дивергировал. Исследованные таксоны подсемейства Alectriinae образуют четкую и статистически поддержанную монофилетическую группу, которая дифференцируется на близкую к предковому стволу линию рода *Pseudalectrias* и более молодой кластер родов *Alectrias* и *Anoplarchus*. Основная морфологическая гипотеза родственных связей морских петушков (Макушок, 1958), согласно которой *Alectrias* и *Anoplarchus* объединены в одну кладу, а *Pseudalectrias* значительно удален от них и находится ближе к общему предку, полностью совпадает с нашей молекулярно-генетической гипотезой филогенетических отношений подсемейства Alectriinae семейства стихеевых рыб.

5. Подсемейство Chirolophinae (генетическая дифференциация, родственные отношения)

По современным данным, согласно электронной версии Каталога рыб (Eschmeyer, 2014), подсемейство Chirolophinae включает 12 видов из 4 родов – *Bryozoichthys*, *Chirolophis*, *Soldatovia*, *Gymnoclinus*. Виды подсемейства распространены в северо-западной и северо-восточной части Тихого океана, и только ареал *Chirolophis ascanii* находится в северной

Атлантике и Арктике, а *C. snyderi* встречается на юго-востоке Чукотского моря (Fedorov, 2004; Mecklenburg, Sheiko, 2004).

Характерные признаки видов подсемейства – развитые кожистые выросты на голове, передней части тела и спинного плавника, из которых наиболее выражены две надглазничные пары мочек. Видимо, эти образования являются маскировочными приспособлениями к обитанию в прибрежных водорослях (Макушок, 1958). Еще одна особенность *Chirolophinae* состоит в строении зубного аппарата, специализация которого в ряду *Bryozoichthys* – *Chirolophis* шла в направлении от многорядных и конических до двухрядных и резцевидных челюстных зубов, образующих сплошной режущий край, а также в направлении исчезновения зубов на сошнике и небных костях. По мнению Макушка (1958), такие изменения связаны с питанием сидячими беспозвоночными (моллюсками, полихетами, гидроидами), которых нужно срывать с субстрата.

В работе подсемейство представлено 3 экземплярами от 3 видов из 2 родов (таблица А.1). *Bryozoichthys lysimus* собран в районе Курильских о-вов; ареал вида находится в северо-западной Пацифике от залива Аляска до южной части Хоккайдо – на севере Берингова моря, в Охотском (заливы Анива и Шелихова) и Японском (Татарский пролив, юго-восточный Сахалин) морях, с тихоокеанской стороны юго-восточной Камчатки, Курильских о-вов, Хоккайдо. *Chirolophis japonicus* выловлен в Японском море (залив Петра Великого) и у тихоокеанского берега о. Кунашир (залив Измены); вид обитает в Японском море от северного Хонсю и залива Петра Великого до Корейского п-ва, Желтом море, Тихом океане (у южных Курил и северной Японии). Экземпляр *C. nugator* от о. Сан Хуан (штат Вашингтон, США) получен благодаря содействию профессора Вашингтонского Университета Т. Питча; вид распространен в северо-восточной Пацифике – от Алеутских о-вов до южной Калифорнии (Fedorov, 2004; Mecklenburg, Sheiko, 2004).

Поскольку подсемейство *Chirolophinae* представлено ограниченным количеством экземпляров, и отдельные филогенетические схемы и таблицы р-дистанций приводить нецелесообразно, дифференциация и взаимоотношения таксонов оценивались по деревьям (рисунки 30, Б.17, Б.18) и значениям р-дистанций (таблицы А.15, А.16), полученным для всего семейства *Stichaeidae*. Нужно отметить, что анализ нуклеотидных последовательностей митохондриальных и ядерных генов всего трех видов из двух родов не позволяет определить систему подсемейства, поэтому данный раздел посвящен особенностям генетической изменчивости видов и родов *Chirolophinae*, которые нам удалось выявить.

Сравнительный анализ митохондриальных и ядерных генов показывает наличие специфичных мутаций, общих для изученных видов подсемейства *Chirolophinae* (таблицы 16, 21, 29). По одной нуклеотидной замене зафиксировано в последовательностях генов 16S рРНК

и RNF213, три – в гене RAG1. Кроме того, в позиции 320-325 пн ядерного гена RAG1 у всех Chirolophinae выявлена 6-нуклеотидная делеция – исчез мотив ACAAGG. Эта утрата нуклеотидов является уникальным мутационным изменением, не обнаруженным больше ни в одном из таксонов подотряда Zoarcoidei. У рыб известны только единичные случаи делеций / инсерций в гене RAG1 ядерного генома, в частности, у двух родов *Argentina* и *Bathylagus* из отряда лососеобразных рыб (Lopes et al., 2004).

Величина р-дистанций между видами подсемейства Chirolophinae изменяется довольно существенно, почти в два раза: по мтДНК – от 4.4 до 8.3%, по яДНК – от 0.8 до 1.4%, по объединенным ДНК – от 2.4 до 4.4% (таблицы А.15, А.16). Неожиданными оказались большие генетические расстояния между близкородственными видами *C. japonicus* и *C. nugator*, которые составили 8.3, 1.4 и 4.4%, по митохондриальной, ядерной и объединенной ДНК, соответственно. Приблизительно такие же значения (7.95, 1.4 и 4.3%) имеют р-дистанции между *C. japonicus* и *B. lysimus*, что вполне объяснимо, поскольку они относятся к разным родам. Подобные оценки генетических расстояний получены между родами *Lycodes* и *Petroschmidtia* подсемейства Lycodinae, или между родами *Bilabria* и *Hadropareia* подсемейства Gymnelinae семейства бельдюговых рыб (таблицы А.8, А.9). С другой стороны, между другими видами из разных родов Chirolophinae, *C. nugator* и *B. lysimus*, наблюдаются гораздо меньшие значения генетической дифференциации, характерные скорее для сравнений видов в пределах одного рода: 4.4% по генам мтДНК, 0.8% по генам яДНК и 2.4% по объединенным последовательностям.

Такие результаты молекулярно-генетического анализа таксонов подсемейства Chirolophinae, свидетельствующие о большем сходстве видов из разных родов *Chirolophis* и *Bryoichthys*, чем видов одного рода *Chirolophis*, вызвали сомнение в корректности видовой идентификации *C. japonicus*, *C. nugator* и *B. lysimus*. Для тестирования возможных ошибок привлечены дополнительные данные из базы GenBank – нуклеотидные последовательности участка гена COI мтДНК *C. japonicus* (4 экз.), *B. lysimus* (5 экз.) и *C. decoratus* (2 экз.) (таблица А.1). Последовательности гена COI мтДНК для *C. nugator* в GenBank отсутствовали, но в описании одного из экземпляров *C. decoratus* (№ JQ354042) было отмечено, что первоначально он размещен в базе как *C. nugator*. Топология реконструированного UPGMA-дерева (рисунок 29) указывает на правильное видовое определение наших образцов *C. japonicus* (№ 1155 и 1258) и *B. lysimus* (1633), каждый из которых попадает в кластер своего вида. Таксономическая принадлежность экземпляра *C. nugator* (1478) не совсем ясна, поскольку, во-первых, он группируется с видом *C. decoratus* и генетически от него не отличается, во-вторых, оба они располагаются в кластере *B. lysimus*.

C. nugator и *C. decoratus* являются валидными видами, обитающими симпатрично в северо-восточной части Тихого океана от Алеутских о-вов до Калифорнии (Макушок, 1958; Fedorov, 2004; Mecklenburg, Sheiko, 2004; Eschmeyer, 2014). И *C. nugator* (1478), и оба образца *C. decoratus* из базы GenBank собраны в одном месте – у северного побережья американского штата Вашингтон (залив Пьюджет-Саунд). Образец *C. nugator* (1478) передан нам из ихтиологической коллекции Вашингтонского Университета (UWFishCollection.org). Последовательности гена COI двух экземпляров *C. decoratus* представлены независимыми авторами, при этом один из экземпляров был первоначально помещен в GenBank как *C. nugator*. Перечисленные факты позволяют предположить, что образцы *C. decoratus* из Банка генов принадлежат виду *C. nugator*.

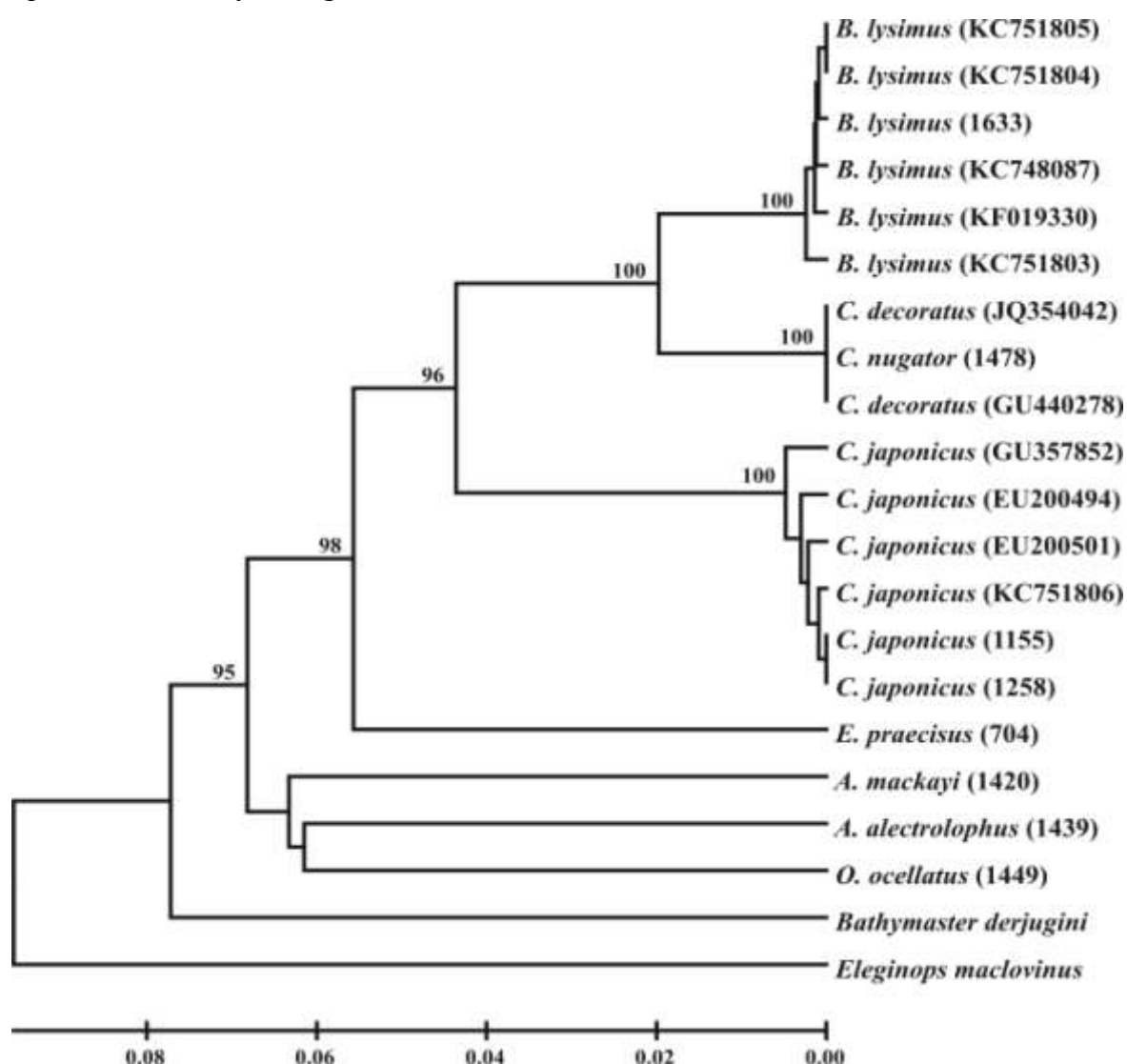


Рисунок 29. UPGMA-дерево таксонов подсемейства Chirolophinae семейства Stichaeidae по данным о нуклеотидных последовательностях гена COI мтДНК. Приведены бутстрэп-поддержки (% от 1000 реплик)

Поскольку на UPGMA-дереве (рисунок 29) *C. decoratus* и *C. nugator* кластеризуются с *B. lysimus*, а генетические отличия двух последних экземпляров носят межвидовой характер, вполне вероятен и другой вывод. Морфологические различия между родами *Bryozoichthys* и *Chirolophus* сводятся к строению зубного аппарата: у первого рода челюстные зубы конические и многорядные, у второго – резцевидные и двухрядные. Кроме того, виды рода *Bryozoichthys* имеют зубы на сошнике и небных костях (Макушок, 1958). Однако, в первоописании рода *Bryolophus* (*Bryozoichthys*) Джордэн и Снайдер (Jordan, Snyder, 1903, цит. по: Макушок, 1958) указали на отсутствие у него небных и сошниковых зубов; их наличие было обнаружено позднее Андрияшевым (1937) и Таранцом (1937), а затем и Макушком (1958). Известно, что в северо-восточной Пацифике, от Алеутских о-вов до южной части Британской Колумбии, расположен ареал еще одного вида рода *Bryozoichthys* – *B. marjorius*, и он почти полностью совпадает с ареалом *C. nugator* и *C. decoratus*. Можно допустить, что образцы *C. nugator* (1478) и *C. decoratus* из GenBank определены ошибочно и относятся к другому роду и виду – *B. marjorius*. Учитывая выше сказанное, экземпляр *C. nugator* (1478) исключен из дальнейшего обсуждения взаимоотношений в подсемействе *Chirolophinae* и семействе *Stichaeidae*.

В соответствии с гипотезой Макушка (1958), род *Bryozoichthys* существенно обособлен от остальных *Chirolophinae* – он наименее специализирован и находится на схеме (рисунок 6) ближе всего к общему предковому стволу. Род *Soldatovia* – наиболее продвинутый и высоко специализированный. *Chirolophus* занимает промежуточное положение между ними. *Gymnoclinus*, условно отнесенный Макушком (1958) к *Chirolophinae*, морфологически сильно отличается от остальных представителей подсемейства и, с точки зрения Хэббса (Hubbs, 1927, цит. по: Макушок, 1958), является переходным родом между *Chirolophinae* и *Alectriinae*.

На всех филогенетических деревьях (рисунки 30, Б.17, Б.18) типы ДНК исследованных родов *Chirolophus* и *Bryozoichthys* образуют единую, компактную группу, формирование которой характеризуется максимальными оценками апостериорной вероятности (93/91/1, 92/96/1, 94/91/1). Линии *Chirolophus* и *Bryozoichthys* почти одинаково удалены от узла их дивергенции (общего гипотетического предка).

Молекулярно-генетический и филогенетический анализ генов митохондриального и ядерного генома ограниченного количества таксонов *Chirolophinae* не позволяет в полной мере определить взаимоотношения в подсемействе, но из него следуют некоторые выводы. Представители *Chirolophinae* отличаются от всех изученных бельдюговидных рыб уникальным изменением в нуклеотидной последовательности гена RAG1 ядерного генома – делецией мотива ACAAGG. Роды *Chirolophus* и *Bryozoichthys* характеризуются довольно большими генетическими расстояниями, не превышающими, тем не менее, среднего уровня различий

между родами в пределах подсемейств Zoarcidae и Stichaeidae. На филогенетических деревьях *Chirolophus* и *Bryozoichthys* формируют устойчивую однородную группу. Равноудаленность ДНК-линий *Chirolophus* и *Bryozoichthys* от общего ствола противоречит морфологической гипотезе родственных связей подсемейства Chirolophinae (Макушок, 1958), согласно которой род *Bryozoichthys* занимает предковое положение, а *Chirolophus* – более эволюционно продвинутое.

6. Подсемейство Xiphisterinae: генетическая дифференциация, родственные отношения, система

Взгляды разных исследователей на родственные связи подсемейства Xiphisterinae характеризуются серьезными разногласиями (Макушок, 1958; Stoddard, 1985; Yatsu, 1986; Follett, Anderson, 1990). Макушок (1958) на основании сравнительно-морфологических признаков выделил в составе семейства Stichaeidae подсемейство Xiphisterinae с родами *Xiphister*, *Phytichthys*, *Cebidichthys* и *Dictyosoma*, отметив большую морфологическую близость *Xiphister* к *Phytichthys*, а *Cebidichthys* к *Dictyosoma*. Ранее Джордэн в своей системе рыб (Jordan, 1963) рассматривал эти роды (за исключением *Dictyosoma*) в составе самостоятельных семейств – Xiphisteridae (*Xiphister* и *Phytichthys*) и Cebidichthyidae (*Cebidichthys*, *Neozoarces* и *Zoarchias*); род *Dictyosoma* он отнес к семейству Pholidae.

В ревизии подсемейства Xiphisterinae (в понимании Макушка, 1958), проведенной с применением кладистического анализа, Ятсу (Yatsu, 1986) оставил в том же ранге подсемейство Xiphisterinae с родом *Xiphister*, включавшем виды *X. mucosus* и *X. atropurpureus*, и родом *Phytichthys* с видом *Ph. chirus*. Роды *Dictyosoma* с видами *D. rubrimaculatum*, *D. burgeri* и *Cebidichthys* с видом *C. violaceus* он выделил в подсемейство Cebidichthyinae.

Иной состав Xiphisterinae предложен Мекленбург и Шейко (Mecklenburg, Sheiko, 2004), которые на основании неопубликованной работы Стодарда (Stoddard, 1985, цит. по: Mecklenburg, Sheiko, 2004) включили в него в ранге трибы подсемейство Alectriinae в объеме, принятом Макушком (1958). В составе подсемейства Xiphisterinae они выделили две трибы: Xiphisterini с родами *Xiphister*, *Phytichthys*, *Esselenichthys*, *Dictyosoma*, *Cebidichthys* и Alectriini с родами *Alectrias*, *Alectridium*, *Anoplarchus*, *Pseudalectrias*. На кладограмме подсемейства Xiphisterinae (рисунок 28) из работы Стодарда (Stoddard, 1985, по: German, Horn, 2006) в трибе Xiphisterini отдельный кластер образуют близкие виды *X. mucosus* и *X. atropurpureus*, объединяемые на следующем уровне дивергенции с *Phytichthys chirus*, затем к ним примыкают остальные Xiphisterini (*Dictyosoma* и *Esselenichthys*), а *Cebidichthys violaceus* занимает внешнее

положение. В схеме родственных связей надсемейства Stichaeoidea (рисунок 6) подсемейство Xiphisterinae обособлено от Aletriinae, и оба они представляют собой независимые эволюционные линии.

Подсемейство Xiphisterinae в понимании Макушка (1958) по современным данным насчитывает 6 родов и 9 видов: *Xiphister mucosus* и *X. atropurpureus*, *Phytichthys chirus*, *Cebidichthys violaceus*, *Esselenichthys carli* и *E. laurae*, *Dictyosoma burgeri* и *D. rubrimaculatum*, *Nivchia makushoki*. Xiphisterinae характеризуется амфипацифическим распространением. Виды родов *Xiphister*, *Phytichthys*, *Cebidichthys* и *Esselenichthys* обитают в прибрежных водах северо-восточной части Тихого океана (юго-восточная часть Берингова моря, залив Аляска и к югу вдоль тихоокеанского побережья до центральной Калифорнии), а *Dictyosoma* и *Nivchia* – в северо-западной (бассейны северной части Желтого моря, Японского моря, тихоокеанская сторона о. Хонсю; ископаемый таксон *Nivchia* описан из позднемиоценовых отложений о. Сахалин) (Макушок, 1958; Назаркин, 1998; Yatsu, 1986; Yatsu et al., 1978; Follett, Anderson, 1990; Anderson, 2003; Mecklenburg, Sheiko, 2004).

Виды подсемейства Xiphisterinae отличают некоторые морфологические особенности: крупные передние ребра крепятся прямо к телам позвонков, лучи спинного плавника постепенно удлиняются кзади, грудные плавники маленькие (из 11-12 лучей), брюшные плавники отсутствуют, сейсмодатчик система туловища в виде каналов, сейсмодатчики каналы головы хорошо развиты и только часть из них имеет постоянное число пор, чешуя покрывает все туловище (кроме головы), на голове есть хорошо развитый (*Cebidichthys*) или рудиментарный (*Dictyosoma*) кожистый гребень (Макушок, 1958). Однако, эти признаки, за исключением удлинения лучей спинного плавника, свойственны также таксонам подсемейств Aletriinae (Макушок, 1958; Назаркин, 1998; Yatsu, 1986; Follett, Anderson, 1990). По мнению Макушка (1958) подсемейство Xiphisterinae – одно из наиболее специализированных в семействе Stichaeidae. Основные направления его специализации, усиливающейся в ряду *Dictyosoma* – *Cebidichthys* – *Phytichthys* – *Xiphister*, связаны с удлинением тела, редукцией грудных плавников и элементов плечевого и тазового поясов, уменьшением высоты спинного плавника и изменением строения его лучей, появлением асимметричных позвонков, утратой небных и сошниковых зубов, усложнением сейсмодатчиков каналов туловища (Макушок, 1958).

6.1. Генетическая дифференциация таксонов подсемейства Xiphisterinae

В исследовании подсемейство Xiphisterinae sensu Макушок, 1958 представлено 2 видами из родов *Xiphister* и *Dictyosoma* – *X. atropurpureus* от восточного побережья Тихого океана (о.

Сан Хуан, штат Вашингтон, США; экземпляр передан профессором Т. Питчем из Вашингтонского Университета) и *D. burgeri* от тихоокеанского побережья Японии. Кроме того, для более точного определения родственных связей выборка подсемейства Xiphisterinae расширена с помощью данных из GenBank по участку гена COI мтДНК видов *X. mucosus*, *D. burgeri*, *D. rubrimaculatum*, *C. violaceus* и *E. carli* (таблица А.1).

Сравнительный анализ нуклеотидных последовательностей митохондриальных и ядерных генов позволил обнаружить у *D. burgeri* большое количество специфичных мутаций, отличающих этот вид не только от других таксонов семейства Stichaeidae, но и от всех изученных представителей бельдюговидных рыб. В генах мтДНК *D. burgeri* зафиксировано тринадцать таких замен (пять, две и шесть в генах COI, цитохрома b, 16S рРНК, соответственно), в генах яДНК – девять (две и семь в генах родопсина и RAG1, соответственно) (таблицы 9, 13, 16, 25, 29). *X. atropurpureus* характеризуется лишь четырьмя идентифицирующими мутациями в гене RAG1. Ни одного мутационного изменения, общего для видов *D. burgeri* и *X. atropurpureus* подсемейства Xiphisterinae, не выявлено.

Судя по оценкам р-дистанций между последовательностями генов мтДНК, яДНК и объединенной ДНК (таблицы А.15, А.16), генетические расстояния между видами *D. burgeri* и *X. atropurpureus* очень большие для сравнения таксонов одного подсемейства – 12.5, 2.4 и 5.8%, соответственно. Такие значения дивергенции находятся на уровне или выше различий между подсемействами бельдюговидных рыб. Например, средние величины р-дистанций между подсемействами семейства Zoarcidae варьируют от 7.4 до 11.6% по мтДНК, от 1.2 до 2.6% по яДНК (таблица 41) и от 4.2 до 6% по объединенной ДНК (таблица 42).

6.2. Система подсемейства Xiphisterinae

На всех филогенетических деревьях семейства Stichaeidae, полученных на основе анализа генов мтДНК (рисунок Б.17), яДНК (рисунок Б.18) и комбинированного анализа последовательностей митохондриальных и ядерных генов (рисунок 30), виды родов *Xiphister* и *Dictyosoma* подсемейства Xiphisterinae сильно разобщены и не группируются вместе. *D. burgeri* удален не только от *X. atropurpureus*, но и от всего семейства стихеевых рыб, занимая базальную позицию на деревьях (рисунки 30, Б.17, Б.18). Обособление линии рода *Dictyosoma* надежно поддержано высокими оценками достоверности (92/93/0.99, 97/93/1, 90/88/0/98).

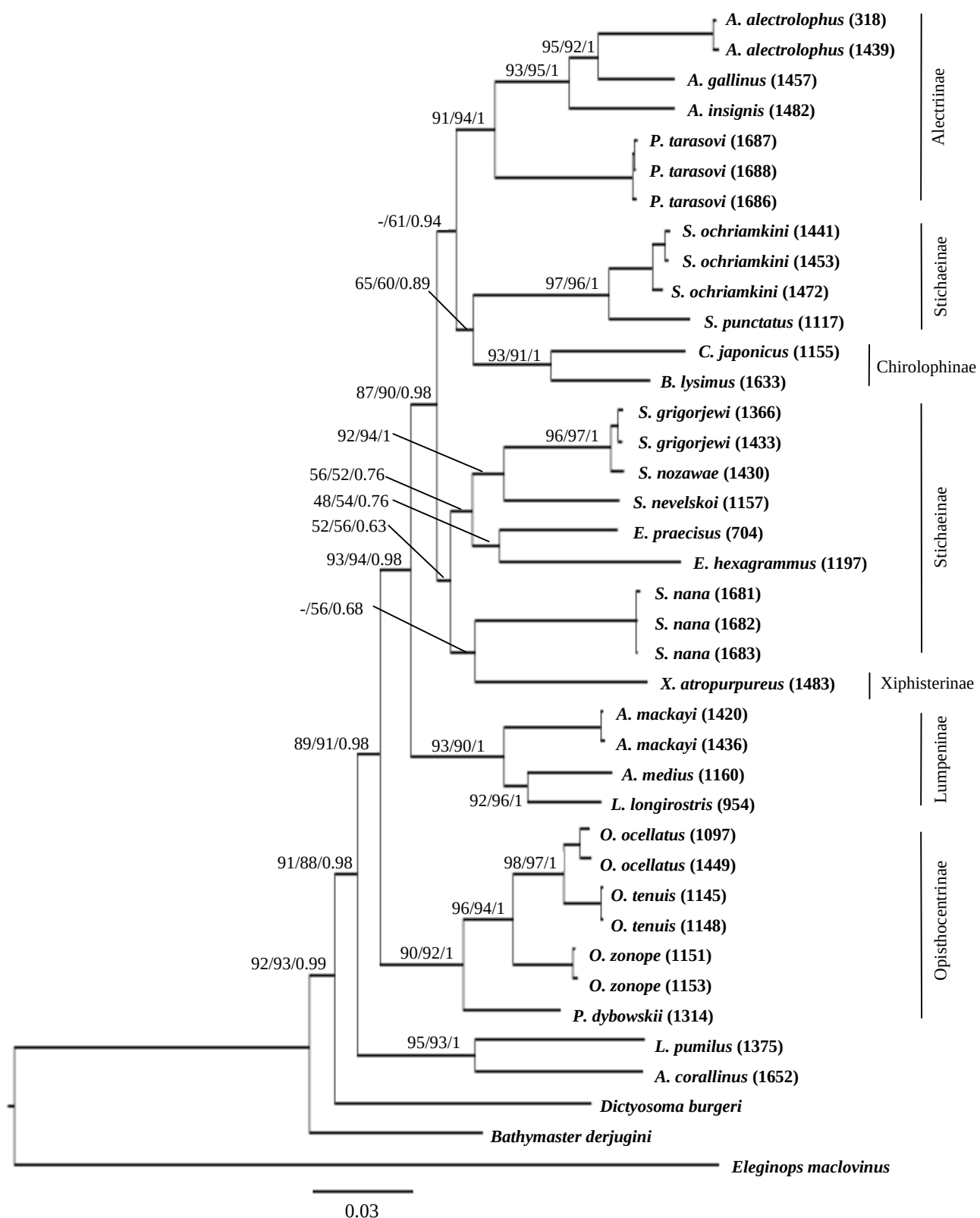


Рисунок 30. Филогенетическое дерево таксонов семейства Stichaeidae по данным об объединенных нуклеотидных последовательностях генов COI, цитохрома b, 16S рРНК мтДНК и RNF213, родопсина, RAG1 ядерной ДНК. Приведены бутстрэп-поддержки (% от 1000 реплик) для MP- и ML-деревьев, а также оценки апостериорной вероятности для BA-дерева (MP/ML/BA). В основе реконструкции – BA-дерево. Прочерки обозначают иной порядок ветвления

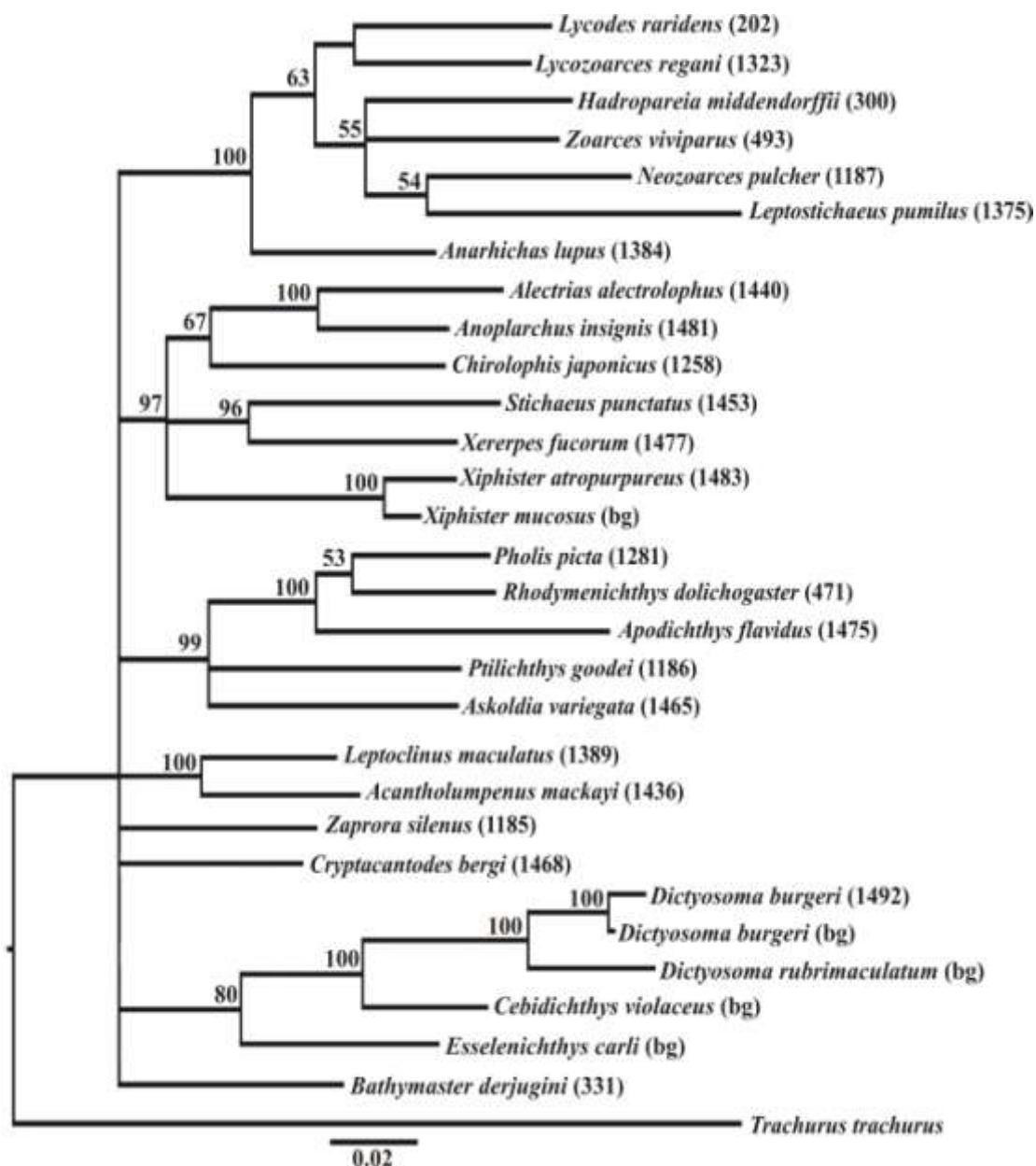


Рисунок 31. ВА-дерево таксонов надсемейства Stichaeoidea, семейства Zoarcidae по данным о нуклеотидных последовательностях гена COI мтДНК. Числа в основаниях кластеров (в %) – значения апостериорной вероятности, умноженные на 100

Из анализа реконструированных филогенетических деревьев следует важный вывод, касающийся родственных связей и системы подсемейства Xiphisterinae. По-видимому, необходимо согласиться с Ятсу (Yatsu, 1986) в обоснованности выделения из подсемейства

Xiphisterinae самостоятельного подсемейства Cebidichthyinae с родами *Cebidichthys* и *Dictyosoma*, что подтверждает и высокий уровень генетических отличий родов *Xiphister* и *Dictyosoma*. О самостоятельности подсемейства Cebidichthyinae свидетельствует также топология ВА-дерева, построенного по митохондриальному гену COI с привлечением данных из GenBank (рисунок 31). На нем отчетливо обособлена группа, образованная родами только этого подсемейства – *Dictyosoma*, *Cebidichthys* и *Esselenichthys*, а виды рода *Xiphister* (*X. atropurpureus* и *X. mucosus*) имеют собственный кластер, значительно удаленный от кластера подсемейства Cebidichthyinae.

Разделение подсемейства Xiphisterinae по молекулярно-генетическим данным на две самостоятельные группы подтверждается существенными морфологическими различиями (таблица 51: Черешнев и др., 2012). Таксоны подсемейства Xiphisterinae по сравнению с подсемейством Cebidichthyinae характеризуются: только колючими лучами в спинном плавнике; большим числом лучей в анальном и грудном плавниках; отсутствием брюшных плавников и их рудиментов; большим числом позвонков; отсутствием зубов на небных костях и сошнике, заднеключичной кости плечевого пояса; ассиметричной формой позвонков; отсутствием рыльно-затылочного гребня; смыканием жевательных мышц на затылке; щечными ветвями подглазничного канала и длинным центральным задним каналцем 1-го порядка затылочной комиссуры с короткими каналцами 2-го порядка (по терминологии Неелова (1979)). Последний комплекс признаков сейсмосенсорной системы головы, вероятно, следует рассматривать как синапоморфию для подсемейства Xiphisterinae. Данная особенность – уникальная в подотряде Zoarcoidei; обнаружена только в семействе Bathymasteridae, у представителей которого имеются в разной степени развитые щечные ветви подглазничного канала (Макушок, 1958, 1961 в; Yatsu, 1986; Follet, Anderson, 1990; Anderson, 1994; Черешнев, 2003; Stevenson, Matarese, 2005). Напротив, у представителей подсемейства Cebidichthyinae, родов *Cebidichthys*, *Dictyosoma* и *Esselenichthys* (Follet, Anderson, 1990), сейсмосенсорная система головы устроена по типичному для семейства Stichaeidae плану (Макушок, 1958). Для этих родов Назаркин (1998) предложил такую синапоморфию, как наличие ветвистых лучей в спинном плавнике (после «колючей» части плавника). В подотряде бельдюговидных рыб подобное комбинированное строение спинного плавника встречается очень редко – лишь у родов *Eulophias*, *Neozoarces*, *Zoarchias* и *Ptilichthys* (Макушок, 1958, 1961; Hataoka, 2002).

Таблица 51. Отличительные морфологические признаки подсемейств Xiphisterinae и Cebidichthyinae

Признаки	Xiphisterinae	Cebidichthyinae
Колючие лучи в спинном плавнике	67-77	16-59
Последующие за колючими мягкие лучи в спинном плавнике	Нет	6-43
Мягкие лучи в анальном плавнике	46-55	36-49
Лучи в грудном плавнике	11-15	9-13
Лучи в брюшном плавнике	Нет	1 колючий луч у <i>Dictyosoma</i> , <i>Esselenichthys</i> , <i>Nivchia</i>
Позвонки	75-81	53-74
Основные лучи хвостового плавника	12-13	12-15
Зубы на небных костях и сошнике	Нет	Есть
Заднеключичная кость postcleithrum	Нет	Есть
Форма позвонков	Асимметричная	Симметричная (кроме <i>Esselenichthys</i>)
Рыльно-затылочный гребень на голове	Нет	Хорошо развит у <i>Cebidichthys</i> , слабо – у <i>Dictyosoma</i>
Смыкание жевательных мышц на затылке	Есть	Нет
Щечные ветви подглазничного канала сейсмочувствительной системы головы	Есть; 3-4 ветви	Нет

Таким образом, большое количество отличающих *Dictyosoma* специфических мутаций, значительные генетические расстояния и разобщенность родов *Xiphister* и *Dictyosoma* на филогенетических деревьях – все это однозначно свидетельствует о высокой генетической неоднородности подсемейства Xiphisterinae в понимании Макушка (1958) и в полной мере согласуются с морфологической неоднородностью таксонов подсемейства. Морфологическая гипотеза родственных связей Xiphisterinae (Макушок, 1958), по которой роды подсемейства дифференцируются на более древнюю группу *Dictyosoma* – *Cebidichthys* и молодую *Phytichthys* – *Xiphister* (рисунок 6), совпадает с молекулярно-генетическими данными, в соответствии с которыми роды *Xiphister* и *Dictyosoma* значительно обособлены, и последний род занимает примитивное положение у основания деревьев. Полученные результаты подтверждают состоятельность предложенной Ятсу (Yatsu, 1986) системы подсемейства Xiphisterinae: разделение его на два самостоятельных подсемейства – Xiphisterinae с родами *Xiphister* и *Phytichthys* и Cebidichthyinae с родами *Cebidichthys*, *Dictyosoma*, *Esselenichthys* и *Nivchia*.

Поскольку степень генетических отличий родов *Xiphister* и *Dictyosoma* в большинстве случаев превышает дистанции между подсемействами бельдюговидных рыб, в последующих

частях работы будет проведена независимая оценка уровней дифференциации каждого из них от таксонов семейства Stichaeidae, а также определено положение подсемейств Xiphisterinae и Cebidichthyinae не только в системе семейства стихеевых рыб, но и в системе всего подотряда Zoarcoidei.

7. Семейство Stichaeidae

Гилл (Gill, 1864) был первым, кто отделил стихеевых от других бленниоидных рыб – семейство включало роды *Anisarchus*, *Chirolophis*, *Eumesogrammus*, *Leptoclinus*, *Lumpenus* и *Stichaeus*. Морфологические основы системы семейства разработаны Макушом (1958), который выделил 54 вида, 30 родов и 8 подсемейств стихеевых рыб. Согласно Макушке (1958) это семейство включает подсемейства Stichaeinae, Opisthocentrinae, Lumpeninae, Chirolophinae, Alectriinae, Xiphisterinae, Azygopterinae и Eulophiinae.

Нельсон в последних изданиях сводки «Рыбы мира» отказался от выделения подсемейств в семействе Stichaeidae (Nelson, 1994, 2006), тогда как в предыдущей версии (Nelson, 1984) давал дробную структуру семейства. Он оставил 3 из 8 подсемейств: Stichaeinae с трибами Stichaeini и Chirolophini, Lumpeninae с трибами Lumpenini и Opisthocentrini, Xiphisterinae с трибами Alectriini, Xiphisterini, Azygopterini и Eulophiini (Nelson, 1984). При этом состав родов, входящих в подсемейства и трибы, не отличался от установленных Макушом (1958).

Андерсон (Anderson, 1994) решил, что в семейство Stichaeidae следует включить подсемейство Neozoarcinae с двумя трибами – Neozoarcini (с родами *Neozoarces* и *Zoarchias*) и Eulophiini (*Azygopterus* и *Eulophias*). В этом с ним согласились Мекленбург и Шейко (Mecklenburg, Sheiko, 2004), которые насчитали в семействе Stichaeidae 6 подсемейств: Stichaeinae, Opisthocentrinae, Lumpeninae, Chirolophinae, Neozoarcinae и Xiphisterinae. В последнем подсемействе, кроме традиционных родов, объединенных в трибу Xiphisterini, присутствуют роды подсемейства Alectriinae sensu Макушок (1958), пониженного до ранга трибы Alectriini. В новейшей версии каталога рыб (Eschmeyer, 2014) подсемейство Neozoarcinae в объеме, принятом предыдущими авторами, переведено в семейство Zoarcidae, а семейство Stichaeidae насчитывает 5 подсемейств, эквивалентных по составу родов и видов таковым в системе Мекленбург и Шейко (Mecklenburg, Sheiko, 2004).

Таким образом, очевидно отсутствие единых взглядов на систематический состав и родственные связи семейства Stichaeidae. Перечисленные противоречия не находят объяснения с позиций филогенетического анализа на основе сравнительно-морфологических данных. Макушок (1958) полагал, что мозаичность признаков семейства обусловлена не его филогенетической неоднородностью, а разнонаправленными морфологическими адаптациями.

Назаркин (2000), напротив, считает, что в целом семейство Stichaeidae монофилетично в объеме, принятом Макушом (1958), но оно не является естественной группой, и ранг каждого из 8 подсемейств должен быть повышен до ранга семейства.

7.1. Генетическая дифференциация таксонов семейства Stichaeidae

Для определения уровней генетической дифференциации и родственных отношений подсемейств семейства Stichaeidae использованы нуклеотидные последовательности участков митохондриальных генов COI, цитохрома b, 16S рРНК от 70 экземпляров 26 видов из 20 родов, и ядерных генов RNF213, родопсина, RAG1 от 37 экземпляров 25 видов из 18 родов. При реконструкции филогенетических деревьев в качестве внешней группы применены – *Bathymaster derjugini* и *Eleginops maclovinus*.

У представителей семейства Stichaeidae обнаружены специфичные мутации в последовательностях ДНК, общие для тех или иных подсемейств (таблицы 9, 16). В последовательностях митохондриального гена COI зафиксирована одна мутация, объединяющая подсемейства Stichaeinae, Chirolophinae и Xiphisterinae (в составе *X. atropurpureus*), и одна замена, общая для подсемейств Stichaeinae, Chirolophinae, Aletriinae и Xiphisterinae (*X. atropurpureus*). В гене 16S рРНК установлено мутационное изменение, маркирующее подсемейства Stichaeinae, Chirolophinae, Aletriinae и Xiphisterinae (*X. atropurpureus*). Ни в одной из изученных последовательностей митохондриальных и ядерных генов не выявлены мутации, объединяющие все таксоны семейства стихеевых рыб и отличающие их от представителей других семейств подотряда Zoarcoidei. Последние данные согласуются с основанным на морфологическом анализе выводом Макушка (1958) о том, что «... семейство Stichaeidae... не имеет ни одной специфической структурной особенности, которая в неизменном виде прослеживалась бы у всех его представителей...».

Сравнительный анализ нуклеотидных последовательностей митохондриальных и ядерных генов подсемейств семейства Stichaeidae показывает, что значения р-дистанций значительно варьируют. По генам мтДНК – от 9.3% между видами Stichaeinae и Aletriinae, Chirolophinae, Lumpeninae, Xiphisterinae до 14% между видами *P. tarasovi* (подсемейство Aletriinae) и *D. burgeri* (подсемейство Cebidichthyinae) (таблицы 52, А.15). По генам яДНК – от 1.7% между видами Aletriinae и Chirolophinae, Opisthocentrinae до 3.2% между видами Stichaeinae и *L. longirostris* (подсемейство Lumpeninae) (таблицы 52, А.15). По объединенным ДНК – от 5.2% между видами Stichaeinae и Aletriinae, Xiphisterinae до 7.3% между *C. japonicus* (Chirolophinae) и *D. burgeri* (Cebidichthyinae) (таблицы 53, А.16). Отличия *B. derjugini* из родственного

семейства Bathymasteridae от подсемейств стихеевых рыб составляют: по митохондриальным генам – 11.2-12.9%, по ядерным генам – 2.7-2.9%, по объединенным данным – 6.3-7.2%.

Таблица 52. Средние значения р-дистанций (в %) между нуклеотидными последовательностями генов COI, цитохрома b, 16S рРНК мтДНК (ниже диагонали) и RNF213, родопсина, RAG1 яДНК (выше диагонали) таксонов семейства Stichaeidae (среднее $\pm$ стандартная ошибка)

		Stichaeinae	Alectriinae	Chirolophinae	Lumpeninae	Opisthocentrinae	Xiphisterinae	<i>D. burgeri</i>	Eulophiidae	<i>B. derjugini</i>
Stichaeinae	MIN		1.8	2.1	1.9	1.9	2.0	2.3	2.1	2.5
	MAX		2.5	2.7	3.7	2.6	2.9	2.9	3.3	3.5
	Среднее		2.1 $\pm$ 0.02	2.3 $\pm$ 0.04	2.5 $\pm$ 0.08	2.1 $\pm$ 0.04	2.2 $\pm$ 0.06	2.5 $\pm$ 0.05	2.5 $\pm$ 0.05	2.9 $\pm$ 0.07
Alectriinae	MIN	9.3		1.7	1.8	1.7	1.8	1.9	2.0	2.5
	MAX	11.8		2.1	2.9	2.2	2.0	2.3	2.7	2.8
	Среднее	10.5 $\pm$ 0.11		1.9 $\pm$ 0.03	2.3 $\pm$ 0.03	1.9 $\pm$ 0.04	2.0 $\pm$ 0.02	2.1 $\pm$ 0.04	2.4 $\pm$ 0.04	2.7 $\pm$ 0.04
Chirolophinae	MIN	9.3	10.2		2.0	1.9	2.1	2.2	1.9	2.8
	MAX	11.7	11.6		3.0	2.3	2.3	2.4	2.6	2.8
	Среднее	10.5 $\pm$ 0.12	11.1 $\pm$ 0.12		2.4 $\pm$ 0.14	2.1 $\pm$ 0.13	2.2 $\pm$ 0.09	2.3 $\pm$ 0.1	2.3 $\pm$ 0.14	2.8 $\pm$ 0.00
Lumpeninae	MIN	9.3	10.0	10.7		1.8	2.1	2.3	2.1	2.6
	MAX	11.5	12.1	12.0		2.8	2.9	3.1	3.0	3.4
	Среднее	10.5 $\pm$ 0.08	11.2 $\pm$ 0.10	11.5 $\pm$ 0.12		2.1 $\pm$ 0.17	2.4 $\pm$ 0.14	2.6 $\pm$ 0.14	2.5 $\pm$ 0.13	2.9 $\pm$ 0.17
Opisthocentrinae	MIN	9.8	10.8	11.6	9.8		2.0	2.1	1.9	2.6
	MAX	12.6	13.2	13.5	12.3		2.1	2.3	2.4	2.8
	Среднее	11.2 $\pm$ 0.09	12.0 $\pm$ 0.13	12.8 $\pm$ 0.08	11.2 $\pm$ 0.11		2.0 $\pm$ 0.02	2.2 $\pm$ 0.04	2.1 $\pm$ 0.03	2.7 $\pm$ 0.03
Xiphisterinae	MIN	9.3	10.5	10.4	10.9	11.5		2.4	2.3	2.9
	MAX	11.6	11.8	11.5	11.5	12.1		2.4	2.8	2.9
	Среднее	10.1 $\pm$ 0.15	11.1 $\pm$ 0.14	11.1 $\pm$ 0.13	11.2 $\pm$ 0.12	11.8 $\pm$ 0.14		2.4 $\pm$ 0.00	2.6 $\pm$ 0.15	2.9 $\pm$ 0.00
<i>D. burgeri</i>	MIN	11.6	13.2	12.9	12.0	11.8	12.5		2.4	2.7
	MAX	13.1	14.0	13.7	13.4	13.0	12.5		2.6	2.7
	Среднее	12.5 $\pm$ 0.08	13.5 $\pm$ 0.07	13.4 $\pm$ 0.09	12.4 $\pm$ 0.06	12.5 $\pm$ 0.08	12.5 $\pm$ 0.08		2.5 $\pm$ 0.10	2.7 $\pm$ 0.00
Eulophiidae	MIN	11.3	12.2	12.3	11.4	11.9	12.6	13.5		3.1
	MAX	13.6	13.0	13.2	12.8	14.7	13.1	14.4		3.2
	Среднее	12.4 $\pm$ 0.09	12.6 $\pm$ 0.05	12.8 $\pm$ 0.06	12.1 $\pm$ 0.05	13.5 $\pm$ 0.07	12.9 $\pm$ 0.08	14.0 $\pm$ 0.07		3.2 $\pm$ 0.05
<i>B. derjugini</i>	MIN	11.2	11.2	12.0	10.5	10.8	12.1	12.9	12.1	
	MAX	12.2	12.3	12.1	11.9	11.8	12.1	12.9	12.7	
	Среднее	11.6 $\pm$ 0.06	11.8 $\pm$ 0.09	12.1 $\pm$ 0.07	11.2 $\pm$ 0.09	11.3 $\pm$ 0.06	12.1 $\pm$ 0.06	12.9 $\pm$ 0.09	12.4 $\pm$ 0.09	

Разные генетические системы (митохондриальная и ядерная ДНК) показывают неодинаковые оценки родства подсемейств стихеевых рыб. По генам мтДНК самая низкая средняя оценка р-дистанций выявлена между подсемействами Stichaeinae и Xiphisterinae (10.1%), самая высокая – между Chirolophinae и Opisthocentrinae (12.8%). Последнее подсемейство наиболее дифференцировано от остальных: Opisthocentrinae / Lumpeninae – 11.2%, Opisthocentrinae / Stichaeinae – 11.2%, Opisthocentrinae / Xiphisterinae – 11.8%, Opisthocentrinae / Alectriinae – 12%. По генам яДНК ближе всех оказались подсемейства Opisthocentrinae и Alectriinae (1.9%), а дальше – Stichaeinae и Lumpeninae (2.5%); при этом последнее подсемейство сильнее всех отличается от других: Lumpeninae / Opisthocentrinae – 2.1%, Lumpeninae / Alectriinae – 2.3%, Lumpeninae / Xiphisterinae – 2.4%, Lumpeninae / Chirolophinae – 2.4% (таблицы А.15, 51).

Таблица 53. Средние значения р-дистанций (в %) между комбинированными нуклеотидными последовательностями генов COI, цитохрома b, 16S рРНК мтДНК и RNF213, родопсина, RAG1 яДНК таксонов семейства Stichaeidae (среднее $\pm$ стандартная ошибка)

		Stichaeinae	Alectriinae	Chirolophinae	Lumpeninae	Opisthocentrinae	Xiphisterinae	<i>D. burgeri</i>	Eulophiidae
Stichaeinae	MIN								
	MAX								
	Среднее								
Alectriinae	MIN	5.2							
	MAX	6.3							
	Среднее	5.8 $\pm$ 0.07							
Chirolophinae	MIN	5.3	5.3						
	MAX	6.3	6.2						
	Среднее	5.9 $\pm$ 0.06	5.8 $\pm$ 0.08						
Lumpeninae	MIN	5.3	5.5	5.9					
	MAX	6.5	6.4	6.5					
	Среднее	5.9 $\pm$ 0.08	6.0 $\pm$ 0.05	6.2 $\pm$ 0.06					
Opisthocentrinae	MIN	5.5	5.8	6.2	5.5				
	MAX	6.9	6.7	7.1	6.5				
	Среднее	6.1 $\pm$ 0.07	6.2 $\pm$ 0.06	6.7 $\pm$ 0.05	6.0 $\pm$ 0.05				
Xiphisterinae	MIN	5.2	5.6	5.7	6.0	6.2			
	MAX	6.4	6.3	6.3	6.1	6.4			
	Среднее	5.7 $\pm$ 0.11	5.9 $\pm$ 0.10	6.0 $\pm$ 0.11	6.1 $\pm$ 0.12	6.3 $\pm$ 0.13			
<i>D. burgeri</i>	MIN	6.5	7.0	6.9	6.6	6.3	6.8		
	MAX	7.2	7.2	7.3	7.1	6.9	6.8		
	Среднее	6.9 $\pm$ 0.05	7.1 $\pm$ 0.06	7.1 $\pm$ 0.07	6.8 $\pm$ 0.07	6.6 $\pm$ 0.05	6.8 $\pm$ 0.00		
Eulophiidae	MIN	6.4	6.5	6.5	6.3	6.4	6.9	7.3	
	MAX	7.6	7.0	7.2	6.8	7.6	7.3	7.7	
	Среднее	6.8 $\pm$ 0.06	6.8 $\pm$ 0.07	6.8 $\pm$ 0.09	6.6 $\pm$ 0.08	7.1 $\pm$ 0.06	7.1 $\pm$ 0.06	7.5 $\pm$ 0.07	
<i>B. derjugini</i>	MIN	6.4	6.3	6.8	6.2	6.2	6.9	7.1	7.1
	MAX	7.1	6.8	6.8	6.6	6.7	6.9	7.1	7.3
	Среднее	6.7 $\pm$ 0.07	6.7 $\pm$ 0.08	6.8 $\pm$ 0.00	6.3 $\pm$ 0.09	6.4 $\pm$ 0.06	6.9 $\pm$ 0.00	7.1 $\pm$ 0.00	7.2 $\pm$ 0.06

Анализ объединенных последовательностей ДНК показывает самый низкий уровень дивергенции между подсемействами Stichaeinae и Xiphisterinae – 5.7 (диапазон 5.2-6.4)%. Почти такие же генетические отличия Stichaeinae от Alectriinae – 5.8 (5.2-6.3)%. Несколько больше расстояния между Stichaeinae и Lumpeninae – 5.9 (5.3-6.5)%, Stichaeinae и Chirolophinae – 5.9 (5.3-6.3)%, Stichaeinae и Opisthocentrinae – 6.1 (5.5-6.9)%. Необходимо отметить, что значительный диапазон оценок р-дистанций обусловлен гетерогенностью подсемейства Stichaeinae, которое включает хорошо дифференцированные группы и отдельные линии видов: *S. punctatus* + *S. ochriamkini*, *S. nozawae* + *S. grigorjewi* + *S. nevelskoi* + *E. praecisus*, *S. nana* и *E. hexagrammus*. Отличия этих групп от других подсемейств стихеевых рыб неодинаковые и, как правило, группа *S. nozawae* + *S. grigorjewi* + *S. nevelskoi* + *E. praecisus* находится к ним ближе, а *S. punctatus* + *S. ochriamkini* – дальше всего. В целом подсемейство Stichaeinae характеризуется наименьшими генетическими расстояниями в семействе стихеевых рыб – в среднем 5.87%.

Подсемейство Alectriinae разобщено с другими стихеевыми рыбами чуть больше – на 5.95%. Ближайшими к нему являются подсемейства Stichaeinae (5.8%) и Chirolophinae (5.8%), а наиболее отдаленным – Opisthocentrinae (6.2%). Среднее расстояния между Lumpeninae и

остальными подсемействами измеряется в 6.04%, варьируя от 5.9% со Stichaeinae до 6.2% с Chirolophinae. В свою очередь, подсемейство Chirolophinae наиболее сходно с Aletriinae (5.8%), максимально различается с Opisthocentrinae (6.7%), а от всех подсемейств дифференцировано на 6.12%. Значительна дивергенция подсемейства Opisthocentrinae, в среднем 6.26%: Opisthocentrinae / Lumpeninae – 6%, Opisthocentrinae / Stichaeinae – 6.1%, Opisthocentrinae / Aletriinae – 6.2%, Opisthocentrinae / Xiphisterinae – 6.3%, Opisthocentrinae / Chirolophinae – 6.7% (таблица 53).

Максимальные величины р-дистанций обнаружены для *D. burgeri*, который на основании очень существенных морфологических и генетических отличий предложено выделить из подсемейства Xiphisterinae sensu Макушок, 1958 в самостоятельное подсемейство Cebidichthyinae (Черешнев и др., 2012). По объединенным ДНК-последовательностям (таблица 53) средняя оценка р-дистанций этого вида от остальных подсемейств стихеевых рыб составляет 6.9%, увеличиваясь в сравнениях: *D. burgeri* / Opisthocentrinae – 6.6%, *D. burgeri* / Lumpeninae – 6.8%, *D. burgeri* / Xiphisterinae – 6.8%, *D. burgeri* / Stichaeinae – 6.9%, *D. burgeri* / Aletriinae – 7.1%, *D. burgeri* / Chirolophinae – 7.1%. Такие большие генетические расстояния скорее свойственны сравнениям таксонов семейств, чем подсемейств. В частности, *D. burgeri* и *B. derjugini* из семейства Bathymasteridae дифференцированы друг от друга на 7.1%, а отличия *B. derjugini* и подсемейств Stichaeidae даже ниже – 6.3-6.9% (таблица 53). Величины р-дистанций между подсемействами семейства Zoarcidae и *B. derjugini* составляют 7.1-7.5%, в то время как между подсемействами внутри этого семейства – 4.7-5.4% (таблица 42).

Особо необходимо остановиться на некоторых таксонах с неясным или спорным положением в системе стихеевых рыб: роде *Leptostichaeus*, который одни авторы относят к подсемейству Lumpeninae (Follett, Anderson, 1990; Mecklenburg, Sheiko, 2004), другие – к Azygopterinae (Eschmeyer, 2014); и роде *Azygopterus*, который сначала был определен в самостоятельное подсемейство Azygopterinae (Макушок, 1958), а затем – перемещен в подсемейство Neozoarcinae (Mecklenburg, Sheiko, 2004).

7.2. Положение родов *Leptostichaeus* и *Azygopterus* в системе семейства стихеевых рыб

Карликовый лептостихей *Leptostichaeus pumilus* – единственный вид монотипического рода, описанного из прибрежных вод охотоморского побережья острова Хоккайдо (Miki, 1985). Недавно один экземпляр этого вида был пойман в Татарском проливе и включен как новый вид в состав ихтиофауны вод России (Земнухов, Савельев, 2011). Мики (Miki, 1985) на основании ряда морфологических признаков отнес карликового лептостихея к семейству Stichaeidae, однако он оставил открытым вопрос о принадлежности данного вида к какому-либо из

подсемейств в системе семейства стихеевых рыб, предложенной Макушком (1958). Позднее Фоллетт и Андерсон (Follett, Anderson, 1990), без приведения серьезных доказательств, включили этот вид в подсемейство Lumpeninae. С ними согласились Мекленбург и Шейко (Mecklenburg, Sheiko, 2004). В систематической сводке по рыбам мира Нельсон (Nelson, 2006) упоминает род *Leptostichaeus* в составе семейства Stichaeidae. В последней версии Каталога рыб (Eschmeyer, 2014) род *Leptostichaeus* из подсемейства Lumpeninae перемещен в Azygopterinae.

Род *Azygopterus* – монотипичный эндемик северо-западной части Тихого океана. Он описан из района средних Курильских островов (о. Расшуа, у пролива Надежды); видовое название этой рыбы – коралловый выюн *Azygopterus corallinus* Andriashev et Makushok, 1955. В первоописании *Azygopterus* был условно отнесен к семейству Stichaeidae (Андрияшев, Макушок, 1955), в котором он окончательно закрепился и определен Макушком (1958) в монотипическое подсемейство Azygopterinae. Нельсон (Nelson, 1984) ввел Azygopterinae в подсемейство Xiphisterinae в ранге трибы Azygopterini вместе с трибами Aletriini, Xiphisterini и Eulophiini. В последующих работах этот автор не выделяет более низкие таксономические категории в семействе Stichaeidae, но указывает род *Azygopterus* в составе этого семейства (Nelson, 1994, 2006). Андерсон (Anderson, 1994) объединил роды *Azygopterus* и *Eulophias*¹ в трибу Eulophiini, которую вместе с трибой Neozoarcini (роды *Neozoarces* и *Zoarchias*) включил в подсемейство Neozoarcinae семейства стихеевых рыб. С положением рода *Azygopterus* в подсемействе Neozoarcinae согласились Мекленбург и Шейко (Mecklenburg, Sheiko, 2004). Предложение о восстановлении подсемейства Azygopterinae в составе семейства Stichaeidae недавно было сделано Земнуховым (Земнухов, 2012).

Сравнительный анализ митохондриальных и ядерных генов показал наличие у *L. pumilus* и *A. corallinus* идентифицирующих специфичных мутаций (таблицы 9, 13, 16, 21, 25, 29). В последовательности гена 16S рРНК *L. pumilus* обнаружена уникальная для изученных представителей подотряда бельдюговидных рыб однонуклеотидная делеция. В ДНК *A. corallinus* произошло гораздо больше характерных мутаций: по две в генах цитохрома b и 16S рРНК, одна в гене родопсина и шесть в гене RAG1. Также зафиксированы общие для этих видов нуклеотидные замены, отличающие их от других таксонов семейства стихеевых рыб и подотряда Zoarcoidei – одна в последовательности митохондриального гена COI и три в ядерном гене RNF213. Отметим, что у *L. pumilus* не выявлено ни одного мутационного изменения, объединяющего его с видами подсемейства Lumpeninae.

Из данных таблицы A.16 следует, что *L. pumilus* и *A. corallinus* гораздо ближе друг к другу, чем каждый из них – к остальным таксонам стихеевых рыб. Величина p-дистанции

¹ Макушок (1958) выделил род *Eulophias* в самостоятельное подсемейство Eulophiinae в составе семейства Stichaeidae.

между их ДНК составляет 5.7% и находится на уровне дивергенции, минимальном для подсемейств семейства Stichaeidae (таблица 53) и максимальном для подсемейств семейства Zoarcidae (таблица 42). От подсемейств Stichaeidae эти виды отличаются в значительно большей степени: *L. pumilus* в среднем на 6.8%, *A. corallinus* – на 7.1%; примерно на таком же генетическом расстоянии они расположены от *B. derjugini* – таксона внешней группы из семейства Bathymasteridae (7.1 и 7.3%, соответственно). Наименее всего *L. pumilus* и *A. corallinus* дифференцированы от подсемейства Lumpeninae (на 6.6%), наиболее – от *D. burgeri* (на 7.3 и 7.7%, соответственно) и подсемейства Xiphisterinae (на 6.9 и 7.3%, соответственно). Усредненные оценки р-дистанций *L. pumilus* и *A. corallinus* от остальных подсемейств стихеевых рыб выглядят следующим образом: от Stichaeinae – 6.78 и 7%, от Alectriinae – 6.7 и 6.9%, от Chirolophinae – 6.7 и 7%, от Opisthocentrinae – 6.9 и 7.3%, соответственно.

L. pumilus отнесен к семейству Stichaeidae по таким морфологическим признакам, как наличие передних ребер и 6 лучей жаберной перепонки, редукция пилорических придатков и гемонефрапофизов, неслитые лобные кости, неветвящиеся и редуцированные в количестве лучи хвостового плавника (Miki, 1985). Однако, он существенно отличается от стихеевых рыб по числу лучей спинного и хвостового плавников, строению сесмосенсорной системы, числу позвонков. *L. pumilus* обладает уникальной чертой – малым количеством лучей грудных плавников (3-4), занимая по этому признаку промежуточное положение между *A. corallinus* (грудных плавников нет) и подсемействами Stichaeidae (грудные плавники из 8-21 луча) (Miki, 1985). Кроме этого, *L. pumilus* характеризуется следующими особенностями: 9-10 основными лучами хвостового плавника, 79-82 короткими колючками спинного плавника, отсутствием брюшных плавников, редукцией подглазничного и затылочного сейсмosenсорных каналов головы, а также боковой линии, 84-87 туловищными позвонками, широким соединением перепонки спинного, анального и хвостового плавников (Miki, 1985). Несмотря на то, что данный вид включен в состав Lumpeninae, его морфологическое сходство с представителями этого подсемейства состоит лишь в строении сейсмosenсорной системы головы. Мики (Miki, 1985) отмечал также некоторое сходство *L. pumilus* с Xiphisterinae (*Xiphister*, *Phytichthys*) – в близком общем числе позвонков и лучей хвостового плавника.

Род *Azygopterus* характеризуется уникальным морфологическим признаком – полной редукцией грудных и брюшных плавников, которая в подотряде Zoarcoidei встречается еще у *Andriashevina aptera* (подсемейство Gymnelinae, семейство Zoarcidae). В системе стихеевых рыб подсемейство Azygopterinae занимает обособленное положение, а род *Azygopterus* считается одним из наиболее специализированных (Макушок, 1958). Специализация *A. corallinus* связана с обитанием в зарослях кораллов и направлена на удлинение тела, исчезновение грудных и брюшных плавников, объединение редуцированного хвостового плавника с анальным и

спинным. К морфологическим особенностям данного вида также относятся: отсутствие пилорических придатков и элементов плечевого пояса, наличие хорошо развитой сейсмочувствительной системы головы в виде каналов, 110-113 туловищных позвонков, асимметрия позвонков, соединение мощных передних ребер непосредственно с позвонками, смыкание жевательных мышц на крыше черепа (Макушок, 1958). На основании трех последних признаков Макушок (1958) определяет сходство рода *Azygopterus* с самыми специализированными родами *Xiphister* и *Phytichthys* подсемейства Xiphisterinae, подчеркивая, что они не могут составлять одну филогенетическую группу, поскольку черты высокой специализации возникли у этих таксонов независимо.

Анализируя морфологические признаки *L. pumilus* и *A. corallinus* (Андрияшев, Макушок, 1955; Макушок, 1958; Земнухов, 2012; Miki, 1985), можно выявить некоторое сходство по отдельным признакам – несимметричным позвонкам; сидящим на теле позвонков массивным ребрам; частичной (*L. pumilus*) или подной редукции (*A. corallinus*) грудных плавников; редукции хвостового плавника (из 9-10 лучей у *L. pumilus* и 6 у *A. corallinus*); слиянию спинного, хвостового и анального плавников; полной редукции брюшных плавников; присутствию в спинном плавнике только коротких шипов и одного луча на его последнем птеригофоре; наличию в начале анального плавника одной колючки и неветвящихся мягких лучей; отсутствию канала боковой линии.

На филогенетических деревьях, реконструированных по нуклеотидным последовательностям митохондриальных и ядерных генов (рисунки 30, Б.17, Б.18), виды *A. corallinus* и *L. pumilus* образуют общую, удаленную от кластеров подсемейств стихеевых рыб, устойчивую группу (95/93/1, 94/91/1, 92/95/1), которая занимает базальное положение по отношению ко всем таксонам семейства Stichaeidae (за исключением *D. burgeri*). Ранее, для тестирования предположения о близости родов *Azygopterus* и *Eulophias* (Anderson, 1994), было построено ВА-дерево по данным об изменчивости участка гена COI мтДНК (Радченко и др., 2014: рис. 2). На нем *A. corallinus* сначала объединяется с близкородственным *E. koreanus*, и вместе они кластеризуются с *L. pumilus*. Группа родов *Azygopterus*, *Leptostichaeus*, *Eulophias*, образование которой поддержано максимальной оценкой апостериорной вероятности (100%), очень четко дифференцирована от представителей семейства Stichaeidae. Генетическая обособленность родов *Azygopterus* и *Eulophias* от стихеевых рыб показана также и другими авторами (Туранов, 2013; Kwun, Kim, 2013).

Таким образом, полученные молекулярно-генетические данные свидетельствуют о генетическом родстве *A. corallinus* и *L. pumilus*. Род *Leptostichaeus* существенно отличается от таксонов подсемейства Lumpeninae и не может входить в его состав. Роды *Leptostichaeus* и *Azygopterus* значительно дифференцированы от подсемейств стихеевых рыб и образуют

обособленную группу. Подтверждаются результаты сравнительно-морфологических исследований этих родов: точка зрения Андерсона (Anderson, 1994) о близости *Azygopterus* и *Eulophias*, а также вывод Земнухова (2012) о родственных связях *Azygopterus* и *Leptostichaeus* и объединении их в самостоятельное подсемейство. В последнем случае название этого подсемейства, согласно приоритету, следует обозначить как Eulophiinae. Однако уровень генетической дивергенции и положение на филогенетических деревьях группы родов *Azygopterus*, *Leptostichaeus* и *Eulophias* свидетельствуют о более значительной их удаленности от стихеевых рыб и возможности повысить таксономический статус до семейства Eulophiidae. Для окончательного вывода о статусе родов *Azygopterus* и *Leptostichaeus* необходимо рассмотреть их положение в системе всего подотряда Zoarcoidei, что и будет сделано в следующих главах.

7.3. Система семейства Stichaeidae

По мнению Макушка (1958), основанному на анализе морфологических признаков, филогенетические отношения в семействе Stichaeidae выглядят следующим образом (рисунок 6): наиболее близки подсемейства Lumpeninae и Opisthocentrinae, а также Stichaeinae и Chirolophinae. Подсемейства Alectriinae, Xiphisterinae, Azygopterinae и Eulophiinae – высоко специализированные и обособленные.

Принципиально иные взаимосвязи таксонов стихеевых рыб наблюдаются на филогенетических деревьях, построенных по данным об изменчивости нуклеотидных последовательностей митохондриальных и ядерных генов (рисунки 30, Б.17, Б.18). У основания всех филогенетических деревьев традиционно находится представитель семейства Bathymasteridae, наиболее примитивного в подотряде бельдюговидных рыб (Anderson, 1994). Удаленную позицию с высоким уровнем надежности (92/93/0.99, 97/93/1, 90/88/0/98) занимает вид *D. burgeri*, значительно дивергировавший не только от подсемейства Xiphisterinae, но и от семейства Stichaeidae. Группа *A. corallinus* и *L. pumilus* располагается в базальном положении ко всему семейству Stichaeidae; ее обособление также хорошо поддержано (95/93/1, 94/91/1, 92/95/1).

Порядок ветвления и кластеризации типов ДНК остальных стихеевых рыб на филогенетических схемах не совпадает. «Ядерное» дерево (рисунок Б.18) характеризуется низкими оценками поддержки и политомией основных группировок семейства Stichaeidae. У основания дерева отчетливо выделяется кластер видов *S. punctatus* + *S. ochriamkini*, значительно отличающийся от родственных таксонов подсемейства Stichaeinae; но выделение этой линии не подкреплено статистически (54/57/0.73). Также можно отметить образование кластера

Lumpeninae и Opisthocentrinae, подтверждающее морфологическое сходство этих подсемейств (Макушок, 1958), однако оно не имеет надежной поддержки (53/58/0.83). В целом, структура данного дерева не позволяет установить филогенетические связи в семействе Stichaeidae. Вероятно, такая неразрешенность топологии обусловлена широким диапазоном уровней дивергенции подсемейств, разной скоростью и направленностью их эволюции и, как следствие, очень существенной морфологической и генетической гетерогенностью всего семейства стихеевых рыб в сочетании с недостаточной информационной емкостью использованных для анализа генов медленно эволюционирующего ядерного генома.

На деревьях по мтДНК (рисунок Б.17) и объединенным последовательностям (рисунок 30) следующим после группы *A. corallinus* и *L. pumilus* отделяется подсемейство Opisthocentrinae, дифференцированное от других больше всего (в среднем на 11.9 и 6.26% по мтДНК и объединенным ДНК, соответственно); затем – Lumpeninae (11.12 и 6.04%). Отделение линий этих подсемейств имеет достоверные оценки бутстрэп-анализа и апостериорной вероятности (90/92/1 и 89/92/0.99 на рисунке Б.17; 89/91/0.98 и 93/94/0.98 на рисунке 30). Подсемейства Stichaeinae, Xiphisterinae, Alectriinae и Chirolophinae образуют устойчивый (с поддержкой 92/98/1 и 87/90/0.98 на рисунке Б.17 и рисунке 30, соответственно) общий макрокластер, топология которого существенно отличается на разных деревьях. На «митохондриальных» деревьях (рисунок Б.17) ветвление в пределах данного макрокластера политомичное и взаимоотношения подсемейств остаются неопределенными. Выявляются только ассоциации Alectriinae + Xiphisterinae и Chirolophinae + *S. nana* (Stichaeinae), а также разделение подсемейства Stichaeinae на три группы – *S. nozawae* – *S. grigorjewi* – *E. praecisus* – *S. nevelskoi* – *E. hexagrammus*, *S. punctatus* – *S. ochriamkini* и *S. nana*. При этом филогении, построенные разными методами, отличаются структурой кластера *S. nozawae* + *S. grigorjewi* + *E. praecisus* + *S. nevelskoi* + *E. hexagrammus*: на МР-дереве он состоит из микрокластеров *S. nozawae* + *S. grigorjewi* + *S. nevelskoi* и *E. praecisus* + *E. hexagrammus*, на ML- и BA-деревьях – из микрокластера *S. nozawae* + *S. grigorjewi* + *E. praecisus* и отдельных линий *S. nevelskoi* и *E. hexagrammus*.

На «комбинированном» дереве (рисунок 30) макрокластер подсемейств Stichaeinae, Xiphisterinae, Alectriinae и Chirolophinae имеет четкую дихотомичную структуру. Неустойчивость полученных ассоциаций типов ДНК данных подсемейств не позволяет с уверенностью определить их взаимоотношения, но допускает предположения о родственных связях стихеевых рыб. Макрокластер Stichaeinae, Xiphisterinae, Alectriinae и Chirolophinae распадается на два кластера, равноудаленные от общего ствола дерева и дифференцированные друг от друга в среднем на 5.9% (таблицы 53, А.16). В состав одного из них входят типы ДНК таксонов подсемейств Stichaeinae и Xiphisterinae. Подсемейство Stichaeinae, так же, как и на

«митохондриальном» дереве, общей группы не образует – *S. nana* объединяется с *X. atropurpureus* (Xiphisterinae), а *S. nozawae*, *S. grigorjewi*, *E. praecisus*, *S. nevelskoi* и *E. hexagrammus* формируют отдельный микроклатер; эти микрокластеры разобщены на 5.4%. В составе второго кластера оставшаяся часть видов Stichaeinae (*S. punctatus* и *S. ochriamkini*) группируется с подсемейством Chirolophinae, и вместе они интегрируются с Aletriinae; средняя оценка р-дистанций между микрокластерами *S. punctatus* + *S. ochriamkini* + Chirolophinae и Aletriinae составляет 5.7%. Структура МР дерева отличается тем, что линия *X. atropurpureus* перемещена из кластера *S. nozawae* + *S. grigorjewi* + *E. praecisus* + *S. nevelskoi* + *E. hexagrammus* + *S. nana* во внешнюю позицию к кластеру *S. punctatus* + *S. ochriamkini* + Chirolophinae + Aletriinae.

Проведенный Макушом (1958) сравнительный анализ стихеевых рыб показал, что подсемейства Stichaeinae, Chirolophinae, Lumpeninae, Opisthocentrinae отличаются примитивными морфологическими чертами и объединяются в две естественные группы – Stichaeinae + Chirolophinae и Lumpeninae + Opisthocentrinae (рисунок 6). Сходство Stichaeinae и Chirolophinae определяется небольшим числом позвонков, хорошо развитыми, идентично устроенными брюшными и грудными плавниками, наличием состоящей из двух частей заднеключичной кости; представители рода *Bryozoichthys* из подсемейства Chirolophinae, так же как представители Stichaeinae, имеют сошниковые и небные зубы. Общность Lumpeninae и Opisthocentrinae заключается в сходных размерах и строении грудных и брюшных плавников, расположении верхних межмышечных косточек (epipleuralia). Род *Lumpenopsis* из подсемейства Opisthocentrinae считается переходной формой (Макушок, 1958), поскольку обладает признаками и Lumpeninae (степень очешуения, число лучей жаберных перепонки и пор в некоторых сейсмодатчиковых каналах головы, строение скелета хвостового плавника и позвонков), и Opisthocentrinae (строение жаберных перепонки, окраска спинного плавника, строение элементов плечевого пояса, устройство сейсмодатчиковой системы головы). Наиболее специализированные подсемейства Aletriinae, Xiphisterinae, Azygopterinae и Eulophiinae на филогенетической схеме (рисунок 6) представляют собой значительно дифференцированные линии. Некоторые сходные морфологические особенности, характерные для Aletriinae и Xiphisterinae (размер и размещение ребер, редуцированные грудные и полностью утраченные брюшные плавники), а также для Azygopterinae и Xiphisterinae (асимметричные позвонки, размер и размещение ребер, смыкание жевательных мышц на крыше черепа), по мнению Макушка (1958), возникли конвергентно и не могут быть основанием для объединения данных подсемейств в сестринские группы.

Построенные на основе молекулярно-генетического анализа филогенетические деревья согласуются с морфологическими данными Макушка (1958) лишь в деталях. Так, на

«митохондриальном» дереве (рисунок Б.17) общий кластер образуют виды подсемейств Alectriinae и Xiphisterinae, на «ядерном» дереве (рисунок Б.18) – Lumpeninae и Opisthocentrinae, на «комбинированном» дереве (рисунок 30) – Chirolophinae и Stichaeinae (*S. punctatus* и *S. ochriamkini*); но эти ассоциации типов ДНК имеют невысокую статистическую поддержку. В части обособленности *A. corallinus* наши деревья согласуются с филогенетической гипотезой родственных отношений семейства Stichaeidae (Макушок, 1958), в которой подсемейство Azygopterinae (в составе, принятом Макушком) занимает удаленную позицию. Однако, в целом реконструкция системы стихеевых рыб по молекулярно-генетическим признакам не соответствует морфологической системе Макушка (1958) по основным позициям: во-первых, линии подсемейств Opisthocentrinae и Lumpeninae не связаны близким родством и расположены в базальном положении отдельно от остальных стихеевых рыб; во-вторых, подсемейства Stichaeinae, Xiphisterinae, Alectriinae и Chirolophinae объединяются в сестринскую группу; в-третьих, подсемейство Stichaeinae дифференцируется на три группы, одна из которых тяготеет к подсемействам Alectriinae и Chirolophinae, а две другие – к Xiphisterinae. Похожая схема взаимоотношений между подсемействами стихеевых рыб получена ранее по данным о митохондриальных генах COI и цитохрома b (Туранов, 2013); отличие заключается в положении подсемейства Chirolophinae, которое кластеризуется с разными группами Stichaeinae. Необходимо отметить, что во всех случаях образование филогенетических связей в пределах кластера Stichaeinae, Xiphisterinae, Alectriinae и Chirolophinae неустойчиво, поскольку поддержка узлов ветвления невысокая.

Таким образом, в ходе анализа изменчивости митохондриальных и ядерных генов 31 вида из 22 родов семейства Stichaeidae получены следующие результаты. Нуклеотидные последовательности генов COI, цитохрома b, 16S рРНК, RNF213, родопсина, RAG1 стихеевых рыб не имеют ни одного мутационного изменения, объединяющего всех представителей семейства. У видов подсемейства Chirolophinae обнаружен уникальный для подотряда бельдюговидных рыб генетический признак – шестинуклеотидная делеция в последовательности гена RAG1 ядерного генома. Разные генетические системы дают неодинаковые оценки степени родства подсемейств стихеевых рыб: гены мтДНК определяют в ближайшие родственники подсемейства Stichaeinae и Xiphisterinae, а в дальние – подсемейство Opisthocentrinae; гены яДНК сближают Opisthocentrinae и Alectriinae, а наиболее отдаляют – Lumpeninae. Каждое из подсемейств – Alectriinae, Opisthocentrinae, Chirolophinae и Lumpeninae – образует собственную однородную и статистически хорошо поддержанную монофилетическую группу. Напротив, роды Stichaeinae гетерогенные, само подсемейство полифилетичное и дифференцируется на три группы: *S. punctatus* – *S. ochriamkini*, *S. nozawae* – *S. grigorjewi* – *E. praecisus* – *S. nevelskoi* – *E. hexagrammus* и *S. nana*. Подсемейство Xiphisterinae

в составе, принятом Макушом (1958), характеризуется высокой генетической неоднородностью и подразделяется на два самостоятельных подсемейства – Xiphisterinae с родами *Xiphister*, *Phytichthys* и Cebidichthyinae с родами *Cebidichthys*, *Dictyosoma*, *Esselenichthys*, *Nivchia*. Уровень генетической дивергенции подсемейства Cebidichthyinae от стихеевых рыб ощутимо превышает расстояния между подсемействами подотряда, из чего следует возможность повышения его таксономического статуса до семейства. Род *Leptostichaeus* существенно отличается от видов подсемейства Lumpeninae и не может входить в его состав. Молекулярно-генетические данные свидетельствуют о родственных связях родов *Leptostichaeus*, *Azygopterus* и *Eulophias*, значительной их удаленности от стихеевых рыб и необходимости объединения в отдельную группу ранга подсемейства или даже семейства. Реконструкция системы семейства Stichaeidae по молекулярно-генетическим признакам не соответствует морфологической системе Макушка (1958) в основных позициях: подсемейства Opisthocentrinae и Lumpeninae значительно дифференцированы от остальных стихеевых рыб и первыми отделяются от общего предкового ствола; подсемейства Stichaeinae, Xiphisterinae, Aletriinae, Chirolophinae являются сестринскими таксонами и образуют более молодую группу. Филогенетические связи в пределах кластера Stichaeinae + Xiphisterinae + Aletriinae + Chirolophinae неустойчивы, но, тем не менее, позволяют сделать предположения о родственных отношениях. Подсемейства Aletriinae и Chirolophinae генетически близки к группе *S. punctatus* + *S. ochriamkini* подсемейства Stichaeinae, а подсемейство Xiphisterinae – к группам Stichaeinae *S. nozawae* + *S. grigorjewi* + *E. praecisus* + *S. nevelskoi* + *E. hexagrammus* и *S. nana*. Для окончательных заключений о статусе группы родов *Leptostichaeus*, *Azygopterus*, *Eulophias*, подсемейства Cebidichthyinae, а также о монофилии / полифилии семейства Stichaeidae необходимо рассмотреть их положение в системе всего подотряда Zoarcoidei.

Глава VII. Молекулярная систематика и родственные отношения в семействе Pholidae

В этой главе приведены результаты анализа изменчивости нуклеотидных последовательностей участков митохондриальных генов COI, цитохрома b, 16S рРНК от 22 экземпляров 6 видов из 4 родов, ядерных генов RNF213, родопсина от 16 экземпляров 4 видов из 4 родов семейства Pholidae. По причинам технического характера нам не удалось получить нуклеотидные последовательности гена RAG1 яДНК для представителей 2 родов (*Apodichthys* и *Xererpes*), поэтому данные об изменчивости этого маркера в семействе Pholidae использованы только для построения системы подотряда Zoarcoidei. В таблицах 55, А.18 даны значения р-дистанций между комбинированными нуклеотидными последовательностями митохондриальных и ядерных генов таксонов семейства, в таблицах 54, А.17 – отдельно по генам мтДНК и яДНК. Филогенетические деревья получены на основе независимого анализа генов мтДНК (рисунок Б.19), яДНК (рисунок Б.20) и комбинированного анализа (рисунок 32). С помощью сравнительных оценок р-дистанций и топологий филогенетических деревьев определены степени дивергенции и родственные взаимоотношения в семействе на уровне видов и родов. На основе молекулярно-генетического анализа реконструирована система семейства Pholidae. Обсуждается сходство результатов, полученных молекулярно-генетическими и сравнительно-морфологическими методами.

1. Генетическая дифференциация и родственные отношения таксонов семейства Pholidae

По последним данным семейство Pholidae включает 16 видов и 5 родов – *Pholis*, *Rhodymenichthys*, *Apodichthys*, *Xererpes* и *Ulvicola* (Eschmeyer, 2014). Представители семейства не отмечены в морях южного полушария, но широко распространены в северной Пацифике, северной Атлантике и Полярном бассейне. Наибольшего таксономического разнообразия масляковые рыбы достигают на севере Тихого океана, где предположительно находился центр видообразования и в морских отложениях миоценового возраста (11.5-12.3 млн. лет) о. Сахалин обнаружены ископаемые остатки этой группы (Назаркин, 2002). Самый обширный ареал у *Pholis fasciata*, обитающего в северной Пацифике (Охотское и Японское моря), Арктике, северо-западной Атлантике (Гренландия, Лабрадор, Арктическая Канада, Аляска). *P. crassispina*, *P. nebulosa*, *P. fangi* обитают в Японском, Желтом и Восточно-Китайском морях. В Японском море встречаются эндемичные *P. nea* и *P. picta*, последний вид есть и в Охотском море. У юго-восточной Камчатки распространен *P. laeta*. Ареал рода *Rhodymenichthys* также

находится на северо-западе Тихого океана – в Охотском, Японском, Беринговом морях. В северо-восточной части Пацифики обитают *P. schultzi*, *P. clemensi* и *P. ornata* – от южной Аляски до Калифорнийского залива. С их ареалами почти совпадают ареалы трех североамериканских эндемичных родов – *Apodichthys*, *Xererpes* и *Ulvicola*. Воды северной Атлантики и Арктики населяет *P. gunnellus* (Шмидт, 1950; Макушок, 1958; Линдберг, Красюкова, 1975; Федоров и др., 2003; Yatsu, 1981, 1985; The Fishes..., 1984; Amaoka et al., 1995; Fishes of Japan..., 2002; Mecklenburg, 2003 a; Fedorov, 2004; Eschmeyer, 2014).

Представители семейства Pholidae собраны в Охотском (Тауйская губа, Шантарские и Курильские о-ва, залив Шелихова, Камчатка, Сахалин) и Японском (залив Петра Великого) морях. Благодаря помощи профессора Теодора Питча (Университет штата Вашингтон, США) получен коллекционный материал по видам *Apodichthys flavidus* (UW043794, UW043796, the University of Washington Fish Collection) и *Xererpes fucorum* (UW043790) с северного побережья американского штата Вашингтон (залив Пьюджет-Саунд, о. Сан-Хуан). Для сравнения привлечены данные из GenBank по нуклеотидным последовательностям фрагмента гена COI мтДНК *Enedrias crassispina*, *P. laeta*, *P. fangi*, *P. nebulosa*, *P. ornata*, *A. flavidus*, *A. fucorum* (таблица А.1). Для морфологического анализа использованы 16 экз. *P. crassispina* из залива Петра Великого (Японское море), 25 экз. *Rhodymenichthys dolichogaster* и 2 экз. *P. fasciata* из Тауйской губы (Охотское море), 1 экз. *P. laeta* из Авачинской губы юго-востока Камчатки, 3 экз. *P. picta* от о. Кунашир. Промеры, подсчет меристических признаков, изучение остеологии и анатомии проведены Черешневым И.А. на ализариновых препаратах, изготовленных по методу Якубовски (1970).

Сравнительный анализ нуклеотидных последовательностей митохондриальных и ядерных генов показал наличие нуклеотидных замен, идентифицирующих таксоны семейства Pholidae (таблицы 9, 13, 16, 21, 25). Максимальное количество специфичных мутаций обнаружено у рода *Apodichthys* – по три в последовательностях генов COI и 16S рРНК, две в гене цитохрома b мтДНК, одна в гене родопсина яДНК. Чуть меньше маркирующих замен у рода *Xererpes* – пять в гене COI, две в гене RNF213, одна в гене цитохрома b. Род *Rhodymenichthys* отличают две нуклеотидные замены в гене 16S рРНК и одна – в гене COI, а род *Pholis* – единственное мутационное изменение в гене цитохрома b мтДНК. Выявлены и общие для изученных видов Pholidae мутации, отсутствующие у других семейств подотряда Zoarcoidei, – по одной в нуклеотидных последовательностях митохондриальных генов COI и 16S рРНК.

Оценки р-дистанций между таксонами семейства Pholidae изменяются следующим образом: в пределах видов – от 0.1 до 1% по мтДНК (таблицы 54, А.17), от 0 до 0.1% по яДНК (таблица 54), от 0.1 до 0.6% по объединенным данным (таблицы 55, А.18); между видами

одного рода (*Pholis*) – от 1.4 до 5.8% по мтДНК; между родами – от 8.8 до 13.7% по мтДНК, от 0.8 до 1.6% по яДНК, от 5.8 до 8.8% по объединенным данным.

Таблица 54. Средние значения р-дистанций (в %) между нуклеотидными последовательностями генов COI, цитохрома b, 16S рРНК мтДНК (ниже диагонали) и RNF213, родопсина яДНК (выше диагонали) таксонов семейства Pholidae. Прочерки - отсутствие данных (среднее $\pm$ стандартная ошибка)

		<i>R. dolichogaster</i>	<i>P. crassispina</i>	<i>P. picta</i>	<i>P. laeta</i>	<i>A. flavidus</i>	<i>X. fucorum</i>	<i>B. derjugini</i>	<i>T. trachurus</i>
<i>R. dolichogaster</i>	MIN		–	1.1	–	1.5	1.3	2.6	12.4
	MAX		–	1.3	–	1.5	1.4	2.7	12.4
	Среднее		–	1.2 $\pm$ 0.01	–	1.5 $\pm$ 0.0	1.4 $\pm$ 0.01	2.7 $\pm$ 0.01	12.4 $\pm$ 0.0
<i>P. crassispina</i>	MIN	9.3		–	–	–	–	–	–
	MAX	9.4		–	–	–	–	–	–
	Среднее	9.3 $\pm$ 0.02		–	–	–	–	–	–
<i>P. picta</i>	MIN	8.8	1.4		–	0.8	1.0	2.2	12.5
	MAX	9.2	1.7		–	0.9	1.1	2.3	12.6
	Среднее	9.0 $\pm$ 0.03	1.6 $\pm$ 0.04		–	0.9 $\pm$ 0.01	1.1 $\pm$ 0.01	2.3 $\pm$ 0.03	12.6 $\pm$ 0.01
<i>P. laeta</i>	MIN	9.5	5.8	5.5		–	–	–	–
	MAX	9.6	5.8	5.7		–	–	–	–
	Среднее	9.5 $\pm$ 0.02	5.8 $\pm$ 0.0	5.6 $\pm$ 0.03		–	–	–	–
<i>A. flavidus</i>	MIN	10.0	10.8	10.3	10.4		1.6	2.6	12.5
	MAX	10.2	10.8	10.7	10.4		1.6	2.6	12.5
	Среднее	10.1 $\pm$ 0.02	10.8 $\pm$ 0.0	10.5 $\pm$ 0.04	10.4 $\pm$ 0.0		1.6 $\pm$ 0.0	2.6 $\pm$ 0.00	12.5 $\pm$ 0.0
<i>X. fucorum</i>	MIN	11.8	13.3	13.0	13.2	13.6		2.6	12.5
	MAX	12.0	13.3	13.2	13.2	13.7		2.6	12.5
	Среднее	11.9 $\pm$ 0.03	13.3 $\pm$ 0.0	13.1 $\pm$ 0.03	13.2 $\pm$ 0.0	13.7 $\pm$ 0.05		2.6 $\pm$ 0.0	12.5 $\pm$ 0.0
<i>B. derjugini</i>	MIN	10.7	12.7	12.5	12.8	12.8	12.2		
	MAX	10.8	12.7	13.0	12.8	12.8	12.2		
	Среднее	10.7 $\pm$ 0.02	12.7 $\pm$ 0.0	12.7 $\pm$ 0.06	12.8 $\pm$ 0.0	12.8 $\pm$ 0.0	12.2 $\pm$ 0.0		
<i>T. trachurus</i>	MIN	19.1	18.7	18.4	18.7	19.8	19.2		
	MAX	19.2	18.7	18.7	18.7	19.9	19.2		
	Среднее	19.1 $\pm$ 0.02	18.7 $\pm$ 0.0	18.6 $\pm$ 0.03	18.7 $\pm$ 0.0	19.9 $\pm$ 0.05	19.2 $\pm$ 0.0		

Таблица 55. Средние значения р-дистанций (в %) между комбинированными нуклеотидными последовательностями генов COI, цитохрома b, 16S рРНК мтДНК и RNF213, родопсина яДНК таксонов семейства Pholidae (среднее $\pm$ стандартная ошибка)

		<i>R. dolichogaster</i>	<i>P. picta</i>	<i>A. flavidus</i>	<i>X. fucorum</i>
<i>R. dolichogaster</i>					
<i>P. picta</i>	MIN	5.8			
	MAX	6.0			
	Среднее	5.9 $\pm$ 0.02			
<i>A. flavidus</i>	MIN	6.6	6.6		
	MAX	6.8	6.8		
	Среднее	6.7 $\pm$ 0.05	6.7 $\pm$ 0.03		
<i>X. fucorum</i>	MIN	7.7	8.2	8.8	
	MAX	7.7	8.3	8.8	
	Среднее	7.7 $\pm$ 0.00	8.3 $\pm$ 0.02	8.8 $\pm$ 0.00	
<i>B. derjugini</i>	MIN	7.5	8.4	8.7	8.4
	MAX	7.6	8.7	8.7	8.4
	Среднее	7.6 $\pm$ 0.05	8.5 $\pm$ 0.04	8.7 $\pm$ 0.00	8.4 $\pm$ 0.00
<i>T. trachurus</i>	MIN	16.4	16.1	16.9	16.5
	MAX	16.4	16.3	16.9	16.5
	Среднее	16.4 $\pm$ 0.00	16.2 $\pm$ 0.02	16.9 $\pm$ 0.00	16.5 $\pm$ 0.00

Род *Xererpes* отличают от остальных родов маслюковых рыб самые большие уровни дивергенции: по мтДНК – 11.9% от *Rhodymenichthys*, 13.1% от *Pholis*, 13.7% от *Apodichthys*; по объединенным последовательностям – 7.7% от *Rhodymenichthys*, 8.3% от *Pholis*, 8.8% от *Apodichthys*. Ближе всех друг к другу находятся роды *Pholis* и *Rhodymenichthys*: по мтДНК – 9%, с диапазоном от 8.8% между *R. dolichogaster* и *P. picta* до 9.6% между *R. dolichogaster* и *P. laeta*; по объединенной ДНК – 5.9%. Род *Apodichthys* одинаково удален от *Pholis* и *Rhodymenichthys*: по мтДНК – на 10.5 и 10.1%, по объединенным последовательностям – на 6.6 и 6.7%, соответственно. Генетические расстояния *Xererpes* от ближайших родственников находятся на том же уровне, что и отличия *B. derjugini* из родственного семейства Bathymasteridae от таксонов из семейства Pholidae: *B. derjugini* / *Rhodymenichthys* – 10.7 и 7.5%; *B. derjugini* / *Pholis* – 12.7 и 8.5%; *B. derjugini* / *Apodichthys* – 12.8 и 8.7%; *B. derjugini* / *Xererpes* – 12.2 и 8.4% (по мтДНК и комбинированной ДНК, соответственно) (таблицы 54, 55).

Похожая картина генетического родства таксонов семейства Pholidae получена при анализе участка митохондриального гена COI с привлечением данных из GenBank (таблица 56). Значительнее всего дифференцирован род *Xererpes* – от *Rhodymenichthys* на 13.9%, от *Pholis* на 15.3%, от *Apodichthys* на 16.3%. Самые низкие межродовые дистанции обнаружены между *Pholis* и *Rhodymenichthys* (9.3%). Уровень дивергенции *Pholis* и *Rhodymenichthys* от *Apodichthys* составляет 11.7 и 11.5%, соответственно.

Таблица 56. Значения р-дистанций (в %) между нуклеотидными последовательностями гена COI мтДНК таксонов семейства Pholidae (цит. по: Радченко и др., 2010, с дополнениями)

Вид	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
1 <i>R. dolichogaster</i> (324)																			
2 <i>R. dolichogaster</i> (471)	0.2																		
3 <i>R. dolichogaster</i> (1100)	0	0.2																	
4 <i>R. dolichogaster</i> (1401)	0	0.2	0																
5 <i>P. crassispina</i> (1189)	8.7	8.9	8.7	8.7															
6 <i>E. crassispina</i> (bg)	8.5	8.7	8.5	8.6	0.2														
7 <i>P. picta</i> (1281)	8.9	9.1	8.9	8.9	1.2	1.3													
8 <i>P. picta</i> (1364)	8.7	8.9	8.7	8.7	1.7	1.8	0.6												
9 <i>P. fangi</i> (bg)	9.7	9.9	9.7	9.8	5.8	6.0	5.3	5.3											
10 <i>P. nebulosa</i> (bg)	9.1	9.2	9.1	9.1	5.5	5.6	4.9	4.9	3.0										
11 <i>P. laeta</i> (1365)	9.9	10.1	9.9	9.9	5.8	6.0	5.3	5.6	6.7	5.8									
12 <i>P. laeta</i> (bg)	9.9	10.1	9.9	9.9	5.8	6.0	5.3	5.6	6.7	5.8	0								
13 <i>P. ornata</i> (bg)	10.1	10.3	10.1	10.1	6.3	6.5	6.1	6.5	6.7	6.1	6.8	6.8							
14 <i>A. flavidus</i> (1475)	11.5	11.6	11.5	11.5	11.8	12.0	11.8	12.0	11.3	11.5	11.6	11.6	12.8						
15 <i>A. flavidus</i> (1476)	11.5	11.6	11.5	11.5	11.8	12.0	11.8	12.0	11.3	11.5	11.6	11.6	12.8	0					
16 <i>A. flavidus</i> (bg)	11.3	11.5	11.3	11.3	11.5	11.6	11.5	11.6	11.3	11.1	11.3	11.3	12.5	0.3	0.3				
17 <i>X. fucorum</i> (1477)	13.9	14.0	13.9	13.9	15.1	15.1	15.6	15.6	14.6	15.4	15.1	15.1	15.6	16.4	16.4	16.1			
18 <i>A. fucorum</i> (bg)	13.9	14.0	13.9	13.9	15.1	15.1	15.6	15.6	14.6	15.4	15.1	15.1	15.6	16.4	16.4	16.1	0		
19 <i>Z. gillii</i>	15.1	15.3	15.1	15.2	16.9	16.9	16.5	16.7	15.5	16.0	16.5	16.5	14.1	15.1	15.1	15.0	17.2	17.2	
20 <i>T. trachurus</i>	22.1	22.3	22.1	22.2	21.4	21.6	21.6	21.6	21.8	22.5	21.8	21.8	22.3	21.9	21.9	21.6	22.1	22.1	24.1

Ядерная ДНК дает несколько иные оценки уровней дифференциации: роды *Pholis* и *Apodichthys* разделены дистанцией в 0.9%, *Pholis* / *Xererpes* – 1.1%, *Pholis* / *Rhodymenichthys* – 1.2%, *Rhodymenichthys* / *Xererpes* – 1.4%, *Rhodymenichthys* / *Apodichthys* – 1.5%, *Apodichthys* / *Xererpes* – 1.6%. В целом род *Xererpes*, так же, как и в случае данных по мтДНК, максимально отличается от других представителей семейства Pholidae. Отличия таксона внешней группы *B. derjugini* в среднем составляют: с родом *Pholis* – 2.3%; с *Rhodymenichthys*, *Apodichthys* и *Xererpes* – 2.6% (таблица 54).

1.1. Под *Pholis*

Род *Pholis* с типовым видом *Blennius gunnellus* (синоним *P. gunnellus*) описан Скополи (Scopoli, 1777). В настоящее время известно 12 видов рода: *P. clemensi*, *P. crassispina*, *P. fangi*, *P. fasciata*, *P. gunnellus*, *P. laeta*, *P. nea*, *P. nebulosa*, *P. ornata*, *P. picta*, *P. piskunovi* и *P. schultzi* (Eschmeyer, 2014). Виды рода *Pholis* отличаются от остальных маслюковых рыб числом лучей хвостового плавника и пор в подглазничном канале сейсмочувствительной системы головы, наличием hypuralia-5, отсутствием слияния хвостового плавника со спинным и анальным, неоднородной окраской туловища и головы (Макушок, 1958; Линдберг, Красюкова, 1975; Назаркин, 2002; Черешнев, Назаркин, 2008; Yatsu, 1981, 1985).

Мнения разных авторов о составе рода *Pholis* отличаются. Макушок (1958) включает в него в качестве синонимов роды *Enedrias* и *Rhodymenichthys* с видами *P. gunnellus*, *P. fasciata*, *P. dolichogaster*, *P. nebulosa*, *P. laeta*, *P. gillii*, *P. schultzi*, *P. fangi*. Ятсу (Yatsu, 1981), напротив, разделяет его на собственно *Pholis* (с видами *P. gunnellus*, *P. ornata*, *P. fasciata*, *P. picta*), *Enedrias* (*E. crassispina*, *E. nebulosa*, *E. fangi*) и новый род *Allopholis* Yatsu, 1981 (*A. laeta*, *A. clemensi*, *A. schultzi*). Однако, позднее он (Yatsu, 1985) сводит в синонимию рода *Pholis* род *Enedrias*, а род *Allopholis* оставляет в том же объеме. Мекленбург (Mecklenburg, 2003) род *Allopholis* определяет в синонимию рода *Pholis*.

В исследовании род *Pholis* представлен 3 видами. *P. picta* (11 экз.) собран в районе о-вов Сахалин и Шикотан Охотского моря, у тихоокеанского побережья о. Кунашир и в заливе Петра Великого Японского моря; *P. crassispina* (1 экз.) – вблизи о. Кунашир; *P. laeta* (1 экз.) – у тихоокеанского побережья Камчатки (таблица А.1).

У *P. picta* обнаружена существенная внутривидовая изменчивость: средние оценки р-дистанций по генам мтДНК составляют 0.6%, по генам яДНК – 0.06% (таблица А.17), по объединенным ДНК – 0.4% (таблица А.18). Изученные экземпляры *P. picta* выловлены в географически удаленных точках. Типы мтДНК *P. picta* из Охотского моря отличаются от образцов из Японского моря на 0.9-1%, в то время как максимальная дифференциация

охотоморских экземпляров о. Сахалин – 0.4%, а япономорских из залива Петра Великого – всего 0.1%. Аналогичная внутривидовая дивергенция наблюдается и по комбинированным ДНК-последовательностям. Однако, *P. picta*, пойманный у тихоокеанского берега о. Кунашир, генетически идентичен охотоморским образцам, а экземпляр от о. Шикотан и один из сахалинских образцов близки к япономорской группе. Топология всех реконструированных деревьев (рисунки 32, Б.19, Б.20) подтверждает внутривидовую генетическую неоднородность *P. picta*, но взаимосвязь с пространственным распределением не очевидна. Наилучшим образом структурирован кластер этого вида на дереве по объединенным данным (рисунок 32), где типы ДНК рыб из Охотского (Сахалин, залив Анива; №1360-1363) и Японского (залив Петра Великого; №1675, 1677, 1678, 1679) морей образуют отдельные группы; к первой группе примыкает образец от о. Кунашир (1281), а ко второй – от о. Шикотан (1685) и о. Сахалин (1364).

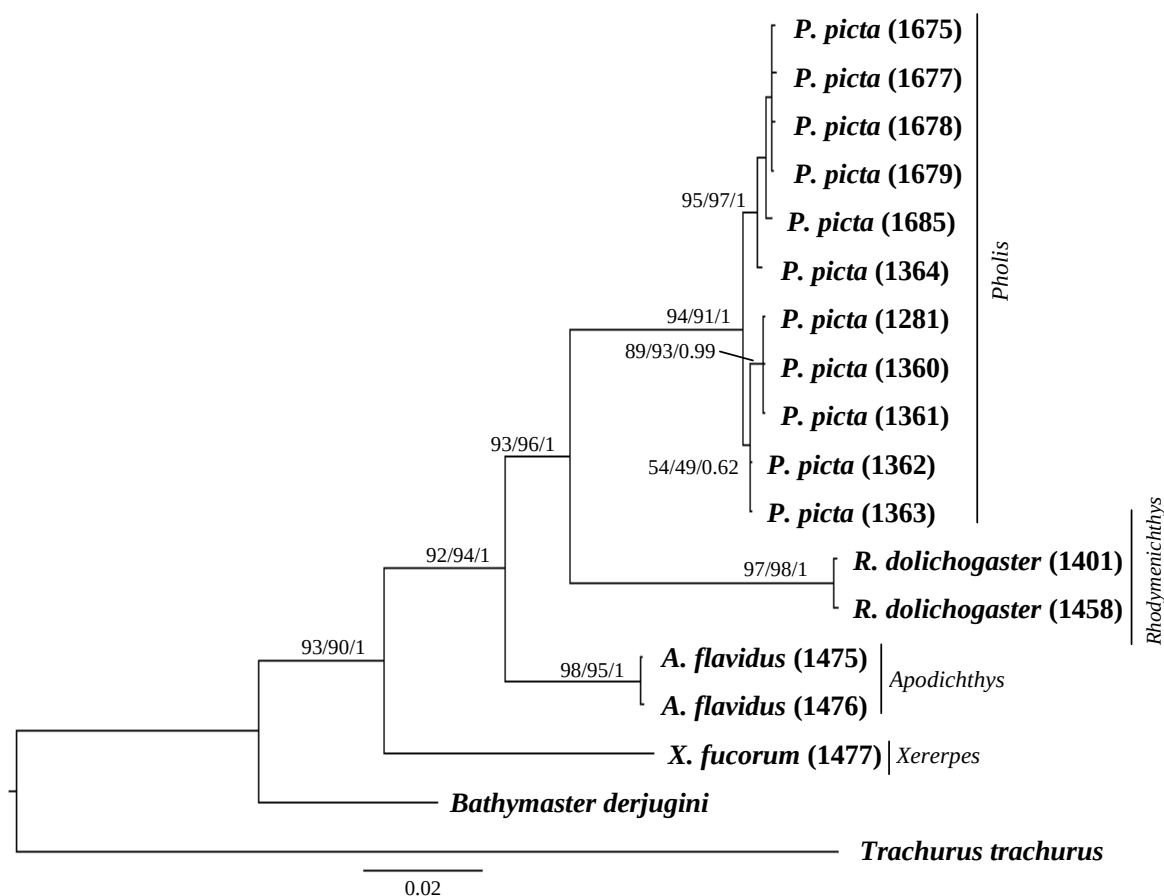


Рисунок 32. Филогенетическое дерево таксонов семейства Pholidae по данным об объединенных нуклеотидных последовательностях генов COI, цитохрома b, 16S рРНК мтДНК и RNF213, родопсина ядерной ДНК. Приведены бутстрэп-поддержки (% от 1000 реплик) для МР- и ML-деревьев, а также оценки апостериорной вероятности для ВА-дерева (МР/ML/ВА). В основе реконструкции – ВА-дерево

Дифференциация типов ДНК *P. picta* на две группы поддерживается высокими оценками достоверности (94/91/1). Для подтверждения корреляции генетической и географической подразделенности *P. picta* необходимо увеличение выборки с привлечением представителей вида из разных участков ареала.

Поскольку для остальных видов *Pholis* не удалось получить данные об изменчивости генов ядерного генома, родственные взаимоотношения в пределах рода можно оценить только на основе анализа мтДНК. Судя по значениям р-дистанций между нуклеотидными последовательностями митохондриальных генов COI, цитохрома b, 16S рРНК (таблица А.17), самыми близкими видами маслюков являются *P. picta* и *P. crassispina*, которые отличаются в среднем всего на 1.6% (диапазон 1.4-1.7%). Одинаково сильно от этих двух видов дифференцирован *P. laeta* – на 5.8 и 5.6%, соответственно.

Величина р-дистанций нуклеотидных последовательностей гена COI мтДНК (таблица 56) в среднем варьирует от 1.5% между *P. crassispina* и *P. picta* до 6.8% между *P. laeta* и *P. ornata*. Помимо двух первых видов, относительно невысокие, в сравнении с другими оценками, генетические расстояния характеризуют *P. fangi* и *P. nebulosa* – 3%. Эти виды вместе с *P. crassispina* ранее выделялись в самостоятельный род *Enedrias* (Jordan, Evermann, 1898; Yatsu, 1981), особенностью которого является наличие чешуи на голове. По генетическим данным чешуеголовые маслюки общей группы не образуют – *P. crassispina* существенно отличается от *P. fangi* и *P. nebulosa* (на 5.9 и 5.6%, соответственно). Вид *P. laeta*, определенный Ятсу (Yatsu, 1981, 1985) вместе с *P. clemensi* и *P. schultzi* в отдельный род *Allopholis* на основании наличия межглазничной поры в сейсмодатчикной системе головы, значительно дифференцирован от остальных маслюков – в среднем на 6%. Однако дистанции между *P. laeta* и *P. picta* (5.3-5.6%) примерно того же уровня, что и между «типичными» представителями рода *Pholis*, *P. picta* и *P. ornata* (6.1%), а последний вид гораздо больше удален от других фолисов – в среднем на 6.4%.

На филогенетическом ВА-дереве, построенном на основе анализа изменчивости гена COI мтДНК (рисунок 33), представители рода *Pholis* формируют единую группировку, в которой наблюдается различный уровень дивергенции, а взаимное расположение их линий не связано с морфологическими особенностями отдельных видов. Структура кластера *Pholis* следующая: первым отделяется *P. ornata* (PP = 98%), следом – *P. laeta* (94%), и последним (92%) – микрокластер, в котором объединяются *P. fangi* с *P. nebulosa* (99%) и *P. crassispina* с *P. picta* (100%). На дереве по данным об изменчивости митохондриальных генов COI, цитохрома b, 16S рРНК (рисунок Б.19) образование взаимосвязей ДНК-линий маслюковых рыб высоко надежно (96/95/1). *P. laeta* занимает в кластере *Pholis* внешнюю, самую эволюционно древнюю позицию, за ним дивергирует *P. crassispina*; терминальное, наиболее продвинутое положение имеет *P. picta*.

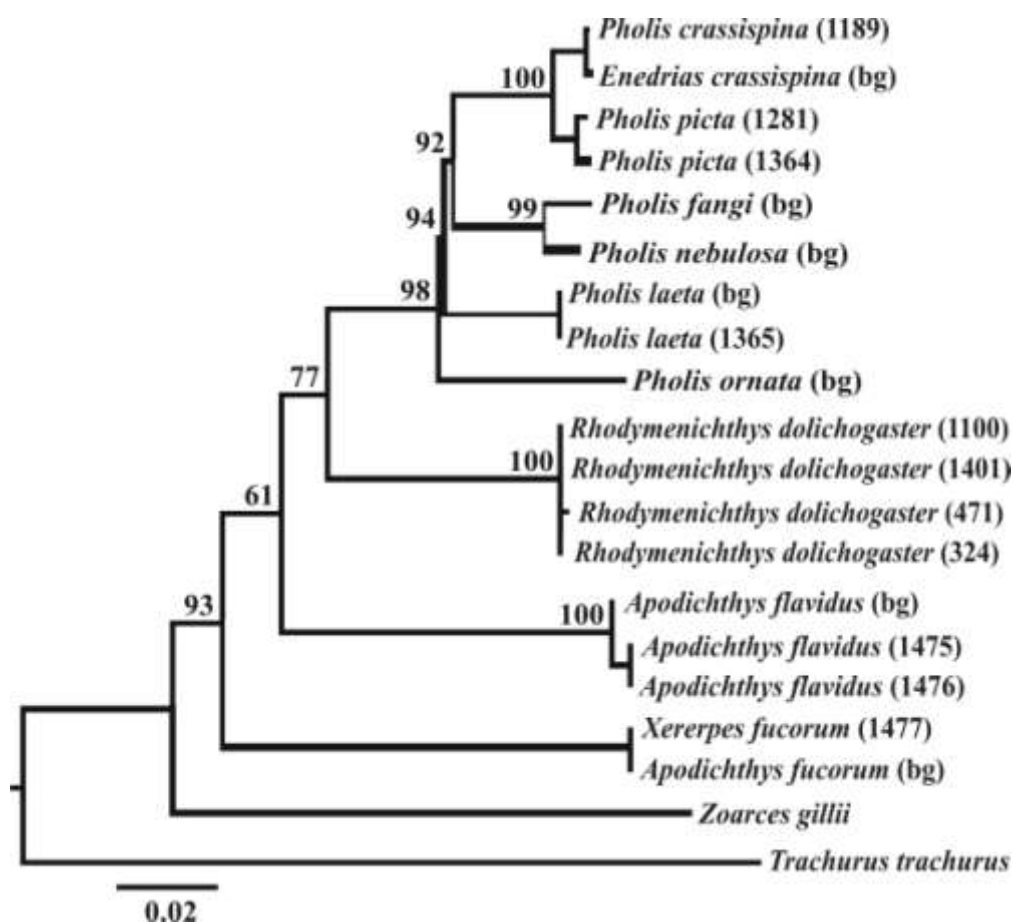


Рисунок 33. ВА-дерево таксонов семейства Pholidae по данным о нуклеотидных последовательностях гена COI мтДНК. Числа в основаниях кластеров (в %) – значения апостериорной вероятности, умноженные на 100

Филогенетическое дерево, полученное по данным об изменчивости гена COI (рисунок 33), имеет высокую степень сходства с филогенетической схемой, построенной на основе анализа контрольного региона мтДНК для тех же тихоокеанских видов маслюков, а также атлантического *P. gunnellus* (Hickerson, Cunningham, 2006: fig. 3 a). В этой схеме в одном кластере находятся *P. crassispina*, *P. nebulosa* и *P. picta*, а *P. laeta* образует кластер с *P. gunnellus*; обе группы объединены в макрокластер, к которому присоединяется сначала *P. ornata*, затем – *R. dolichogaster*.

Судя по морфологическим данным, представленным в таблице 57, между разными группами рода *Pholis* наблюдается довольно высокое морфологическое сходство; лишь две группы обладают уникальными признаками – очешуение головы у видов *Enedrias* (отсутствует у всех других таксонов семейства Pholidae) и наличие межглазничной поры у видов *Allopholis*. Остальные сравниваемые признаки демонстрируют значительное перекрытие крайних значений (счетные признаки) или отсутствие какой-либо изменчивости (качественные признаки).

Таблица 57. Морфологические признаки родов и подродов семейства Pholidae (по данным Макушка, 1958; Yatsu, 1981, 1985; DeForest, Busby, 2006; собственным)

Признаки	<i>Enedrias</i>	<i>Pholis</i>	<i>Allopholis</i>	<i>Rhodymenichthys</i>	<i>Apodichthys</i>	<i>Xererpes</i>	<i>Ulvicola</i>
Колючие лучи в спинном плавнике	73-84	73-95	74-92	80-96	84-94	82-87	98-109
Колючие (римские цифры) и мягкие ветвистые лучи в анальном плавнике	II-III 34-42	II 32-48	II 34-53	II-III 40-51	II 35-43	II 28-37	II 39-46
Лучи в грудном плавнике	11-15	10-13	10-14	13-15	14-15(17)	11-12	6-7
Лучи в брюшном плавнике	I 1	I 1	I 1	I 1	0	0	0
Туловищные позвонки	37-43	35-46	37-43	37-45	49-51	51-53	51-52
Хвостовые позвонки	42-49	42-55	41-51	48-58	47-52	37-40	53-54
Общее число позвонков	80-90	81-102	82-98	87-102	96-101	84-93	105-107
Общее число лучей хвостового плавника	22-25	22-24	23-24	19-23	26-27	29-30	23-24
Основные лучи хвостового плавника	6-8 + 7	6-8 + 6-8	7 + 6-7	6-7 + 5-6	7 + 7	7 + 7	6 + 6
Краевые лучи хвостового плавника (верхние / нижние)	$\frac{4-7}{2-5}$	$\frac{5-7}{2-4}$	$\frac{5-6}{2-5}$	$\frac{5-6}{2-4}$	$\frac{8}{4-5}$	$\frac{9}{6-7}$	$\frac{7}{4-5}$
Поры в подглазничном канале СМС	6	6	6	5	6	6	6
Кости подглазничного канала СМС	6-11	5-7	7-12	6	5	5	5
Очешуение головы	Есть	Нет	Нет	Нет	Нет	Нет	Нет
Морфология костей подглазничного канала СМС	Все, кроме lacrimale, незамкнутые сверху	Все, кроме lacrimale, 3 и 4 suborbitalia, незамкнутые сверху	Все, кроме lacrimale, незамкнутые сверху	Все замкнутые сверху			
Межглазничная пора СМС	Нет	Нет	Есть	Есть	Есть	Есть	Есть
Относительные размеры колючих шипов анального плавника	Примерно одинаковые				Первый вдвое крупнее второго		
Выемка на переднем крае первого колючего шипа анального плавника	Нет	Нет	Нет	Нет	Есть	Нет	Нет
Величина невральнотростка второго плеурального позвонка	Развитый, равный невральным отросткам предшествующих позвонков				Сильно редуцирован, меньше, чем у предшествующих позвонков		
Срастание гемального отростка с вторым плеуральным позвонком	Нет	Нет	Нет	Нет	Нет	Нет	Есть
Нурале – 5	Есть	Есть	Есть	Нет	Есть	Нет	Нет
Промежуток между окончаниями спинного и анального плавников и краевыми лучами хвостового	Есть	Есть	Есть	Нет	Нет	Нет	Нет
Характер окраски головы	Неоднотонная; есть цветные пятна (ряды пятен), полосы, темные точки			Однотонная; пятен и полос на теле нет (бывают полосы на голове), на туловище иногда редкие черные точки			

Примечание. Собственные данные включены в изменчивость морфологических признаков *E. crassispina*, *P. picta*, *P. fasciata* и *R. dolichogaster*. СМС – сейсмодсенсорная система.

Молекулярно-генетические данные указывают на единство рода *Pholis* и отсутствие в нем каких-либо группировок в соответствии с морфологическими особенностями. Наличие чешуи на голове у видов *Enedrias* и межглазничной поры у *Allopholis* – недостаточное основание для таксономического обособления каждой из этих групп видов до ранга самостоятельных родов, что подтверждает правоту Макушка (1958), рассматривавшего эти таксоны в рамках одного рода *Pholis*. По аналогии с другими крупными семействами подотряда, бельдюговыми Zoarcidae и стихеевыми Stichaeidae, степень развития чешуйного покрова и изменчивость количества пор в отдельных каналах сейсмочувствительной системы головы являются признаками, дифференцирующими, как правило, виды одного рода и редко – роды и подроды, но только в тех случаях, когда имеются дополнительные весомые морфологические различия между ними (Таранец, 1937; Шмидт, 1950; Андрияшев, 1954; Макушок, 1958; Линдберг, Красюкова, 1975; Yatsu, 1981, 1985; Toyoshima, 1985; Anderson, 1994; Fishes of Japan ..., 2002).

2. Система семейства Pholidae

Систематическое положение, таксономический ранг и родственные связи внутри семейства Pholidae изучены в нескольких ревизиях этой группы сравнительно-морфологическим методом, при этом выводы разных авторов зачастую противоположны (Макушок, 1958; Yatsu, 1981, 1985). Макушок (1958) в составе семейства Pholidae выделяет 2 подсемейства²: Pholinae с одним родом *Pholis*, включающим также роды *Enedrias* и *Rhodymenichthys* как синонимы, и Apodichthyinae с тремя монотипическими родами *Apodichthys*, *Xererpes*, *Ulvicola*. На схеме предполагаемых родственных связей род *Pholis* расположен ближе к предковому стволу Pholidae, а в подсемействе Apodichthyinae роды *Apodichthys* и *Xererpes* расположены вместе и обособлены от рода *Ulvicola* (рисунок 8 А).

Ятсу (Yatsu, 1981, 1985) не разделяет Pholidae на подсемейства. В первой ревизии он (Yatsu, 1981) устанавливает объем семейства в составе родов *Pholis*, *Enedrias*, *Allopholis*, *Apodichthys* (с родами *Xererpes* и *Ulvicola*), *Rhodymenichthys*. Позднее (Yatsu, 1985) сводит в синонимию *Pholis* род *Enedrias*, оставив в том же объеме роды *Allopholis*, *Apodichthys* и *Rhodymenichthys*. На кладограмме (рисунок 8 Б) масляковые рыбы объединены в 2 группы, включающие: (1) роды *Pholis* (с подродом *Enedrias*) и *Allopholis*; (2) роды *Rhodymenichthys* и *Apodichthys*. Нельсон (Nelson, 1994) также определяет в семействе 2 подсемейства и 4 рода: Pholinae с родами *Pholis* и *Allopholis*, Apodichthyinae с родами *Apodichthys* и *Rhodymenichthys*.

² Два подсемейства в семействе Pholidae впервые выделил Хэббс (Hubbs, 1927 – цит. по: Макушок, 1958).

Мекленбург (Mecklenburg, 2003) и Федоров (Fedorov, 2004) не обособляют подсемейств и в целом принимают систему Ятсу (Yatsu, 1985), но род *Allopholis* включают в синонимию рода *Pholis*. Таким образом, семейство Pholidae по данным этих исследователей состоит из 3 родов – *Pholis*, *Apodichthys* и *Rhodymenichthys*. С этими изменениями в системе семейства позднее соглашается Нельсон (Nelson, 2006).

Отметим, что в пределах рода *Rhodymenichthys*, кроме вида *R. dolichogaster*, иногда выделяют южный подви́д *R. dolichogaster taczanowskii* (Шмидт, 1950; Линдберг, Красюкова, 1975), который даже возводят в ранг самостоятельного вида *R. taczanowskii* Steinduchner, 1881 (Солдатов, Линдберг, 1930; Новиков и др., 2002).

Сравнение морфологических особенностей родов семейства Pholidae (таблица 57) выявляет значимые отличия подсемейств, определяемых Макушком (1958). Роды подсемейства Pholinae имеют брюшные плавники (отсутствуют у Apodichthyinae вместе с тазовым поясом), меньшее число туловищных позвонков (37-46 у Pholinae против 49-53 у Apodichthyinae), равные по длине колючие лучи анального плавника, 4-7 (7-9 у Apodichthyinae) верхних и 2-5 (4-7) нижних краевых лучей хвостового плавника, 6-12 (5) костей подглазничного канала сейсмодатчикной системы головы, развитый невральнй отросток второго плеурального позвонка (сильно редуцирован у Apodichthyinae). Род *Rhodymenichthys* сходен с таксонами подсемейства Apodichthyinae только по трем признакам – однотонной окраске, отсутствию промежутка между окончаниями спинного и анального плавников и краевыми лучами хвостового плавника, замкнутым сверху костям подглазничного канала сейсмодатчикной системы головы. Вместе с тем, род *Rhodymenichthys* обладает комплексом признаков, дифференцирующих его от родов *Pholis*, *Enedrias* и *Allopholis*: наименьшее (во всем семействе) общее число лучей хвостового плавника (19-23), в подглазничном канале сейсмодатчикной системы головы 5 пор (против 6 у других родов семейства), отсутствие hypuralia-5, слияние спинного и анального плавников с хвостовым, однотонная окраска туловища, отсутствие пятен и полос на туловище и плавниках.

Сопоставление схем родственных отношений по морфологическим (рисунок 8) и генетическим (рисунки 33, Б.19) признакам показывает, что виды рода *Pholis* образуют одну группу, в которой нет деления на какие-либо подгруппы (*Enedrias*, *Pholis* и *Allopholis*). При высоком морфологическом сходстве видов этой группы генетические различия между ними варьируют довольно сильно – от 1.5 до 6.8% по гену COI, от 1.6 до 5.8% по генам COI, цитохрома b, 16S рРНК мтДНК (таблицы 56, А.17). Род *Rhodymenichthys* занимает обособленное положение по отношению к видам рода *Pholis* (рисунки 32, 33, Б.19, Б.20); уровень его дивергенции от фолисов существенно выше и изменяется в пределах 8.8-9.6% по генам мтДНК, 1.1-1.3% по генам яДНК, 5.8-6% по объединенной ДНК (таблицы А.17, А.18).

Показательно отсутствие значимых генетических различий между экземплярами *R. dolichogaster* из Охотского (№ 324, 471, 1100, 1442, 1458) и Японского (№ 1401) морей, что подтверждает точку зрения (Yatsu, 1981; Miki, 1986; Mecklenburg, 2003) о необоснованности выделения южного подвида и тем более – отдельного вида этого рода. Подобное, почти полное отсутствие генетической дифференциации установлено для северо-западной и северо-восточной групп североатлантического маслюка *P. gunnellus*, время дивергенции которых составляет более 200 тыс. лет (Hickerson, Cunningham, 2006).

Род *Apodichthys* занимает внешнюю позицию к кластеру *Pholis* и *Rhodymenichthys* (рисунки 32, 33, Б.19, Б.20) и дифференцирован от него в среднем на 10.5% по мтДНК, 1.2% по яДНК, 6.7% по объединенным последовательностям, что соответствует значительной обособленности этого рода по морфологическим признакам (таблица 57). В отношении расположения рода *Apodichthys* наше филогенетическое дерево согласуется со схемой Макушка (1958) (рисунок 8 А), но не со схемой Ятсу (Yatsu, 1985; рисунок 8 Б), включающей род *Rhodymenichthys* в одну группу с видами рода *Apodichthys*.

По морфологическим данным среди таксонов подсемейства Apodichthyinae наиболее специализированным считается вид *Ulvicola sanctaerosae*. Он отличается от двух других видов наибольшим числом колючих лучей в спинном плавнике (максимальным в семействе), ветвистых лучей в анальном плавнике и туловищных позвонков, общим числом позвонков (максимальным в семействе); меньшим числом лучей хвостового плавника; сильной редукцией грудного плавника, в котором остаются только 6-7 верхних лучей; срастанием гемального отростка со вторым преуральным позвонком (таблица 57). *Apodichthys flavidus* и *Xererpes fucorum* – более сходны морфологически, хотя и обладают некоторыми уникальными особенностями: у *A. flavidus* – наличие hypurale-5 и глубокой выемки на переднем крае первого колючего шипа; у *X. fucorum* – минимальное число хвостовых позвонков (во всем семействе), минимальное общее число позвонков, максимальное число лучей хвостового плавника (во всем семействе). Установлено также, что виды родов *Apodichthys*, *Xererpes* и *Ulvicola* отличаются друг от друга специфическими морфологическими особенностями, характерными для ранних стадий отогенеза (Matarese et al., 1989; Watson, 1996; DeForest, Busby, 2006).

На реконструированных по молекулярно-генетическим данным деревьях (рисунки 32, 33, Б.19, Б.20) род *Xererpes* не образует общий кластер с родом *Apodichthys*, отличаясь от него на самом высоком для исследованных маслюковых рыб уровне – в среднем на 13.7, 1.6, 8.8 и 16.3% по мтДНК, яДНК, объединенной ДНК и гену COI, соответственно. *Xererpes* занимает базальное положение ко всем таксонам семейства Pholidae, значительно обособляясь от них – средние оценки р-дистанций составляют 13.1, 1.4, 8.3 и 15.1% по мтДНК, яДНК, объединенной ДНК и гену COI, соответственно. В этом отношении филогенетическое дерево, построенное на

основе изменчивости ядерных генов RNF213 и родопсина (рисунок Б.20), представляет исключение – *Xererpes* кластеризуется с родом *Rhodymenichthys*. Но образование этого кластера имеет низкую статистическую поддержку (63/61/0.87), поэтому не может считаться надежным. Необходимо отметить, что величина генетических расстояний рода *Xererpes* от остальных Pholidae близка к дивергенции между *Xererpes* и таксонами внешней группы – *B. derjugini* (Bathymasteridae) и *Z. gillii* (Zoarcidae), т.е. находится на уровне отличий между семействами подотряда Zoarcoidei (Радченко и др., 2009).

Высокие оценки апостериорной вероятности и бутстрэп-анализа основных узлов ветвления филогенетических деревьев (рисунки 32, Б.19, Б.20) позволяют говорить о достоверности обнаруженных ассоциаций типов ДНК изученных видов и родов семейства Pholidae. Неустойчивость взаимосвязей характерна только для структуры филогенетического дерева по гену COI (рисунок 33) – в части дивергенции линий *Rhodymenichthys* (77%), *Apodichthys* (61%) и *Xererpes* (93%). Вероятно, это связано с небольшой информативной емкостью использованного участка митохондриального гена COI длиной всего 582 пн.

Таким образом, впервые проведенный анализ изменчивости митохондриальных и ядерных генов 6 видов из 4 родов семейства Pholidae, в комплексе с морфологическими данными, выявил следующее. Установлено единство рода *Pholis* и отсутствие в нем каких-либо группировок. Наличие чешуи на голове у видов *Enedrias* и межглазничной поры у *Allopholis* – недостаточное основание для обособления каждой из этих групп видов до ранга самостоятельных родов. Впервые на молекулярно-генетическом уровне показана самостоятельность рода *Rhodymenichthys* и необоснованность его включения в синонимию рода *Pholis*. Роды *Pholis* и *Rhodymenichthys* генетически и морфологически более сходны и обособлены от родов *Apodichthys* и *Xererpes*. Обнаружено, что *Apodichthys* и *Xererpes*, относимые ранее к одному роду *Apodichthys*, значительно дифференцированы друг от друга и являются самостоятельными родами. Полученные результаты согласуются с морфологической схемой родственных связей семейства Pholidae, представленной Макушком (1958), в части выделения в нем двух подсемейств – Pholinae с родами *Pholis* и *Rhodymenichthys*, и Apodichthyinae с родом *Apodichthys*. Генетические дистанции от рода *Xererpes* до рода *Apodichthys* и остальных Pholidae находятся на уровне отличий между семействами подотряда Zoarcoidei, что подвергает сомнению существование подсемейства Apodichthyinae в составе *Apodichthys*, *Xererpes* и *Ulvicola*, предложенном Макушком (1958). Окончательный объем Apodichthyinae может быть определен только после молекулярно-генетического изучения еще одного таксона – *Ulvicola sanctaerosae*. По-видимому, род *Xererpes* следует исключить из подсемейства Apodichthyinae, а его родственные связи установить при сравнительно-генетическом анализе всего подотряда Zoarcoidei. Реконструкция системы семейства Pholidae

по молекулярно-генетическим признакам не соответствует морфологической системе Макушка (1958) в нескольких позициях: во-первых, в нашей схеме от общего предкового ствола сначала отделяются роды *Xererpes* и *Apodichthys*, сильно дивергировавшие от остальных маслюковых рыб; во-вторых, роды *Pholis* и *Rhodymenichthys*, являясь сестринскими, но самостоятельными таксонами, образуют более молодую группу.

Глава VIII. Система подотряда *Zoarcoidei* по молекулярно-генетическим данным и оценка ее конгруэнтности морфологическим системам

Молекулярная систематика подотряда *Zoarcoidei* практически не разработана. Для изучения родственных связей и филогенетических построений крупных таксонов истинных костистых рыб *Euteleostei* привлекались только единичные нуклеотидные последовательности ДНК видов некоторых семейств – *Zoarcidae*, *Stichaeidae*, *Pholidae* и *Bathymasteridae* (Chen et al., 2003; Dettaï A., Lecointre, 2004, 2005; Kawahara, 2008; Li et al., 2008, 2009; Miya et al., 2003; Smith, Craig, 2007; Smith, Wheeler, 2004; Stankovic, 2005; Stepien et al., 1997). Эти работы представляют интерес для установления родства подотряда *Zoarcoidei* с другими группами рыб – *Notothenioidei* и *Blennioidei* (Stepien et al., 1997), *Gasterosteidae* (Miya et al., 2003; Kawahara, 2008; Li et al., 2008, 2009), *Trachinoidei* и *Cottoidei* (Chen et al., 2003; Dettaï A., Lecointre, 2004, 2005). Лишь в работе Степьяна с соавторами (Stepien et al., 1997) на основе анализа гена 12S рРНК митохондриальной ДНК показаны филогенетические отношения между тремя главными семействами подотряда *Zoarcoidei* – отмечено большее генетическое сходство между *Zoarcidae* и *Stichaeidae* (сестринские таксоны) и базальное положение к ним *Pholidae*.

В последние годы появляется все больше исследований, касающихся взаимосвязей таксонов в пределах *Zoarcoidei*, но они включают далеко не все роды и виды; собрать всеобъемлющую выборку очень сложно из-за обширности состава и распространения подотряда. Поэтому авторы решают таксономические и филогенетические проблемы на доступном материале – в основном на уровне видов одного рода или нескольких родов. Так, например, по данным о митохондриальных генах цитохрома *b* и 12S рРНК реконструирована филогения рода *Lycodes* (Møller, Gravlund, 2003). На основе анализа изменчивости некоторых генов митохондриального и ядерного геномов изучено генетическое разнообразие отдельных видов из семейств: *Zoarcidae* – *Bothrocara hollandi* (Kodama, Kojima, 2009), *Pachycara thermophilum*, *P. saldanhai* (Stefanni et al., 2007); *Stichaeidae* – *Xiphister atropurpureus*, *X. mucosus* (Hickerson, Cunningham, 2005); *Pholidae* – *Pholis gunnellus* (Hickerson, Cunningham, 2006). С привлечением митохондриальных (гены COI, 16S рРНК) и ядерных (RAG2, RNF213) маркеров определено положение родов *Eulophias* и *Zoarchias* в подотряде *Zoarcoidei* (Kwun, Kim, 2013). С помощью комплексного сравнительно-морфологического и молекулярно-генетического подхода (контрольный регион и ген COI мтДНК) выявлены родственные связи эндемичных родов подсемейства *Lycodinae* из Южного океана и юго-западной части Атлантики (Corbella, 2013). По данным о полиморфизме генов COI и цитохрома *b* мтДНК сделана попытка построения филогении семейства *Stichaeidae* (Туранов, 2013). Несмотря на значительное количество работ по изучению генетической изменчивости отдельных представителей

бельдюговидных рыб, система Zoarcoidei на основе молекулярно-генетических данных пока не построена, и единство взглядов на систематику, объем, филогенетические отношения подотряда и его отдельных больших семейств не достигнуто.

В этой главе приведены результаты анализа полиморфизма нуклеотидных последовательностей участков митохондриальных генов COI, цитохрома b, 16S рРНК от 66 видов из 46 родов; ядерных генов RNF213, родопсина, RAG1 от 61 вида из 42 родов и 11 семейств подотряда бельдюговидных рыб Zoarcoidei. В таблицах 57, 58, А.19, А.20 даны значения р-дистанций между объединенными нуклеотидными последовательностями ДНК и отдельно по генам мтДНК и яДНК, соответственно. Консенсусные филогенетические деревья получены на основе независимого анализа генов мтДНК (рисунки Б.21-Б.23), яДНК (рисунки Б.22-Б.26) и анализа комбинированных ДНК-последовательностей (рисунки 34-36). С помощью сравнительной оценки р-дистанций и топологии филогенетических деревьев определены уровни дивергенции и взаимоотношения подсемейств и семейств. На основе молекулярно-генетического анализа реконструирована система подотряда Zoarcoidei. Обсуждается совпадение данных, полученных молекулярно-генетическими и сравнительно-морфологическими методами. Приведены результаты изучения генетической изменчивости отдельных таксонов бельдюговидных рыб, систематическое положение и родственные отношения которых оставались спорными или неясными, что препятствовало созданию системы подотряда. В самостоятельных разделах рассмотрены вопросы, касающиеся таксономического статуса и родственных связей родов *Leptostichaeus* и *Azygopterus*, подсемейств Neozoarcinae, Cebidichthyinae и Xiphisterinae, а также семейства Cryptacanthodidae.

1. Родственные связи и положение подсемейства Neozoarcinae в системе подотряда

Zoarcoidei

Подсемейство Neozoarcinae представлено монотипическим родом широкоротых *Neozoarces* и родом зоархисов *Zoarchias* с восьмью видами (Шмидт, 1950; Макушок, 1961 а; Линдберг, Красюкова, 1975; Соколовский и др., 2007; Маркевич, Гнубкина, 2008; Anderson, 1994; Amaoka et al., 1995; Mecklenburg, Sheiko, 2004; Fedorov, 2004; Kimura, Sato, 2007). Взгляды исследователей на систематическое положение Neozoarcinae диаметрально противоположные. Долгое время этих рыб относили к северным бленниидам (Stichaeoidea) на основании общих морфологических признаков – наличия серии колючих лучей в передней части спинного плавника и одного колючего луча в начале анального плавника (цит. по: Макушок, 1961 а). Макушок (1958, 1961 а) в ревизии надсемейства Stichaeoidea и группы

Neozoarcinae показал, что виды Neozoarcinae принадлежат к семейству Zoarcidae и близки к группе *Zoarcetes* – *Krusensterniella* и подсемейству Gymnelinae. Эта точка зрения была поддержана некоторыми отечественными и зарубежными исследователями (Линдберг, Красюкова, 1975; Маркевич, Гнубкина, 2008; The Fishes..., 1984; Amaoka et al., 1995; Fishes of Japan..., 2002). В то же время Андерсон (Anderson, 1994, 2003) считал, что Neozoarcinae нужно включить в состав Stichaeidae в ранге подсемейства с двумя трибами: Neozoarcini с родами *Neozoarcetes* и *Zoarchias*, и Eulophiini с родами *Eulophias* и *Azygopterus*. С ним согласилась другая группа ученых (Соколовский и др., 2007; Mecklenburg, Sheiko, 2004; Fedorov, 2004; Nelson, 2006; Kimura, Sato, 2007). В новейшей версии Каталога рыб (Eschmeyer, 2014) подсемейство Neozoarcinae помещено в семейство бельдюговых рыб Zoarcidae.

Таким образом, результаты морфологического анализа противоречивы и не дают однозначного определения родственных связей и положения группы Neozoarcinae в системе подотряда Zoarcoidei. Для решения этого вопроса был использован молекулярно-генетический анализ мтДНК и яДНК представителей рода *Neozoarcetes* подсемейства Neozoarcinae в сравнении с таксонами всех семейств подотряда Zoarcoidei (за исключением Scytalinidae). Два экземпляра вида *Neozoarcetes pulcher* выловлены в заливе Петра Великого Японского моря.

В последовательностях митохондриальных и ядерных генов *N. pulcher* обнаружены нуклеотидные замены, специфичные только для этого таксона (таблицы 9, 16, 21, 25, 29). Максимальное количество таких мутаций – шесть, обнаружено в последовательности гена RAG1, три замены – в гене 16S рРНК, по одной – в генах COI и родопсина. Кроме того, выявлены и общие мутации, объединяющие *N. pulcher* с другими представителями подотряда Zoarcoidei: родами *Leptostichaeus* и *Azygopterus* (одна мутация в последовательности гена COI), подсемейством Lycodinae (одна – в гене родопсина), с семейством Zoarcidae (одна – в гене RAG1), с семействами Anarhichadidae и Zoarcidae (одна – в гене RAG1).

Анализ нуклеотидных последовательностей ДНК показал, что *N. pulcher* ближе всего к семейству Anarhichadidae: по мтДНК их отличает 10.1% дивергенции, по яДНК – 1.8%, по объединенной ДНК – 5.4% (таблицы 58, 59). Немного выше генетические расстояния между *N. pulcher* и видами семейства Zoarcidae – 10.9, 2.1 и 5.9%, по мтДНК, яДНК и объединенным последовательностям, соответственно.

Таблица 58. Средние значения р-дистанций (в %) между комбинированными нуклеотидными последовательностями генов COI, цитохрома b, 16S рРНК мтДНК и RNF213, родопсина, RAG1 яДНК таксонов подотряда Zoarcoidei (среднее $\pm$ стандартная ошибка)

		Zoarcidae	Neozoarcidae	Anarhichadidae	Eulophiidae	Stichaeidae	Pholidae	Ptilichthyidae	Zaproridae	Cryptacanthodidae	Cebidichthyidae	Bathymasteridae
Zoarcidae	MIN											
	MAX											
	Среднее											
Neozoarcidae	MIN	5.6										
	MAX	6.6										
	Среднее	5.9 $\pm$ 0.05										
Anarhichadidae	MIN	4.5	5.4									
	MAX	5.8	5.4									
	Среднее	5.1 $\pm$ 0.07	5.4 $\pm$ 0.00									
Eulophiidae	MIN	5.8	6.1	5.5								
	MAX	7.3	6.6	5.9								
	Среднее	6.5 $\pm$ 0.06	6.4 $\pm$ 0.05	5.7 $\pm$ 0.03								
Stichaeidae	MIN	5.5	6.0	5.1	6.1							
	MAX	8.2	7.3	6.4	7.6							
	Среднее	6.8 $\pm$ 0.06	6.6 $\pm$ 0.07	5.9 $\pm$ 0.09	6.8 $\pm$ 0.07							
Pholidae	MIN	6.2	6.8	6.2	6.9	5.4						
	MAX	8.1	6.9	6.6	7.6	7.4						
	Среднее	7.1 $\pm$ 0.07	6.9 $\pm$ 0.05	6.4 $\pm$ 0.05	7.2 $\pm$ 0.06	6.6 $\pm$ 0.07						
Ptilichthyidae	MIN	5.9	6.8	5.7	6.6	5.6	5.3					
	MAX	7.1	6.9	5.7	6.6	7.1	6.3					
	Среднее	6.4 $\pm$ 0.06	6.9 $\pm$ 0.05	5.7 $\pm$ 0.00	6.6 $\pm$ 0.00	6.3 $\pm$ 0.04	5.8 $\pm$ 0.06					
Zaproridae	MIN	6.1	5.9	5.5	6.4	5.0	6.0	6.2				
	MAX	7.2	6.0	5.5	6.7	6.3	6.4	6.2				
	Среднее	6.5 $\pm$ 0.06	6.0 $\pm$ 0.04	5.5 $\pm$ 0.00	6.6 $\pm$ 0.04	5.7 $\pm$ 0.05	6.2 $\pm$ 0.05	6.2 $\pm$ 0.00				
Cryptacanthodidae	MIN	6.0	6.3	5.5	6.4	4.9	6.0	5.8	4.7			
	MAX	7.4	6.4	5.5	6.8	6.5	6.6	5.9	4.8			
	Среднее	6.5 $\pm$ 0.07	6.4 $\pm$ 0.03	5.5 $\pm$ 0.00	6.6 $\pm$ 0.06	5.7 $\pm$ 0.04	6.3 $\pm$ 0.03	5.9 $\pm$ 0.04	4.8 $\pm$ 0.06			
Cebidichthyidae	MIN	6.9	7.0	6.7	7.3	6.3	6.9	7.1	6.8	6.6		
	MAX	7.9	7.1	6.7	7.7	7.3	7.0	7.1	6.8	6.7		
	Среднее	7.4 $\pm$ 0.05	7.1 $\pm$ 0.05	6.7 $\pm$ 0.00	7.5 $\pm$ 0.04	6.8 $\pm$ 0.05	7.0 $\pm$ 0.05	7.1 $\pm$ 0.00	6.8 $\pm$ 0.00	6.6 $\pm$ 0.04		
Bathymasteridae	MIN	6.9	7.3	6.3	7.1	6.0	6.9	6.8	6.3	5.9	7.1	
	MAX	8.3	7.5	6.6	7.4	7.1	7.4	6.9	6.4	6.0	7.2	
	Среднее	7.5 $\pm$ 0.06	7.4 $\pm$ 0.05	6.5 $\pm$ 0.05	7.2 $\pm$ 0.06	6.5 $\pm$ 0.06	7.1 $\pm$ 0.07	6.9 $\pm$ 0.05	6.4 $\pm$ 0.05	6.0 $\pm$ 0.06	7.2 $\pm$ 0.07	
<i>T. trachurus</i>	MIN	14.7	14.4	15.1	15.0	14.2	14.7	15.3	14.6	14.5	14.9	14.4
	MAX	15.8	14.4	15.1	15.3	15.2	15.2	15.3	14.6	14.6	14.9	14.5
	Среднее	15.1 $\pm$ 0.05	14.4 $\pm$ 0.00	15.1 $\pm$ 0.00	15.2 $\pm$ 0.04	14.8 $\pm$ 0.04	15 $\pm$ 0.04	15.3 $\pm$ 0.00	14.6 $\pm$ 0.00	14.6 $\pm$ 0.05	14.9 $\pm$ 0.00	14.5 $\pm$ 0.05
<i>E. maclovinus</i>	MIN	13.9	14.1	14.1	14.1	13.2	14.4	14.1	14.1	13.6	14.1	13.4
	MAX	14.7	14.1	14.1	14.2	14.2 $\pm$	14.6	14.1	14.1	13.6	14.1	13.6
	Среднее	14.3 $\pm$ 0.05	14.1 $\pm$ 0.00	14.1 $\pm$ 0.00	14.2 $\pm$ 0.05	13.8 $\pm$ 0.05	14.5 $\pm$ 0.07	14.1 $\pm$ 0.00	14.1 $\pm$ 0.00	13.6 $\pm$ 0.00	14.1 $\pm$ 0.00	13.5 $\pm$ 0.05

Таблица 59. Средние значения р-дистанций (в %) между нуклеотидными последовательностями мтДНК (ниже диагонали) и яДНК (выше диагонали) таксонов подотряда Zoarcoidei (среднее $\pm$ стандартная ошибка)

		Zoarcidae	Neozoarcidae	Anarhichadidae	Eulophiidae	Stichaeidae	Pholidae	Ptilichthyidae	Zaproridae	Cryptacanthodidae	Cebidichthyidae	Bathymasteridae	<i>T. trachurus</i>	<i>E. maclovinus</i>
Zoarcidae	MIN		1.7	1.1	1.8	1.5	1.6	1.8	1.8	1.7	2.4	2.9	11.7	11.2
	MAX		2.6	2.0	2.9	3.8	2.5	2.5	2.4	2.5	3.0	3.8	12.5	12.0
	Среднее		2.1 $\pm$ 0.05	1.6 $\pm$ 0.06	2.4 $\pm$ 0.06	2.4 $\pm$ 0.04	2.1 $\pm$ 0.05	2.2 $\pm$ 0.04	2.2 $\pm$ 0.04	2.2 $\pm$ 0.04	2.7 $\pm$ 0.05	3.3 $\pm$ 0.04	12.0 $\pm$ 0.03	11.6 $\pm$ 0.04
Neozoarcidae	MIN	10.1		1.7	2.1	2.0	2.0	2.2	2.0	2.3	2.7	3.1	12.0	11.3
	MAX	12.0		1.8	2.4	3.0	2.3	2.3	2.1	2.4	2.7	3.3	12.0	11.4
	Среднее	10.9 $\pm$ 0.09		1.8 $\pm$ 0.04	2.3 $\pm$ 0.03	2.4 $\pm$ 0.03	2.2 $\pm$ 0.03	2.3 $\pm$ 0.05	2.1 $\pm$ 0.04	2.4 $\pm$ 0.05	2.7 $\pm$ 0.0	3.2 $\pm$ 0.03	12.0 $\pm$ 0.0	11.4 $\pm$ 0.04
Anarhichadidae	MIN	8.5	10.1		1.7	1.5	1.4	1.7	1.5	1.7	2.3	2.9	11.8	11.6
	MAX	10.6	10.1		1.8	2.8	1.7	1.7	1.5	1.7	2.3	3.0	11.8	11.6
	Среднее	9.6 $\pm$ 0.11	10.1 $\pm$ 0.0		1.8 $\pm$ 0.03	2.0 $\pm$ 0.04	1.6 $\pm$ 0.04	1.7 $\pm$ 0.0	1.5 $\pm$ 0.0	1.7 $\pm$ 0.0	2.3 $\pm$ 0.0	3.0 $\pm$ 0.03	11.8 $\pm$ 0.0	11.6 $\pm$ 0.0
Eulophiidae	MIN	10.9	11.4	10.4		1.9	2.1	2.1	1.9	2.1	2.5	3.2	11.9	11.5
	MAX	13.1	12.1	11.1		3.3	2.3	2.2	2.1	2.2	2.6	3.4	12.2	11.6
	Среднее	11.8 $\pm$ 0.07	11.8 $\pm$ 0.05	10.8 $\pm$ 0.25		2.4 $\pm$ 0.04	2.2 $\pm$ 0.05	2.2 $\pm$ 0.05	2.0 $\pm$ 0.06	2.2 $\pm$ 0.05	2.6 $\pm$ 0.04	3.3 $\pm$ 0.04	12.1 $\pm$ 0.04	11.6 $\pm$ 0.05
Stichaeidae	MIN	10.0	10.9	8.7	10.9		1.2	1.4	1.4	1.6	1.9	2.5	11.5	10.8
	MAX	14.8	13.3	12.2	14.6		2.7	2.8	2.6	2.9	2.9	3.6	12.1	11.5
	Среднее	12.4 $\pm$ 0.11	12.2 $\pm$ 0.12	10.6 $\pm$ 0.17	12.5 $\pm$ 0.12		1.9 $\pm$ 0.03	2.0 $\pm$ 0.03	2.0 $\pm$ 0.04	2.0 $\pm$ 0.03	2.3 $\pm$ 0.05	2.8 $\pm$ 0.05	11.8 $\pm$ 0.03	11.1 $\pm$ 0.04
Pholidae	MIN	11.4	11.8	9.9	12.4	9.3		1.3	1.5	1.5	2.0	2.6	11.7	11.2
	MAX	15.4	13.5	12.9	14.7	14.2		1.4	2.6	1.8	2.3	2.9	11.7	11.2
	Среднее	13.2 $\pm$ 0.12	12.8 $\pm$ 0.36	11.6 $\pm$ 0.37	13.4 $\pm$ 0.35	11.9 $\pm$ 0.35		1.4 $\pm$ 0.01	2.0 $\pm$ 0.03	1.7 $\pm$ 0.03	2.2 $\pm$ 0.04	2.8 $\pm$ 0.03	11.7 $\pm$ 0.0	11.2 $\pm$ 0.0
Ptilichthyidae	MIN	11.0	12.8	10.9	12.3	10.3	10.5		1.6	1.6	2.1	2.7	11.9	11.2
	MAX	13.1	12.8	11.0	12.5	13.4	12.6		1.6	1.6	2.1	2.9	11.9	11.2
	Среднее	11.9 $\pm$ 0.10	12.8 $\pm$ 0.0	11.0 $\pm$ 0.05	12.4 $\pm$ 0.10	11.8 $\pm$ 0.16	11.7 $\pm$ 0.50		1.6 $\pm$ 0.0	1.6 $\pm$ 0.0	2.1 $\pm$ 0.0	2.8 $\pm$ 0.04	11.9 $\pm$ 0.0	11.2 $\pm$ 0.0
Zaproridae	MIN	11.3	11.1	9.9	12.5	8.7	9.3	12.2 $\pm$		1.6	2.3	2.8	11.8	11.2
	MAX	13.5	11.1	10.5	12.6	11.7	12.4	12.2		1.6	2.3	2.9	11.8	11.2
	Среднее	12.3 $\pm$ 0.11	11.1 $\pm$ 0.0	10.2 $\pm$ 0.09	12.6 $\pm$ 0.05	10.4 $\pm$ 0.18	11.5 $\pm$ 0.70	12.2 $\pm$ 0.0		1.6 $\pm$ 0.0	2.3 $\pm$ 0.0	2.9 $\pm$ 0.03	11.8 $\pm$ 0.0	11.2 $\pm$ 0.0
Cryptacanthodidae	MIN	10.8	11.4	9.8	12.0	8.6	10.5	11.2	8.8		2.3	2.5	11.9	11.2
	MAX	13.6	11.6	10.5	12.6	11.9	12.8	11.4	9.0		2.3	2.6	11.9	11.2
	Среднее	12.0 $\pm$ 0.13	11.6 $\pm$ 0.08	10.2 $\pm$ 0.11	12.4 $\pm$ 0.20	10.4 $\pm$ 0.17	11.7 $\pm$ 0.45	11.3 $\pm$ 0.07	8.9 $\pm$ 0.07		2.3 $\pm$ 0.0	2.6 $\pm$ 0.03	11.9 $\pm$ 0.0	11.2 $\pm$ 0.0
Cebidichthyidae	MIN	12.8	12.7	12.0	13.5	11.7	12.7	13.6	12.8	12.1		2.7	11.9	11.1
	MAX	14.3	12.8	12.3	14.4	14.0	14.0	13.6	12.8	12.3		2.8	11.9	11.1
	Среднее	13.4 $\pm$ 0.09	12.8 $\pm$ 0.05	12.2 $\pm$ 0.08	14.0 $\pm$ 0.35	12.7 $\pm$ 0.13	13.3 $\pm$ 0.31	13.6 $\pm$ 0.0	12.8 $\pm$ 0.0	12.2 $\pm$ 0.06		2.8 $\pm$ 0.04	11.9 $\pm$ 0.0	11.1 $\pm$ 0.0
Bathymasteridae	MIN	11.4	12.9	10.6	12.1	10.1	10.7	12.0	10.8	10.1	12.9		11.6	11.0
	MAX	14.6	13.0	11.2	12.8	12.3	13.1	12.1	10.8	10.5	13.0		11.7	11.1
	Среднее	13.0 $\pm$ 0.12	12.9 $\pm$ 0.05	10.9 $\pm$ 0.10	12.4 $\pm$ 0.32	11.4 $\pm$ 0.11	12.1 $\pm$ 0.48	12.1 $\pm$ 0.05	10.8 $\pm$ 0.0	10.3 $\pm$ 0.07	13.0 $\pm$ 0.07		11.7 $\pm$ 0.04	11.1 $\pm$ 0.03
<i>T. trachurus</i>	MIN	18.2	17.5	19.4	19.0	17.4	18.6	19.7	18.3	17.9	18.9	18.0		
	MAX	20.8	17.6	19.6	19.5	19.3	19.8	19.7	18.3	18.1	18.9	18.1		
	Среднее	19.2 $\pm$ 0.12	17.6 $\pm$ 0.05	19.5 $\pm$ 0.15	19.3 $\pm$ 0.25	18.7 $\pm$ 0.09	19.2 $\pm$ 0.25	19.7 $\pm$ 0.0	18.3 $\pm$ 0.0	18.0 $\pm$ 0.06	18.9 $\pm$ 0.0	18.1 $\pm$ 0.05		
<i>E. maclovinus</i>	MIN	16.9	17.7	17.4	17.6	16.0	18.3	17.8	17.9	16.6	18.0	16.5		
	MAX	18.6	17.7	17.5	17.7	18.2	18.9	17.8	17.9	16.7	18.0	16.9		
	Среднее	17.8 $\pm$ 0.10	17.7 $\pm$ 0.0	17.5 $\pm$ 0.14	17.7 $\pm$ 0.05	17.2 $\pm$ 0.10	18.6 $\pm$ 0.13	17.8 $\pm$ 0.0	17.9 $\pm$ 0.0	16.7 $\pm$ 0.33	18.0 $\pm$ 0.0	16.7 $\pm$ 0.20		

Поскольку *N. pulcher* является представителем отдельного подсемейства, интересно сравнить его с таксонами бельдюговых рыб такого же уровня. Диапазон оценок р-дистанций в этих сравнениях не очень существенный – *N. pulcher* практически одинаково дифференцирован от подсемейств семейства Zoarcidae. Тем не менее, расстояния между *N. pulcher* и видами Gymnelinae и Zoarcinae оказались чуть меньше – 5.8% по объединенным данным. Отличия от Lycodinae и Lycozoarcinae составили 6 и 6.1%, соответственно (таблица 58). Отметим, что величины р-дистанций в пределах семейства Zoarcidae меньше – от 4.7% между Lycodinae и Lycozoarcinae до 5.3% между Lycodinae и Zoarcinae (таблица 42).

Генетическая дивергенция *N. pulcher* от видов семейства Stichaeidae гораздо больше – в среднем 12.2% по мтДНК, 2.4% по яДНК (таблица 59) и 6.6% по объединенным последовательностям (таблица 58). При сравнении комбинированных ДНК-последовательностей *N. pulcher* и видов подсемейств стихеевых рыб получены следующие оценки р-дистанций: 6.4% с Lumpeninae и Opisthocentrinae, 6.6% с Stichaeinae, 6.8% с Aletriinae и Xiphisterinae (без *Dictyosoma*), 7% с Chirolophinae. Отметим, что значения дифференциации в пределах семейства Stichaeidae, несмотря на его очевидную неоднородность, в основном ниже – от 5.7% между Stichaeinae и Xiphisterinae до 6.2% между Opisthocentrinae / Aletriinae и Chirolophinae / Lumpeninae (таблица 53).

Отличия *N. pulcher* от видов других семейств подотряда находятся примерно на том же уровне, что и от разных подсемейств семейства Stichaeidae: от Zaproridae – 11.1, 2.1 и 6.0%, от Cryptacanthodidae – 11.6, 2.4 и 6.4%, от Pholidae – 12.8, 2.2 и 6.9%, от Ptilichthyidae – 12.8, 2.3 и 6.9%, от Bathymasteridae – 12.9, 3.2 и 7.4% (по мтДНК, яДНК и объединенной ДНК, соответственно).

Топология консенсусных деревьев, реконструированных на основе митохондриальных (рисунки Б.21-Б.23), ядерных (рисунки Б.24-Б.26) и комбинированных (рисунки 34-36) нуклеотидных последовательностей, указывает на близкородственные связи подсемейства Neozoarcinae с семействами Zoarcidae и Anarhichadidae. *N. pulcher* попадает в макрокластер этой группы, всегда находясь за пределами кластера Zoarcidae. На ВА-деревьях расположение ДНК-линии Neozoarcinae отличается от кластеризации на MP- и ML-деревьях. На схеме по мтДНК (рисунок Б.23) *N. pulcher* и *A. lupus* (Anarhichadidae) равноудалены от кластера семейства Zoarcidae и находятся к нему в политоимии. На схеме по яДНК (рисунок Б.26) линия *N. pulcher* непосредственно присоединяется к кластеру Zoarcidae, а к ним примыкает линия Anarhichadidae. Однако, достоверными являются ассоциации MP- и ML-деревьев по митохондриальным (рисунки Б.21-Б.22) и ядерным данным (рисунки Б.24-Б.25), а также MP-,

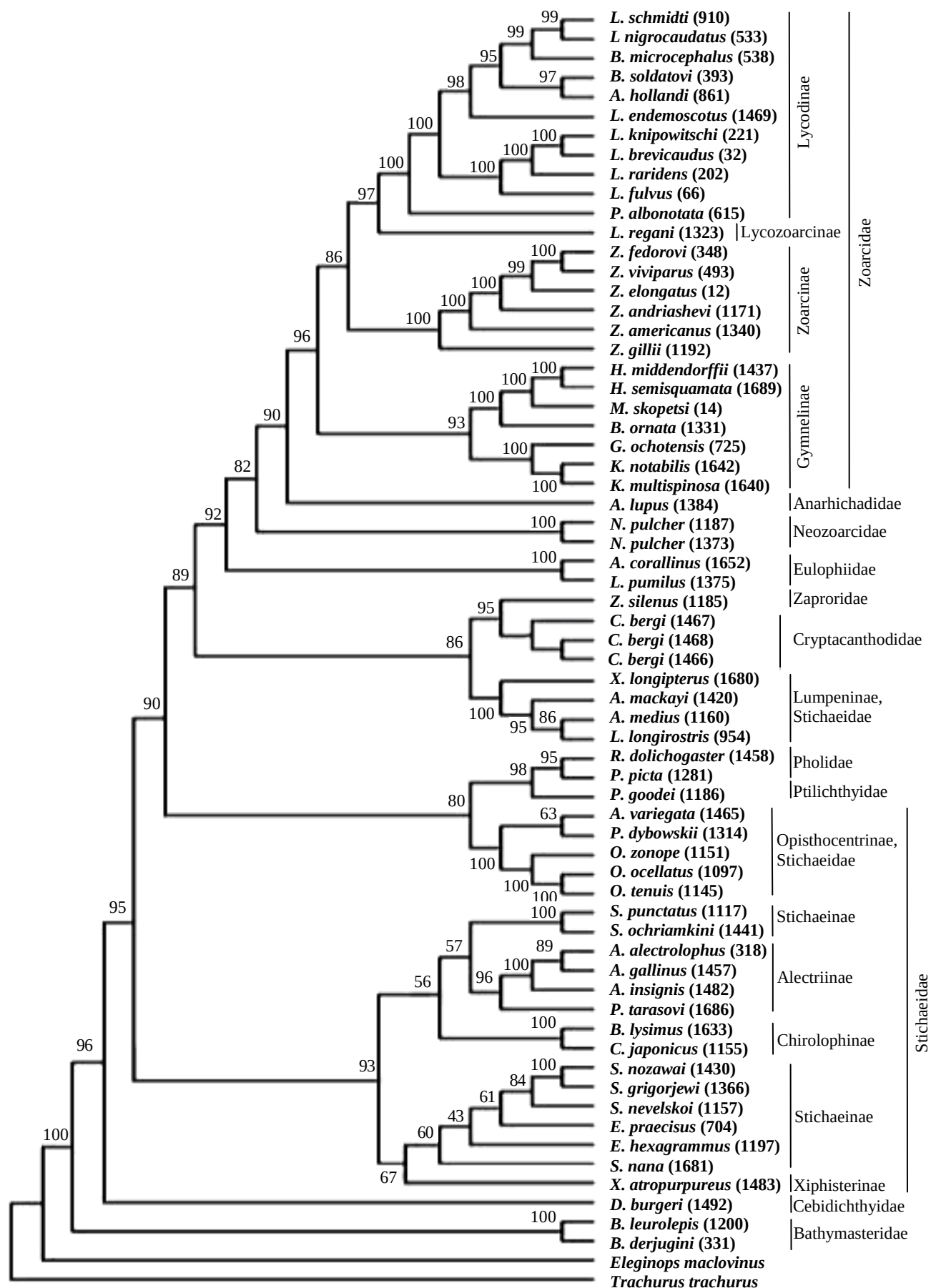


Рисунок 34. МР-дерево таксонов подотряда Zoarcoidei по данным об объединенных нуклеотидных последовательностях генов COI, цитохрома b, 16S рРНК мтДНК и RNF213, родопсина, RAG1 яДНК. Приведены бутстрэп-поддержки (% от 1000 реплик бутстрэпа)

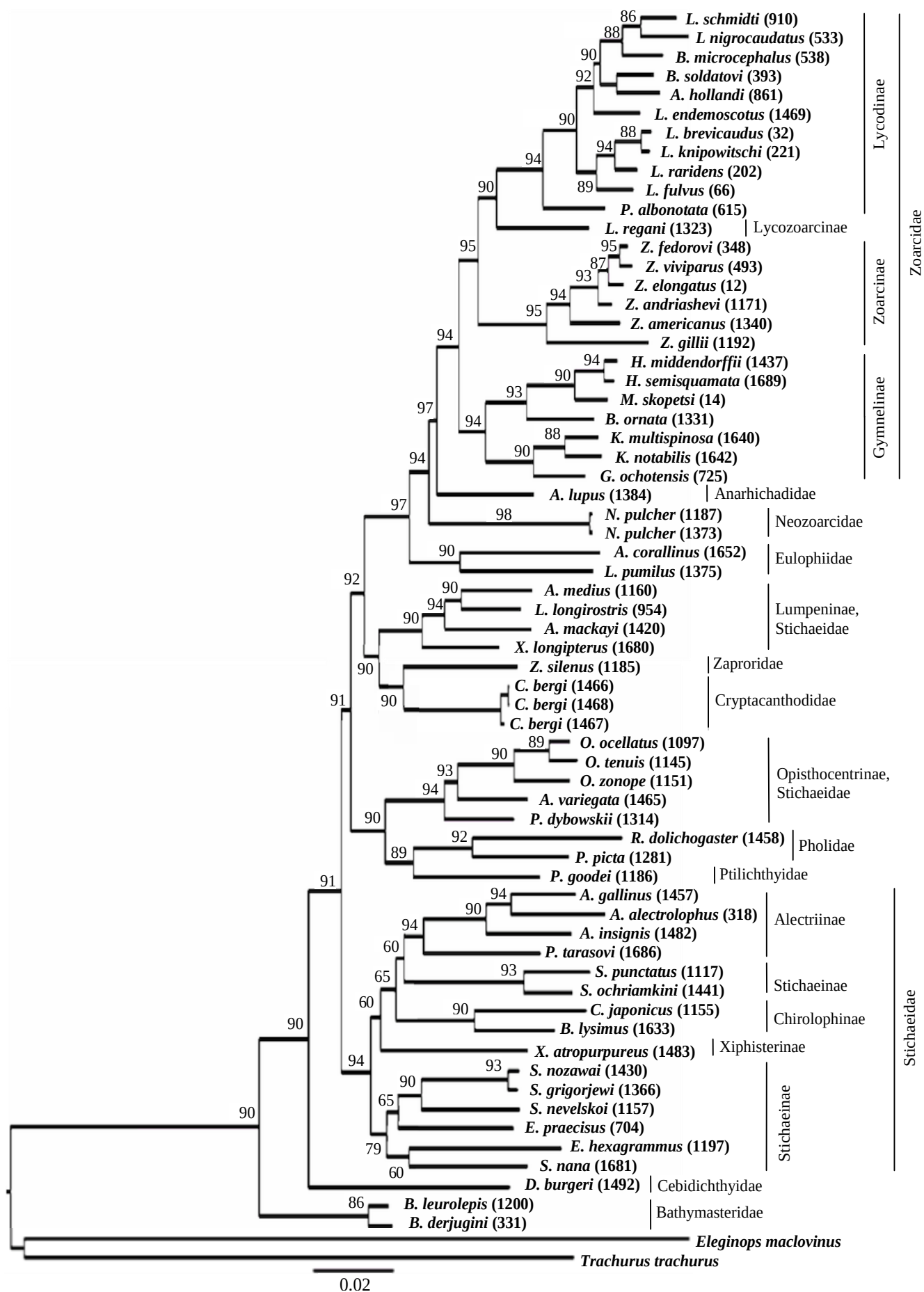


Рисунок 35. ML-дерево таксонов подотряда Zoarcoidei по данным об объединенных нуклеотидных последовательностях генов COI, цитохрома b, 16S рРНК мтДНК и RNF213, родопсина, RAG1 яДНК. Приведены бутстрэп-поддержки (% от 1000 реплик бутстрэпа)

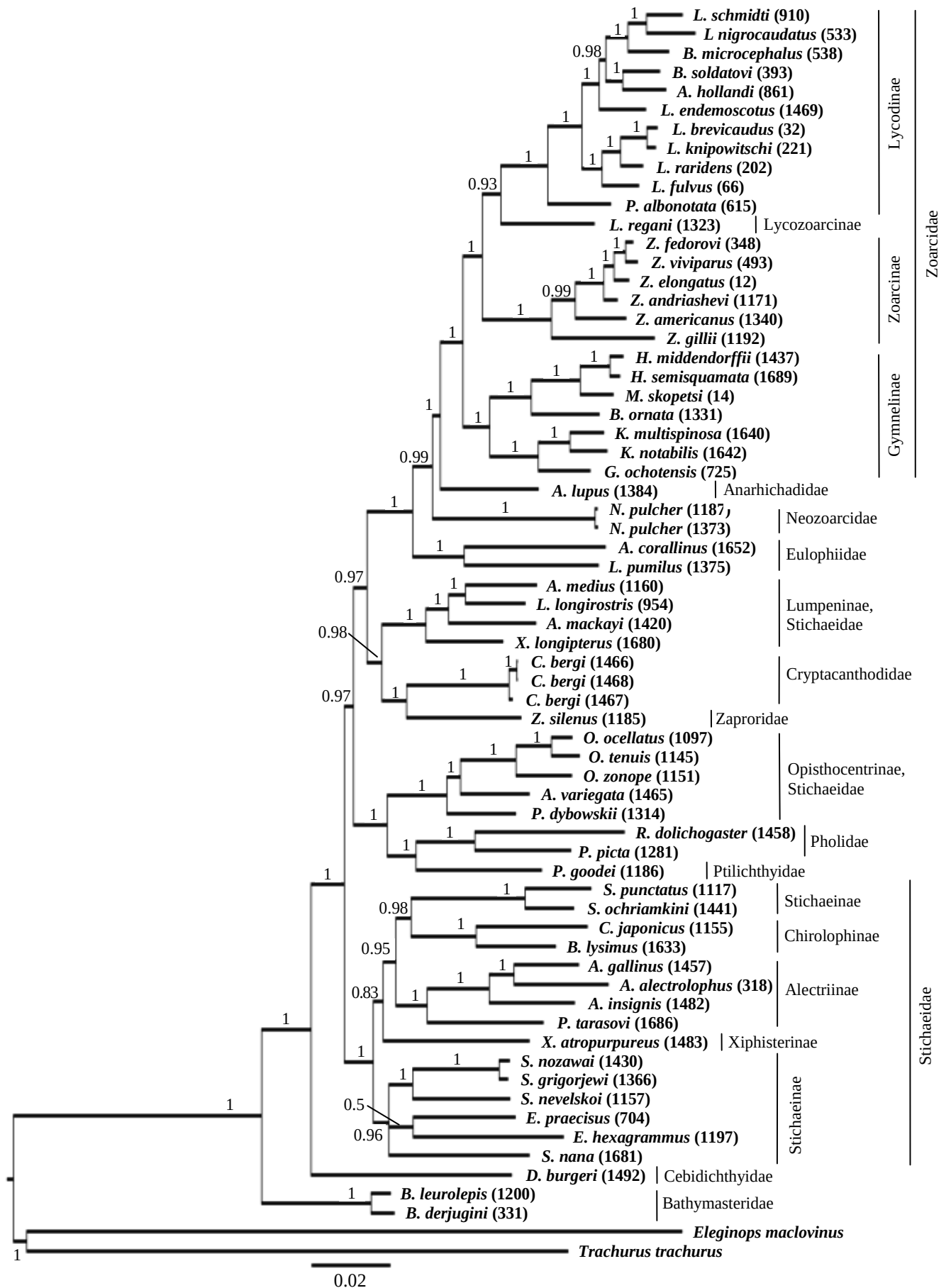


Рисунок 36. ВА-дерево таксонов подотряда Zoarcoidei по данным об объединенных нуклеотидных последовательностях генов COI, цитохрома b, 16S рРНК мтДНК и RNF213, родопсина, RAG1 ядерной ДНК. Приведены оценки апостериорной вероятности

ML- и BA-деревьев по объединенным ДНК-последовательностям (рисунки 34-36), в структуре которых сначала группируются семейства Zoarcidae и Anarhichadidae, а затем с ними объединяется Neozoarcinae. Скорее всего, обособленная от кластера семейства Zoarcidae позиция *N. pulcher*, а также расположение между ними линии семейства Anarhichadidae говорят о том, что подсемейство Neozoarcinae не может входить в состав Zoarcidae, а представляет собой самостоятельный таксон уровня семейства. Это подтверждают и генетические расстояния между подсемействами Gymnelinae, Zoarcinae, Lycodinae и Lycozoarcinae бельдюговых рыб, которые имеют более низкие оценки, чем отличия между Neozoarcinae и этими подсемействами.

Полученные результаты сравнительного молекулярно-генетического анализа однозначно свидетельствуют о близости *N. pulcher* к группе «зоаркоидных» рыб (Zoarcidae и Anarhichadidae). Это подтверждает вывод Макушка (1961 а) о том, что мягкие лучи спинного плавника у Zoarcidae устроены, как и колючки у Neozoarcinae – состоят из медиально полностью слившихся половинок и отличаются от истинных мягких лучей, составленных латеральными половинками и имеющих членистое строение, т.е. мягкие лучи Zoarcidae гомологичны колючкам Neozoarcinae. Автор предположил, что в ходе эволюции мягкие лучи бельдюговых рыб превратились в колючие (присуще двум современным родам – *Zoarces* и *Krusensterniella*), и что таксоны Zoarcidae являются вторично-мягкоперыми рыбами, ведущими свое начало от колючеперых предков (Макушок, 1961 а). Напротив, «колючеперость» Neozoarcinae и Stichaeidae конвергентного характера – она возникла независимо в группах рыб с достаточно отдаленным родством, на которое указывает и высокий уровень генетических отличий *N. pulcher* от представителей семейства стихеевых рыб.

О родстве Neozoarcinae и Zoarcidae говорят и другие анатомические особенности, важные для установления филогенетических отношений и систематики этих рыб – сходство в строении ротового аппарата, пищеварительного тракта, жаберного комплекса, сейсмодатчикной системы, позвоночника и связанных с ним элементов непарных плавников, конфигурации хвостового плавника, строении хвоста и его опорного скелета, отдельных структур черепа (Макушок, 1961 а). По мнению Макушка (1961 а), отдельные морфологические особенности Neozoarcinae, которые в разных комбинациях встречаются у ряда литоральных видов семейства Stichaeidae (Alectriinae и Xiphisterinae) и Pholidae – также конвергентного характера; они обусловлены независимым возникновением сходных морфологических специализаций у разных групп подотряда Zoarcoidei при адаптации к обитанию в специфических условиях среды в прибрежье на осушаемой литорали.

Таким образом, впервые проведенный молекулярно-генетический анализ представителя подсемейства Neozoarcinae *N. pulcher* показал следующее. Род *Neozoarces* и группа

«зоаркоидных» рыб, включающая семейства Zoarcidae и Anarhichadidae, являются ближайшими родственниками. Подтверждается точка зрения Макушка (1961 а), который на основании общих морфологических особенностей установил родственное сходство подсемейства Neozoarcinae с семейством Zoarcidae. От таксонов семейства Stichaeidae, к которому многие авторы относили Neozoarcinae, род *Neozoarces* отличается так же существенно, как и от семейств Bathymasteridae, Pholidae, Ptilichthyidae и Zaproridae. Генетическая дивергенция подсемейства Neozoarcinae от семейств подотряда Zoarcoidei находится на уровне дифференциации между семействами, что предполагает более высокий таксономический ранг – ранг семейства Neozoarcidae.

2. Родственные связи и положение родов *Leptostichaeus* и *Azygopterus* в системе подотряда Zoarcoidei

Род *Leptostichaeus* относят либо к подсемейству Lumpeninae (Follett, Anderson, 1990; Mecklenburg, Sheiko, 2004), либо – к Azygopterinae (Eschmeyer, 2014). Род *Azygopterus* сначала был определен в подсемейство Azygopterinae (Макушок, 1958), а затем – перемещен в подсемейство Neozoarcinae (Mecklenburg, Sheiko, 2004). В разделе 7.2 Главы VI представленной работы рассмотрено положение *Azygopterus* и *Leptostichaeus* в системе семейства Stichaeidae и показано, что эти роды генетически сходны. Род *Leptostichaeus* отличается от таксонов подсемейства Lumpeninae и не может входить в его состав. Роды *Leptostichaeus* и *Azygopterus* существенно дифференцированы от подсемейств семейства Stichaeidae и образуют обособленную группу. Подтверждена точка зрения Андерсона (Anderson, 1994) о близких взаимоотношениях *Azygopterus* и *Eulophias*, а также вывод Земнухова (2012) о родственных связях *Azygopterus* и *Leptostichaeus* и объединении их в самостоятельное подсемейство. Предложено, согласно приоритету, название этого подсемейства – Eulophiinae. На основе значительных уровней дивергенции и изолированного расположения на филогенетических деревьях группы родов *Azygopterus*, *Leptostichaeus* и *Eulophias* предполагается, что статус подсемейства Eulophiinae может быть повышен до семейства Eulophiidae. Для окончательного вывода о статусе и родственных связях группы *Azygopterus*, *Leptostichaeus*, *Eulophias* необходимо установить ее положение в системе всего подотряда Zoarcoidei.

В последовательностях гена COI мтДНК видов *L. pumilus* и *A. corallinus* выявлены маркирующие мутации, объединяющие их с подсемействами Lycodinae, Gymnelinae, Lycozoarcinae семейства Zoarcidae (1 мутация) и семейством Neozoarcidae (1 мутация) (таблица 9). Ни одного мутационного изменения, общего с семейством Stichaeidae или иными

представителями подотряда, кроме вышеперечисленных, у *L. pumilus* и *A. corallinus* не обнаружено.

Анализ нуклеотидных последовательностей ДНК показал, что *L. pumilus* и *A. corallinus* ближе всего к семейству Anarhichadidae: по мтДНК их отличает 10.5 и 11.1% дивергенции, по яДНК – 1.7 и 1.8%, по объединенной ДНК – 5.5 и 5.9%, соответственно. Интересно, что расстояние между *L. pumilus* и *A. corallinus* по митохондриальным данным (11.3%) превышает дистанцию между каждым из этих видов и представителями Anarhichadidae (таблицы A.19, A.20).

Немного выше генетические расстояния от семейства Zoarcidae. *L. pumilus* отличается от бельдюговых рыб по генам мтДНК в среднем на 11.4 (диапазон 10.9-12)%, по яДНК на 2.4 (1.8-2.9)%, по объединенным ДНК на 6.2 (5.8-6.8)%. *A. corallinus* – по мтДНК на 12.2 (диапазон 11.4-13.1)%, по яДНК на 2.5 (1.9-2.8)%, по объединенным ДНК на 6.7 (6.2-7.3)%. Значительный разброс оценок р-дистанций обусловлен тем, что семейство Zoarcidae включает четыре хорошо дифференцированных подсемейства, которые неодинаково отличаются от других таксонов бельдюговидных рыб. По всем группам данных (мтДНК, яДНК, комбинированная ДНК) *L. pumilus* и *A. corallinus* наиболее сходны с видами подсемейства Gymnelinae. Примерно на таком же уровне, как от семейства Zoarcidae, *L. pumilus* и *A. corallinus* дифференцированы от семейства Neozoarcidae: по генам мтДНК – на 11.4 и 12.1%, по генам яДНК – на 2.1 и 2.4%, по объединенным последовательностям – на 6.1 и 6.6% (таблицы A.19, A.20).

Генетическая дивергенция *L. pumilus* и *A. corallinus* от видов семейства Stichaeidae существеннее – в среднем 12.3 и 12.7% по мтДНК, 2.4% по яДНК, 6.7 и 6.9% по объединенным последовательностям (незначительные отличия от данных таблиц A.15, A.16 объясняются разным количеством видов, использованных для молекулярно-генетического анализа семейства Stichaeidae и подотряда Zoarcoidei). При сравнении комбинированных ДНК *L. pumilus* и *A. corallinus* и видов подсемейств Stichaeidae получены следующие оценки р-дистанций: 6.4 и 6.5% с Lumpeninae, 6.6 и 6.5% с Opisthocentrinae, 6.7 и 6.9% с Alectriinae, 6.7 и 7% со Stichaeinae, 6.7 и 7% с Chirolophinae, 6.9 и 7.3% с Xiphisterinae (без рода *Dictyosoma*). Необходимо отметить, что уровни дифференциации в пределах семейства Stichaeidae в основном ниже – от 5.7% между Stichaeinae и Xiphisterinae до 6.2% между Opisthocentrinae / Alectriinae и Chirolophinae / Lumpeninae (таблица A.16).

Отличия *L. pumilus* и *A. corallinus* от других семейств подотряда находятся примерно на том же уровне, что и от разных подсемейств семейства Stichaeidae. Генетические расстояния *L. pumilus* составляют: от Zaproridae – 12.5, 1.9 и 6.4%, от Cryptacanthodidae – 12.1, 2.2 и 6.5%, от Pholidae – 13.1, 2.2 и 7%, от Ptilichthyidae – 12.5, 2.1 и 6.6%, от Bathymasteridae – 12.1, 3.3 и 7.1% (по мтДНК, яДНК и объединенной ДНК, соответственно). Величины дистанций *A. corallinus*: от

Zaproridae – 12.6, 2.1 и 6.7%, от Cryptacanthodidae – 12.5, 2.1 и 6.8%, от Pholidae – 13.7, 2.1 и 7.4%, от Ptilichthyidae – 12.3, 2.2 и 6.6%, от Bathymasteridae – 12.8, 3.2 и 7.3% (по мтДНК, яДНК и объединенной ДНК, соответственно) (таблицы А.19, А.20).

Структура филогенетических деревьев, построенных на основе митохондриальных (рисунки Б.21-Б.23), ядерных (рисунки Б.24-Б.26) и объединенных (рисунки 34-36) нуклеотидных последовательностей, свидетельствует о родственных связях *L. pumilus* и *A. corallinus* с группой «зоаркоидных» семейств – Zoarcidae, Anarhichadidae и Neozoarcidae. На всех деревьях типы ДНК *A. corallinus* и *L. pumilus* формируют общий кластер, который занимает устойчивую внешнюю позицию в макрокластере Zoarcidae + Neozoarcidae + Anarhichadidae. Образование этого макрокластера имеет высокую статистическую поддержку (89/83/1, 92/80/1, 92/97/1 для рисунков Б.21-Б.23, Б.24-Б.26, 34-36, соответственно) и, следовательно, является надежным. Средний уровень дивергенции кластера *L. pumilus* и *A. corallinus* составляет: от семейства Zoarcidae – 11.8, 2.4 и 6.5%, от семейства Neozoarcidae – 11.8, 2.3 и 6.4%, от семейства Anarhichadidae – 10.8, 1.8 и 5.7% по генам мтДНК, яДНК и объединенной ДНК, соответственно. От всей группы Zoarcidae + Neozoarcidae + Anarhichadidae кластер *L. pumilus* + *A. corallinus* отличается на 11.7 (по мтДНК), 2.3 (яДНК) и 6.4% (объединенной ДНК). Очевидно, что роды *Azygopterus* и *Leptostichaeus* очень хорошо обособлены от остальных семейств бельдюговидных рыб, в том числе и от таксонов семейства Stichaeidae.

Таким образом, полученные молекулярно-генетические данные позволяют сделать несколько выводов о положении и родственных отношениях родов *Leptostichaeus* и *Azygopterus*. Эти роды генетически сходны с группой семейств Zoarcidae, Neozoarcidae и Anarhichadidae. Генетические расстояния *Leptostichaeus* и *Azygopterus* от представителей семейства Stichaeidae, к которому они ранее были отнесены, выше оценок дивергенции между подсемействами стихеевых рыб и соответствуют различиям между остальными семействами подотряда Zoarcoidei. Подтверждено мнение Эшмейера (Eschmeyer, 2014) о родственных связях родов *Azygopterus* и *Neozoarces* и их филогенетическом родстве с семейством Zoarcidae, а также вывод Земнухова (2012) о возможности объединения родов *Azygopterus* и *Leptostichaeus* в самостоятельное подсемейство. Однако, уровень генетических отличий и положение на филогенетических деревьях родов *Azygopterus*, *Leptostichaeus* и *Eulophias* свидетельствуют о более значительной их обособленности от остальных бельдюговидных рыб и необходимости придать этой группе статус семейства. Такое семейство следует рассматривать как близкородственное «зоаркоидным» рыбам (группе семейств Zoarcidae, Neozoarcidae, Anarhichadidae), а его название, согласно приоритету, следует обозначить как Eulophiidae.

3. Родственные связи и положение подсемейств Xiphisterinae и Cebidichthyinae в системе подотряда Zoarcoidei

В разделе 6 Главы VI данной работы проведен анализ генетической дифференциации и родственных отношений подсемейства Xiphisterinae в системе семейства Stichaeidae. Показана неоднородность Xiphisterinae и правомочность деления его на два подсемейства – Xiphisterinae с родами *Xiphister* и *Phytichthys* и Cebidichthyinae с родами *Cebidichthys*, *Dictyosoma*, *Esselenichthys* и *Nivchia*. Уровень генетических различий между Cebidichthyinae и другими подсемействами Stichaeidae оказался весьма значительным – он превышает дистанции между подсемействами бельдюговидных рыб. В связи с этим представляет интерес выяснение положения подсемейств Xiphisterinae и Cebidichthyinae в системе подотряда Zoarcoidei в целом.

В последовательностях генов COI и 16S рПНК подсемейства Xiphisterinae выявлены маркирующие нуклеотидные замены, объединяющие его с подсемействами стихеевых рыб Stichaeinae, Chirolophinae, Aletriinae (2 мутации), а также с родом *Xerperes* из семейства Pholidae (1 мутация) (таблицы 9, 16). У подсемейства Cebidichthyinae обнаружено 22 специфичных мутации, отличающие его от всех изученных представителей бельдюговидных рыб (таблицы 9, 13, 16, 25, 29). Ни одного мутационного изменения, общего с подсемейством Xiphisterinae, семейством Stichaeidae или иными представителями подотряда, в последовательностях митохондриальных и ядерных генов Cebidichthyinae не зафиксировано.

Судя по значениям р-дистанций между последовательностями генов мтДНК, яДНК и объединенной ДНК, генетические расстояния от вида *Dictyosoma burgeri* до всех остальных таксонов подотряда Zoarcoidei очень большие. По митохондриальным данным уровень его дифференциации – максимальный в подотряде, и меняется от 12.2% с семейством Cryptacanthodidae до 14% с Eulophiidae, составляя в среднем 13%. Средняя оценка отличий по генам яДНК – 2.4%, диапазон – от 2.1% с семейством Ptilichthyidae до 2.8% с Bathymasteridae. Анализ комбинированных ДНК-последовательностей также показывает максимальные р-дистанции для *D. burgeri* – от 6.6% с семейством Cryptacanthodidae до 7.5% с Eulophiidae, средняя величина – 6.9%. Отдельно отметим отличия *D. burgeri* от семейства Stichaeidae, к которому этот вид относят (Макушок, 1958) – 12.7, 2.3 и 6.8% по генам мтДНК, яДНК и объединенным ДНК, соответственно (таблицы А.19, А.20). В целом, такие величины дивергенции находятся на одном уровне с генетическими расстояниями между семействами бельдюговидных рыб, или даже превосходят их. Подобная степень отличий характерна для семейства Bathymasteridae, которое считается самым примитивным и эволюционно древним в подотряде (Anderson, 1984, 1994).

Усредненный уровень дивергенции *Xiphister atropurpureus* от семейств бельдюговидных рыб по данным о митохондриальных генах оценивается в 11.8%, изменяясь от 10.7% с Anarhichadidae до 12.9% с Eulophiidae. По генам яДНК этот вид ближе всего к семействам Stichaeidae, Pholidae и Ptilichthyidae (значение р-дистанций 2.1%), а дальше всего от Bathymasteridae (2.9%), обособляясь от всех представителей Zoarcoidei в среднем на 2.4%. Генетические расстояния *X. atropurpureus* по объединенным ДНК-последовательностям составляют 6.5%, с диапазоном от 5.8% с семейством Anarhichadidae до 7.1% с Eulophiidae. В отличие от *D. burgeri*, *X. atropurpureus* гораздо меньше дифференцирован от таксонов семейства Stichaeidae – их разделяют в среднем 10.9, 2.1 и 5.9% по мтДНК, яДНК и объединенным ДНК, соответственно (таблицы А.19, А.20). При этом, учитывая существенную гетерогенность стихеевых рыб, необходимо отметить разную степень родства Xiphisterinae с другими подсемействами семейства Stichaeidae. К *X. atropurpureus* генетически ближе Stichaeinae (10.1, 2.2 и 5.7% по мтДНК, яДНК и объединенной ДНК, соответственно), Aletriinae (11.1, 1.9 и 5.9%) и Chirolophinae (11.1, 2.2 и 5.9%) (таблицы А.15, А.16). Полученные оценки несколько выше генетических расстояний между подсемействами семейства Zoarcidae (по объединенным данным диапазон – от 4.7 до 5.4%; таблица 41), но соответствуют уровню дифференциации между подсемействами семейства Stichaeidae (диапазон от 5.7 до 6.5%, без учета различий с Cebidichthyinae; таблица 53).

Значительная дифференциация Xiphisterinae и Cebidichthyinae, а также обособленность от остальных таксонов подотряда наблюдается и по разным комплексам морфологических признаков. Представители рода *Dictyosoma* обладают очень сложной сейсмочувствительной системой туловища, в которой продольные каналы верхней и нижней сторон тела соединены поперечными анастомозами, переходящими на канал брюшной стороны (Макушок, 1961 в; Yatsu, 1986; Hatooka, 2002). Поскольку у ископаемого рода *Nivchia* туловищные каналы устроены сходным с *Dictyosoma* образом, т.е. имеют сеть анастомозов (Назаркин, 1998), можно полагать такое строение туловищных каналов как предковое состояние. Напротив, их редукцию и упрощение, как у *Cebidichthys* и *Esselenichthys*, следует рассматривать как производное состояние, которое возникло у предковой формы этих родов, близкой к *Dictyosoma* и *Nivchia*. Подобный процесс затронул и некоторые головные каналы сейсмочувствительной системы – у *Cebidichthys* и *Esselenichthys* прерывается связь затылочной комиссуры с верхним туловищным каналом посредством отдельного канальца 1-го порядка; частично (у *Esselenichthys*) или полностью (у *Cebidichthys*) исчезают внутренние поры подглазничного и заглазничного каналов (Макушок, 1958, 1961 в; Yatsu, 1986; Yatsu et al., 1978; Follet, Anderson, 1990).

Назаркин (1998) в качестве синапоморфий для «мягкоперых» представителей Xiphisterinae (= Cebidichthyinae) предложил рассматривать комбинированное строение спинного плавника, а

также уникальную для надсемейства Stichaeoidea связь непарных плавников, которая выглядит как «наплывание» удлиненных лучей спинного и анального плавников за середину краевых лучей хвостового плавника с сохранением глубоких вырезок. У родов *Xiphister* и *Phytichthys* подсемейства Xiphisterinae перепонки спинного и анального плавников без вырезок сливаются с основанием хвостового плавника, достигая начала его краевых лучей – признак, характерный для некоторых Stichaeinae, Alectriinae и большинства Pholidae (Макушок, 1958).

Подсемейство Xiphisterinae также обладает рядом синапоморфий. В частности – уникальной (сильно разветвленной) структурой сейсмодатчика системы головы, в которой от подглазничного канала отходят 3 (*Xiphister*) или 4 (*Phytichthys*) длинных щечных канальца 1-го порядка, окруженных на всем протяжении кольцеобразными чешуйками, и имеется очень длинный центральный задний каналец 1-го порядка затылочной комиссуры с несколькими канальцами 2-го порядка (Макушок, 1958; Yatsu, 1986). Подобный тип строения головных каналов сейсмодатчика системы не встречается ни в одном из таксонов подотряда Zoarcoidei, кроме самого примитивного семейства Bathymasteridae (Черешнев, 2003; Stevenson, Matarese, 2005). Но, в отличие от *Phytichthys* и *Xiphister*, у батемастерид данные каналы представляют собой кожные трубочки, лишенные очешуения. Скорее всего, отмеченные особенности строения головных каналов у Xiphisterinae и Bathymasteridae следует рассматривать как плезиоморфное состояние, унаследованное ими от разных предковых форм. Еще одна синапоморфия подсемейства Xiphisterinae – смыкание сильно развитых жевательных мышц обеих сторон головы на крыше черепа (Макушок, 1958; Yatsu, 1986). В подотряде такой же морфологический признак обнаружен только у крайне специализированного рода *Azygopterus* (семейство Eulophiidae), но, как отмечено Макушком (1958), данная анатомическая особенность развилась у *Phytichthys*, *Xiphister* и *Azygopterus* независимо.

Ни на одном филогенетическом дереве, построенном для подотряда Zoarcoidei (рисунки Б.21-Б.26, 34-36), *X. atropurpureus* и *D. burgeri* не образуют общую группировку. Линия рода *Dictyosoma* одной из первых (после самого эволюционно древнего семейства Bathymasteridae) отделяется от предкового ствола и занимает устойчивое (с бутстрэп-поддержками 90-100% и максимальной апостериорной вероятностью) положение в основании деревьев, значительно удаленное как от рода *Xiphister*, так и от семейства Stichaeidae. Род *Xiphister*, в свою очередь, всегда размещается в кластере, включающем таксоны семейства Stichaeidae – подсемейства Stichaeinae, Alectriinae и Chirolophinae, и образование этого кластера достоверно на большинстве филогенетических деревьев (кроме MP- и ML-, полученных по генам яДНК). Однако, точнее определить родственные отношения *X. atropurpureus* со стихеевыми рыбами не представляется возможным. В структуре деревьев по генам мтДНК (рисунки Б.21-Б.23) представитель подсемейства Xiphisterinae объединяется с видами подсемейства Alectriinae;

оценки апостериорной вероятности этой ассоциации достоверны только на ВА-дереве – 0.98. На деревьях по яДНК (рисунки Б.24-Б.26) *X. atropurpureus* группируется либо с *Chirolophinae* (МР дерево, бутстрэп-оценка 54%), либо с *Alectriinae* + *Chirolophinae* + *Stichaeinae*, располагаясь во внешней позиции этого микрокластера (ВА-дерево, оценка апостериорной вероятности 0.86), либо не образует никаких группировок (ML-дерево).

На деревьях по комбинированным ДНК-последовательностям *Xiphisterinae* также попадает в одну группу с подсемействами стихеевых рыб: на ML- и ВА-деревьях линия *X. atropurpureus* присоединяется к микрокластеру *Alectriinae* + *Chirolophinae* + *Stichaeinae* (*S. punctatus* и *S. ochriamkini*) с внешней стороны; на МР-дереве *X. atropurpureus* перемещается в микрокластер, состоящий из большей части *Stichaeinae* (*S. nozawai* + *S. grigorjewi* + *S. nevelskoi* + *E. praecisus* + *E. hexagrammus* + *S. nana*). Ассоциации ДНК-линии подсемейства *Xiphisterinae* с остальными подсемействами не имеют достоверной статистической поддержки (67/60/0.83 на МР-, ML- и ВА-деревьях).

Таким образом, молекулярно-генетический анализ подтверждает палеонтологические и морфологические данные о том, что род *Dictyosoma* близок к общему гипотетическому предку, а подсемейство *Cebidichthyinae* является хорошо обособленной группой подотряда бельдюговидных рыб. Предлагается вывести *Cebidichthyinae* из состава семейства *Stichaeidae* и повысить его статус до самостоятельного семейства *Cebidichthyidae*. Род *Xiphister* на всех филогенетических деревьях занимает уверенное положение в кластере подсемейств стихеевых рыб – *Alectriinae*, *Chirolophinae* и *Stichaeinae*. В связи с этим *Xiphisterinae* должно быть оставлено в составе семейства *Stichaeidae* в ранге подсемейства. Подтверждаются две центральные гипотезы, основанные на сравнительно-морфологическом анализе. Во-первых, заключение Макушка (1958), согласно которому роды *Dictyosoma* и *Cebidichthys* представляют более древнюю группу, а *Phitichthys* и *Xiphister* – более эволюционно молодую. Во-вторых, разработанная Ятсу (Yatsu, 1986) система подсемейства *Xiphisterinae*: дифференциация его на два самостоятельных подсемейства – *Xiphisterinae* с родами *Xiphister* и *Phytichthys* и *Cebidichthyinae* с родами *Cebidichthys*, *Dictyosoma*, *Esselenichthys* и *Nivchia*.

4. Родственные связи и положение семейства *Cryptacanthodidae* в системе подотряда

Zoarcoidei

Основой для данного раздела послужила наша работа (Радченко и др., 2011), посвященная впервые проведенному комплексному молекулярно-генетическому и сравнительно-морфологическому изучению криворотых рыб семейства *Cryptacanthodidae*. Виды этого

монотипического семейства распространены в северной части Тихого океана и северо-западной Атлантике. Ведут донный образ жизни на мягких грунтах приливно-отливной зоны, шельфа и верхней части материкового склона. Семейство включает 1 род с 4 видами – *Cryptacanthodes maculatus*, населяющий Атлантику, *C. giganteus* и *C. aleutensis*, обитающие в северо-восточной Пацифике, *C. bergi*, живущий в северо-западной части Тихого океана (Макушок, 1961 б, 1971; Соколовский, Соколовская, 1996; Соколовский и др., 2009; Bigelow, Welsh, 1925; Leim, Scott, 1966; Hart, 1973; Mecklenburg et al., 2002).

В обстоятельных ревизиях стихеевых и близких к ним семейств рыб, а также группы криворотовых рыб Макушок (1958, 1961 б) установил объем семейства Cryptacanthodidae и систематическое положение отдельных родов и видов. В частности, описанные ранее как самостоятельные монотипические роды *Cryptacanthoides*, *Delolepis* и *Liconectes* сведены Макушом (1961 б) в синонимию номинативного рода *Cryptacanthodes*, высказано предположение о систематическом тождестве *C. aleutensis* и *C. bergi*, семейство Cryptacanthodidae возведено в ранг самостоятельного надсемейства Cryptacanthoidae, равнозначного надсемейству Stichaeoidea и филогенетически удаленного от последнего (Макушок, 1958, 1961 б). С этими выводами согласилось большинство последующих и современных исследователей (Линдберг, Красюкова, 1975; Соколовский и др., 2009; Hart, 1973; The Fishes..., 1984; Amaoka et al., 1995; Fishes of Japan..., 2002; Mecklenburg, 2003 a-b; Mecklenburg et al., 2002; Fedorov, 2004; Nelson, 2006). В тоже время существует противоположное мнение, впервые высказанное Ригэном (Regan, 1912), о принадлежности криворотов к семейству Stichaeidae (Leim, Scott, 1966; Anderson, 1994; Springer, Anderson, 1997). Андерсон (Anderson, 1994) включил Cryptacanthodidae в семейство Stichaeidae вместе с двумя группами рыб, систематическое положение которых также было спорным – Cebidichthyidae и Neozoarcinae. Однако позднее этот автор (Anderson, 2003) изменил свою точку зрения и восстановил Cryptacanthodidae в ранге семейства подотряда Zoarcoidei, увеличив таким образом количество семейств подотряда до девяти. Но вопрос о родственных связях криворотовых рыб остался открытым.

В работе использованы 3 экземпляра криворота Берга *C. bergi*, собранные в заливе Петра Великого Японского моря. Для сравнения привлечены данные из GenBank по нуклеотидным последовательностям фрагмента гена COI мтДНК еще двух видов – *C. aleutensis* и *C. giganteus* (таблица А.1). Для морфологического анализа использованы те же 3 особи *C. bergi*.

Анализ последовательностей митохондриальных и ядерных генов показал наличие нуклеотидных замен, идентифицирующих таксоны семейства Cryptacanthodidae (таблицы 9, 13, 16, 25, 29). Максимальное количество специфичных мутаций обнаружено в последовательностях гена RAG1 – семь, в гене COI – две, в генах 16S рРНК и родопсина – по

одной. Также в последовательности гена цитохрома *b* мтДНК выявлена одна общая мутация, объединяющая *C. bergi* с другими представителями подотряда Zoarcoidei – семейством Zaprortidae и подсемейством стихеевых рыб Lumpeninae.

Несмотря на небольшое количество экземпляров *C. bergi*, добытых в единственном месте – заливе Петра Великого, один из них (№ 1467) существенно отличается от остальных – на 0.6% по генам мтДНК (таблица А.20) и на 0.3% по объединенным ДНК (таблица А.19). Топология филогенетических деревьев (рисунки Б.21-Б.23, 34-36) подтверждает эту внутривидовую изменчивость.

Как отмечено выше, Макушок (1961 б) впервые высказал предположение о систематическом тождестве криворотов Берга *C. bergi* и алеутского *C. aleutensis*. Действительно, оба вида чрезвычайно сходны морфологически и отличаются лишь отсутствием небных зубов у *C. aleutensis* (таблица 60). Как видно из таблицы 59, все кривороты разделяются на две группы. К первой группе относятся два крупных вида – *C. maculatus* и *C. giganteus*, которые различаются только наличием чешуи на теле у *C. giganteus*, но весьма близки по остальным сравниваемым признакам. Эти виды существенно превосходят двух других, более мелких *C. bergi* и *C. aleutensis*, по числу лучей в спинном плавнике, количеству позвонков и величине жаберного отверстия, но обладают менее широким истмусом; по этим признакам между двумя группами криворотов существует значительный разрыв.

Таблица 60. Морфологические признаки видов рода *Cryptacanthodes* (Солдатов, Линдберг, 1930; Макушок, 1961 б; Линдберг, Красюкова, 1975; Leim, Scott, 1966; Scott, Scott, 1988; Mecklenburg et al., 2002; собственные данные)

Признаки	<i>C. maculatus</i>	<i>C. giganteus</i>	<i>C. aleutensis</i>	<i>C. bergi</i>
Колючие лучи в спинном плавнике	73-77	73-77	60-70	66-69
Колючие (римские цифры) и мягкие (арабские) лучи в анальном плавнике	II 45-50	II 43-49	II-III 45-49	II 45-47
Лучи в грудном плавнике	12-15	11-14	12-13	12-14
Жаберные лучи	6 (7)	6	6	6
Жаберные тычинки	Нет данных	9-12	10-12	Нет данных
Позвонки	82-84	81-85	71-77	75-76
Пилорические придатки	5-6	6	Нет данных	2-5
Зубы на небных костях	Есть	Есть	Нет	Есть
Величина жаберного отверстия (в % длины головы)	Нет данных	52-56	29-33	28-29
Ширина истмуса (в % длины головы)	Нет данных ¹	15-26	29-32	30-31
Чешуя на туловище	Нет	Есть	Нет	
Окраска тела	Красно-коричневая	Светло-коричневая	Ярко-красная	Светло-желтая
Максимальная длина, см	92	127	31	29

¹ Судя по определительной таблице семейства Cryptacanthodidae в работе Линдберга и Красюковой (1975), истмус у *C. maculatus* такой же узкий, как у *C. giganteus*, и меньше, чем у *C. aleutensis* и *C. bergi*. Следовательно, у *C. maculatus* должно быть такое же большое жаберное отверстие, как у *C. giganteus*.

Иной уровень отличий между тихоокеанскими криворотами наблюдается по гену COI мтДНК. На филогенетической схеме (рисунок 37: Радченко и др., 2011) гаплотипы более близких *C. bergi* и *C. aleutensis* объединяются вместе (что соответствует их высокому морфологическому сходству), но степень дивергенции между ними довольно значительная – в среднем 6.3%. Обособленное положение занимает *C. giganteus*, который дивергировал от *C. bergi* на 6.5%, но существенно больше – от *C. aleutensis* – на 7.6%. В данном случае величина в общем незначительных морфологических различий между криворотами не соответствует их существенной межвидовой генетической дивергенции.

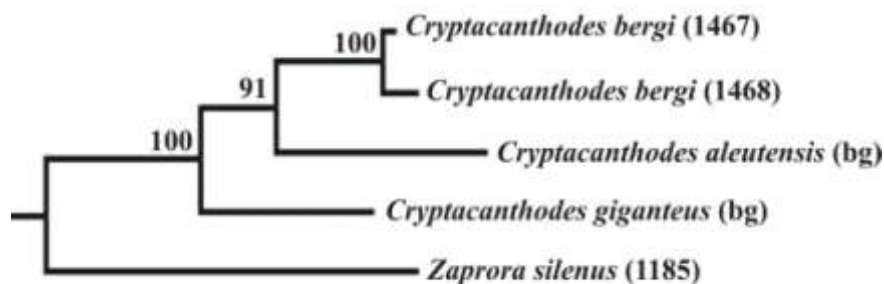


Рисунок 37. Схема родственных связей видов рода *Cryptacanthodes*, полученная по данным о нуклеотидных последовательностях гена COI мтДНК с помощью байесовского анализа.

Числа в основаниях кластеров (в %) – значения апостериорной вероятности, умноженные на 100

Данные молекулярно-генетического анализа показывают, что *C. bergi* ближе всего к *Zaprora silenus* (семейство Zaproridae) по генам яДНК и объединенным последовательностям – значение дивергенции составляет 1.6 и 4.8%, соответственно, и к *L. sagitta* (подсемейство Lumpeninae семейства Stichaeidae) по генам мтДНК – 8.7% (таблицы А.19, А.20). Виды подсемейства Lumpeninae в целом генетически сходны с *C. bergi* – средний уровень дифференциации их мтДНК, яДНК и объединенных ДНК имеет величины 9.2, 2.0 и 5.2%. Максимальные оценки р-дистанций получены при сравнении мтДНК и объединенной ДНК *C. bergi* и вида *L. nigrocaudatus* из подсемейства Lycodinae (Zoarcidae) – 13.6 и 7.4%, соответственно, а также яДНК *C. bergi* и *B. leurolepis* (Bathymasteridae) – 2.6%.

При рассмотрении взаимоотношений с семействами бельдюговидных рыб оказалось, что Cryptacanthodidae и Zaproridae характеризуют наименьшие генетические расстояния по всем группам данных – 8.9, 1.6 и 4.8% по митохондриальным, ядерным и комбинированным последовательностям ДНК, соответственно. Значительнее всего от Cryptacanthodidae отличаются семейства Eulophiidae (степень дивергенции мтДНК – 12.4%, объединенной ДНК – 6.6%) и Bathymasteridae (степень дивергенции яДНК – 2.6%). Сравнение *C. bergi* с представителями остальных семейств показало, что разные генетические системы

(митохондриальная и ядерная) дают неодинаковые оценки генетических расстояний. По мтДНК ряд сравнений в порядке увеличения р-дистанций выглядит следующим образом:

Cryptacanthodidae / Anarhichadidae – 10.2%, Cryptacanthodidae / Bathymasteridae – 10.3%, Cryptacanthodidae / Stichaeidae – 10.4%, Cryptacanthodidae / Ptilichthyidae – 11.3%, Cryptacanthodidae / Neozoarcidae – 11.6%, Cryptacanthodidae / Pholidae – 11.7%, Cryptacanthodidae / Zoarcidae – 12%, Cryptacanthodidae / Cebidichthyidae – 12.2%.

По яДНК диапазон р-дистанций не такой большой и ряд сравнений расположен иначе: Cryptacanthodidae / Ptilichthyidae – 1.6%, Cryptacanthodidae / Pholidae – 1.7%, Cryptacanthodidae / Anarhichadidae – 1.7%, Cryptacanthodidae / Stichaeidae – 2%, Cryptacanthodidae / Eulophiidae – 2.2%, Cryptacanthodidae / Zoarcidae – 2.2%, Cryptacanthodidae / Neozoarcidae – 2.4%.

Направления дивергенции семейства Cryptacanthodidae по объединенным ДНК-последовательностям в основном повторяют таковые для генов мтДНК: Cryptacanthodidae / Anarhichadidae – 5.5%, Cryptacanthodidae / Stichaeidae – 5.7%, Cryptacanthodidae / Ptilichthyidae – 5.9%, Cryptacanthodidae / Bathymasteridae – 6%, Cryptacanthodidae / Pholidae – 6.3%, Cryptacanthodidae / Neozoarcidae – 6.4%, Cryptacanthodidae / Zoarcidae – 6.5%, Cryptacanthodidae / Cebidichthyidae – 6.6%.

Макушок (1958, 1961 б) поместил криворотовых рыб в отдельное надсемейство Cryptacanthoidea, равнозначное надсемейству Stichaeoidea и существенно от него обособленное. Основанием для этого послужил ряд морфологических особенностей альтернативного характера. Во-первых, у Cryptacanthodidae полость черепа крупная, продолжена вперед в орбитальную область; ее боковые стенки в орбитальной области образованы нижними выростами лобных костей и верхними выростами парасфеноида; обонятельные нервы на всем протяжении проходят внутри полости черепа (Макушок, 1961 б). У Stichaeoidea, напротив, черепная полость не продолжена в орбитальную область; нижние края лобных костей сильно сближены и образуют киль, от которого вниз к срединному гребню парасфеноида отходит хрящевая или соединительнотканная перепонка, разделяющая глазницы и обонятельные нервы левой и правой сторон (Макушок, 1958; 1961 б). Во-вторых, у криворотовых рыб сейсмоденситивные каналы головы очень широкие, сверху затянуты кожей и не открываются наружу порами; отсутствие пор не сопровождается редукцией каналов в костях и отдельных костей, через которые проходят каналы (Макушок, 1961 б). У стихеевидных рыб головные каналы имеют узкий просвет и открываются во внешнюю среду порами; в некоторых таксонах – от вида до подсемейства и семейства – происходит редукция отдельных пор, участков каналов и целых каналов, а также исчезновение костей (подглазничных), несущих каналы (Макушок, 1958). В-третьих, у Cryptacanthodidae в первичном плечевом поясе radialia сильно удлинены; длина нижних radialia существенно больше их максимальной ширины (Макушок, 1961 б). У

Stichaeoidea обычно radialia короткие и широкие; длина нижних radialia равна или незначительно больше их максимальной ширины (Макушок, 1958). В-четвертых, ethmoidalia lateralialia черепа криворотов имеют очень короткие боковые крылья, которые сверху почти полностью прикрыты лобными костями (Макушок, 1961 б). Последний признак, впервые отмеченный Макушком (1961 б), ранее не был известен не только в надсемействе Stichaeoidea и семействе Zoarcidae, но и в целом в подотряде Zoarcoidei.

Обозначенные морфологические особенности, отличающие Cryptacanthodidae от представителей надсемейства Stichaeoidea и не позволяющие, по мнению Макушка (1961 б), объединить эти таксоны в одну родственную группу, имеют адаптивный характер и обусловлены своеобразным образом жизни криворотовых рыб. В илистой толще грунта на глубине 3-8 см от поверхности дна они проделывают сложную систему нор с многочисленными выходами. Подобный образ жизни в точности неизвестен для других семейств подотряда Zoarcoidei, хотя отдельные таксоны экологически связаны с илистыми грунтами. В этом отношении ближе всего к Cryptacanthodidae птилихт Гуда *Ptilichthys goodei*, но он зарывается в грунт при помощи хвоста, а не головы, как кривороты (Соколовский и др., 2009). Интересно, что обе эти группы обладают одинаковым, косым и полуверхним, положением рта, что можно рассматривать как приспособление к питанию при норном образе жизни. В семействе Stichaeidae к илистым грунтам приурочены только представители подсемейства Lumpeninae (Шмидт, 1950; Андрияшев, 1954; Макушок, 1958; Линдберг, Красюкова, 1975; Соколовский и др., 2009; Mecklenburg et al., 2002). У люмпенин и птилихта Гуда происходит значительная редукция сейсмодатчикной системы головы – полностью или частично исчезают заглазничные и подглазничные каналы, затылочная комиссура, нижнечелюстной канал (Макушок, 1958).

У семейства Cryptacanthodidae специализация в строении сейсмодатчикной системы головы шла в другом направлении – сохранении всех каналов и содержащих их костей головы, сильном увеличении просветов каналов и исчезновении пор, соединяющих каналные невромасты с окружающей средой. По-видимому, кожные перепонки, закрывающие отверстия каналов, выполняют защитную функцию и функцию мембраны, передавая колебания воды на невромасты, а увеличенные полости каналов играют роль резонаторов, усиливающих колебания воды. Отметим, что подобные, очень крупные, внешне хорошо различимые сейсмодатчикные каналы головы встречаются в подсемействе Lycodinae семейства Zoarcidae – у представителей родов *Lycogrammoides*, *Bothrocara*, *Allolepis* и *Bothrocarichthys*. У них, как и у криворотовых рыб, в задней части межглазничного моста всегда присутствует корональная комиссура в виде крупной слизевой ямки, соединяющая надглазничные каналы левой и правой сторон (Таранец, 1937; Шмидт, 1950; Anderson, 1994). Однако этот характерный признак никак не связан с

образом жизни перечисленных таксонов, обитающих в придонной толще воды и, видимо, возник конвергентно.

Безусловно, глубокая морфологическая специализация в строении черепа и сейсмодатированной системы головы *Cryptacanthodidae* свидетельствует об обособленности этой группы. Однако вряд ли отмеченных особенностей достаточно для придания криворотам рыбам ранга надсемейства, равнозначного надсемейству *Stichaeoidea* (Макушок, 1958, 1961 б). По многим другим морфологическим признакам кривороты не обнаруживают существенных отличий от таксонов надсемейства *Stichaeoidea* и обладают особенностями, присущими отдельным видам, родам, подсемействам и даже семействам *Stichaeoidea*. Например, внедрение трех передних *interhaemale* в «одно гнездо» (между последним гемальным отростком туловищного отдела и первым отростком хвостового отдела позвоночника) отмечено в семействе *Cryptacanthodidae*, у *Chirolophis snyderi* (подсемейство *Chirolophinae*), *S. punctatus* и *S. epallax* (*Stichaeinae*); срастание *hypurale* последнего позвонка с его телом наблюдается у криворотных рыб, в подсемействах *Lumpeninae*, *Stichaeinae*, *Chirolophinae*, *Alectriinae*, семействе *Pholidae*; жаберные отверстия широко разделены жаберным промежутком у криворотных, а также в семействе *Anarhichadidae* и роде *Anoplarchus* (*Alectriinae*); сильно удлинённые нижние радиалии грудного плавника встречаются в семействах *Cryptacanthodidae*, *Ptilichthyidae* и *Scytalinidae*; массивный череп криворотных схож по форме (при виде сверху) с черепом *P. dybowskii* (*Opisthocentrinae*) (Макушок, 1958; Hilton, Kley, 2005; Hilton, 2009).

В черепе *Cryptacanthodidae* была обнаружена (Радченко и др., 2011) характерная особенность конфигурации *ethmoidalia lateralia*, впервые установленная Макушковым (1961 а) для семейства *Stichaeidae*. Лопастей *ethmoidalia lateralia* не нависают над мышелками, служащими для прикрепления небных костей, а сами мышелки расположены впереди восходящего края *ethmoidale laterale*. Эти мышелки изображены Макушковым и на рисунке черепа криворотного Берга (Макушок, 1961 б: рис. 3), но их дислокация автором не обсуждается. Данный признак – один из самых важных, отличающих семейства *Stichaeidae* и *Zoarcidae*, именно он положен в основу доказательства принадлежности подсемейства *Neozoarcinae* к семейству *Zoarcidae* (Макушок, 1961 а).

Перечисленные морфологические признаки семейства *Cryptacanthodidae* свидетельствуют о его сходстве с представителями стихеевых рыб, что подтверждается молекулярно-генетическими данными. На филогенетических деревьях (рисунки 34-36), реконструированных на основе анализа изменчивости объединённых нуклеотидных последовательностей генов мтДНК и яДНК, представители семейства криворотных рыб объединяются в общий кластер сначала с семейством *Zaproridae*, а затем с видами подсемейства *Lumpeninae* семейства *Stichaeidae*. Уровень дивергенции в пределах данной группы варьирует от 4.8% между

Cryptacanthodidae и Zaproridae до 5.2% между Cryptacanthodidae и Lumpeninae, составляя в среднем 5.1% (таблицы 58, А.19). Такие относительно невысокие значения генетических дистанций характерны для сравнений в пределах семейства (например, оценки р-дистанций между подсемействами семейства Zoarcidae составляют 4.7-5.4%), либо между близкородственными семействами (Zoarcidae / Anarhichadidae – 5.1%, Anarhichadidae / Neozoarcidae – 5.4%). Образование этого кластера поддержано высокими оценками бутстрэп-анализа и апостериорной вероятности (86/90/0.98 на рисунках 34, 35, 36, соответственно), следовательно, может считаться надежным.

В структуре «митохондриальных» реконструкций (рисунки Б.21-Б.23) типы мтДНК *C. bergi* также надежно (84/87/1) группируются с *Z. silenus* и вместе объединяются с Lumpeninae (92/85/1). Судя по степени дивергенции, *C. bergi* наиболее сходен с семейством Zaproridae и подсемейством Lumpeninae, и практически равноудален от них – на 8.9 и 9.2%, соответственно (таблица А.20). Близкое родство *C. bergi* с *L. sagitta*, *L. longirostris* и *Anisarchus macrops* из подсемейства Lumpeninae установлено и в работе корейских коллег (Kwun, Kim, 2013) – на филогенетическом дереве, полученном по данным об изменчивости митохондриальных генов COI и 16S рРНК, эти виды располагаются в общем кластере.

На «ядерных» деревьях (рисунки Б.24-Б.26), как и на предыдущих филогенетических схемах, *C. bergi* группируется с представителем Zaproridae (достоверность 89/83/0.95), их разделяет минимальное для сравнений Cryptacanthodidae с семействами подотряда генетическое расстояние в 1.6%. Однако, взаимосвязи этого кластера с остальными семействами остаются неясными, поскольку его присоединение к группе «зоаркоидных» рыб (Zoarcidae, Anarhichadidae, Neozoacidae, Eulophiidae), а также обособленное расположение кластера подсемейства Lumpeninae статистически не поддерживаются.

Таким образом, анализ молекулярно-генетических и морфологических данных показал существенное сходство криворота Берга *C. bergi* с представителями семейств Stichaeidae (подсемейство Lumpeninae) и Zaproridae. Мнение Макушка (1958) о значительной филогенетической обособленности Cryptacanthodidae от надсемейства Stichaeoidea до уровня отдельного надсемейства не подтвердилось. Показано, что величины дивергенции Cryptacanthodidae от остальных таксонов соответствуют рангу семейства в подотряде Zoarcoidei. Генетические расстояния между видами криворотых рыб имеют высокие значения, что не согласуется с их незначительными морфологическими различиями.

5. Генетическая дифференциация таксонов подотряда Zoarcoidei

У представителей подотряда Zoarcoidei в последовательностях ДНК обнаружены идентифицирующие мутации (таблицы 9, 13, 16, 21, 25, 29). Максимальное количество таких таксон-специфичных изменений зафиксировано у семейства Bathymasteridae: по 2 – в генах COI, цитохрома b, родопсина; 7 и 14 – в генах RNF213 и RAG1, соответственно. Значительное количество идентифицирующих замен (13) характерно для семейства Cebidichthyidae. Семейства Neozoarcidae и Cryptacanthodidae отличают от остальных представителей бельдюговидных рыб 11 мутаций, Zaproridae – 6, Ptilichthyidae – 5, Eulophiidae – 4, Pholidae – 2, Anarhichadidae – 1. У Zoarcidae и Stichaeidae не выявлены специфичные мутации, которые объединяли бы таксоны каждого из семейств и отличали от других представителей подотряда Zoarcoidei.

В последовательностях ДНК таксонов бельдюговидных рыб выявлены специфичные изменения, общие для тех или иных семейств и подсемейств. Объединяющие мутации обнаружены для следующих групп таксонов: Pholidae + Ptilichthyidae + Opistocentrinae (по одной в генах COI и родопсина), Pholidae + Ptilichthyidae (одна в гене 16S рPHK), Pholidae (под *Xererpes*) + Stichaeinae + Chirolophinae + Aletriinae + Xiphisterinae (одна в гене 16S рPHK), Cryptacanthodidae + Zaproridae + Lumpeninae (одна в гене цитохрома b), Zoarcidae + Anarhichadidae (по одной в генах RNF213 и RAG1), Anarhichadidae + Lycodinae + Gymnelinae + Lycozoarcinae (одна в гене 16S рPHK), Eulophiidae + Lycodinae + Gymnelinae + Lycozoarcinae (одна в гене COI), Neozoarcidae + Eulophiidae (одна в гене COI), Neozoarcidae + Lycodinae (одна в гене родопсина), Neozoarcidae + Zoarcidae (одна в гене RAG1), Neozoarcidae + Anarhichadidae + Zoarcidae (одна в гене RAG1).

Сравнительный анализ нуклеотидных последовательностей митохондриальных и ядерных генов показывает, что значения р-дистанций между таксонами подотряда значительно варьируют. По генам мтДНК – от 8.5% между видами *G. ochotensis* (семейство Zoarcidae) и *A. lupus* (Anarhichadidae) до 14.8% между *C. japonicus* (Stichaeidae) и *L. schmidtii* (Zoarcidae) (таблица А.20). По генам яДНК – от 1.1% между *K. multispinosa* (Zoarcidae) и *A. lupus* до 3.8% между *Z. gillii* (Zoarcidae) и *B. leurolepis* (Bathymasteridae) (таблица А.20). По объединенным последовательностям ДНК – от 4.8% между *C. bergi* (Cryptacanthodidae) и *Z. silenus* (Zaproridae) до 8.3% между родом *Lycogrammoides* (Zoarcidae) и *B. leurolepis* (таблица А.19).

Разные генетические системы (митохондриальная и ядерная ДНК) дают неодинаковые оценки родства семейств бельдюговидных рыб. По генам мтДНК самая низкая средняя оценка р-дистанций выявлена между семействами Cryptacanthodidae и Zaproridae (8.9%), самая высокая – между Eulophiidae и Cebidichthyidae (14%). В целом по митохондриальным данным наиболее

дифференцировано семейство Cebidichthyidae (в среднем на 13%): от семейства Cryptacanthodidae и Anarhichadidae на 12.2%, от Stichaeidae – 12.7%, от Neozoarcidae и Zaproridae – 12.8%, от Bathymasteridae – 13%, от Pholidae – 13.3%, от Zoarcidae – 13.4%, от Ptilichthyidae – 13.6%. Наименее дифференцировано от остальных семейство Anarhichadidae (в среднем на 10.9%): Anarhichadidae / Zoarcidae – 9.6%, Anarhichadidae / Neozoarcidae – 10.1%, Anarhichadidae / Zaproridae, Cryptacanthodidae – 10.2%, Anarhichadidae / Stichaeidae – 10.6%, Anarhichadidae / Eulophiidae – 10.8%, Anarhichadidae / Bathymasteridae – 10.9, Anarhichadidae / Ptilichthyidae – 11%, Anarhichadidae / Pholidae – 11.6% (таблица 59).

По генам яДНК ближе других оказались семейства Pholidae и Ptilichthyidae (1.4%), а дальше – Bathymasteridae от Eulophiidae и Zoarcidae (3.3%). Семейство Bathymasteridae сильнее всех отличается от других (средняя величина р-дистанций 2.9%): Bathymasteridae / Cryptacanthodidae – 2.6%, Bathymasteridae / Stichaeidae, Pholidae, Ptilichthyidae, Cebidichthyidae – 2.8%, Bathymasteridae / Zaproridae – 2.9%, Bathymasteridae / Anarhichadidae – 3%, Bathymasteridae / Neozoarcidae – 3.2%. Аналогично митохондриальным данным, семейство Anarhichadidae на минимальном уровне отличается и по генам яДНК (средняя величина р-дистанций 1.9%): от семейства Zaproridae на 1.5%, от Zoarcidae и Pholidae – 1.6%, от Ptilichthyidae и Cryptacanthodidae – 1.7%, от Neozoarcidae и Eulophiidae – 1.8%, от Stichaeidae – 2.1%, от Cebidichthyidae – 2.3%, от Bathymasteridae – 3% (таблица 59).

Анализ объединенных последовательностей ДНК показывает самый низкий уровень дивергенции между семействами Cryptacanthodidae и Zaproridae (в среднем 4.8%), самый высокий – между Cebidichthyidae и Eulophiidae (7.5%), а также Bathymasteridae и Zoarcidae (7.5%). В целом наименьшими генетическими расстояниями в подотряде Zoarcoidei характеризуется семейство Anarhichadidae (в среднем 5.8%); при этом наиболее с ним сходны семейства Zoarcidae и Neozoarcidae (р-дистанции – 5.1 и 5.4%, соответственно), а дальше всего от него – семейства Bathymasteridae и Cebidichthyidae (6.5 и 6.7%, соответственно) (таблица 58).

Семейства Zaproridae и Cryptacanthodidae разобщены с другими бельдюговидными рыбами чуть больше – в среднем на 6.1%. Ближайшими к ним являются семейства Anarhichadidae (5.5%) и Stichaeidae (5.7%). Необходимо отметить, что в сравнениях Zaproridae / Stichaeidae и Cryptacanthodidae / Stichaeidae значительный диапазон оценок р-дистанций (5-6.3 и 4.9-6.5%, соответственно) обусловлен высокой гетерогенностью семейства Stichaeidae и неодинаковыми отличиями подсемейств стихеевых рыб от семейств подотряда; в данном случае к Zaproridae и Cryptacanthodidae ближе всего находится подсемейство Lumpeninae (5.3 и 5.2%). Наиболее отдалены от Zaproridae и Cryptacanthodidae – семейства Eulophiidae (6.6% в обоих случаях) и Cebidichthyidae (6.8 и 6.6%).

Среднее расстояния между Stichaeidae и остальными семействами измеряется в 6.4%, варьируя следующим образом: 5.7% с Zaproridae и Cryptacanthodidae, 5.9% с Anarhichadidae, 6.3% с Ptilichthyidae, 6.5% с Bathymasteridae, 6.6% с Pholidae и Neozoarcidae, 6.8% с Zoarcidae, Eulophiidae и Cebidichthyidae.

Между семейством Ptilichthyidae и другими бельдюговидными рыбами обнаружен такой же средний уровень генетической дифференциации (6.4%), с колебанием от 5.7% с Anarhichadidae и 5.8% с Pholidae до 6.9% с Neozoarcidae и Bathymasteridae, а также 7.1% с Cebidichthyidae. Семейство Neozoarcidae отличают от прочих семейств в среднем 6.5% дивергенции, при этом наиболее с ним родственны Anarhichadidae (5.4%) и Zoarcidae (5.9%), а наименее – Pholidae (6.9%), Ptilichthyidae (6.9%), Cebidichthyidae (7.1%) и Bathymasteridae (7.4%).

На существенном генетическом расстоянии от других бельдюговидных рыб находится семейство Zoarcidae – средняя оценка р-дистанций составляет 6.6%, изменяясь от 5.1% с семейством Anarhichadidae до 7.5% с семейством Bathymasteridae. Ряд остальных сравнений выглядит таким образом: Zoarcidae / Neozoarcidae – 5.9%, Zoarcidae / Ptilichthyidae – 6.4%, Zoarcidae / Eulophiidae, Zaproridae, Cryptacanthodidae – 6.5%, Zoarcidae / Stichaeidae – 6.8%, Zoarcidae / Pholidae – 7.1%, Zoarcidae / Cebidichthyidae – 7.4%.

Высокая степень дифференциации от прочих семейств характерна для Eulophiidae (средняя величина р-дистанций 6.7%) и Pholidae (6.7%). Семейство Eulophiidae расположено ближе всего к семействам Anarhichadidae (5.7%), Neozoarcidae (6.4%), Zoarcidae (6.5%), и значительно обособлено от семейств Pholidae (7.2%), Bathymasteridae (7.2%), Cebidichthyidae (7.5%). Отметим, что Eulophiidae отличается от семейства Stichaeidae на среднем уровне (6.8%), однако с большим диапазоном изменчивости от 6.3 (с видом подсемейства Lumpeninae) до 7.6% (с видами подсемейств Stichaeinae и Opisthocentrinae). Семейство Pholidae наиболее сходно с семейством Ptilichthyidae (5.8%), а также с Zaproridae (6.2%), Cryptacanthodidae (6.3%) и Anarhichadidae (6.4%), наиболее различается с Zoarcidae (7.1%), Bathymasteridae (7.1%) и Eulophiidae (7.2%).

Максимальные в подотряде значения дивергенции обнаружены для Cebidichthyidae и Bathymasteridae – средняя оценка р-дистанций этих семейств от остальных бельдюговидных рыб составляет 6.9% в обоих случаях. Диапазон генетических дистанций семейства Cebidichthyidae существенный – от 6.7% с Anarhichadidae до 7.5% с Eulophiidae. Колебания величин р-дистанций для Bathymasteridae еще больше – от 6% с семейством Cryptacanthodidae до 7.5% с семейством Zoarcidae. Напомним, что семейство Bathymasteridae, по наличию примитивных морфологических особенностей, считается самым древним в подотряде Zoarcoidei (Anderson, 1984, 1994; Imamura, Yabe, 2002), а род *Dictyosoma* (вместе с *Cebidichthys*)

на основании очень значимых морфологических и генетических отличий предложено выделить из подсемейства *Xiphisterinae sensu* Макушок, 1958 в самостоятельное подсемейство *Cebidichthyinae* (Черешнев и др., 2012) и повысить до ранга семейства *Cebidichthyidae* (Черешнев и др., 2013).

6. Система подотряда *Zoarcoidei*

Родственные отношения между семействами бельдюговидных рыб исследованы недостаточно и однозначная система подотряда *Zoarcoidei* до сих пор не разработана. В соответствии с существующими взглядами на систематику отряда *Perciformes*, Макушок (1958) рассматривал подотряд *Blennioidei* в составе 4 надсемейств – *Blennioidea*, *Stichaeoidea*, *Cryptacanthoidea* и *Zoarcoidea*. Он считал маловероятным общее происхождение этих надсемейств и исключал объединение *Stichaeoidea* с *Cryptacanthoidea* или *Zoarcoidea*. В ревизии надсемейства *Stichaeoidea* им обстоятельно обсуждаются лишь филогенетические связи между семействами *Stichaeidae*, *Pholidae*, *Anarhichadidae* и *Ptilichthyidae* (Макушок, 1958, 1961 а). В надсемейство *Stichaeoidea sensu* Makushok (1958) вошли 4 семейства, 37 родов и 73 вида: семейство *Stichaeidae* (8 подсемейств, 30 родов, 54 вида), *Pholidae* (2, 4, 13), *Anarhichadidae* (2 рода, 5 видов) и *Ptilichthyidae* (1 род, 1 вид).

Предложенные Макушком (1958) надсемейственный ранг и система подотряда *Blennioidei* не были поддержаны в последующих классификациях этой группы рыб (Линдберг, 1971; Расс, Линдберг, 1971; Greenwood et al., 1966; McAllister, 1968; *The Fishes...*, 1984). Следует упомянуть исследование Спрингера (Springer, 1993), обосновавшего разделение подотряда *Blennioidei* на собственно *Blennioidei* – тропические бленнииды, и *Stichaeoidei* – северные бленнииды. Автор делает несколько важных выводов: о возможных сестринских отношениях подотрядов *Stichaeoidei* и *Zoarcoidei*; об одинаковом уровне «морфологических разрывов» между подотрядами *Blennioidei*, *Zoarcoidei* и *Stichaeoidei*, их равном таксономическом ранге и полифилии. Позднее Нельсон (Nelson, 1994, 2006) также признает неопределенность монофилии подотряда *Zoarcoidei* и большинства его семейств (в первую очередь *Stichaeidae*).

В новейшей версии электронного Каталога рыб (Eschmeyer, 2014) подотряд *Zoarcoidei* включает 9 семейств – *Bathymasteridae*, *Zoarcidae*, *Stichaeidae*, *Pholidae*, *Anarhichadidae*, *Ptilichthyidae*, *Zaproridae*, *Scytalinidae* и *Cryptacanthidae*. Эти же семейства приведены в фундаментальных систематических сводках «Рыбы мира» (Nelson, 1984, 1994, 2006) и ревизиях на основе сравнительно-морфологического и кладистического подходов (Anderson, 1984, 1994, 2003), без выделения надсемейственных групп, но с составом подсемейств для *Zoarcidae* и *Stichaeidae*.

В работах Андерсона (Anderson, 1984, 1994, 2003) обсуждаются филогенетические связи семейства Zoarcidae и представлена обобщенная схема взаимоотношений семейств подотряда Zoarcoidei. По мнению этого автора, Bathymasteridae – самое древнее семейство среди ныне живущих бельдюговидных рыб. Примитивные стихеевые рыбы, в частности, подсемейство Stichaeinae, имеют много сходных с Bathymasteridae морфологических особенностей. Семейства Pholidae и Scytalinidae объединяют такие признаки, как удлинённая форма тела и отсутствие грудных ребер, а семейства Stichaeidae, Pholidae и Scytalinidae – характерный вытянутый череп, не присущий другим семействам (кроме некоторых высоко специализированных представителей Zoarcidae). Особые, примитивные и рано дивергировавшие линии подотряда составляют сестринские семейства Zaproridae и Anarhichadidae, обладающие похожей формой тела, строением плавников и осевого скелета. Примерно такое же положение семейства Zaproridae в системе надсемейства Stichaeoidea намного раньше определили Макаллистер и Крейза (McAllister, Krejsa, 1961), поместив его между семействами Stichaeidae и Anarhichadidae, но ближе к первому. Семейство Ptilichthyidae также представляет обособленную, быстро изменившуюся филогенетическую линию Zoarcoidei, морфологическая специализация которой достигла такого крайнего уровня, что ее родственные связи сложно выявить традиционными методами сравнительного морфологического анализа.

При изучении родственных отношений в подотряде Zoarcoidei установлено, что филогенетические схемы, полученные молекулярно-генетическими методами, в той или иной степени отличаются от схем, основанных на сравнительно-морфологическом анализе таксонов бельдюговидных рыб (Радченко и др., 2009-2013; Черешнев и др., 2011-2013). Топология консенсусных деревьев, полученных по данным об изменчивости митохондриальных (рисунки Б.21-Б.23), ядерных (рисунок Б.24-Б.26) и комбинированных (рисунок 34-36) нуклеотидных последовательностей, однозначно и с высокой достоверностью (бутстрэп-оценки $\geq 70\%$, оценки апостериорной вероятности ≥ 0.95) определяет порядок дивергенции линий семейств Bathymasteridae, Cebidichthyidae и обособление макрокластера, включающего семейства Zoarcidae, Anarhichadidae, Neozoarcidae и Eulophiidae.

У основания деревьев традиционно находятся представители семейства Bathymasteridae, наиболее примитивного в подотряде бельдюговидных рыб (Anderson, 1994). Следом отделяется значительно морфологически и генетически дифференцированный *D. burgeri* (Cebidichthyidae). ДНК-типы семейства Zoarcidae формируют монофилетическую группу, структура которой одинакова на всех деревьях (за исключением МР- и ВА-деревьев по генам яДНК) и складывается следующим образом: к подсемейству Lycodinae сначала присоединяется подсемейство Zoarcinae, а затем – Gymnelinae. Положение подсемейства Lycopzoarcinae стабильно на «митохондриальных» (рисунки Б.21-Б.23: 96/94/0.98) и «комбинированных»

(рисунки 34-36: 97/90/0.96) деревьях, а также на ML-дереве по генам яДНК (рисунок Б.25: 76%), где линия *L. regani* объединяется с микрокластером подсемейства Lycodinae. На остальных «ядерных» деревьях *L. regani* занимает внешнюю позицию либо к подсемейству Gymnelinae (рисунок Б.24), либо ко всему семейству Zoarcidae (рисунок Б.26), и эта ассоциация статистически не поддерживается (32% и 0.92, соответственно). К кластеру семейства Zoarcidae тяготеют типы ДНК семейств Neozoarcidae, Anarhichadidae и Eulophiidae, образуя макрокластер близкородственных «зоаркоидных» рыб. Линия Eulophiidae (*A. corallinus*, *L. pumilus*) всегда имеет постоянное место, с высокими оценками достоверности размещаясь у основания макрокластера. Расположение линий Neozoarcidae и Anarhichadidae на МР и ML деревьях по мтДНК и яДНК, а также на МР-, ML- и ВА-деревьях по объединенным последовательностям идентичное, хорошо поддержано статистически и отражает более тесную связь семейств Anarhichadidae и Zoarcidae, к которым затем присоединяется семейство Neozoarcidae. В структуре ВА-деревьев по мтДНК и яДНК взаимосвязи этих семейств иные: на «митохондриальном» дереве они находятся в политомии и установить их отношения невозможно; на «ядерном» дереве к кластеру бельдюговых рыб ближе линия Neozoarcidae, но с низкой достоверностью (0.72).

Расположение типов ДНК остальных изученных семейств подотряда (Stichaeidae, Pholidae, Cryptacanthodidae, Zaproridae, Ptilichthyidae) на разных филогенетических схемах не совпадает. Представители этих семейств на МР- и ML-деревьях по мтДНК (рисунки Б.21-Б.22) формируют два отдельных кластера: первый находится ближе к основанию деревьев и состоит из представителей семейства Stichaeidae (подсемейства Stichaeinae, Chirolophinae, Xiphisterinae, Aletriinae); второй включает семейства Pholidae, Cryptacanthodidae, Zaproridae, Ptilichthyidae вместе с подсемействами стихеевых рыб Lumpeninae и Opisthocentrinae. На ВА-дереве (рисунок Б.23) линии семейств Stichaeidae, Pholidae, Cryptacanthodidae, Zaproridae, Ptilichthyidae образуют общий макрокластер, состоящий из двух кластеров в таком же составе, как и на МР- и ML-деревьях. Стабильным является большинство ассоциаций в пределах этих кластеров, но дифференциация самих кластеров характеризуется недостоверными бутстрэп-оценками и оценками апостериорной вероятности (65/57/0.89). Количество надежно поддержанных узлов ветвления для деревьев, реконструированных по данным о генах мтДНК, составляет 85% (таблица 61).

На «ядерных» деревьях (рисунки Б.24-Б.26) ДНК-линии Cryptacanthodidae, Zaproridae и Lumpeninae не образуют единую группу, а разделяются на линии семейств Cryptacanthodidae + Zaproridae и подсемейства Lumpeninae, которые последовательно присоединяются к макрокластеру «зоаркоидных» рыб; статистическая достоверность этих узлов ветвления низкая. Обособленную позицию занимает устойчивый (86/81/0.98) кластер Pholidae + Ptilichthyidae +

Opisthocentrinae. Большая часть остальных представителей семейства Stichaeidae – подсемейства Alectriinae, Stichaeinae (только *S. punctatus* и *S. ochriamkini*), Chirolophinae и Xiphisterinae группируется вместе, но надежность этой кластеризации низкая (53/59/0.86) и не позволяет выявить их взаимоотношения. В целом, количество достоверных ассоциаций для деревьев, реконструированных по данным о генах яДНК, составляет от 71 до 81% (таблица 61).

Таблица 61. Количество узлов ветвления, общее и достоверное, для МР-, ML- и ВА-деревьев, полученных по данным о генах мтДНК, яДНК и объединенным ДНК таксонов подотряда Zoarcoidei

	МР, количество узлов		ML, количество узлов		ВА, количество узлов	
	общее	достоверное	общее	достоверное	общее	достоверное
мтДНК	68	58 (85%)	68	58 (85%)	61	52 (85%)
яДНК	63	51 (80%)	57	44 (77%)	57	46 (81%)
Объединенные ДНК	61	53 (87%)	61	56 (92%)	61	59 (97%)

Наибольшее количество достоверных бутстрэп-оценок и значений апостериорной вероятности получено для узлов ветвления деревьев, реконструированных по объединенным ДНК-последовательностям – 87-97% (таблица 61). Надежной является дивергенция от общего ствола деревьев (рисунки 34-36) линий семейств Bathymasteridae и Cebidichthyidae. Семейства Stichaeidae, Pholidae, Cryptacanthodidae, Zaproridae, Ptilichthyidae единого макрокластера не образуют, а формируют три отдельных кластера, равноудаленные друг от друга. Сначала уверенно (95/91/1 для МР-, ML- и ВА-деревьев, соответственно) обособляется кластер, состоящий из большинства подсемейств семейства Stichaeidae. С высокими оценками достоверности (93/94/1) он дифференцируется на группу видов подсемейства Stichaeinae и группу (*S. punctatus* + *S. ochriamkini*) + Chirolophinae + Alectriinae + Xiphisterinae (на МР-дереве линия подсемейства Xiphisterinae находится в первой группе). В пределах этих групп многие узлы ветвления поддержаны слабо и точно установить взаимосвязи таксонов не удастся. Исключение составляет основная ассоциация в микрокластере подсемейства Stichaeinae на ML- и ВА-деревьях (поддержка 79% и 0.96), ассоциации *S. punctatus* + *S. ochriamkini* + Chirolophinae (0.98) и *S. punctatus* + *S. ochriamkini* + Chirolophinae + Alectriinae (0.95) на ВА-дереве.

Следом, с вероятностью 90/91/0.97 отделяется кластер, в котором виды подсемейства стихеевых рыб Opisthocentrinae объединяются с группой генетически близких семейств Pholidae и Ptilichthyidae; все ассоциации в этом кластере высоко надежны, кроме *A. variegata* + *P. dybowskii* в структуре МР-деревя (бутстрэп-поддержка 63%). Затем, с оценками статистической

достоверности 89/92/0.97 дивергирует кластер, включающий еще одно подсемейство стихеевых рыб Lumpeninae и группу родственных семейств Cryptacanthodidae и Zaproridae; узлы ветвления данного кластера также достоверны. Последним выделяется макрокластер семейств Eulophiidae + Neozoarcidae + Anarhichadidae + Zoarcidae; его внутренние связи имеют высокие значения бутстрэп-оценок и апостериорной вероятности.

Результаты анализа альтернативных топологий филогенетических деревьев для трех наборов данных (мтДНК, яДНК, объединенная ДНК) с использованием тестов ELW, BP, KH, SH, WSH, AU свидетельствуют, что статистически значимы только отличия топологий деревьев по объединенным ДНК-последовательностям и яДНК ($P < 0.05$; таблица 31) и, следовательно, альтернативная топология дерева по яДНК отклоняется. Подтверждается конгруэнтность топологий деревьев, полученных по данным об объединенной ДНК и мтДНК, а также по мтДНК и яДНК, отличия которых статистически не значимы ($P > 0.05$). Статистическая поддержка на самом высоком уровне значимости (97% достоверных узлов ветвления) характерна для топологии ВА-дерева, полученного по данным об объединенных последовательностях ДНК (рисунок 36), и оно может быть принято в качестве довольно надежной системы подотряда Zoarcoidei. Бóльшая разрешающая способность «комбинированного» дерева по сравнению с «митохондриальными» и «ядерными» объясняется высоким объемом филогенетической информации, заложенной в объединенной из шести генов последовательности ДНК длиной 4730 пн, а также использованием в анализе маркеров, имеющих разный уровень полиморфизма и относящихся к независимым генетическим системам – митохондриальному и ядерному геномам.

Обобщенно схему родственных связей бельдюговидных рыб можно описать следующим образом. Наиболее близки к общему гипотетическому предку семейства Bathymasteridae и Cebidichthyidae – самые древние в подотряде. Таксоны семейства Zoarcidae образуют монофилетическую группу, которая занимает внешнюю, продвинутую позицию; первым в кластере отделяется подсемейство Gymnelinae, следом – подсемейство Zoarcinae, и в последнюю очередь – Lycosoarcinae и Lycodinae. Сестринские связи с этой группой характерны для семейств Anarhichadidae, Neozoarcidae и Eulophiidae. Все вместе они формируют отдельный макрокластер. Семейство Stichaeidae представляет полифилетическую группу, его подсемейства объединяются с другими семействами подотряда. Рядом с основанием дерева расположен монофилетический кластер подсемейств стихеевых рыб Chirolophinae, Aletriinae, Xiphisterinae и Stichaeinae; последнее подсемейство также является полифилетической группой. Обособленное положение в центре дерева занимают близкородственные семейства Pholidae и Ptilichthyidae вместе с подсемейством стихеевых рыб Opisthocentrinae, а также Zaproridae и Cryptacanthodidae вместе с подсемейством стихеевых рыб Lumpeninae. Далеко

дивергировавший от ближайших родственников род *Xererpes*, который попадает в кластер с подсемействами стихеевых рыб Stichaeinae, Chirolophinae, Alectriinae и Xiphisterinae, видимо, следует исключить из семейства Pholidae.

7. Оценка конгруэнтности молекулярно-генетической системы подотряда Zoarcoidei морфологическим системам

В исследовании корейских авторов, посвященном установлению положения родов *Eulophias* и *Zoarchias* на основе анализа митохондриальных (гены COI, 16S рРНК) и ядерных (RAG2, RNF213) маркеров, представлена схема взаимоотношений в подотряде Zoarcoidei (Kwun, Kim, 2013). Базальная позиция здесь принадлежит значительно дифференцированным семействам Neozoarcidae и Eulophiidae, а Cebidichthyidae и Bathymasteridae, наиболее древние по нашим данным, попадают в кладу с остальными семействами; кроме того, последнее семейство кластеризуется с семейством Zaproridae. Сходство с нашей системой состоит в обособлении клады семейства Zoarcidae, имеющей такой же порядок ветвления, вместе с семейством Anarhichadidae; в полифилии семейства Stichaeidae; в образовании близкородственных групп: Ptilichthyidae + Pholidae + Opisthocentrinae, Cryptacanthodidae + Lumpeninae, Stichaeinae + Chirolophinae.

Еще одна схема родства бельдюговидных рыб получена в ходе реконструкции филогении костных рыб (Betancur-R. et al., 2013) по мультилокусным данным. К нашей схеме она близка в нескольких ключевых моментах: размещение семейства Bathymasteridae в базальной, а семейства Zoarcidae – в терминальной позиции клады подотряда, полифилия семейства Stichaeidae, сестринские отношения Zaproridae и Cryptacanthodidae. Основные отличия – в объединении семейств Pholidae и Anarhichadidae в общую группу, а также в ассоциации семейства Zoarcidae с группой Zaproridae + Cryptacanthodidae + Stichaeidae.

Наиболее похожая на нашу филогению (рисунок 36) схема взаимоотношений между некоторыми семействами бельдюговидных рыб получена Турановым (2013) по данным о митохондриальных генах COI и цитохрома b. Главное несоответствие заключается в том, что на этой схеме семейства Stichaeidae (со всеми подсемействами) и Pholidae формируют общую группу, в которой последовательно дифференцируются Pholidae + Opisthocentrinae, Lumpeninae и Chirolophinae + Alectriinae + Stichaeinae. Однако, подобная общая группа представлена и на нашем «митохондриальном» ВА-дереве (рисунок Б.23) – семейства Stichaeidae и Pholidae вместе с Cryptacanthodidae, Zaproridae, Ptilichthyidae также объединены в макрокластер. Такую группу можно рассматривать как надсемейство Stichaeoidea sensu Makushok (1958), поскольку

она включает основные семейства и подсемейства этого надсемейства. Но к ним добавляется семейство *Zaproridae*, неизученное Макушом (1958), и семейство *Cryptacanthodidae*, выделенное в особое надсемейство, равноценное надсемействам *Stichaeoidea*, *Zoarcoidea* и *Blennioidea* (Макушок, 1958); семейство *Anarhichadidae*, которое Макушок (1958) числил в составе надсемейства *Stichaeoidea*, не вошло в этот макрокластер, поскольку оказалось генетически близким к семействам «зоаркоидных» рыб.

Между тем, в качестве достоверной системы подотряда *Zoarcoidei* нами принято филогенетическое ВА-дерево, полученное по данным об объединенных последовательностях ДНК (рисунок 36), где семейства *Stichaeidae*, *Pholidae*, *Cryptacanthodidae*, *Zaproridae*, *Ptilichthyidae* единой группы не образуют, а распределяются в три отдельных кластера, равноудаленные друг от друга. Может быть предложено такое решение, как пересмотр существующей системы надсемейства *Stichaeoidea* в трактовке Макушка (1958). Из расположения таксонов следует, что представители надсемейства не образуют устойчивых группировок, относящихся к строго определенным подсемействам и семействам *Stichaeoidea*. Кластеры содержат представителей разных, морфологически удаленных подсемейств и семейств. В то же время, семейство *Anarhichadidae*, включенное Макушом (1958) в надсемейство *Stichaeoidea*, присутствует в макрокластере семейств *Zoarcidae*, *Neozoarcidae* и *Eulophiidae*, а семейство *Zaproridae* – в кластере подсемейства стихеевых рыб *Lumpeninae* и семейства *Cryptacanthodidae*. Скорее всего, следует отказаться от надсемейства *Stichaeoidea* и рассматривать входящие в него семейства как самостоятельные таксоны подотряда *Zoarcoidei* (Anderson, 1994, 2003; Nelson, 2006).

Система бельдюговидных рыб, полученная по молекулярно-генетическим данным, совпадает с филогенетическими реконструкциями, основанными на сравнительно-морфологическом изучении семейств подотряда (Макушок, 1958; Anderson, 1994, 2003), в следующем: во-первых, в положении примитивного семейства *Bathymasteridae* у основания дерева (Anderson, 1994); во-вторых, в эволюционной древности и близости рода *Dictyosoma* (семейства *Cebidichthyidae*) к общему гипотетическому предку (Макушок, 1958, 1961 а); в-третьих, в приблизительно одинаковом генетическом расстоянии от предкового ствола подотряда *Zoarcoidei* до всех семейств, кроме *Bathymasteridae* и *Cebidichthyidae* (Anderson, 1994).

Отличия молекулярно-генетической и морфологических филогений существенны. Например, в семействе *Zoarcidae* подсемейство *Lyczoarctinae* генетически ближе к подсемейству *Lycodinae*, а *Zoarcinae* – к группе *Lyczoarctinae* + *Lycodinae* (рисунок 36). В схеме Андерсона (Anderson, 1994; рисунок 7), напротив, *Lyczoarctinae* – примитивная группа по отношению к остальным подсемействам, а *Zoarcinae* образует одну кладу с *Gymnelinae*.

Размещение семейства Neozoarcidae в одном кластере с семейством Zoarcidae (рисунок 34) опровергает мнение о принадлежности этого таксона к семейству Stichaeidae (Anderson, 1994; Anderson, Fedorov, 2004; Fedorov, 2004; Meclenburg, Sheiko, 2004; Nelson, 2006), но подтверждает правильность точки зрения о положении родов *Neozoarces* и *Zoarchias* в семействе Zoarcidae (Макушок, 1958, 1961 а). Макушок (1961 а) верно полагал, что колючие шипы в передней части спинного и начале анального плавников у *Neozoarces*, *Zoarchias* и стихеевых рыб являются конвергентным сходством, не отражающим истинных родственных связей, и что подсемейство Neozoarcinae ближе всего к родам *Zoarces* и *Krusensterniella*, у которых также есть колючие лучи, но в задней (*Zoarces*) и средней (*Krusensterniella*) частях спинного плавника. Включение семейства Anarhichadidae в один кластер с Zoarcidae и Neozoarcidae (рисунок 36) свидетельствует о генетическом родстве этих групп и не соответствует системе надсемейства Stichaeoidea (Макушок, 1958). Однако, хотя виды рода *Anarhichas* имеют обособленный хвостовой плавник, что морфологически отличает их от представителей Zoarcidae, другой род семейства Anarhichadidae – *Anarhichthys*, обладает слившимися спинным, анальным и хвостовым плавниками, как у бельдюговых рыб. Своеобразное строение черепа, зубного аппарата и головной мускулатуры Anarhichadidae следует рассматривать как глубокую морфологическую специализацию, возникшую в результате перехода к питанию моллюсками и панцирными беспозвоночными (Барсуков, 1959). Состав семейства Eulophiidae (роды *Azygopterus*, *Leptostichaeus*, *Eulophias*) и его сестринские отношения с группой семейств Zoarcidae, Anarhichadidae и Neozoarcidae (рисунок 34) противоречат принятой морфологической системе надсемейства Stichaeoidea (Макушок, 1958), согласно которой роды *Azygopterus*, *Leptostichaeus* и *Eulophias* принадлежат к хорошо обособленным подсемействам стихеевых рыб Azygopterinae, Lumpeninae и Eulophiinae.

Положение подсемейств семейства Stichaeidae и остальных семейств надсемейства Stichaeoidea на филогенетическом дереве (рисунок 36) отличается от предлагаемой Макушком (1958) схемы (рисунок 6). В первую очередь это относится к разделению семейства Stichaeidae на три генетически дифференцированные линии подсемейств: Lumpeninae, Opisthocentrinae и Stichaeinae – Chirolophinae – Aletriinae – Xiphisterinae. Напротив, в системе по морфологическим признакам семейство стихеевых рыб представлено компактной, монофилетической группой, в которой подсемейства Lumpeninae и Opisthocentrinae, а также Stichaeinae и Chirolophinae определены как сестринские таксоны; подсемейства Aletriinae, Xiphisterinae, Azygopterinae и Eulophiinae – высоко специализированы (Макушок, 1958). Кроме того, генетическая неоднородность подсемейства Stichaeinae с очевидным разделением на группы *S. punctatus* – *S. ochriamkini* и *S. nozawae* – *S. grigorjewi* – *S. nevelskoi* – *E. praecisus* – *E. hexagrammus* – *S. nana* не согласуется с монофилией этого подсемейства по морфологическим

признакам (Макушок, 1958). Вероятно, несоответствия между генетической и морфологической схемами родственных связей стихеевых рыб свидетельствуют о том, что в современном составе это семейство не является естественным, и отдельным, наиболее удаленным группам (в подсемействе *Stichaeinae*) и подсемействам (*Lumpeninae* и *Opisthocentrinae*) следует повысить таксономический статус.

Позиция семейства *Zaproridae* (рисунок 36) подтверждает точку зрения о родственных связях с семейством *Stichaeidae* (в нашем случае – с подсемейством *Lumpeninae*) (McAllister, Krejsa, 1961), но одновременно показывает его существенную удаленность от семейства *Anarhichadidae*, что противоречит мнению о близком родстве этих семейств (Anderson, 2003; McAllister, Krejsa, 1961). Генетическое сходство семейств *Zaproridae* и *Cryptacanthodidae* не соответствует выводу Макушка (1958, 1961 б) о значительной филогенетической обособленности *Cryptacanthodidae* до уровня отдельного надсемейства. С другой стороны, ряд морфологических признаков семейства *Cryptacanthodidae* свидетельствует о его сходстве с представителями семейства *Stichaeidae* (Макушок, 1958; Hilton, Kley, 2005; Hilton, 2009), что в некоторой степени согласуется с молекулярно-генетической филогенией, объединяющей *Cryptacanthodidae* в одну группу с подсемейством стихеевых рыб *Lumpeninae*.

В системе надсемейства *Stichaeoidea* (Макушок, 1958) утверждается обособленность *Pholidae* и *Ptilichthyidae* друг от друга и от *Stichaeidae*, основанная на существенных морфологических особенностях каждого из этих семейств. Такая обособленность не подтверждается нашими результатами (рисунок 36) – *Pholidae* и *Ptilichthyidae* образуют общий кластер, а подсемейство стихеевых рыб *Opisthocentrinae* выступает по отношению к нему сестринской группой. Необычная интеграция семейств *Pholidae*, *Ptilichthyidae* и подсемейства *Opisthocentrinae* по молекулярно-генетическим данным получена и другими авторами (Туранов, 2013; Kwun, Kim, 2013), но, к сожалению, пока никак не изучается с точки зрения сравнительной морфологии.

Таким образом, из результатов проведенного молекулярно-генетического анализа следуют важные выводы о родственных отношениях семейств и системе подотряда *Zoarcoidei*. Семейства *Bathymasteridae* и *Cebidichthyidae* находятся ближе всех к общему гипотетическому предку бельдюговидных рыб. Таксоны семейства *Zoarcidae* образуют монофилетическую группу, самую молодую в эволюционном плане; подсемейство *Gymnelinae* здесь занимает более примитивную, а сестринские подсемейства *Lycodinae* и *Lycozoarcinae* – более продвинутую позицию. Семейства *Zoarcidae*, *Anarhichadidae*, *Neozoarcidae* и *Eulophiidae* объединяются в родственную группу. Семейство *Stichaeidae* – высоко гетерогенно и имеет полифилетическое происхождение, сестринскими таксонами в нем являются подсемейства *Chirolophinae*, *Alectriinae*, *Xiphistestinae* и *Stichaeinae*. Последнее подсемейство также полифилетично и из него,

вероятно, может быть выделено самостоятельное подсемейство в составе *Stichaeus punctatus* и *S. ochriamkini*. Opisthocentrinae и Lumpeninae значительно дифференцированы от остальных подсемейств стихеевых рыб; Opisthocentrinae характеризуется тесными связями с семействами Pholidae и Ptilichthyidae, а Lumpeninae – с Zaproridae и Cryptacanthodidae; возможно, ранг подсемейств Opisthocentrinae и Lumpeninae должен быть повышен.

Установлено, что филогения, полученная молекулярно-генетическими методами, в значительной степени отличается от схем, основанных на сравнительно-морфологическом анализе таксонов бельдюговидных рыб. Так, наша система подотряда не подтверждает основные позиции систем семейств Zoarcidae (Anderson, 1994) и Stichaeidae (Макушок, 1958). Не подтверждается и система надсемейства Stichaeoidea в составе Stichaeidae, Pholidae, Ptilichthyidae, Anarhichadidae, предложенная Макушком (1958); скорее всего, нужно отказаться от надсемейства Stichaeoidea и рассматривать входящие в него семейства как самостоятельные таксоны подотряда Zoarcoidei. Тем не менее, определенное совпадение молекулярно-генетической и морфологической реконструкций системы бельдюговидных рыб существует. Она заключается в положении примитивного семейства Bathymasteridae у основания дерева (Anderson, 1994); в эволюционной древности и близости семейства Cebidichthyidae к общему гипотетическому предку (Макушок, 1958, 1961 а); в приблизительно одинаковых генетических расстояниях от предкового ствола подотряда до всех семейств, кроме Bathymasteridae и Cebidichthyidae (Anderson, 1994).

Глава IX. Временные рамки дивергенции ДНК таксонов подотряда Zoarcoidei

В этой главе предпринята попытка оценить время дивергенции таксонов подотряда Zoarcoidei на основе молекулярно-генетических данных. Анализ объединенных нуклеотидных последовательностей генов мтДНК и яДНК 61 представителя бельдюговидных рыб проведен с помощью пакета программ BEAST 1.7 (Drummond et al., 2012); внешняя группа – *Eleginops maclovinus* (подотряд Notothenioidei, семейство Eleginopsidae). Для привязки построенного ультраметрического дерева к абсолютной шкале времени использовано три калибровочных интервала: первый – ископаемые остатки нототениоидной рыбы *Proeleginops grandeastmanorum* (Eleginopsidae) из позднеэоценовых отложений острова Симор (Антарктика), датируемые 38 млн. лет (Балушкин, 1994); второй – ископаемые остатки рыб семейств Stichaeidae и Pholidae, обнаруженные в миоценовых отложениях агневской свиты на западном побережье Сахалина 11.6-12.25 млн. лет назад (Назаркин, 2000); третий – ископаемые остатки ныне живущего тихоокеанского ликода *Lycodes pacificus* из семейства Zoarcidae, найденные в плио-плейстоценовых отложениях южной Калифорнии 1.9-3.2 млн. лет назад (Fitch, 1967). Обсуждается конгруэнтность оценок времени эволюции подотряда Zoarcoidei, полученных с использованием палеонтологической калибровки и концепции «молекулярных часов», а также их соответствие истории геологического развития морей Пацифики, Арктики, Атлантики и данным биогеографии рыб этих акваторий. Обсуждаются возможные пути расселения бельдюговидных рыб из тихоокеанского центра эволюции.

Для определения времени дивергенции ДНК используется концепция «молекулярных часов» (Zuckerkandl, Pauling, 1965), основанная на предположениях о нейтральности эволюции и равномерности накопления мутаций. В качестве скорости эволюции мтДНК разных групп рыб принята скорость накопления мутаций 1-2% за 1 млн. лет (Avice, 1994; Stepien, 1997; Brunner et al., 2001; Near, Benard, 2004). Хотя упомянутый подход не лишен недостатков теоретического и методологического характера (Павлинов, 2007), он широко применяется в работах подобного рода (Осинов, Лебедев, 2004; Семина, 2008; Stepien et al., 1997; Møller, Gravlund, 2003; Sasaki et al., 2007). Необходимым условием для получения максимально правдоподобных результатов является калибровка «молекулярных часов» с использованием палеонтологических данных, т.е. времени появления в палеонтологической летописи первых представителей монофилетических групп, установленных молекулярно-генетическими исследованиями. Важны также сведения об истории геологического развития района обитания изучаемой группы и биогеографические данные, касающиеся ее таксономического состава, структуры таксонов, особенностей их распространения.

Северо-западная часть Пацифики характеризуется максимальным видовым богатством и высоким уровнем эндемизма бельдюговидных рыб; этот район Мирового океана определен как крупнейший центр происхождения подотряда Zoarcoidei (Шмидт, 1950; Anderson, 1994; Briggs,

1974). Более того, по мнению Шмидта (1950), данный центр располагался в северной части Охотского моря, о чем свидетельствует большое количество эндемичных таксонов, значительное разнообразие представителей подотряда и его доминирование в ихтиофауне данного района.

Андерсон (Anderson, 1994) выделил в Мировом океане шесть регионов эндемизма бельдюговидных рыб – Тихоокеанский северо-западный, Тихоокеанский северо-восточный, Атлантический северо-западный, Арктический, Магеллановый и Антарктический. Наиболее значительный по численности и разнообразию фауны Zoarcoidei Тихоокеанский северо-западный регион включает окраинные моря северо-восточной Азии – западную часть Берингова моря, Охотское, Японское моря и прилежащие акватории Тихого океана. Фауна семейства Zoarcidae здесь чрезвычайно богатая, она содержит все 4 подсемейства, 26 из более 90 родов и 125 из более 300 видов мировой фауны Zoarcidae; количество эндемиков составляет 1 подсемейство (25% от состава подсемейств), 18 родов (36%) и 109 видов (45.4%). Весьма представительна в Тихоокеанском северо-западном регионе фауна семейства Stichaeidae, насчитывающая 8 подсемейств, 30 из 37 родов и 59 из 76 видов мировой фауны Stichaeidae. Доля эндемичных таксонов еще более значительная, чем в семействе Zoarcidae – 1 подсемейство (14.3%), 16 родов (43.2%) и 45 видов (59.2%). Из сравнительно небольшого семейства Pholidae в дальневосточных морях обнаружено 33-50% эндемичных родов и 50% видов-эндемиков. Эндемичные приазиатские таксоны видового и родового рангов остальных семейств подотряда Zoarcoidei также присутствуют в морях северо-восточной Азии (Федоров, Парин, 1998; Шейко, Федоров, 2000; Федоров и др., 2003; Соколовский и др., 2007; Anderson, 1994; Fishes of Japan..., 2002; Mecklenburg, 2003; Anderson, Fedorov, 2004; Mecklenburg, Sheiko, 2004).

Следует добавить, что один из трех крупных палеогеновых эволюционных центров холодноводных фаун шельфовых моллюсков располагался в северо-западной части Тихого океана в районах, соответствующих современной северной Японии и Сахалину (Кафанов, 1978, 1982) – примерно там же, где находится центр эндемизма и эволюции бельдюгоподобных рыб. Именно здесь, в среднемиоценовых отложениях агневской свиты на северо-западном побережье Сахалина обнаружены ископаемые остатки рыб из семейств Stichaeidae и Pholidae, представленные видами из современных (*Stichaeus*, *Stichaeopsis*, *Askoldia*) и вымерших родов (*Protostichaeus*, *Nivchia*, *Agnevichthys*, *Paleopholis*). Большинство агневских форм может рассматриваться в качестве предковых для ряда современных видов, родов, подсемейств (Opisthocentrinae) и даже семейств (Pholidae) (Назаркин, 2000). Возраст отложений агневской свиты оценивается в 11.6-12.25 млн. лет. Они формировались в теплую эпоху второго климатического оптимума миоцена в условиях высокого стояния моря – самой мощной

трансгрессии на Японских островах и Сахалине. Температурный оптимум был кратковременным, продлился всего несколько миллионов лет и сменился прогрессирующим похолоданием на фоне регрессии моря и увеличения площади суши (Кафанов, 1982; Плетнев, 2004). Кроме миоценовых рыб агневской свиты, из достоверных ископаемых остатков бельдюговидных рыб известны только позднеплейстоценовые находки *Cryptacanthodes maculatus* и *Lycodes sp.* из раскопок на территории Канады (Milner, Ryan, 2006) и *Lycodes pacificus*, отолиты которого найдены в Южной Калифорнии и относятся к периоду верхнего плиоцена (1.9–3.2 млн. лет) (Fitch, 1967).

В целом геологическое развитие шельфов дальневосточных морей в кайнозое было сложным и динамичным. В течение всего палеогена на акваториях Японского, большей части Охотского и Берингова морей была суша, но в южной части Охотского моря уже существовала глубоководная Курильская впадина, имеющая докайнозойский возраст. На протяжении всей кайнозойской эры она никогда не осушалась, в раннем миоцене была заметно больше и, по-видимому, захватывала южную часть Камчатки. Эта впадина имела постоянную связь с Тихим океаном через глубоководные Курильские проливы (Буссоль, Крузенштерна, Фриза). Усиление тектонической деятельности в позднем олигоцене – раннем миоцене привело к раскрытию впадины Японского моря и проникновению морских вод в первоначально возникший пресный водоем. Кроме того, произошло опускание западной окраины Берингии и возникновение глубоководной Командорской котловины. В неоген–четвертичное время в ходе постепенного повышения уровня Мирового океана, прерывавшегося крупными гляцио-эвстатическими колебаниями, были затоплены реликтовые территории суши на месте современных шельфов дальневосточных морей; в позднем миоцене, около 5.5 млн. лет назад произошло первое открытие Берингова пролива (Бискэ, 1975; Кафанов, 1982; Безверхний и др., 2002; Плетнев, 2004). Скорее всего, существенные палеогеографические и климатические изменения, начавшиеся в конце палеогена в северо-западной части Тихого океана, и привели к перестройке биоты дальневосточных морей и усилению процессов видообразования во многих группах водных организмов (Черешнев, Поезжалова-Чегодаева, 2011).

Значения дивергенции нуклеотидных последовательностей митохондриальных и ядерных генов вместе с калибровочными ископаемыми данными были использованы в работе для оценки времени эволюции таксонов подотряда Zoarcoidei. Полученные результаты представлены на рисунке 38 и в таблице 62, в которой для каждого узла ветвления приведены средние величины и 95-процентные интервалы времени дивергенции в млн. лет, а также оценки апостериорной вероятности. Байесовская хронограмма (рисунок 36), выраженная в абсолютной временной шкале (млн. лет), практически полностью повторяет топологию и величины апостериорной вероятности ВА дерева на рисунке 36.

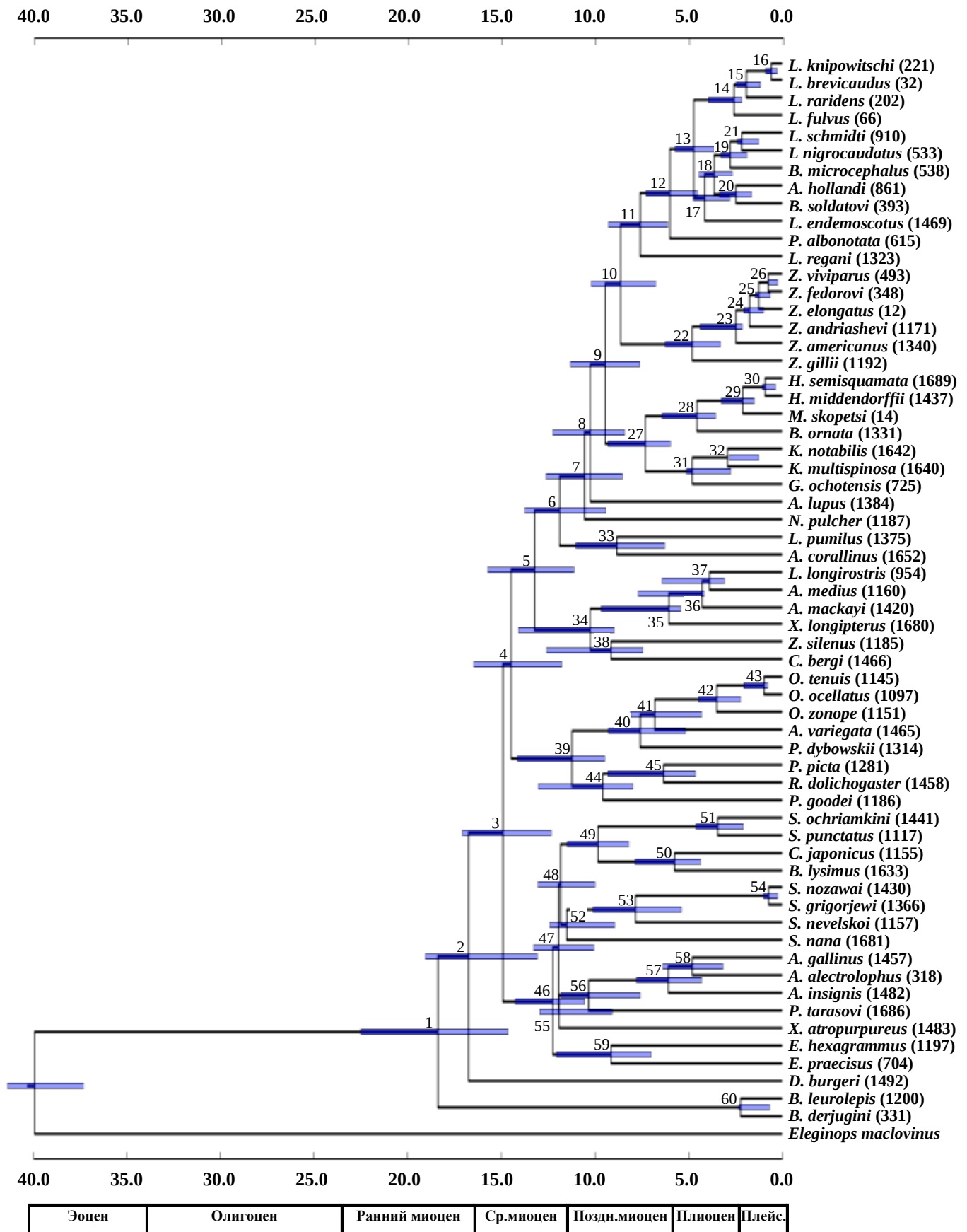


Рисунок 38. Байесовская хронограмма филогении подотряда Zoarchoidei, выраженная в абсолютной временной шкале (млн. лет). Прямоугольники – 95% интервалы наивысшей апостериорной плотности (95% HPD) оценок времени дивергенции. Числа на дереве соответствуют нумерации узлов ветвления, приведенной в таблице 62.

Таблица 62. Оценки времени дивергенции таксонов подотряда Zoarcoidei

Узел	Среднее (95% HPD)	PP	Таксон	Узел	Среднее (95% HPD)	PP	Таксон
корень	39.6 (36.2-43.5)	1	<i>E. maclovinus</i>	31	4.8 (2.7-5.1)	1	Gymnelinae
1	18.4 (14.7-22.5)	1	Bathymasteridae	32	2.9 (1.4-3.2)	1	
2	16.8 (13.1-19.1)	1	Cebidichthyidae	33	8.8 (6.3-11.0)	1	Eulophiidae
3	14.9 (12.3-17.1)	0.99	Stichaeinae + Chirolophinae + Alectriinae + Xiphisterinae	34	10.2 (8.9-14.0)	0.99	Zaproridae + Cryptacanthodidae
4	14.4 (11.8-16.5)	0.99	Opisthocentrinae + Pholidae + Ptilichthyidae	35	6.0 (5.4-9.6)	1	Lumpeninae
5	13.2 (11.1-15.7)	0.98	Lumpeninae + Zaproridae + Cryptacanthodidae	36	4.2 (4.0-7.3)	1	
6	11.8 (9.4-13.7)	1	Eulophiidae	37	3.8 (3.0-6.3)	1	
7	10.5 (8.5-12.6)	0.98	Neozoarcidae	38	9.1 (7.4-12.5)	0.96	Zaproridae / Cryptacanthodidae
8	10.2 (8.4-12.3)	0.95	Anarhichadidae	39	11.2 (9.4-14.0)	1	Pholidae + Ptilichthyidae
9	9.4 (7.6-11.3)	1	Zoarcidae / Gymnelinae	40	7.5 (5.1-9.2)	1	Opisthocentrinae
10	8.6 (6.7-10.2)	1	Zoarcinae	41	6.8 (4.3-8.1)	0.99	
11	7.5 (6.1-9.2)	0.95	Lycozoarcinae	42	3.4 (2.2-4.4)	1	
12	6.0 (4.5-7.2)	1	Lycodinae	43	0.9 (0.7-2.0)	1	
13	4.7 (3.5-5.7)	1		44	9.5 (7.9-13.0)	0.99	Pholidae / Ptilichthyidae
14	2.5 (2.1-3.9)	1		45	6.3 (4.6-9.3)	1	Pholidae
15	1.9 (1.2-2.4)	1		46	12.2 (10.5-14.2)	1	Stichaeinae / Chirolophinae / Alectriinae / Xiphisterinae
16	0.5 (0.3-0.8)	1		47	11.9 (10.0-13.2)	0.82	
17	4.1 (2.8-4.7)	1		48	11.8 (9.9-13.0)	0.86	
18	3.6 (2.6-4.4)	0.99		49	9.8 (8.2-11.4)	0.98	
19	2.7 (1.8-3.2)	1		50	5.7 (4.3-7.8)	1	
20	2.4 (1.6-3.3)	1		51	3.4 (2.0-4.6)	1	
21	2.1 (1.2-2.3)	1		52	11.5 (8.9-12.4)	0.78	
22	4.8 (3.2-6.2)	1	Zoarcinae	53	7.8 (5.3-10.1)	1	
23	2.4 (2.1-4.3)	0.99		54	0.7 (0.2-0.9)	1	
24	1.7 (1.0-2.1)	1		55	11.9 (9.0-12.9)	0.87	
25	1.2 (0.6-1.4)	1		56	10.3 (7.5-11.8)	1	
26	0.7 (0.2-0.7)	1		57	6.0 (4.3-7.7)	1	
27	7.3 (5.9-9.3)	1	Gymnelinae	58	4.8 (3.1-6.3)	0.99	
28	4.5 (3.5-6.4)	1		59	9.1 (7.0-12.0)	0.75	
29	2.1 (1.5-3.2)	1		60	2.2 (0.6-2.4)	1	
30	0.9 (0.3-1.0)	1					

Примечание. Средние значения и 95% интервалы наивысшей апостериорной плотности (HPD) даны в млн. лет. Нумерация узлов ветвления соответствует таковой на рисунке 38. « + » - таксоны образуют общий кластер. « / » - таксоны обособляются от общего кластера. PP – апостериорная вероятность узлов ветвления

Очевидные различия касаются топологии кластера семейства Stichaeidae, включающего линии видов подсемейств Stichaeinae, Chirolophinae, Aletriinae, Xiphisterinae. Большая часть представителей подсемейства Stichaeinae, образующая единый микрокластер на ВА дереве (рисунок 36), разделяется на две части (рисунок 38), одна из которых (*S. nozawae* + *S. grigorjewi* + *S. nevelskoi* + *S. nana*) объединяется с Chirolophinae и *S. punctatus* + *S. ochriamkini*, а другая (*E. praecisus* + *E. hexagrammus*) перемещается в основание кластера Stichaeinae + Chirolophinae + Aletriinae + Xiphisterinae. Таким образом, ДНК-линии подсемейства Stichaeinae в структуре хронограммы дифференцированы на три группы (*S. punctatus* + *S. ochriamkini*, *S. nozawae* + *S. grigorjewi* + *S. nevelskoi* + *S. nana* и *E. praecisus* + *E. hexagrammus*), в отличие от ВА дерева, в структуре которого Stichaeinae состоит из двух групп (*S. punctatus* + *S. ochriamkini* и *S. nozawae* + *S. grigorjewi* + *S. nevelskoi* + *S. nana* + *E. praecisus* + *E. hexagrammus*). Статистическая поддержка этой перегруппировки недостоверна: 0.82, 0.86, 0.78, 0.87 и 0.75 для узлов 47, 48, 52, 55 и 59, соответственно (таблица 62).

Время дивергенции линии ДНК внешней группы (*E. maclovinus*, Notothenioidei) от подотряда Zoarcoidei составляет в среднем 39.6 млн. лет. Дифференциация подотряда началась в конце олигоцена – начале миоцена, около 22 млн. лет назад; сначала отделилась линия семейства Bathymasteridae (14.7-22.5 млн. лет), затем – Cebidichthyidae (13.1-19.1 млн. лет). Остальные семейства подотряда разошлись примерно 10-15 млн. лет назад, в период среднего миоцена.

Раньше всех обособилось семейство Stichaeidae – в среднем 14.9 (12.3-17.1) млн. лет назад (узел 3 в таблице 62). Необходимо отметить, что речь идет об обособлении монофилетической группы семейства стихеевых рыб, дифференциация которой на подсемейства Stichaeinae, Chirolophinae, Aletriinae и Xiphisterinae (узлы 46-49, 55) происходила 9.8-12.2 млн. лет назад. Взаимоотношения ДНК-линий в этой группе однозначно установить не удалось, вероятно, по причине неоднородности подсемейства Stichaeinae. Уверенно можно сказать о практически одновременной дивергенции в период 11.8-12.2 млн. лет назад подсемейства Stichaeinae на группировки *S. punctatus* + *S. ochriamkini*, *S. nozawae* + *S. grigorjewi* + *S. nevelskoi* + *S. nana* и *E. praecisus* + *E. hexagrammus*. Примерно в это же время (11.9 млн. лет, узел 55) от общего ствола обособилась линия Aletriinae + Xiphisterinae, которая разделилась на самостоятельные подсемейства 10.3 млн. лет назад (узел 56). Поскольку таксоны подсемейства Chirolophinae группируются с *S. punctatus* + *S. ochriamkini*, его дифференциацию точно датировать сложно; по-видимому, она произошла в промежутке 8.2-11.4 (среднее 9.8) млн. лет (узел 49). Opisthocentrinae и Lumpeninae отделись от общего предкового ствола в другое время: первое подсемейство вместе с семействами Pholidae и Ptilichthyidae – в интервале от 11.8 до 16.5 (среднее 14.4) млн. лет (узел 4); второе подсемейство с семействами Zaproridae и

Cryptacanthodidae – от 11.1 до 15.7 (13.2) млн. лет (узел 5). В свою очередь, время обособления семейств Pholidae и Ptilichthyidae составляет в среднем 9.5-11.2 (узлы 39 и 44), а Zaproridae и Cryptacanthodidae – 9.1-10.2 млн. лет назад (узлы 34 и 38).

Узлы 6, 7 и 8 характеризуют отделение семейств группы «зоаркоидных» рыб: Eulophiidae – 11.8, Neozoarcidae – 10.5, Zoarcidae и Anarhichadidae – 10.2 млн. лет назад. Дифференциация семейства Zoarcidae на подсемейства датируется 7.5-9.4 млн. лет. ДНК-линия Gymnelinae (узел 9) обособилась во временном интервале от 7.6 до 11.3 (среднее 9.4) млн. лет назад; следом, в диапазоне от 6.7 до 10.2 (8.6) млн. лет – Zoarcinae (узел 10); последними разделились подсемейства Lycodinae и Lycozoarcinae – 6.1-9.2 (7.5) млн. лет назад (узел 11).

Диверсификация центральных линий бельдюговидных рыб на родовом и видовом уровнях началась в начале позднего миоцена, около 10.3-11.5 млн. лет назад (узлы 56 и 52) – в подсемействах Aletriinae и Stichaeinae семейства Stichaeidae. Пик этого процесса, когда формировалось основное видовое разнообразие подотряда, пришелся на период позднего миоцена – плиоцена, 3.6 (узел 18) – 7.8 (узел 53) млн. лет назад. Судя по молекулярно-генетическим данным, скорее всего, этот период можно считать временем появления и расселения современных видов. В последнюю очередь диверсификация затронула наиболее продвинутое семейство Zoarcidae. Представители подсемейства Gymnelinae, главным образом, дифференцировались 2.1-7.3 млн. лет назад, Zoarcinae – 1.2-4.8, а Lycodinae – 2.1-4.7 млн. лет назад. Терминальные узлы ветвления на дереве (16, 26, 30, 43, 54) определяют плейстоценовое время дивергенции ДНК самых молодых видов подотряда Zoarcoidei, принадлежащих к подсемействам Lycodinae (*L. knipowitschi* / *L. brevicaudus* – 500 тыс. лет), Zoarcinae (*Z. viviparus* / *Z. fedorovi* – 700 тыс. лет), Gymnelinae (*H. semisquamata* / *H. middendorffii* – 900 тыс. лет), Opisthocentrinae (*O. tenuis* / *O. ocellatus* – 900 тыс. лет), Stichaeinae (*S. nozawai* / *S. grigorjewi* – 700 тыс. лет).

Оценки времени дивергенции ДНК бельдюговидных рыб в большинстве совпадают с эволюционными гипотезами, разработанными к настоящему времени. Как полагал Шмидт (1950), крупные семейства подотряда Zoarcidae, Stichaeidae и Pholidae возникли в миоценовое время в северной части Охотского моря под влиянием прогрессирующего похолодания. В это же время началась дифференциация семейств на роды, а в плиоцен – плейстоцене появились современные виды. К этой точке зрения близко предположение Назаркина (2000) о том, что к миоценовому времени доминирующие в ихтиофауне северной части Тихого океана подотряды Cottoidei и Zoarcoidei уже включали в себя современные семейства, подсемейства и роды рыб, а миоцен был эпохой формирования современной ихтиофауны Пацифики на родовом уровне. Андерсон (Anderson, 1994) также считал, что таксоны семейства Zoarcidae произошли в северо-западной части Тихого океана, но существенно раньше – в эоценовое время, в миоцене же

началось их расселение в Южный океан, где образовалась своеобразная эндемичная фауна этих рыб. Временные рамки дивергенции ДНК, полученные в представленном исследовании, вполне соответствуют и палеонтологическим данным – находке самых древних остатков примитивной нототениоидной рыбы, возраст которой 38 млн. лет (Балушкин, 1994), и остатков стихеевых и масляковых рыб из агневских отложений Сахалина, датированных 11.6-12.25 млн. лет (Назаркин, 2000).

Временные рамки эволюции ДНК в подотряде Zoarcoidei не в полной мере соответствуют предшествующим выводам (Радченко и др., 2009), которые были получены на основе анализа генов мтДНК, исходя из модели «молекулярных часов» 1% замен за 1 млн. лет, без калибровки палеонтологическими данными. Тогда было установлено следующее время расхождения линий мтДНК: семейств Zoarcidae и Stichaeidae – 11.2-13.2 млн. лет, подсемейств Lycodinae и Gymnelinae – 9-11.2, родов Lycodinae – 4.2-8.8 и его видов – 0.8-4 млн. лет. По последним оценкам, представленным в этой работе, семейства бельдюговидных рыб диверегировали в период 10-15 млн. лет назад, подсемейства семейства Zoarcidae – 7.5-9.4, роды подсемейства Lycodinae – 2.1-4.7 и его виды – 0.5-2.5 млн. лет назад (таблица 62, рисунок 38). Близкими оказались значения времени дифференциации таксонов уровня семейств и подсемейств. Время обособления родов и видов в предшествующей работе (Радченко и др., 2009) завышено в 1.5-2 раза, что обусловлено меньшей информационной емкостью использованных в анализе последовательностей ДНК (только митохондриальные гены) и отсутствием привязки к абсолютной шкале времени с помощью калибровочных интервалов.

Наши предположения о времени дивергенции ДНК-линий таксонов подотряда Zoarcoidei противоречат оценкам, полученным Степьем с соавторами (Stepien et al., 1997) на основе анализа митохондриального гена 12S рРНК. Приняв допущение об 1% замен за 1 млн. лет, эти авторы определили примерное время расхождения филогенетически близких подотрядов Zoarcoidei и Notothenioidei в 20.5 ± 2.5 млн. лет (по нашим данным 39.6 млн. лет), а начало дивергенции внутри подотряда Zoarcoidei – 10.0 ± 0.5 млн. лет (около 22 млн. лет). Вероятно, такое занижение времени дивергенции (в сравнении с нашими и палеонтологическими данными) объясняется слишком высоким темпом накопления мутаций, принятым авторами. Ген 12S рРНК относится к самым консервативным и медленно эволюционирующим участкам митохондриального генома и, по-видимому, для него необходимо использовать гораздо меньшую скорость дивергенции.

Высказанные в представленном исследовании гипотезы о темпах эволюции ДНК бельдюговидных рыб лишь частично согласуются с оценками времени дифференциации семейств подотряда, полученными на основе мультилокусного анализа с использованием палеонтологической калибровки (Betancur-R. et al., 2013). Судя по топологии рисунка 15 из

этой работы, разделение семейств подотряда, также как и по нашим данным, началось с семейства Bathymasteridae, но гораздо раньше – около 37 млн. лет назад. Семейство Stichaeidae обособливалось в два этапа – 25 и 12.5 млн. лет назад; второй период диверсификации стихеевых рыб совпадает с нашими выводами. Близким можно считать и время дивергенции линии семейства Pholidae – 9.5 и 11 млн. лет назад по нашим расчетам и по результатам зарубежных коллег, соответственно. Дифференциация семейства Zoarcidae датирована примерно 15 млн. лет, тогда как в нашей работе – около 10 млн. лет назад.

При реконструкции филогении рода *Lycodes* по генам 12S рРНК и цитохрома b мтДНК (Møller, Gravlund, 2003) были подтверждены ранее высказанные гипотезы о его тихоокеанском происхождении (Шмидт, 1950; Anderson, 1994; Briggs, 1974). Авторы сделали заключение о сравнительно недавней дивергенции аркто-атлантической группы рода, которая связана с открытием Берингова пролива и расселением предковых форм из северной части Тихого океана в северную Атлантику через арктические моря примерно 3-3.5 млн. лет назад. Такой вывод вполне соответствует нашим данным о диверсификации видов рода *Lycodes* в плиоценовый период 2.1-3.9 млн. лет назад (узел 14).

Предковые формы представителей подотряда Zoarcoidei и других доминирующих в тихоокеанской фауне рыб расселялись из Тихого океана в Арктику, Атлантику, Южный океан в несколько этапов. Один из вероятных путей миграции бельдюговидных рыб в Атлантику пролегал через Панамский перешеек. Поскольку в среднем – позднем миоцене Берингов пролив еще не был открыт, и на шельфах Берингова и Чукотского морей существовала обширная Берингийская суша (Бискэ, 1975; Кафанов, 1982; Безверхний и др., 2002; Плетнев, 2004), единственно возможный путь распространения в северо-западную Атлантику мог лежать только через пролив, отделявший Северную и Южную Америку в районе затопленного Панамского перешейка. Его формирование началось в среднем миоцене примерно 16 млн. лет назад (Стюарт, 1980; Кафанов, Кудряшов, 2000). Около 7 млн. лет назад пролив между океанами стал мелководным и недоступным для миграций глубоководных рыб, а в позднем плиоцене (3.6 млн. лет назад) окончательно установилась сухопутная связь между континентами (Anderson, 1994; Briggs, 2003). Вероятно, таким образом происходило расселение из Пацифики более 7-8 млн. лет назад предка атлантического вида *Cryptacanthodes maculatus* из семейства Cryptacanthodidae. Остальные криворотые рыбы распространились в северо-западной (*C. bergi*), центральной и северо-восточной (*C. aleutensis* и *C. giganteus*) частях Тихого океана примерно в это же время или чуть позднее – 6.1-7.6 млн. лет назад (Радченко и др., 2011).

Однако «панамский» путь расселения был существенно менее значимым для эволюции бельдюговидных рыб Северного полушария, чем возникший позднее путь расселения из Тихого

океана в Арктику и северную Атлантику через Берингов пролив (Anderson, 1994). Открытие Берингова пролива в позднем миоцене (5.5-6 млн. лет), в середине плиоцена (3-3.5 млн. лет), в раннем и среднем плейстоцене соединяло дальневосточные моря с морями Полярного бассейна. Тогда и появлялась возможность распространения представителей подотряда Zoarcoidei в Арктику и северную Атлантику. Основное направление миграции лежало на восток вдоль арктического побережья Аляски и Канады (Бискэ, 1975; Кафанов, Кудряшов, 2000; Линдберг, 1972). Расселение в западном направлении, по крайней мере, в миоценовый и плиоценовый периоды, видимо, было невозможно, поскольку тогда Полярный бассейн являлся цепью из частично или полностью изолированных котловин (Пушаровский, 1976). От тихоокеанских мигрантов в северной части Атлантического океана благодаря длительной пространственной изоляции (из-за сухопутных мостов между континентами в районах Берингова пролива и Атлантики) обособились эндемичные виды подотряда, относящиеся к родам *Lycodes*, *Lycenchelis*, *Gymnelus*, *Melanostigma*, *Lycodonus*, *Exechodontes*, *Zoarcetes* семейства Zoarcidae; *Ulvaria*, *Lumpenus*, *Leptoclinus*, *Chirolophis* семейства Stichaeidae; *Anarhichas* семейства Anarhichadidae; *Pholis* семейства Pholidae. Так сформировался Атлантический северо-западный район эндемизма бельдюговидных рыб (Андрияшев, Чернова, 1994, 2010; Anderson, 1994; Mecklenburg, Sheiko, 2004; Møller, Gravlund, 2003; Fedorov, 2004).

Распространение подотряда Zoarcoidei из Тихого океана в Южное полушарие происходило в миоценовый период, миграции были направлены вдоль западного побережья Америки через Южно-Антийский хребет. Предполагают, что в Южном океане находился второй центр эволюции бельдюговидных рыб, поскольку в этом районе обитают виды из 5 эндемичных родов семейства Zoarcidae – *Lycodichthys*, *Gosztomyia*, *Bellingshausenia*, *Bentartia*, *Santelmoo*. Эти виды и роды образовали Антарктический регион эндемизма, по терминологии Андерсона (Anderson, 1994). В южную часть Атлантического океана предки современных бельдюговых рыб проникли из южной Пацифики через открывшийся 20-22 млн. лет назад пролив Дрейка. Здесь расположен еще один регион эндемизма, Магеллановый, в котором представлено 12 эндемичных родов – *Aiakas*, *Austrolycus*, *Crossostomus*, *Dadyanos*, *Iluocoetes*, *Letholycus*, *Maynea*, *Notolycodes*, *Phucocoetes*, *Piedrabuenia*, *Plesienchelys*, *Pogonolycus*. Основу ихтиофауны этих двух районов эндемизма подотряда Zoarcoidei в Южном полушарии составляют представители подсемейства Lycodinae (Anderson, 1994; Briggs, 1974, 2003; Matallanas, 2009 a-b, 2010; Matallanas, Corbella, 2012; Matallanas et al., 2012).

Таким образом, временные рамки дивергенции ДНК семейств подотряда Zoarcoidei ограничиваются концом олигоцена – серединой позднего миоцена и укладываются в диапазон примерно 12 млн. лет. Сначала, 18.4 и 16.8 млн. лет назад от общего предкового ствола отделились наиболее примитивные семейства Bathymasteridae и Cebidichthyidae.

Дифференциация остальных семейств произошла в среднем – позднем миоцене, около 10-15 млн. лет назад. Линия основной части семейства Stichaeidae, представленной монофилетической группой подсемейств Stichaeinae, Chirolophinae, Aletriinae и Xiphisterinae, выделилась 14.9 млн. лет назад, а сами подсемейства разделились предположительно 9.8-12.2 млн. лет назад. Самостоятельная ДНК-линия подсемейства стихеевых рыб Opisthocentrinae и семейств Pholidae и Ptilichthyidae обособилась около 14.4 млн. лет назад и разделилась 9.5-11.2 лет назад. Такая же независимая линия подсемейства Lumpeninae, семейств Zaproridae и Cryptacanthodidae обособилась и разделилась чуть позже – 13.2 и 9.1-10.2 млн. лет назад, соответственно. Дивергенция от предкового ствола линии «зоаркоидных» рыб (семейства Eulophiidae, Neozoarcidae, Anarhichadidae и Zoarcidae) датируется примерно 10.2-11.8 млн. лет. Выделение семейства Zoarcidae произошло около 10.2 млн. лет назад, а его подсемейства дифференцировались во временном интервале 7.5-9.4 млн. лет. Период позднего миоцена – середины плиоцена, 3.6-7.8 млн. лет назад, можно считать наиболее вероятным временем появления и расселения современных видов бельдюговидных рыб. Оценки темпов дивергенции ДНК таксонов подотряда Zoarcoidei, главным образом, совпадают с эволюционными гипотезами, разработанными к настоящему времени, а также согласуются с немногочисленными палеонтологическими данными и основными этапами геологического развития Мирового океана. Однако, рассчитанные в представленном исследовании временные рамки эволюции ДНК подотряда не в полной мере соответствуют выводам, полученным ранее на основе молекулярно-генетического анализа. Тем не менее, можно считать достаточно успешной предпринятую попытку определить время дивергенции таксонов подотряда Zoarcoidei по данным об изменчивости митохондриальных и ядерных маркеров, используя даты ископаемых находок для калибровки «молекулярных часов».

Заключение

Подотряд бельдюговидных рыб *Zoarcoidei* включает более 400 видов, относящихся к почти 110 родам из 9 семейств (Eschmeyer, 2014). Его объем окончательно не установлен, систематика некоторых видов и родов разработана недостаточно, а фауна в целом изучена слабо, о чем свидетельствуют регулярные находки и описания новых таксонов (Назаркин, Чернова, 2003; Черешнев и др., 2007; Mincarone, Anderson, 2008; Shinohara et al., 2004; Matallanas, 2009, 2010; и др.). Наибольшего таксономического разнообразия бельдюговидные рыбы достигают в северной Пацифике, где встречаются представители всех семейств, при этом 4 семейства – *Bathymasteridae*, *Ptilichthyidae*, *Zaproridae* и *Scytalinidae* – являются эндемиками этого района Мирового океана. Поэтому происхождение подотряда связывают с северной частью Тихого океана, откуда бельдюговидные рыбы расселились в другие моря и океаны Северного и Южного полушарий. Здесь возникли вторичные центры видообразования, отличающиеся довольно высоким эндемизмом на уровне родов и видов (Шмидт, 1950; Anderson, 1994, 2003).

К настоящему времени на основании морфологических признаков реконструированы филогении двух крупных групп подотряда. В обстоятельной ревизии надсемейства *Stichaeoidea* (Макушок, 1958) рассмотрены систематические отношения между семействами *Stichaeidae*, *Pholidae*, *Anarhichadidae* и *Ptilichthyidae*. Филогенетические связи семейства *Zoarcidae* на основе кладистического подхода обсуждены в работах Андерсона (Anderson, 1994, 2003), где в схематичном виде также представлена система *Zoarcoidei*. При этом выводы разных авторов зачастую противоречивы, а целостная система бельдюговидных рыб до сих пор не разработана. Представленное исследование, в котором таксоны подотряда *Zoarcoidei* рассматриваются с точки зрения изменчивости ДНК, вносит существенный вклад в формирование общих представлений о биологическом разнообразии и системе этой группы рыб.

В работе изучен полиморфизм нуклеотидных последовательностей митохондриальной и ядерной ДНК 107 видов бельдюговидных рыб из 8 семейств (*Zoarcidae*, *Stichaeidae*, *Pholidae*, *Anarhichadidae*, *Zaproridae*, *Ptilichthyidae*, *Cryptacanthodidae*, *Bathymasteridae*) и 15 подсемейств (*Lycozoarcinae*, *Zoarcinae*, *Lycodinae*, *Gymnelinae*, *Neozoarcinae*, *Stichaeinae*, *Opisthocentrinae*, *Lumpeninae*, *Chirolophinae*, *Alectriinae*, *Xiphisterinae*, *Eulophiidae*, *Azygopterinae*, *Pholidae*, *Apodichthyinae*), в составе согласно Макушку (1958, 1961 а) и Андерсону (Anderson, 1994, 2003). Исследованные виды, в основном, являются представителями ихтиофауны северо-западной части Тихого океана (Охотское, Японское, Берингово моря, океаническая сторона Курильского и Японского архипелагов), а также северо-восточной Пацифики, северной Атлантики, Антарктики, Арктики. В анализе использованы шесть ДНК-маркеров общей длиной

4730 пар нуклеотидов: митохондриальные гены COI, цитохрома b, 16S рРНК и ядерные гены RNF213, родопсина, RAG1. Для решения задач, связанных с уточнением состава и статуса некоторых таксонов, впервые использован комплексный анализ, включающий молекулярно-генетические и сравнительно-морфологические методы.

Выбранные молекулярные маркеры оказались информативны для филогенетического анализа на разных таксономических уровнях – от вида-группы видов до семейства-группы семейств. Высоко полиморфные гены COI и цитохрома b мтДНК хорошо зарекомендовали себя в определении генетического сходства и различия видов и родов. Более консервативные гены RNF213, родопсина, RAG1 яДНК, а также митохондриальный ген 16S рРНК лучше работали на уровне подсемейств и семейств. Комбинированный подход, при котором независимо выровненные нуклеотидные последовательности митохондриальных и ядерных генов объединялись в общий набор данных, показал свою эффективность для установления родственных отношений и реконструкции системы подотряда Zoarcoidei. Благодаря достаточной филогенетически информативной емкости объединенной последовательности ДНК получены надежные данные о генетической изменчивости в группах бельдюговидных рыб разного таксономического уровня.

По данным Андерсона и Федорова (Anderson, 1994; Anderson, Fedorov, 2004) семейство бельдюговых рыб Zoarcidae состоит из 4 подсемейств – Zoarcinae, Gymnelinae, Lycodinae и Lycozoarcinae. Макушок (1961 а), Линдберг и Красюкова (1975), Эшмейер (Eschmeyer, 2014) включают в семейство Zoarcidae еще одно подсемейство – Neozoarcinae.

Подсемейство Lycodinae – самое крупное по таксономическому составу и географическому распространению в семействе бельдюговых рыб и во всем подотряде Zoarcoidei (Eschmeyer, 2014). Взгляды исследователей на статус и положение отдельных видов и родов этого подсемейства неоднозначны. В частности, одни авторы считают *Lycodes brevicaudus* и *L. tanakae* синонимичными видами (Toyoshima, 1985; Amaoka et al., 1995; Anderson, Fedorov, 2004; Eschmeyer, 2014), другие признают их валидность (Борец, 2000; Шейко, Федоров, 2000; Федоров и др., 2003; Balushkin et al., 2011). Результаты молекулярно-генетического анализа подтверждают основанную на морфологических данных точку зрения о принадлежности *L. tanakae* и *L. brevicaudus* к одному виду. В целом для рода *Lycodes* показана монофилия и отсутствие взаимосвязи между изменчивостью ДНК и конфигурацией боковой линии. Также подтверждена самостоятельность рода *Petroschmidtia*, который включали в синонимию рода *Lycodes* (Anderson, 1994; Соколовский и др., 2007; Møller, Gravlund, 2003; Miya et al., 2003; Anderson, Fedorov, 2004; Shinohara et al., 2011). Одно из мнений о составе Bothrocara-group и ранге входящих в него таксонов заключается в том, что род *Allolepis* синонимичен *Bothrocara*, *Bothrocarichthys* – роду *Bothrocarina*, а валидным статусом

Lycogrammoides nigrocaudatus является *Bothrocarina nigrocaudata* (Anderson, 1994; Anderson, Fedorov, 2004; Fishes of Japan..., 2002; Balushkin et al., 2001; Eschmeyer, 2014). На основе изменчивости ДНК определена принадлежность к роду *Lycogrammoides* видов *L. schmidti* и *L. nigrocaudatus*, восстановлен статус рода *Bothrocarichthys* с видом *B. microcephalus* и рода *Allolepis* с видом *A. hollandi*. Генетически обосновано обособление группы *Bothrocara*, которая была выделена Андерсоном (Anderson, 1994) в соответствии с характерными морфологическими признаками. Установлены родственные связи родов *Lycodapus* и *Lycenchelys*, значительно морфологически дифференцированных от остальных представителей подсемейства *Lycodinae*: *Lycodapus* оказался гораздо ближе к группе родов *Bothrocara*, а *Lycenchelys* – к роду *Petroschmidtia*. Род *Lycenchelys* генетически неоднороден и состоит из двух групп видов, северо-восточной тихоокеанской и антарктической. Изученные таксоны подсемейства *Lycodinae* разделяются на три группы: первая, ближайшая к гипотетическому предку, включает роды *Petroschmidtia* и *Lycenchelys*, вторая и третья – более молодые, состоящие из видов рода *Lycodes* и родов *Bothrocara*-group вместе с *Lycodapus*. Молекулярно-генетическая и морфологическая системы подсемейства *Lycodinae* (Anderson, 1994) согласуются в части, касающейся обособления родов *Bothrocara*-group и родственных отношений рода *Lycodapus* с этой группой. Главное расхождение заключается в том, что в морфологической филогении род *Lycodes* является самым примитивным в подсемействе *Lycodinae*, а род *Petroschmidtia* вообще не считается валидным, в то время как в молекулярно-генетической филогении самостоятельный род *Petroschmidtia* занимает базальное, а *Lycodes* вместе с *Bothrocara*-group – производное положение.

В настоящее время признается видовая самостоятельность всех шести видов бельдюг рода *Zoarcetes* – единственного рода, представляющего подсемейство *Zoarcinae* (Eschmeyer, 2014). Однако прежде предполагалось родственное сходство *Z. viviparus* и *Z. elongatus* (Берг, 1949) или даже единство этих видов (Андрияшев, 1954; Линдберг, Красюкова, 1975; Шмидт, 1950), основанное на некоторых общих диагностических признаках. Определенное морфологическое сходство характерно также для *Z. gillii* и недавно описанных *Z. andriashevi* и *Z. fedorovi*. Установление взаимосвязей в роде *Zoarcetes* по морфологическим данным вызывает трудности, связанные с наличием среди бельдюг видов, дифференцированных как по отдельным признакам, так и целыми их комплексами. На основе данных об изменчивости митохондриальных и ядерных ДНК-маркеров показано, что для рода *Zoarcetes* характерно несколько уровней дивергенции – от минимальных между видами, различающимися комплексами перекрывающихся признаков, до максимальных между далеко уклонившимися по отдельным диагностическим признакам таксонами. Выявлены близкородственные отношения *Z. fedorovi* и *Z. viviparus*, сходство с ними *Z. elongatus* и *Z. andriashevi*, существенная

удаленность *Z. americanus* и *Z. gillii*. Род *Zoarces* четко дифференцирован на три линии: первая, самая эволюционно древняя линия *Z. gillii*; вторая, также близкая к общему предковому стволу линия *Z. americanus*; третья, самая молодая группа, включающая *Z. fedorovi*, *Z. viviparus*, *Z. elongatus* и *Z. andriashevi*. Молекулярно-генетическая и сравнительно-морфологическая системы рода *Zoarces* согласуются не в полной мере; сходство между ними заключается в обособленном положении *Z. gillii* и *Z. americanus*, близком родстве группы охотоморских бельдюг, монофилии рода *Zoarces*. Однако на морфологической схеме *Z. fedorovi* определен как самый древний (генерализованный) вид, а *Z. gillii* и *Z. americanus* – как наиболее молодые (продвинутые) виды (Черешнев, Поезжалова-Чегодаева, 2011). По результатам молекулярно-генетического анализа для *Z. fedorovi*, описанного из Тауйской губы Охотского моря, увеличены границы распространения до крайней юго-восточной точки на западной Камчатке и крайней юго-западной точки у Шантарских о-вов. Генетическая идентификация бельдюг, пойманных в районе Шантарских о-вов, позволила расширить ареал еще одного вида – *Z. andriashevi*, известного ранее только на шельфе западной Камчатки. У *Z. elongatus* обнаружена значительная генетическая гетерогенность, коррелирующая с географическим распространением вида; идентификация бельдюг от южно-курильского о. Шикотан показала существование далеко дивергировавшей внутривидовой формы восточной бельдюги, которая, возможно, заслуживает подвидового или даже видового статуса.

Систематика и филогенетические связи отдельных родов и видов подсемейства Gymnelinae окончательно не определены, в частности, это касается родов *Krusensterniella*, *Gymnelopsis* и *Gymnelus* (в двух последних недавно описано несколько новых видов). Еще один новый таксон подсемейства – эндемичный вид и род *Magadanichthys skopetsi*, обнаруженный в бухте Нагаева Тауйской губы, у Шантарских о-вов и в сахалинском заливе Северный (Shinohara et al., 2004, 2006). В представленном исследовании впервые проведена генетическая идентификация этого нового вида; сравнение с другими таксонами подсемейства Gymnelinae указывает на высокое генетическое сходство родов *Magadanichthys* и *Hadropareia*. Установлены родственные связи родов *Magadanichthys*, *Hadropareia*, *Bilabria*, *Davidijordania*, которые не удалось выявить ранее с помощью морфологического анализа – все четыре рода оказались равноудаленными друг от друга (Shinohara et al., 2004). Показано, что род *Krusensterniella* входит в состав подсемейства Gymnelinae и является близким родственником рода *Gymnelopsis*. Молекулярно-генетические данные подтвердили морфологические гипотезы, которые разделяют подсемейство Gymnelinae на две сильно отличающиеся линии: роды *Hadropareia*, *Magadanichthys*, *Bilabria*, *Davidijordania* составляют группу рыб с брюшными плавниками, а *Krusensterniella* и *Gymnelopsis* – без брюшных плавников.

Анализ изменчивости нуклеотидных последовательностей генов митохондриального и ядерного генома таксонов семейства Zoarcidae показал однородность и монофилетическое происхождение входящих в его состав подсемейств. Исключительное положение *Gymnelus* за пределами подсемейства Gymnelinae, к которому этот род отнесен по морфологическим признакам, свидетельствует о значительной генетической обособленности и вероятности более высокого таксономического статуса этого рода. Генетические расстояния между подсемействами бельдюговых рыб изменяются незначительно, тем не менее, они очень четко дифференцированы друг от друга. В молекулярно-генетической системе семейства Zoarcidae первым от общего предкового ствола отделяется подсемейство Gymnelinae, следом – подсемейство Zoarcinae, и в последнюю очередь – группа подсемейств Lycozoarcinae и Lycodinae. Основная морфологическая гипотеза родственных связей семейства Zoarcidae (Anderson, 1994), согласно которой Lycozoarcinae представляет примитивное подсемейство, а Gymnelinae и Zoarcinae объединены в общую кладу и занимают продвинутое положение, не соответствует нашей гипотезе филогенетических отношений, определяющей подсемейство Gymnelinae как самое эволюционно древнее, а подсемейство Lycodinae как наиболее молодое и близкое к подсемейству Lycozoarcinae.

Состав и систематическое положение таксонов семейства Stichaeidae не совпадают у разных авторов (Макушок, 1958; Yatsu, 1986; Anderson, 1994; Fedorov, 2004; Mecklenburg, Sheiko, 2004). В ревизии семейства стихеевых рыб Макушок (1958) определил подсемейства Aletriinae, Xiphisterinae, Azygopterinae, Eulophiinae как специализированные и обособленные, а остальные подсемейства как примитивные и образующие естественные группы – Stichaeinae с Chirolophinae, Lumpeninae с Opisthocentrinae. Нельсон (Nelson, 1994, 2006) не стал разделять Stichaeidae на подсемейства, поскольку, по мнению автора, монофилия этого семейства не подтверждена. Мекленбург и Шейко (Mecklenburg, Sheiko, 2004) поместили всех стихеевых в шесть подсемейств – Stichaeinae, Opisthocentrinae, Lumpeninae, Chirolophinae, Xiphisterinae и Neozoarcinae. В новейшей версии каталога рыб (Eschmeyer, 2014) подсемейство Neozoarcinae переведено в семейство Zoarcidae, а семейство Stichaeidae насчитывает 5 подсемейств.

Шмидт (1950) разделял виды, ныне относящиеся к подсемейству Stichaeinae, на два подсемейства: Stichaeinae с родом *Stichaeus* и Stichaeopsinae с родами *Stichaeopsis* и *Eumesogrammus*. Уровни генетической дивергенции и топология реконструированных филогенетических деревьев подтверждают эту точку зрения, отражая полифилетические отношения в подсемействе Stichaeinae. Подтверждается также основанный на морфологическом анализе вывод Макушка (1958) о неоднородности рода *Stichaeus*, который дифференцирован на примитивную группу *S. punctatus* и *S. ochriamkini*, и специализированную группу *S. nozawae* и *S. grigorjewi*. ДНК-линия *S. punctatus* и *S. ochriamkini* значительно генетически обособлена и

объединяется с линиями других подсемейств стихеевых рыб – *Chirolophinae*, *Alectriinae* и *Xiphisterinae*. Виды *S. nozawae* и *S. grigorjewi* образуют общую группу с остальными родами подсемейства *Stichaeinae* – *Stichaeopsis*, *Ernogrammus* и *Eumesogrammus*. Предлагается выделить из подсемейства *Stichaeinae* самостоятельное подсемейство, включающее виды *Stichaeus punctatus* и *S. ochriamkini*.

Известны два основных мнения о составе подсемейства *Opisthocentrinae*. По одной версии оно включает роды *Askoldia* и *Opisthocentrus*, синонимом последнего является род *Pholidapus* (Макушок, 1958; Лаврова, 1990; Рутенко, Иванков, 2009; The Fishes..., 1984). По другой версии состав группы *Askoldia* – *Opisthocentrus* дополняется валидным родом *Pholidapus* (Shiogaki, 1984; Соколовский и др., 2007, 2009; Fedorov, 2004; Fishes of Japan..., 2002; Mecklenburg, Sheiko, 2004). В состав рода *Askoldia* входят: либо вид *A. variegata* с подвидами *A. v. variegata* и *A. v. knipowitchii* (Макушок, 1958; Fishes of Japan..., 2002), либо самостоятельные виды *A. variegata* и *A. knipowitchii* (Шейко, Федоров, 2000; Fedorov, 2004), либо единственный вид *A. variegata* без подвидов (Mecklenburg, Sheiko, 2004; Eschmeyer, 2014). Молекулярно-генетический анализ позволил получить однозначную картину взаимоотношений таксонов подсемейства *Opisthocentrinae*. Уровень генетической дифференциации свидетельствует о том, что *Pholidapus* обособлен от *Opisthocentrus* и является самостоятельным родом. Роды *Pholidapus* и *Askoldia* ближе друг к другу, чем к роду *Opisthocentrus*. В пределах рода *Opisthocentrus* наибольшее родственное сходство обнаружено между видами *O. ocellatus* и *O. tenuis*, а *O. zonope* значительно отличается от них. Низкие значения генетических расстояний между представителями *A. variegata* из разных частей ареала указывают на единство этого вида и не подтверждают его разделение не только на виды, но и на подвиды; можно говорить лишь о двух географических формах – южной *A. v. variegata*, обитающей в Японском море, и северной *A. v. knipowitchii* из Охотского моря. Каждый из родов подсемейства *Opisthocentrinae* однороден, а само подсемейство представляет монофилетическую группу.

В системе подсемейства *Lumpeninae*, разработанной по морфологическим признакам (Макушок, 1958), люмпенины разобщены на две группы. Род *Lumpenus*, наиболее близкий к предковой форме, вместе с *Leptoclinus* и *Anisarchus* составляют первую группу. Вторая группа включает специализированные роды *Acantholumpenus* и *Lumpenella*, а также *Poroclinus*. Недавно описанный род *Xenolumpenus* обособлен от других родов (Shinohara, Yabe, 2009), а *X. longipterus* считается одним из самых специализированных видов подсемейства (Земнухов и др., 2013). Молекулярно-генетические результаты с высокой достоверностью определяют родственные отношения в подсемействе *Lumpeninae*. Его виды и роды образуют устойчивую однородную группу, которая имеет монофилетическое происхождение и разделяется на базальные линии родов *Xenolumpenus* и *Leptoclinus*, а также производную линию, состоящую из

двух групп близкородственных родов *Lumpenella* – *Anisarchus* и *Lumpenus* – *Acantholumpenus*, равноудаленных от общего предкового ствола. Морфологически высоко специализированные роды *Xenolumpenus* и *Acantholumpenus* значительно обособлены от остальных членов подсемейства. Молекулярно-генетическая и морфологическая (Макушок, 1958) системы *Lumpeninae* похожи – базальным положением рода *Leptoclinus* и продвинутой позицией рода *Acantholumpenus*. Однако, в морфологической филогении Макушка (1958) подсемейство разделено на две группы: эволюционно древнюю *Lumpenus* – *Leptoclinus* – *Anisarchus* и молодую *Lumpenella* – *Poroclinus* – *Acantholumpenus*, а самым близким к общему предку является род *Lumpenus*. Напротив, в молекулярно-генетической филогении определяются две другие, продвинутые, группы: *Lumpenella* – *Anisarchus* и *Lumpenus* – *Acantholumpenus*, при этом *Lumpenus* оказывается молодым родом.

Существующие до недавнего времени гипотезы родственных связей подсемейства *Alectriinae* устанавливают сходство родов *Alectrias* и *Anoplarchus*, значительные отличия от них и близость к общему предку рода *Pseudalectrias* (Макушок, 1958). По Стоддарду (Stoddard, 1985, цит. по: German, Horn, 2006) триба *Alectriini* (в составе подсемейства *Xiphisterinae*) включает кладу *Anoplarchus insignis* и *A. purpurescens*, которая объединяется с кладой *Alectrias* и *Alectridium*, и последним к этой группе присоединяется род *Pseudalectrias*.

Реконструированная по молекулярно-генетическим данным схема родственных связей в подсемействе *Alectriinae* полностью согласуется с морфологическими филогениями. Таксоны подсемейства образуют четкую и статистически поддержанную монофилетическую группу, которая дифференцируется на обособленную предковую линию рода *Pseudalectrias* и более молодой кластер родственных *Alectrias* и *Anoplarchus*. Несмотря на то, что виды рода *Alectrias*, *A. alectrolophus* и *A. gallinus*, существенно дивергировали друг от друга, сам род является однородным и монофилетичным.

Родственные отношения и состав подсемейства *Xiphisterinae* трактуются по-разному. У Макушка (1958) оно единое, род *Xiphister* морфологически близок к *Phytichthys*, а род *Cebidichthys* к *Dictyosoma*. У Ятсу (Yatsu, 1986) роды *Xiphister* и *Phytichthys* представляют подсемейство *Xiphisterinae*, а *Dictyosoma* и *Cebidichthys* – подсемейство *Cebidichthyinae*. Мекленбург и Шейко (Mecklenburg, Sheiko, 2004) в составе подсемейства *Xiphisterinae* выделяют две трибы: *Xiphisterini* с родами *Xiphister*, *Phytichthys*, *Esselenichthys*, *Dictyosoma*, *Cebidichthys* и *Alectriini* с родами *Alectrias*, *Alectridium*, *Anoplarchus*, *Pseudalectrias*. Из анализа оценок генетических дистанций и структуры филогенетических деревьев, свидетельствующих о высокой гетерогенности подсемейства *Xiphisterinae*, следует вывод о его родственных связях и системе. По-видимому, нужно согласиться с Ятсу (Yatsu, 1986) в обоснованности выделения из подсемейства *Xiphisterinae* самостоятельного подсемейства *Cebidichthyinae* с родами

Cebidichthys и *Dictyosoma*. Более того, значительный уровень генетических различий между *Cebidichthyinae* и другими подсемействами *Stichaeidae* превышает расстояния между подсемействами бельдюговидных рыб. Подтверждаются палеонтологические и морфологические данные о близости рода *Dictyosoma* к общему гипотетическому предку и обособленности подсемейства *Cebidichthyinae* от остальных таксонов подотряда *Zoarcoidei*. Предлагается вывести *Cebidichthyinae* из состава семейства *Stichaeidae* и повысить его статус до самостоятельного семейства *Cebidichthyidae*. Подсемейство *Xiphisterinae* должно быть оставлено в составе семейства *Stichaeidae*, поскольку занимает уверенное положение в группе подсемейств стихеевых рыб – *Alectriinae*, *Chirolophinae* и *Stichaeinae*. Молекулярно-генетическая филогения совпадает с морфологической гипотезой родственных связей *Xiphisterinae* (Макушок, 1958) в части дифференциации родов подсемейства на более древнюю группу *Dictyosoma* – *Cebidichthys* и эволюционно молодую группу *Phytichthys* – *Xiphister*.

В соответствии с результатами анализа изменчивости митохондриальных и ядерных генов каждое из подсемейств стихеевых рыб – *Alectriinae*, *Opisthocentrinae*, *Chirolophinae* и *Lumpeninae* – является однородной и статистически хорошо поддержанной монофилетической группой. Напротив, роды *Stichaeinae* гетерогенные, а само подсемейство характеризуется полифилетическими отношениями. Подсемейство *Xiphisterinae* включает роды *Xiphister* и *Phytichthys*, в то время как роды *Cebidichthys*, *Dictyosoma*, *Esselenichthys* и *Nivchia* представляют далеко дивергировавшую группу, которая, вероятно, заслуживает статуса семейства. Реконструкция системы семейства *Stichaeidae* по молекулярно-генетическим признакам не соответствует морфологической системе Макушка (1958) в следующих позициях: подсемейства *Opisthocentrinae* и *Lumpeninae* значительно дифференцированы от остальных стихеевых рыб и первыми отделяются от общего предкового ствола; подсемейства *Stichaeinae*, *Xiphisterinae*, *Alectriinae*, *Chirolophinae* являются сестринскими таксонами и образуют более молодую группу. Филогенетические связи в монофилетической группе *Stichaeinae* – *Xiphisterinae* – *Alectriinae* – *Chirolophinae* неустойчивы и позволяют сделать лишь предположения о родственных отношениях: подсемейства *Alectriinae*, *Chirolophinae*, *Xiphisterinae* генетически близки между собой, а большая часть видов подсемейства *Stichaeinae* образует обособленную группу.

Из морфологических ревизий семейства *Pholidae* следует, что его виды дифференцированы на подсемейства *Pholinae* и *Apodichthyinae* (Макушок, 1958; Nelson, 1994), либо такое разделение отсутствует (Yatsu, 1981, 1985; Mecklenburg, 2003; Fedorov, 2004; Nelson, 2006). О составе таксонов масляковых рыб тоже существуют разные мнения: род *Pholis* включает как синонимы роды *Enedrias* и *Rhodymenichthys*, а *Apodichthys*, *Xerperes*, *Ulvicola* – валидные роды (Макушок, 1958); *Pholis* включает как синоним род *Allopholis*, а *Rhodymenichthys* – самостоятельный род (Mecklenburg, 2003; Fedorov, 2004); *Pholis*, *Enedrias*,

Allopholis – отдельные роды, а *Xererpes* и *Ulvicola* входят как синонимы в род *Apodichthys* (Yatsu, 1981); роды *Pholis* и *Enedrias* синонимичны, *Allopholis*, *Apodichthys* и *Rhodymenichthys* – самостоятельны (Yatsu, 1985). Молекулярно-генетический анализ в комплексе с морфологическими данными дал возможность более четко определить состав и взаимоотношения в семействе Pholidae. Показано, что род *Pholis* представляет собой единую группу; наличие таких морфологических особенностей, как чешуя на голове у видов *Enedrias* и межглазничная пора у видов *Allopholis* – недостаточное основание для выделения этих групп в самостоятельные роды. Величины генетических дистанций свидетельствуют о необоснованности включения рода *Rhodymenichthys* в синонимию рода *Pholis*. Показана генетическая и морфологическая близость этих родов и их обособление от родов *Apodichthys* и *Xererpes*. В свою очередь, *Apodichthys* и *Xererpes* значительно дифференцированы друг от друга и не могут принадлежать к одному роду *Apodichthys*, как было предложено ранее (Yatsu, 1981, 1985; Mecklenburg, 2003; Fedorov, 2004). Большие генетические расстояния между родом *Xererpes* и остальными представителями Pholidae соответствуют уровню отличий между семействами подотряда Zoarcoidei; это вызывает сомнение в существовании подсемейства Apodichthyinae в составе *Apodichthys*, *Xererpes* и *Ulvicola*. Скорее всего, род *Xererpes* должен быть исключен не только из подсемейства Apodichthyinae, но и из всего семейства маслюковых рыб. Молекулярно-генетическая система семейства Pholidae согласуется с морфологической (Макушок, 1958) в части выделения двух подсемейств – Pholinae с родами *Pholis* и *Rhodymenichthys*, и Apodichthyinae с родом *Apodichthys*. Основное различие заключается в том, что в нашей схеме роды *Pholis* и *Rhodymenichthys* являются сестринскими, но самостоятельными таксонами и образуют более молодую группу, а на схеме Макушка (1958) род *Pholis* расположен ближе к общему гипотетическому предку семейства Pholidae.

Результаты морфологического анализа не дают ясного определения родственных связей и положения группы Neozoarcinae (в составе *Neozoarces* и *Zoarchias*) в системе подотряда Zoarcoidei. Часть исследователей относит Neozoarcinae к семейству Zoarcidae (Макушок, 1958; Линдберг, Красюкова, 1975; Маркевич, Гнубкина, 2008; The Fishes..., 1984; Amaoka et al., 1995; Fishes of Japan..., 2002). Другие авторы причисляют Neozoarcinae к семейству Stichaeidae (Anderson, 1994; Соколовский и др., 2007; Mecklenburg, Sheiko, 2004; Fedorov, 2004; Nelson, 2006; Kimura, Sato, 2007). Молекулярно-генетические данные достоверно свидетельствуют о родстве рода *Neozoarces* и группы «зоаркоидных» рыб, включающей семейства Zoarcidae и Anarhichadidae. Тем самым подтверждается точка зрения Макушка (1961 а), который на основании общих морфологических особенностей установил родственное сходство подсемейства Neozoarcinae с семейством Zoarcidae. От таксонов семейства Stichaeidae род *Neozoarces* отличается так же существенно, как и от семейств Bathymasteridae, Pholidae,

Ptilichthyidae и Zaproridae. Генетическая дивергенция подсемейства Neozoarcinae от семейств подотряда Zoarcoidei находится на уровне дифференциации между семействами, что предполагает более высокий таксономический ранг – ранг семейства Neozoarcidae.

Неоднозначно трактуется положение в системе бельдюговидных рыб рода *Leptostichaeus*, который относят то к подсемейству Lumpeninae (Follett, Anderson, 1990; Mecklenburg, Sheiko, 2004), то – к Azygopterinae (Eschmeyer, 2014), а также положение рода *Azygopterus*, помещенного сначала в подсемейство Azygopterinae (Макушок, 1958), а затем – в подсемейство Neozoarcinae (Mecklenburg, Sheiko, 2004). На основе результатов анализа изменчивости митохондриальной и ядерной ДНК определено, что эти роды генетически сходны с группой семейств Zoarcidae, Neozoarcidae и Anarhichadidae. Расстояния *Leptostichaeus* и *Azygopterus* от таксонов семейства Stichaeidae, к которому их относили ранее, соответствуют различиям между остальными семействами подотряда. Подтверждается точка зрения Эшмейера (Eschmeyer, 2014) о родственных связях рода *Azygopterus* с семейством Zoarcidae, а также мнение Земнухова (2012) о возможном объединении *Azygopterus* и *Leptostichaeus* в самостоятельное подсемейство. Уровень генетических отличий и положение на филогенетических деревьях родов *Azygopterus*, *Leptostichaeus* и *Eulophias* свидетельствуют о более значительной их обособленности от остальных бельдюговидных рыб и необходимости придать этой группе статус семейства. Такое семейство предлагается рассматривать как родственное «зоаркоидным» рыбам (группе семейств Zoarcidae, Neozoarcidae, Anarhichadidae), а его название, согласно приоритету описания, обозначить как Eulophiidae.

Семейство Cryptacanthodidae на основании ряда морфологических особенностей альтернативного характера возведено в ранг самостоятельного надсемейства Cryptacanthoidea, равнозначного надсемейству Stichaeoidea и филогенетически удаленного от последнего (Макушок, 1958, 1961 б). Альтернативная точка зрения состоит в определении криворотых рыб в семейство Stichaeidae (Regan, 1912; Leim, Scott, 1966; Anderson, 1994; Springer, Anderson, 1997). В более поздних исследованиях Cryptacanthodidae было восстановлено в ранге семейства подотряда Zoarcoidei (Anderson, 2003). Комплексный молекулярно-генетический и морфологический анализ показал существенное сходство *Cryptacanthodes bergi* с представителями семейств Stichaeidae (подсемейство Lumpeninae) и Zaproridae. Значения дивергенции в пределах группы Cryptacanthodidae – Zaproridae – Lumpeninae находятся на уровне сравнений между близкородственными семействами подотряда Zoarcoidei. Мнение Макушка (1958) о значительной филогенетической обособленности Cryptacanthodidae от надсемейства Stichaeoidea не подтверждается.

Молекулярно-генетические данные позволяют сделать важные заключения о родственных отношениях семейств и системе подотряда Zoarcoidei. Наиболее близки к общему

гипотетическому предку семейства Bathymasteridae и Cebidichthyidae – самые древние из ныне живущих таксонов подотряда. Молодым в эволюционном плане семейством является Zoarcidae. Оно представляет собой монофилетическую группу, в которой подсемейство Gymnelinae занимает более примитивную, а сестринские подсемейства Lycodinae и Lycozoarcinae – более продвинутую позицию. Сестринские связи с семейством Zoarcidae характерны для семейств Anarhichadidae, Neozoarcidae и Eulophiidae. Семейство Stichaeidae имеет полифилетическое происхождение, его подсемейства объединяются с другими семействами подотряда. Результаты молекулярно-генетического анализа подтверждают мнения разных авторов о гетерогенности и искусственности семейства стихеевых рыб, основанные на анализе морфологических признаков (Макушок, 1958; Назаркин, 2000; Mecklenburg, Sheiko, 2004; Nelson, 1994, 2006). Одно из подсемейств стихеевых рыб, Stichaeinae, также полифилетично и из него, вероятно, может быть выделено самостоятельное подсемейство, включающее виды *Stichaeus punctatus* и *S. ochriamkini*. Подсемейства Opisthocentrinae и Lumpeninae обособлены от остальных стихеевых рыб. Opisthocentrinae тесно связано с семействами Pholidae и Ptilichthyidae, а Lumpeninae – с семействами Zaproridae и Cryptacanthodidae; возможно, ранг подсемейств Opisthocentrinae и Lumpeninae должен быть повышен.

Молекулярно-генетическая система подотряда Zoarcoidei в значительной степени отличается от систем, построенных на основе сравнительно-морфологического анализа. Не подтверждаются основные позиции систем семейств Zoarcidae (Anderson, 1994) и Stichaeidae (Макушок, 1958). Не подтверждается и система надсемейства Stichaeoidea в составе Stichaeidae, Pholidae, Ptilichthyidae, Anarhichadidae (Макушок, 1958). Вероятно, нужно отказаться от надсемейства Stichaeoidea и рассматривать входящие в него семейства как самостоятельные таксоны подотряда бельдюговидных рыб. Тем не менее, определенное сходство молекулярно-генетической и морфологической реконструкций системы бельдюговидных рыб существует. Оно заключается, во-первых, в положении примитивного семейства Bathymasteridae у основания дерева (Anderson, 1994); во-вторых, в эволюционной древности и близости семейства Cebidichthyidae к общему гипотетическому предку (Макушок, 1958, 1961 а); в-третьих, в приблизительно одинаковых генетических расстояниях от предкового ствола подотряда до всех семейств, кроме Bathymasteridae и Cebidichthyidae (Anderson, 1994).

Достаточно успешным можно считать определение времени дивергенции ДНК таксонов подотряда Zoarcoidei по данным об изменчивости митохондриальных и ядерных маркеров, используя даты ископаемых находок для калибровки «молекулярных часов». Установлено, что дифференциация подотряда началась в конце олигоцена – начале миоцена, около 22 млн. лет назад; сначала отделилась линия семейства Bathymasteridae (14.7-22.5 млн. лет), затем – Cebidichthyidae (13.1-19.1 млн. лет). Остальные семейства подотряда разошлись примерно 10-15

млн. лет назад, в период среднего миоцена. Раньше всех обособилось семейство Stichaeidae – в среднем 14.9 (12.3-17.1) млн. лет назад. Линия основной части семейства Stichaeidae, представленной монофилетической группой подсемейств Stichaeinae, Chirolophinae, Alectriinae и Xiphisterinae, выделилась 14.9 млн. лет назад, а сами подсемейства разделились предположительно 9.8-12.2 млн. лет назад. Самостоятельная ДНК-линия подсемейства стихеевых рыб Opisthocentrinae и семейств Pholidae и Ptilichthyidae обособилась около 14.4 млн. лет назад, и разделилась 9.5-11.2 лет назад. Такая же независимая линия подсемейства Lumpeninae, семейств Zaproridae и Cryptacanthodidae обособилась и разделилась чуть позже – 13.2 и 9.1-10.2 млн. лет назад, соответственно. Дивергенция от предкового ствола линии «зоаркоидных» рыб (семейства Eulophiidae, Neozoarcidae, Anarhichadidae и Zoarcidae) датируется примерно 10.2-11.8 млн. лет. Выделение семейства Zoarcidae произошло около 10.2 млн. лет назад, а его подсемейства дифференцировались во временном интервале 7.5-9.4 млн. лет. Пик диверсификации центральных линий бельдюговидных рыб на родовом и видовом уровнях, когда формировалось основное разнообразие подотряда, пришелся на период позднего миоцена – плиоцена, 3.6-7.8 млн. лет назад. Оценки времени дивергенции ДНК бельдюговидных рыб в большинстве совпадают с эволюционными гипотезами, разработанными к настоящему времени. С точки зрения Шмидта (1950), семейства Zoarcidae, Stichaeidae и Pholidae возникли в миоценовое время в северной части Охотского моря, примерно в это же время началась дифференциация семейств на роды, а в плиоцен – плейстоцене появились современные виды. Согласно мнению Назаркина (2000), к миоценовому времени доминирующие в ихтиофауне северной части Тихого океана подотряды Cottoidei и Zoarcoidei уже включали современные семейства, подсемейства и роды рыб, а миоцен был эпохой формирования нынешней ихтиофауны Пацифики на родовом уровне.

В заключении предлагается новая система подотряда Zoarcoidei, реконструированная по результатам анализа изменчивости генов митохондриальной и ядерной ДНК.

1. Семейство Zoarcidae

Подсемейства Lycodinae

Lycozoarcinae

Zoarcinae

Gymnelinae

2. Семейство Anarhichadidae

3. Семейство Neozoarcidae

4. Семейство Eulophiidae

Роды Eulophias

Azygopterus

Leptostichaeus

5. Семейство Stichaeidae

Подсемейства Stichaeinae

Chirolophinae

Alectriinae

Xiphisterinae

6. Семейство Lumpenidae

7. Семейство Opisthocentridae

8. Семейство Pholidae

Подсемейства Pholinae

Apodichthyinae

9. Семейство Ptilichthyidae

10. Семейство Zaproridae

11. Семейство Cryptacanthodidae

12. Семейство Cebidichthyidae

13. Семейство Scytalinidae

14. Семейство Bathymasteridae.

Важно отметить, что приведенная система бельдюговидных рыб является предположительной, поскольку основана только на молекулярно-генетических данных. Для ее подтверждения требуется обстоятельная ревизия подотряда Zoarcoidei на основе глубокого морфологического анализа. В целом, дискуссия о систематике и родственных отношениях подотряда бельдюговых рыб еще не завершена. Для решения этих вопросов необходимо не только накопление новых данных, но и более серьезное взаимодействие различных научных сил, использующих в своих исследованиях как традиционные морфологические подходы, так и методы молекулярной генетики.

Выводы

1. Определена степень дифференциации на разных таксономических уровнях подотряда Zoarcoidei. Генетические дистанции в пределах вида имеют близкие значения для разных семейств, составляя 0.2-0.3%. Дистанции между видами одного рода изменяются в широком диапазоне от 1.3 до 4.6%. Величины дивергенции между родами одного подсемейства находятся в интервале от 3.1% в семействе Zoarcidae до 5.5% в семействе Stichaeidae. Отличия на уровне подсемейств одного семейства также неодинаковы – от 5% в семействе Zoarcidae до 6% в семействе Stichaeidae. Степень дифференциации семейств составляет 6.5%, изменяясь от 4.8% между Zaproridae и Cryptacanthodidae до 7.5% между Zoarcidae и Bathymasteridae. Колебания значений р-дистанций на одном таксономическом уровне связаны с генетической неоднородностью отдельных групп подотряда Zoarcoidei.

2. Уточнен состав и статус некоторых таксонов видового и родового ранга подотряда Zoarcoidei. Виды *Lycodes brevicaudus* и *L. tanakae* (Zoarcidae) не являются самостоятельными и принадлежат к одному виду *L. tanakae*; виды *L. schmidt* и *L. nigrocaudatus* относятся к роду *Lycogrammoides*. Восстановлен статус рода *Bothrocarichthys* с видом *B. microcephalus* и рода *Allolepis* с видом *A. hollandi*. Подтверждена самостоятельность всех 6 видов рода *Zoarces* (Zoarcidae). Восстановлен самостоятельный статус рода *Pholidapus* (Stichaeidae). Обосновано включение родов *Enedrias* и *Allopholis* в синонимию рода *Pholis*, самостоятельность рода *Rhodymenichthys* и неправомерность его включения в синонимию рода *Pholis*; *Apodichthys* и *Xererpes*, определенные ранее в один род *Apodichthys*, представляют обособленные роды (Pholidae).

3. Определена систематическая принадлежность таксонов подотряда Zoarcoidei с неясным или спорным положением. Подсемейство Neozoarcinae предложено вывести из состава семейства Stichaeidae и повысить его ранг до семейства Neozoarcidae. Генетическое сходство родов *Leptostichaeus*, *Azygopterus*, *Eulophias* и их обособленность от всех семейств подотряда позволяют придать этой группе статус семейства Eulophiidae. Неоднородность подсемейства Xiphisterinae, правомерность его разделения на два подсемейства Xiphisterinae и Cebidichthyinae, а также существенные отличия Cebidichthyinae являются основанием для выведения последнего подсемейства из состава Stichaeidae и повышения его статуса до семейства Cebidichthyidae.

4. Подсемейства Lycodinae, Zoarcinae, Gymnelinae семейства Zoarcidae имеют монофилетическое происхождение. Молекулярно-генетическая система семейства Zoarcidae, определяющая подсемейство Gymnelinae как эволюционно древнее, а Lycodinae как наиболее

молодое и близкое к *Lycozoarcinae*, не в полной мере согласуется с основной морфологической гипотезой, на основании которой *Lycozoarcinae* представляет примитивное подсемейство, а общая клада *Gymnelinae* и *Zoarcinae* занимает продвинутую позицию.

5. В семействе *Stichaeidae* подсемейства *Alectriinae*, *Opisthocentrinae*, *Chirolophinae*, *Lumpeninae* образуют собственные монофилетические группы. Подсемейство *Stichaeinae* и его роды *Stichaeus* и *Stichaeopsis* полифилетичны. Подсемейства *Stichaeinae*, *Xiphisterinae*, *Alectriinae*, *Chirolophinae* являются сестринскими. Подсемейства *Opisthocentrinae* и *Lumpeninae* значительно обособлены. Молекулярно-генетическая система семейства *Stichaeidae* не соответствует основным позициям морфологической системы, согласно которой подсемейство *Stichaeinae* считается сестринским с *Chirolophinae*, подсемейство *Lumpeninae* – с *Opisthocentrinae*, а подсемейства *Alectriinae*, *Xiphisterinae*, *Azygopterinae* и *Eulophiinae* представляют дифференцированные линии.

6. В семействе *Pholidae* роды *Pholis* и *Rhodymenichthys* являются сестринскими родами, род *Apodichthys* занимает внешнюю позицию. Значительное генетическое расстояние от рода *Xererpes* до остальных представителей *Pholidae* подвергает сомнению существование подсемейства *Apodichthyinae* в составе *Apodichthys*, *Xererpes* и *Ulvicola*. Род *Xererpes* следует исключить из подсемейства *Apodichthyinae*. Молекулярно-генетическая и морфологическая системы согласуются в части выделения в семействе *Pholidae* двух подсемейств – *Pholinae* с родами *Pholis* и *Rhodymenichthys*, и *Apodichthyinae* с родом *Apodichthys*.

7. В молекулярно-генетической системе подотряда *Zoarcoidei* ближе всех к гипотетическому предку находятся семейства *Bathymasteridae* и *Cebidichthyidae*. Семейство *Zoarcidae* представляет монофилетическую группу, самую молодую в эволюционном плане. Семейства *Zoarcidae*, *Anarhichadidae*, *Neozoarcidae* и *Eulophiidae* составляют родственную группу. Семейство *Stichaeidae* имеет полифилетическое происхождение. Подсемейство *Opisthocentrinae* тесно связано с семействами *Pholidae* и *Ptilichthyidae*, а *Lumpeninae* – с *Zaproridae* и *Cryptacanthodidae*. Ранг подсемейств *Opisthocentrinae* и *Lumpeninae* предложено повысить. Соответствие молекулярно-генетической и морфологических систем подотряда заключается в расположении семейств *Bathymasteridae* и *Cebidichthyidae* у основания предкового ствола, а также в примерно одинаковом удалении остальных семейств от общего гипотетического предка.

8. Временные рамки дивергенции ДНК таксонов подотряда *Zoarcoidei* ограничиваются концом олигоцена – серединой позднего миоцена и укладываются в диапазон около 12 млн. лет. Наиболее примитивные семейства *Bathymasteridae* и *Cebidichthyidae* отделились от общего предка 14.7-22.5 и 13.1-19.1 млн. лет назад. Дифференциация остальных семейств датируется средним – поздним миоценом, около 10-15 млн. лет назад. Период позднего миоцена –

середины плиоцена, 3.6-7.8 млн. лет назад, можно считать наиболее вероятным временем появления и расселения современных видов подотряда. Оценки темпов дивергенции ДНК бельдюговидных рыб совпадают с существующими эволюционными гипотезами, согласуются с палеонтологическими данными и основными этапами геологического развития Мирового океана.

9. Степень генетической изменчивости молекулярных маркеров бельдюговидных рыб подотряда Zoarcoidei достоверно различается: темпы эволюции в два раза выше у кодирующих белки генов митохондриальной ДНК (COI, цитохром b), чем у генов ядерной ДНК (RNF213, родопсин, RAG1) и митохондриального гена 16S рРНК. Доля несинонимичных мутаций, меняющих аминокислотную последовательность, значимо меньше для митохондриальных маркеров (7.5 и 19.9%), чем для маркеров ядерного генома (34.9, 35,4 и 41.8%). Изученные митохондриальные и ядерные гены находятся под действием отрицательного отбора.

10. Молекулярно-генетические признаки позволяют идентифицировать таксоны бельдюговидных рыб и их группы (таксон-специфичные мутации). Молекулярные маркеры ранжируются в порядке увеличения количества мутаций, маркирующих родственные таксоны: гены COI, цитохрома b, RNF213, родопсина, RAG1, 16S рРНК. Полиморфные гены COI и цитохрома b мтДНК хорошо подходят для определения родства видов и родов. Консервативные гены RNF213, родопсина, RAG1 яДНК, а также митохондриальный ген 16S рРНК лучше работают на уровне подсемейств и семейств.

11. Гены митохондриального и ядерного геномов содержат разные филогенетические данные, которые дополняют друг друга при совместном анализе. Комбинированный анализ маркеров мтДНК и яДНК имеет высокую разрешающую способность и эффективен для получения информации о генетической изменчивости в группах бельдюговидных рыб подотряда Zoarcoidei разного таксономического уровня.

Список литературы

- Абрамсон, Н. И. Молекулярные маркеры, филогеография и поиск критерия разграничения видов / Н. И. Абрамсон // Труды ЗИН РАН. – 2009. – Приложение № 1. – С. 185-198.
- Андрияшев, А. П. К познанию ихтиофауны Берингова и Чукотского морей / А. П. Андрияшев // Исследования морей СССР. – 1937. – Вып. 25. – С. 292-354.
- Андрияшев, А. П. Очерк зоогеографии и происхождения фауны рыб Берингова моря и сопредельных вод / А. П. Андрияшев. – Л. : ЛГУ, 1939. – 187 с.
- Андрияшев, А. П. Рыбы северных морей СССР / А. П. Андрияшев. – М.; Л. : изд-во АН СССР, 1954. – 566 с.
- Андрияшев, А. П. Обзор угревидных ликодов [*Lycenchelys* Gill. (Pisces, Zoarcidae) и близкие формы] морей СССР и сопредельных вод / А. П. Андрияшев // Труды ЗИН АН СССР. – 1955. – Т. 18. – С. 349-384.
- Андрияшев, А. П. Дополнение к обзору угревидных ликодов (*Lycenchelys* Gill.) с описанием трех новых видов из Курило-Камчатской впадины / А. П. Андрияшев // Вопросы ихтиологии. – 1958. – Вып. 11. – С. 171-180.
- Андрияшев, А. П. О наиболее глубоководном виде рыб семейства Zoarcidae – *Lycenchelys atacamensis* sp. n. из Атакамского желоба / А. П. Андрияшев // Зоологический журнал. – 1980. – Вып. 7. – С. 1105-1108.
- Андрияшев, А. П. Общий обзор фауны донных рыб Антарктики / А. П. Андрияшев // Морфология и распространение рыб Южного океана. – Труды ЗИН АН СССР. – 1986. – Т. 153. – С. 9-45.
- Андрияшев, А. П. *Azygopterus corallinus* (Pisces, Blennioidei) – новая рыба без парных плавников / А. П. Андрияшев, В. М. Макушок // Вопросы ихтиологии. – 1955. – № 3. – С. 50-53.
- Андрияшев, А. П. Аннотированный список рыбообразных и рыб морей Арктики и сопредельных вод / А. П. Андрияшев, Н. В. Чернова // Вопросы ихтиологии. – 1994. – Т. 34. – № 4. – С. 435-436.
- Андрияшев, А. П. Три новых вида липаровых рыб (Scorpaeniformes: Liparidae) с батимальных глубин Арктики / А. П. Андрияшев, Н. В. Чернова // Труды ЗИН РАН. – 2010. – Т. 314. – № 4. – С. 365-380.
- Антоненко, Д. В. О поимках новых для вод Приморья (Японское море) видов рыб / Д. В. Антоненко, П. В. Калчугин, С. Ф. Соломатов // Вопросы ихтиологии. – 2004. – Т. 44. – № 2. – С. 283-284.
- Баланов, А. А. Первое обнаружение вихрастого морского петушка *Alectrias gallinus* (Lindberg, 1938) (сем. Stichaeidae) в Японском море / А. А. Баланов, Д. В. Антоненко, П. В. Калчугин, Ким Сен Ток. // Вопросы ихтиологии. – 2009. – Т. 49. – № 4. – С. 464-469.
- Балушкин, А. В. Ископаемая нототениоидная, а не трескообразная рыба *Proeleginops grandeastmanorum* gen. et sp. nov. (Perciformes, Notothenioidei, Eleginopsidae) из позднего эоцена

острова Симор (Антарктика) / А. В. Балускин // Вопросы ихтиологии. – 1994. – Т. 34. – № 3. – С. 298-307.

Балускин, А. В. Каталог фондовой коллекции Зоологического института РАН. Класс костистые рыбы (Osteichthyes). Отряд окунеобразные (Perciformes). Подотряд Zoarcoidei. Семейства Bathymasteridae, Zoarcidae, Cryptacanthodidae, Ptilichthyidae, Zaproridae. Подотряд Icosteoidei. Семейство Icosteidae / А. В. Балускин, Б. А. Шейко, В. П. Природина. – Серия: Исследования фауны морей. – Т. 71 (79). – СПб. : Наука, 2012 а. – 194 с.

Балускин, А. В. Каталог фондовой коллекции Зоологического института РАН. Класс костистые рыбы (Osteichthyes). Отряд окунеобразные (Perciformes). Подотряд Zoarcoidei. Семейства Stichaeidae, Pholidae, Anarhichadidae / А. В. Балускин, Б. А. Шейко, В. П. Природина. – Серия: Исследования фауны морей. – Т. 72 (80). – СПб. : Наука, 2012 б. – 135 с.

Банникова, А. А. Молекулярные маркеры и современная филогенетика млекопитающих / А. А. Банникова // Журнал общей биологии. – 2004. – Т. 65. – № 4. – С. 278-305.

Барсуков, В. В. Семейство Зубаток (Anarhichadidae) / В. В. Барсуков // Фауна СССР. Рыбы. – М.; Л. : изд-во АН СССР, 1959. – Т. 5. – Вып. 5. – С. 1-196.

Безверхний, В. Л. Очерк геологического строения и развития Курильской островодужной системы и смежных территорий / В. Л. Безверхний, С. П. Плетнев, А. А. Набиуллин // Растительный и животный мир Курильских островов. – Владивосток : Дальнаука, 2002. – С. 9-22.

Берг, Л. С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран / Л. С. Берг. – М.; Л. : изд-во АН СССР, 1949. – Ч. 3. – С. 929-1381.

Бискэ, С. Ф. Палеоген и неоген Крайнего Северо-Востока СССР / С. Ф. Бискэ. – Новосибирск : Наука, 1975. – 268 с.

Борец, Л. А. Новый вид масляковой рыбы *Allopholis piskunovi* sp. n. из Охотского моря / Л. А. Борец // Биология моря. – 1988. – № 2. – С. 66-67.

Борец, Л. А. Донные ихтиоцены российского шельфа дальневосточных морей: состав, структура, элементы функционирования и промысловое значение / Л. А. Борец. – Владивосток : изд-во ТИНРО-Центра, 1997. – 217 с.

Борец Л. А. Аннотированный список рыб дальневосточных морей / Л. А. Борец. – Владивосток: изд-во ТИНРО-Центра, 2000. – 192 с.

Брыков, Вл. А. Эволюция генома, изменчивость и дивергенция ДНК у морских животных : автореф. дис. ... д-ра биол. наук : 03.00.15 / Брыков Владимир Адексеевич. – М., 2001. – 52 с.

Великанов, А. Я. О поимках белопятнистой петрошмидтии *Petroschmidtia albonotata* (Zoarcidae) в водах западного Сахалина / А. Я. Великанов, Д. В. Багинский // Вопросы ихтиологии. – 2006. – Т. 46. – № 2. – С. 283-285.

Воскобойникова, О. С. Онтогенетические основы происхождения, эволюции и родственных отношений нототениевидных рыб / О. С. Воскобойникова – Серия: Исследования фауны морей. – Т. 64 (72). – СПб : Наука, 2010. – 319 с.

Воскобойникова, О. С. Сравнительная остеология, родственные отношения и систематика рыб рода *Zoarcetes* (Zoarcidae, Perciformes) / О. С. Воскобойникова, Е. А. Чегодаева, М. В. Назаркин // Вопросы ихтиологии. – 2010. – Т. 50. – № 6. – С. 734-748.

Гречко, В. В. Молекулярные маркеры ДНК в изучении филогении и систематики / В. В. Гречко // Генетика. – 2002. – Т. 38. – № 8. – С. 1013-1033.

Григорьев С. С. Поимка бельдюги Гилла *Zoarcetes gillii* (Zoarcidae) у побережья Западной камчатки / С. С. Григорьев // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : материалы V науч. конф. – Петропавловск-Камчатский, 2004. – С. 34-37.

Долганов, В. Н. Формирование фауны Lycodinae (Perciformes: Zoarcidae) Японского моря / В. Н. Долганов, П. А. Савельев // Биология моря. – 2013. – Т. 39. – № 5. – С. 330-338.

Земнухов, В. В. Род *Leptostichaeus* и его место в системе рыб (Perciformes: Zoarcoidei, Stichaeidae) / В. В. Земнухов // Вопросы ихтиологии. – 2012. – Т. 52. – № 4. – С. 417-422.

Земнухов, В. В. Длиннопёрый люмпен *Xenolumpenus longipterus* Shinohara et Yabe, 2009 (Perciformes: Stichaeidae) – новый род и вид для вод России / В. В. Земнухов, А. А. Баланов, В. В. Панченко, В. А. Нуждин // Биология моря. – 2013. – Т. 39. – № 4. – С. 304-306.

Земнухов, В. В. Карликовый лептостихей *Leptostichaeus pumilus* Miki, 1985 (Perciformes: Stichaeidae) – новый род и вид для вод России / В. В. Земнухов, П. А. Савельев // Биология моря. – 2011. – Т. 37. – № 2. – С. 153-154.

Ильинский, Е. Н. Распределение, размерный состав, половой состав и питание восточной бельдюги *Zoarcetes elongatus* (Perciformes: Zoarcidae) в Охотском море / Е. Н. Ильинский, Н. А. Кузнецова // Биология моря. – 2010. – Т. 36. – № 4. – С. 259-264.

Картавец, Ю. Ф. Генетическая дивергенция видов и других таксонов. Географическое видообразование и генетическая парадигма неodarвинизма в действии / Ю. Ф. Картавец // Успехи современной биологии. – 2013. – Т. 133. – № 5. – С. 419-451.

Кафанов, А. И. О центрах происхождения и некоторых чертах экологической эволюции холодноводных морских малакофаун северного полушария / А. И. Кафанов // Биология моря. – 1978. – № 1. – С. 3-9.

Кафанов А. И. Кайнозойская история малакофауны шельфа Северной Пацифики / А. И. Кафанов // Морская биогеография. – М.: Наука, 1982. – С. 134-176.

Кафанов, А. И. Морская биогеография / А. И. Кафанов, В. А. Кудряшов. – М.: Наука, 2000. – 176 с.

Колпаков, Н. В. Особенности биологии стихеев Григорьева *Stichaeus grigoriewi* и Нозавы *Stichaeus nozawae* (Stichaeidae) в водах северного Приморья / Н. В. Колпаков, А. Ф. Климкин // Вопросы ихтиологии. – 2004. – Т. 44. – № 5. – С. 637-644.

Крамеров, Д. А. Короткие ретропозоны и их использование в филогенетических исследованиях / Д. А. Крамеров, Н. С. Васецкий // Молекулярная биология. – 2009. – Т. 43. – № 5. С. – 795-806.

- Лаврова, Т. В. Предварительный список и распространение видов рыб семейства Stichaeidae в Охотском море / Т. В. Лаврова // Труды ЗИН АН СССР. – 1990. – Т. 213. – С. 46-54.
- Линдберг, Г. У. Определитель и характеристика семейств рыб мировой фауны / Г. У. Линдберг. – Л. : Наука, 1971. – 471 с.
- Линдберг, Г. У. Крупные колебания уровня океана в четвертичный период. Биogeографическое обоснование гипотезы / Г. У. Линдберг. – Л. : Наука, 1972. – 548 с.
- Линдберг, Г. У. Рыбы Японского моря и сопредельных частей Охотского и Желтого морей / Г. У. Линдберг, З. В. Красюкова. – Ч. 4. – Л. : Наука, 1975. – 463 с.
- Макушок, В. М. Морфологические основы стихеевых и близких к ним семейств рыб (Stichaeidae, Blennioidei, Pisces) / В. М. Макушок // Труды ЗИН АН СССР. – 1958. – Т. 25. – С. 3-129.
- Макушок В. М. Группа Neozoarcinae и ее место в системе (Zoarcidae, Blennioidei, Pisces) / В. М. Макушок // Труды института океанологии АН СССР. – 1961 а. – Т. 43. – С. 198-224.
- Макушок В. М. Дополнительные данные по морфологии и систематике криворотов (Cryptacanthodidae, Blennioidei, Pisces) / В. М. Макушок // Труды института океанологии АН СССР. – 1961 б. – Т. 43. – С. 184-197.
- Макушок В. М. Некоторые особенности строения сейсмочувствительной системы северных бленниид (Stichaeidae, Blennioidei, Pisces) / В. М. Макушок // Труды института океанологии АН СССР. – 1961 в. – Т. 43. – С. 225-269.
- Макушок В. М. Подотряд бельдюговидные (Zoarcoidei) / В. М. Макушок // Жизнь животных. Рыбы. – Т. 4. – Ч. 1. – М. : Просвещение, 1971. – С. 518-521.
- Малярчук, Б. А. О центрах генетического разнообразия и происхождения углозубов рода *Salamandrella* (*Salamandrella keyserlingii*, *Salamandrella schrenckii*, Amphibia, Caudata, Hynobiidae) / Б. А. Малярчук, Д. И. Берман, М. В. Деренко // Доклады Академии наук. – 2010. – Т. 435. – № 6. – С. 837-841.
- Маркевич, А. И. Широкоорот *Neozoarces pulcher* Steindachner, 1880 (Perciformes: Zoarcidae) – единственный валидный вид рода, его размножение, развитие эмбрионов и личинок / А. И. Маркевич, В. И. Гнубкина // Вопросы ихтиологии. – 2008. – Т. 48. – № 2. – С. 221-230.
- Матюшин, В. М. Обзор рода *Hadropareia* (Zoarcidae) с описанием нового вида *Hadropareia semisquamata* Andriashev et Matjushin, sp. nov. с литорали Курильских островов / В. М. Матюшин // Вопросы ихтиологии. – 1989. – Т. 29. – Вып. 4. – С. 524-531.
- Назаркин, М. В. Новые стихеевые рыбы (Stichaeidae, Perciformes) из миоцена Сахалина / М. В. Назаркин // Вопросы ихтиологии. – 1998. – Т. 38. – № 3. – С. 293-306.
- Назаркин, М. В. 2000. Миоценовые рыбы из агневской свиты острова Сахалин: фауна, систематика и происхождение : автореф. дис. ...канд. биол. наук : 03.00.10 / Назаркин Михаил Валерьевич. – СПб.: СПбГУ. – 22 с.

- Назаркин, М. В. Маслюковые рыбы (Perciformes, Pholidae) из миоценовых отложений Сахалина / М. В. Назаркин // Вопросы ихтиологии. – 2002. – Т. 42. – № 3. – С. 304-313.
- Назаркин, М. В. Новый вид бельдюговых рыб, *Gymnelopsis humilis* sp. nov. (Zoarcidae) из северной части Охотского моря / М. В. Назаркин, Н. В. Чернова // Вопросы ихтиологии. – 2003. – Т. 43. – № 5. – С. 602-606.
- Неелов, А. В. Сейсмодатированная система и классификация керчаковых рыб / А. В. Неелов. – Л. : Наука, 1979. – 208 с.
- Новиков, Н. П. Рыбы Приморья / Н. П. Новиков, А. С. Соколовский, Т. Г. Соколовская, Ю. М. Яковлев. – Владивосток : Дальрыбвтуз, 2002. – 552 с.
- Овчинников, Ю. А. Зрительный родопсин: полная аминокислотная последовательность и топология в мембране / Ю. А. Овчинников, Н. Г. Абдуллаев, М. Ю. Фейгина, И. Д. Артамонов, А. С. Богайчук // Биоорганическая химия. – 1983. – № 10. – С. 1331-1340.
- Осинов, А. Г. Лососевые рыбы (Salmonidae, Salmoniformes): положение в надотряде Protacanthopterygii, основные этапы эволюционной истории, молекулярные датировки / А. Г. Осинов, В. С. Лебедев // Вопросы ихтиологии. – 2004. – Т. 44. – № 6. – С. 738-765.
- Павлинов, И. Я. О структуре филогенеза и филогенетической гипотезы / И. Я. Павлинов // Теоретические и практические проблемы изучения сообществ беспозвоночных – М. : КМК, 2007. – С. 81-129.
- Парин, Н. В. *Zoarcetes andriashevi* (Zoarcidae) – новый вид бельдюги из вод юго-западной Камчатки / Н. В. Парин, С. С. Григорьев, Э. С. Кармовская // Вопросы ихтиологии. – 2005. – Т. 45. – № 4. – С. 437-440.
- Петров, Н. Б. Условно-нейтральные филогенетические признаки крупных таксонов – новый аспект эволюции макромолекул / Н. Б. Петров, В. В. Алешин // Генетика. – 2002. – Т. 38. – № 8. – С. 1043-1062.
- Питрук, Д. Л. Морфологическое описание темного стихея *Stichaeus fuscus* Miki et Maruyama, 1986 (Perciformes: Stichaeidae) / Д. Л. Питрук, Т. В. Лаврова, В. В. Земнухов // Биология моря. – 2011. – Т. 37. – № 6. – С. 442-446.
- Плетнев, С. П. Историко-геологическое развитие острова Сахалин // Растительный и животный мир острова Сахалин / С. П. Плетнев. – Владивосток : Дальнаука, 2004. – С. 11-22.
- Попов, А. М. О новом виде рыб *Davididjordania* (Zoarcidae, Pisces) в Тихом океане / А. М. Попов // Докл. АН СССР. – 1931. – Т. 14. – С. 210-215.
- Попов, А. М. Новый род и вид *Lycozoarces hubbsi* n. sp. (Pisces, Zoarcidae) Охотского моря / А. М. Попов // Докл. АН СССР. – 1935. – IV (IX). – С. 285-286.
- Пустовит, О. П. Некоторые особенности динамики рыбного населения в эстуарии р. Утхолок / О. П. Пустовит, М. Ю. Пичугин // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : материалы VII междунар. науч. конф. – П.-Камчатский, 2006. – С. 294-297.

Пущаровский, Ю. М. Как образовался Арктический океан / Ю. М. Пущаровский // Природа. – 1976. – № 10. – С. 96-105.

Радченко, О. А. Изменчивость митохондриальной ДНК гольцов рода *Salvilinus* / О. А. Радченко. – Магадан : СВНЦ ДВО РАН, 2005. – 153 с.

Радченко, О. А. Родственные отношения бельдюг рода *Zoarces* (Zoaridae, Pisces) по молекулярно-генетическим и морфологическим данным / О. А. Радченко, А. В. Петровская, М. В. Назаркин, И. А. Черешнев, Е. А. Чегодаева // Генетика. – 2010. – Т. 46. – № 11. – С. 1525-1532.

Радченко, О. А. Родственные отношения и дивергенция некоторых таксонов рыб подсемейства Lycodinae (Zoaridae, Pisces) по молекулярно-генетическим и морфологическим данным / О. А. Радченко, И. А. Черешнев, А. В. Петровская // Вопросы ихтиологии. – 2009. – Т. 49. – № 5. – С. 603-616.

Радченко, О. А. Молекулярно-генетический анализ положения родов *Lycenchelys* Gill и *Lycodapus* Gilbert в системе семейства Zoaridae (Perciformes: Zoarcoidei) / О. А. Радченко, И. А. Черешнев, А. В. Петровская // Генетика. – 2012 а. – Т. 48. – № 3. – С. 361-371.

Радченко, О. А. Положение карликового стихея *Leptostichaeus pumilus* Miki, 1985 (Perciformes: Zoarcoidei) в системе подотряда Zoarcoidei (по молекулярно-генетическим данным) / О. А. Радченко, И. А. Черешнев, А. В. Петровская // Вопросы ихтиологии. – 2012 б. – Т. 52. – № 6. – С. 651-657.

Радченко, О. А. Филогенетические отношения масляковых рыб Pholidae (Perciformes: Zoarcoidei) по данным молекулярно-генетического анализа / О. А. Радченко, И. А. Черешнев, А. В. Петровская // Вопросы ихтиологии. – 2012 в. – Т. 52. – № 6. – С. 708-712.

Радченко, О. А. Родственные связи и положение криворотых рыб семейства Cryptacanthodidae в системе подотряда Zoarcoidei (Pisces, Perciformes) / О. А. Радченко, И. А. Черешнев, А. В. Петровская, Д. В. Антоненко // Вопросы ихтиологии. – 2011. – Т. 51. – № 4. – С. 446-458.

Радченко, О. А. Молекулярная систематика и филогения бельдюговидных рыб подотряда Zoarcoidei / О. А. Радченко, И. А. Черешнев, А. В. Петровская, А. А. Баланов // Вестник ДВО РАН. – 2009. – № 3. – С. 40-47.

Радченко, О. А. Положение рода *Azygopterus* (Stichaeidae, Perciformes) в системе подотряда бельдюговидных рыб Zoarcoidei по данным изменчивости генов митохондриальной и ядерной ДНК / О. А. Радченко, И. А. Черешнев, А. В. Петровская, А. А. Баланов, С. В. Туранов // Генетика. – 2014. – Т. 50. – № 3. – С. 321-329.

Расс, Т. С. Современные представления о естественной системе ныне живущих рыб / Т. С. Расс, Г. У. Линдберг // Вопросы ихтиологии. – 1971. – Т. 11. – Вып. 3. – С. 380-407.

Рутенко, О. А. Морфологический анализ и таксономический статус четырех видов рыб родов *Opisthocentrus* и *Pholidapus* (Perciformes: Stichaeidae) / О. А. Рутенко, В. Н. Иванков // Биология моря. – 2009. – Т. 35. – № 5. – С. 329-336.

Семина, А. В. Молекулярная эволюция и филогенетические отношения в двух группах рыб семейств Mugilidae и Cyprinidae : автореф. дис. ... канд. биол. наук : 03.02.07 / Семина А. В. – Владивосток, 2008. – 23 с.

Соколовская, Т. Г. Список рыб залива Петра Великого / Т. Г. Соколовская, А. С. Соколовский, Е. И. Соболевский // Вопросы ихтиологии. – 1998. – Т. 38. – № 1. – С. 5-15.

Соколовский, А. С. Рыбы российских вод Японского моря / А. С. Соколовский, В. А. Дударев, Т. Г. Соколовская, С. Ф. Соломатов. – Владивосток: Дальнаука, 2007. – 200 с.

Соколовский, А. С. Личинки и мальки *Cryptacanthodes bergi* (Cryptacanthodidae) из залива Петра Великого (Японское море) / А. С. Соколовский, Т. Г. Соколовская // Вопросы ихтиологии. – 1996. – Т. 36. – № 1. – С. 125-129.

Соколовский, А. С. Рыбы залива Петра Великого / А. С. Соколовский, Т. Г. Соколовская, Ю. М. Яковлев. – Владивосток: Дальнаука, 2009. – 376 с.

Солдатов, В. К. Обзор рыб дальневосточных морей / В. К. Солдатов, Г. У. Линдберг // Известия ТИНРО. – 1930. – Т. 5. – 576 с.

Стюарт, Р. Х. Панама / Р. Х. Стюарт // Энциклопедия региональной геологии мира. – Л.: Наука, 1980. – С. 411-413.

Суворов, Е. К. Новый род и два новых вида рыб семейства Zoarcidae из Охотского моря / Е. К. Суворов // Известия АН СССР. – 1935. – Сер. 7. – № 3. – С. 435-440.

Таранец, А. Я. Краткий обзор родов сем. Blenniidae, родственных Stichaeus, из Берингова, Охотского и Японского морей / А. Я. Таранец // Доклады Академии наук СССР. – 1936. – Т. I (X). – № 3. – С. 141-144.

Таранец, А. Я. Краткий определитель рыб советского Дальнего Востока и прилегающих вод / А. Я. Таранец // Известия ТИНРО. – 1937. – Т. 11. – 200 с.

Таранец, А. Я. О новом роде и виде *Petroschmidtia albonotata* (Zoarcidae, Pisces) из Охотского моря / А. Я. Таранец, А. П. Андрияшев // Доклады АН СССР. – 1934. – Т. 2. – № 3. – С. 506-512.

Токранов, А. М. Некоторые черты биологии запры *Zaprora silenus* (Zaproridae) в тихоокеанских водах северных Курильских островов и юго-восточной Камчатки / А. М. Токранов // Вопросы ихтиологии. – 1999. – Т. 39. – № 4. – С. 573-576.

Токранов, А. М. Распределение и некоторые черты биологии восточной бельдюги *Zoarces elongatus* (Zoarcidae) в прикамчатских водах Охотского моря / А. М. Токранов // Вопросы ихтиологии. – 2005. – Т. 45. – № 1. – С. 62-69.

Туранов С. В. Штрихкодирование видов и молекулярная филогенетика рыб семейства стихеевые (Perciformes, Stichaeidae) дальневосточных морей России : дисс. ... канд. биол. наук : 03.02.07 / Туранов С.В. – Владивосток, 2013. – 160 с.

Федоров, В. В. *Lycenchelys makushok* sp. n. (Perciformes, Zoarcidae) с батимальных глубин Курило-Камчатской впадины / В. В. Федоров, А. П. Андрияшев // Вопросы ихтиологии. – 1993. – Т. 33. – № 1. – С. 133-136.

- Федоров, В. В. Новый род и вид бельдюговидных рыб *Andriashevia aptera* gen. et. sp. nov. (Perciformes, Zoarcidae) / В. В. Федоров, А. В. Неелов // Вопросы ихтиологии. – 1978. – Т. 18. – Вып. 5 (112). – С. 952-955.
- Федоров, В. В. Пелагические и бентопелагические рыбы тихоокеанских вод России / В. В. Федоров, Н. В. Парин. – М. : Изд-во ВНИРО, 1998. – 154 с.
- Федоров, В. В. Каталог морских и пресноводных рыб северной части Охотского моря / В. В. Федоров, И. А. Черешнев, М. В. Назаркин, А. В. Шестаков, В. В. Волобуев. – Владивосток: Дальнаука, 2003. – 204 с.
- Федоров, В. В. Вторая поимка *Andriashevia aptera* (Zoarcidae) у берегов Японии / В. В. Федоров, Б. А. Шейко // Систематика, морфология и экология рыб. – 1988. – Л. : ЗИН АН СССР. – С. 117-120.
- Чегодаева, Е. А. Особенности биологии бельдюги Федорова *Zoarcetes fedorovi* (Perciformes: Zoarcidae) из Тайской губы Охотского моря / Е. А. Чегодаева, И. А. Черешнев // Биология моря. – 2010. – Т. 36. – № 3. – С. 174-185.
- Челомина, Г. Н. Множественность аллелей гена ядерной 18S рРНК осетров Амура: гены или псевдогены / Г. Н. Челомина, К. В. Рожкован, К. В. Киселев, С. А. Иванов, В. П. Булгаков // Доклады Академии наук. – 2008. – Т. 420. – № 2. – С. 257-260.
- Черешнев, И. А. Первая находка пятнистого батимастера *Bathymaster derjugini* (Bathymasteridae) в Тайской губе (северная часть Охотского моря) / И. А. Черешнев // Вопросы ихтиологии. – 2003. – Т. 43. – № 5. – С. 660-666.
- Черешнев, И. А. Прибрежные рыбы северной части Охотского моря / И. А. Черешнев, В. В. Волобуев, И. Е. Хованский, А. В. Шестаков. – Владивосток : Дальнаука, 2001. – 197 с.
- Черешнев, И. А. Первое достоверное обнаружение нового для фауны России вида маслюка *Pholis (Enedrias) crassispina* (Pisces: Pholidae) в северо-западной части Японского моря, с замечаниями по составу видов этого семейства в данном районе / И. А. Черешнев, М. В. Назаркин // Биология моря. – 2008. – Т. 34. – № 5. – С. 318-323.
- Черешнев, И. А. *Zoarcetes fedorovi* sp. nova (Perciformes: Zoarcidae) – новый вид бельдюги из Тайской губы Охотского моря / И. А. Черешнев, М. В. Назаркин, Е. А. Чегодаева // Вопросы ихтиологии. – 2007. – Т. 47. – № 5. – С. 589-600.
- Черешнев, И. А. Новый для фауны России вид морского петушка – *Alectrias mutsuensis* (Stichaeidae) из Тайской губы (северная часть Охотского моря) / И. А. Черешнев, М. В. Назаркин, А. В. Шестаков // Вопросы ихтиологии. – 2003. – Т. 43. – № 6. – С. 744-748.
- Черешнев, И. А. Систематика и биология бельдюг рода *Zoarcetes* (Zoarcidae, Pisces) северной части Охотского моря / И. А. Черешнев, Е. А. Поезжалова-Чегодаева. – Магадан: СВНЦ ДВО РАН, 2011. – 184 с.
- Черешнев, И. А. Таксономический статус и родственные связи стихеевых рыб родов *Opisthocentrus*, *Pholidapus* и *Askoldia* (Perciformes: Stichaeidae) / И. А. Черешнев, О. А. Радченко, А. В. Петровская // Биология моря. – 2011. – Т. 37. – № 6. – С. 430-441.

Черешнев, И. А. Таксономическая структура подсемейства Xiphisterinae и его положение в системе стихеевых рыб (Stichaeidae, Zoarcoidei) / И. А. Черешнев, О. А. Радченко, А. В. Петровская // Вестник СВНЦ ДВО РАН. – 2012. – № 3. – С. 90-99.

Черешнев, И. А. О родственных связях и положении таксонов подсемейства Xiphisterinae (sensu Макушок, 1958) в системе подотряда бельдюговидных рыб (Zoarcoidei, Perciformes) / И. А. Черешнев, О. А. Радченко, А. В. Петровская // Биология моря. – 2013. – Т. 39. – № 2. – С. 115-125.

Черешнев, И. А. Систематика и родственные отношения бельдюг рода *Zoarces* (Zoarcidae) из северной части Охотского моря / И. А. Черешнев, О. А. Радченко, А. В. Петровская, Е. А. Чегодаева // Вестник СВНЦ ДВО РАН. – 2009. – № 4. – С. 69-80.

Черешнев, И. А. Новые данные о распространении и систематике бельдюг рода *Zoarces* (Zoarcidae) в северной части Охотского моря / И. А. Черешнев, О. А. Радченко, А. В. Петровская, Е. А. Поезжалова-Чегодаева // Вестник СВНЦ ДВО РАН. – 2013. – № 4. – С. 5-12.

Чернова, Н. В. Восстановление валидности вида *Gymnelus bilabrus* Andriashev, 1937 с уточнением видовой характеристики *G. viridis* (Fabricius, 1780) (Zoarcidae) / Н. В. Чернова // Вопросы ихтиологии. – 1998 а. – Т. 38. – № 2. – С. 182-188.

Чернова, Н. В. Новый вид гимнелюса *Gymnelus andersoni* sp. Nova из морей Арктики с уточнением видовой характеристики *G. retrodorsalis* Le Danois и *G. pauciporus* Anderson (семейство Zoarcidae) / Н. В. Чернова // Вопросы ихтиологии. – 1998 б. – Т. 38. – № 6. – С. 737-759.

Чернова, Н. В. Новый вид гимнелюса *Gymnelus knipowitschi* sp. nova из Арктики, с переописанием *G. hemifasciatus* Andriashev (Zoarcidae) / Н. В. Чернова // Вопросы ихтиологии. – 1999 а. – Т. 39. – № 1. – С. 5-13.

Чернова, Н. В. Четыре новых вида *Gymnelus* (семейство Zoarcidae) из Арктики / Н. В. Чернова // Вопросы ихтиологии. – 1999 б. – Т. 39. – № 3. – С. 306-315.

Чернова, Н. В. Четыре новых вида *Gymnelus* (семейство Zoarcidae) из дальневосточных морей с диагнозом рода и определительной таблицей видов / Н. В. Чернова // Вопросы ихтиологии. – 2000. – Т. 40. – № 1. – С. 5-16.

Шедько, С. В. Филогения лососевых рыб (Salmoniformes: Salmonidae) и ее молекулярная датировка: анализ ядерного гена RAG1 / С. В. Шедько, И. Л. Мирошниченко, Г. А. Немкова // Генетика. – 2012. – Т. 48. – № 5. – С. 676-680.

Шейко, Б. А. К познанию ихтиофауны залива Петра Великого / Б. А. Шейко // Биология моря. – 1983. – № 4. – С. 14-20.

Шейко, Б. А. *Alectrias markevichi* sp. nov. – новый вид петушков (Perciformes: Stichaeidae: Alectriinae) из сублиторали Японского моря и прилежащих вод / Б. А. Шейко // Вопросы ихтиологии. – 2012. – Т. 52. – № 3. – С. 295-308.

Шейко, Б. А. Глава 1. Класс Cephalaspidomorphi – Миноги. Класс Chondrichthyes – Хрящевые рыбы. Класс Holocephali – Цельноголовые. Класс Osteichthyes – Костные рыбы / Б.

А. Шейко, В. В. Федоров // Каталог позвоночных Камчатки и сопредельных морских акваторий. – П.-Камчатский, 2000. – С. 7-69.

Шмидт, П. Ю. Рыбы восточных морей Российской империи / П. Ю. Шмидт. – Спб. : изд-во Русского географического общества, 1904. – 466 с.

Шмидт, П. Ю. Три новые глубоководные рыбы из Охотского моря / П. Ю. Шмидт // Доклады АН СССР. – 1938. – Т. 19. – № 8. – С. 653-656.

Шмидт, П. Ю. О родах *Davidijordania* Попов и *Bilabria* n. (Pisces, Zoarcidae) / П. Ю. Шмидт // Доклады АН СССР. – 1936. – 1 (10), 2 (79). – С. 93-96.

Шмидт, П. Ю. Рыбы Охотского моря / П. Ю. Шмидт. – М.; Л. : изд-во АН СССР, 1950. – 370 с.

Ябэ, М. Состав литоральной ихтиофауны южной части Приморья и прилежащих районов Дальнего Востока / М. Ябэ, К. Амаока, К. Накая, К. Мацуура, Д. Л. Питрук, Е. И. Соболевский, А. С. Соколовский, А. И. Маркевич // Evolution of costal freshwater fishes in Northern Far-East. – Hokkaido Univ. – 1997. – № 3. – Р. 15-22 (на яп. яз.).

Якубовски, М. Методы выявления и окраски системы каналов боковой линии и костных образований у рыб in toto / М. Якубовски // Зоологический журнал. – 1970. – Т. 49. – № 9. – С. 1398-1402.

Amaoka, K. The Fishes of Northern Japan / K. Amaoka, K. Nakaya, M. Yabe. – Sapporo : Kita-Nihon Kaijo Center Co. Ltd, 1995. – 391 p.

Amaoka, K. New records of the Stichaeid fish *Askoldia variegata knipowitschi* and the Zoarcid fish *Puzanovia rubra* from Japan / K. Amaoka, M. Toyoshima, T. Inada // Jap. J. Ichth. – 1977. – V. 24. – № 2. – P. 91-97.

Amores, A. Zebrafish hox clusters and vertebrate genome evolution / A. Amores, A. Force, Y. L. Yan, L. Joly, C. Amemiya, A. Fritz, R. K. Ho, J. Langeland, V. Prince, Y.L. Wang, M. Westerfield, M. Ekker, J. H. Postlethwait // Science. – 1998. – V. 282. – P. 1711-1714.

Anderson, M. E. Revision of the fish genera *Gymnelus* Reinhardt and *Gymnelopsis* Soldatov (Zoarcidae), with two new species and comparative osteology of *Gymnelus viridis* / M. E. Anderson // Natl. Mus. Nat. Sci. Publ. Zool. – 1982. – № 17. – P. 1-76.

Anderson, M. E. On the anatomy and phylogeny of the Zoarcidae (Teleostei: Perciformes) (Unpublished dissertation) / M. E. Anderson. – Williamsburg : Coll. William a. Mary, 1984. – 254 p.

Anderson, M. E. Systematics and osteology of the Zoarcidae (Teleostei: Perciformes) / M. E. Anderson // Ichthyol. Bull. J.L.B. Smith Inst. Ichthyology. – 1994. – № 60. – 120 p.

Anderson, M. E. Suborder: Zoarcoidei (Eelpouts and relatives) / M. E. Anderson. – Grzimek's animal life encyclopedia. – V. 5. Fishes II. – USA, Michigan, Farmington Hills: Gale Group. Inc, 2003. – P. 309-320.

Anderson, M. E. *Lycenchelys fedorovi*: a new species of eelpout (Teleostei: Zoarcidae) from the northwestern Pacific Ocean / M. E. Anderson, A. A. Balanov // Copeia. – 2000. – Issue 4. – P. 1056-1061.

- Anderson, M. E. Family Zoarcidae Swainson, 1839 eelpouts / M. E. Anderson, V. V. Fedorov // Annotated Checklist of Fishes. – 2004. – № 34. – P. 1-58.
- Anderson, M. E. A new species of *Lycenchelys* (Perciformes: Zoarcidae) from the Pacific coast of Northern Japan / M. E. Anderson, H. Imamura // Ichthyol. Res. – 2002. – V. 49. – P. 355-357.
- Anderson, M. E. Two new Gymneline eelpouts (Perciformes: Zoarcidae) from Hokkaido, Japan / M. E. Anderson, H. Imamura // Bull. Natl. Mus. Nat. Sci. – 2008. – Ser. A. – Suppl. 2. – P. 59-67.
- Avise, J. C. Molecular markers, natural history and evolution / J. C. Avise. – N. Y. : Chapman and Hall, 1994. – 511 p.
- Balushkin, A. V. Catalog of the archival collection of the Zoological Institute, Russian Academy of Sciences: class Osteichthyes (bony fishes), order Perciformes, family Zoarcidae / A. V. Balushkin, B. A. Sheiko, V. V. Fedorov // J. Ichthyol. – 2011. – V. 51. – № 10. – P. 950-1034.
- Bean, T. H. Description of a new blenny-like fish of genus *Opisthocentrus*, collected in Vulcano Bay, Port Mororan, Japan, by Nicolai A. Grebnitski / T. H. Bean, B. A. Bean // Proc. U. S. Nat. Mus. – 1897. – V. 20 (1127). – P. 463-464.
- Bensasson, D. Mitochondrial pseudogenes: evolution's misplaced witnesses / D. Bensasson, D.-X. Zhang, D. L. Hartl, G. M. Hewitt // Trends in Ecology & Evolution. – 2001. – V. 16. – № 6. – P. 314-321.
- Betancur-R., R. The Tree of Life and a New Classification of Bony Fishes / R. Betancur-R., R. E. Broughton, E. O. Wiley et al. // PLoS Curr. – 2013. – V. 5. – ecurrents. tol. 53ba26640df0ccaee75bb165c8c26288.
- Bigelow, H. B. Fishes of the Gulf of Main / H. B. Bigelow, W. Welsh // Bull. U. S. Bur. Fish. – 1925. – V. 40. – Part I. – 567 p.
- Bouchereau, J. L. Systematic of the Gobiidae *Lophogobius cyprinoides* (Pallas, 1770) / J. L. Bouchereau, F. Muller, O. Gros // C. R. Biol. – 2010. – V. 333. – № 9. – P. 649-662.
- Briggs, J. C. Marine zoogeography / J. C. Briggs. – N. Y. : McGraw-Hill, 1974. – 475 p.
- Briggs, J. C. Marine centres of origin as evolutionary engines / J. C. Briggs // J. of Biogeography. – 2003. – V. 30. – P. 1-18.
- Brunner, P. C. Holarctic phylogeography of arctic charr (*Salvelinus alpinus* L.) inferred from mitochondrial DNA sequences / P. C. Brunner, M. R. Douglas, A. G. Osinov // Evolution. – 2001. – V. 55. – № 3. – P. 573-586.
- Burk, A. The secondary structure of mammalian mitochondrial 16S rRNA molecules: refinements based on a comparative phylogenetic approach / A. Burk, E. J. P. Douzery, M. S. Springer // J. Mammal. Evol. – 2002. – V. 9. – № 3. – P. 225-252.
- Cantatore, P. Organization, structure, and evolution of mammalian mitochondrial genes / P. Cantatore, C. Saccone // Int. Rev. Cytol. – 1987. – V. 108. – P. 149-208.
- Chen, W. J. Repeatability of clades as a criterion of reliability: a case study for molecular phylogeny of Acanthomorpha (Teleostei) with larger number of taxa / W. J. Chen, C. Bonillo, G. Lecointre // Mol. Phylogenet. Evol. – 2003. – V. 26. – № 2. – P. 262-288.

- Chen, W. J. Phylogenetic utility of two existing and four novel nuclear gene loci in reconstructing tree of life of ray-finned fishes: The order Cypriniformes (Ostariophysi) as a case study / W. J. Chen, M. Miya, K. Saitoh, R. L. Mayden // *Gene*. – 2008. – V. 423. – P. 125-134.
- Chow, S. Universal PCR primers for S7 ribosomal protein gene introns in fish / S. Chow, K. Hazama // *Mol. Ecol.* – 1998. – V. 7. – P. 1255-1256.
- Corbella, C. Taxonomy and phylogeny of Lycodinae (Teleostei: Zoarcidae) from the Southern Ocean and Magellan Province / C. Corbella // Doctoral thesis. – Autonomous University of Barcelona. – 2013. – 194 p.
- Cummings, M. P. Magic bullets and golden rules: Data sampling in molecular phylogenetics / M. P. Cummings, A. Meyer // *Zoology*. – 2005. – V. 108. – P. 329-336.
- Dawid, I. B. Evolution of mitochondrial DNA sequences in *Xenopus* / I. B. Dawid // *Dev. Biol.* – 1972. – V. 29. – P. 139-151.
- DeForest, L. G. Development of larval and early juvenile penpoint gunnel (*Apodichthys flavidus*) (family: Pholidae) / L. G. DeForest, M. S. Busby // *Fish. Bull.* – 2006. – V. 104. – P. 476-481.
- Deininger, P. L. Mammalian retroelements / P. L. Deininger, M. A. Batzer // *Genome Research*. – 2002. – V. 12. – P. 1455-1465.
- Dettai, A. In search of nothothenioid (Teleostei) relatives / A. Dettai, G. Lecointre // *Antarct. Sci.* – 2004. – V. 16. – № 1. – P. 71-85.
- Dettai, A. Further support for the clades obtained by multiple molecular phylogenies in the acanthomorph bush / A. Dettai, G. Lecointre // *C. R. Biol.* – 2005. – V. 328. – P. 674-689.
- Dettai, A. New insights into the organization and evolution of vertebrate IRBP genes and utility of IRBP gene sequences for the phylogenetic study of the Acanthomorpha (Actinopterygii: Teleostei) / A. Dettai, G. Lecointre // *Mol. Phylogenet. Evol.* – 2008. – V. 48. – № 1. – P. 258-269.
- Drummond, A. J. BEAST: Bayesian Evolutionary Analysis by Sampling Trees / A. J. Drummond, A. Rambaut // *BMC Evol. Biol.* – 2007. – V. 7. – № 1. – P. 214.
- Drummond, A. J. Bayesian phylogenetics with BEAUti and the BEAST 1.7. / A. J. Drummond, M. A. Suchard, D. Xie, A. Rambaut // *Mol. Biol. Evol.* – 2012. – V. 29. – P. 1969-1973.
- Elson, J. L. Comparative genomics and the evolution of human mitochondrial DNA: assessing the effects of selection / J. L. Elson, D. M. Turnbull, N. Howell // *Am. J. Hum. Genet.* – 2004. – V. 74. – P. 229-238.
- Eschmeyer, W. N. (ed.). Catalog of fishes – version of 10 March 2014 / W. N. Eschmeyer. – 2014. – <http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/>
- Farris, J. S. Estimating phylogenetic trees from distance matrixes / J. S. Farris // *Am. Nat.* – 1970. – V. 106. – P. 645-668.
- Fedorov, V. V. *Lycenchelys remissaria* (Perciformes: Zoarcidae) from the bathyal region of the Pacific ocean shores of Japan / V. V. Fedorov // *Jap. J. Ichthyol.* – 1995. – V. 35. – P. 135-139.

Fedorov, V. V. An annotated catalog of fishlike vertebrates and fishes of the seas of Russia and Adjacent Countries. Part 6. Suborder Zoarcoidei / V. V. Fedorov // J. Ichthyol. – 2004. – Suppl. 1. – V. 44. – P. 73-128.

Felsenstein, J. Evolutionary trees from DNA sequences: a maximum likelihood approach / J. Felsenstein // J. Mol. Evol. – 1981. – V. 17. – P. 368-376.

Felsenstein, J. Confidence limits on phylogenies: an approach using the bootstrap / J. Felsenstein // Evolution. – 1985. – V. 39. – P. 783-791.

Fishes of Japan with pictorial keys to the species / Ed. T. Nakabo. Engl. Edit. – Tokyo : Tokai. Univ. Press, 2002. – V. I-II. – 1749 p.

Fitch, J. E. The marine fish fauna, based primarily on otoliths, of a lower Pleistocene deposit at San Pedro, California (Lacmip 332, San Pedro Sand) / J. E. Fitch // Los Angeles County Museum of Natural History. Contributions in science. – 1967. – № 128. – P. 1-23.

Fitch, W. M. Toward defining the course of evolution: minimum change for a specific tree topology / W. M. Fitch // System. Zoology. – 1971. – V. 20. – P. 406-416.

Follett, W. I. *Esselenia*, a new genus of pricklebacks (Teleostei: Stichaeidae), with two new species from California and Baja California Norte / W. I. Follett, M. E. Anderson // Copeia. – 1990. – № 1. – P. 147-163.

Follett, W. I. *Ernogrammus walkeri*, a new species of prickleback (Pisces: Stichaeidae) from south-central California / W. I. Follett, D. C. Powell. // Copeia. – 1988. – № 1. – P. 135-152.

Foster, P. G. Modeling compositional heterogeneity / P. G. Foster // Systematic Biology. – 2004. – V. 53. – P. 485-495.

Fritzsche, R. A. Development of fishes of the Mid-Atlantic Bight. An atlas of egg, larval and juvenile stage. Fish and Wildlife Service / R. A. Fritzsche. – U. S. Dept. Int. Univ. Maryland Press, 1978. – V. 5. – 340 p.

Fu, C. A multilocus phylogeny of Asian noodlefishes Salangidae (Teleostei: Osmeriformes) with a revised classification of the family / C. Fu, L. Guo, R. Xia, J. Li, G. Lei // Mol. Phylogenet. Evol. – 2012. – V. 62. – № 3. – P. 848-855.

Gadagkar, S. R. Inferring species phylogenies from multiple genes: concatenated sequence tree versus consensus gene tree / S. R. Gadagkar, M. S. Rosenberg, S. Kumar // J. Exp. Zool. Part B: Mol. Dev. Evol. – 2005. – V. 304B. – P. 64-74.

German, D. P. Gut length and mass in herbivorous and carnivorous prickleback fishes (Teleostei: Stichaeidae): ontogenetic, dietary and phylogenetic effects / D. P. German, M. N. Horn // Marine Biology. – 2006. – № 148. – P. 1123-1134.

Ghigliotti, L. Karyotyping and cytogenetic mapping of Atlantic cod (*Gadus morhua* Linnaeus, 1758) / L. Ghigliotti, S. E. Fevolden, C. H. Cheng, I. Babiak, A. Dettai, E. Pisano // Anim. Genet. – 2012. – V. 43. – № 6. – P. 746-752.

Gosline, W. A. The suborders of perciform fishes / W. A. Gosline // Proc. U.S. Natl. Mus. – 1968. – V. 124. – № 3647. – P. 1-78.

- Greenwood, P. H. Phyletic studies of Teleostean fishes with a provisional classification of living forms / P. H. Greenwood, D. E. Rosen, S. H. Weitzman, G. S. Myers // Bull. Amer. Mus. Nat. History. – 1966. – V. 131. – № 4. – P. 339-456.
- Hargrave, P. A. The structure of bovine rhodopsin / P. A. Hargrave, J. H. McDowell, D. R. Curtis, J. K. Wang, E. Juszczak, S. L. Fong, J. K. Rao, P. Argos // Biophys. Struct. Mech. – 1983. – V. 9. – P. 235-244.
- Hart, J. L. Pacific Fishes of Canada / J. L. Hart // Bull. Fish. Res. Board Can. – 1973. – № 180. – P. 1-740.
- Hasegawa, M. Dating of the human ape splitting by a molecular clock of mitochondrial DNA / M. Hasegawa, H. Kishino, T. A. Yano // J. Mol. Evol. – 1985. – V. 22. P. 160-174.
- Hatooka, K. Fam.: Stichaeidae / K. Hatooka // Fishes of Japan with pictorial keys of the species. Ed. T. Nakabo. – Tokyo : Tokai Univ. Press, 2002. – V. 2. – P. 1046-1054.
- Hickerson, M. J. Contrasting Quaternary histories in an ecologically divergent pair of low-dispersing intertidal fish (*Xiphister*) revealed by multi-locus DNA analysis / M. J. Hickerson, C. W. Cunningham // Evolution. – 2005. – V. 59. – P. 344-360.
- Hickerson, M. J. Nearshore fish (*Pholis gunnellus*) persists across the North Atlantic through multiple glacial episodes / M. J. Hickerson, C. W. Cunningham // Mol. Ecol. – 2006. – V. 15. – P. 4095-4107.
- Hilton, E. J. Osteology of the graveldiver *Scytalina cerdale* (Perciformes: Zoarcoidei: Scytalinidae) / E. J. Hilton // J. Morphol. – 2009. – № 270. – P. 1475-1491.
- Hilton, E. J. Osteology of the Quillfish, *Ptilichthys goodei* (Perciformes: Zoarcoidei: Ptilichthyidae) / E. J. Hilton, N. J. Kley // Copeia. – 2005. – № 5. – P. 571-585.
- Hubbard, T. Ensembl 2005 / T. Hubbard, D. Andrews, M. Caccamo et al. // Nucleic Acids Res. – 2005. – V. 33. – P. 447-453.
- Hubert, N. Identifying Canadian Freshwater Fishes through DNA Barcodes / N. Hubert, R. Hanner, E. Holm et al. // PLoS ONE. – 2008. – V. 3. № 6. – e2490.
- Huelsenbeck, J. P. Is a Felsenstein zone a fly trap? / J. P. Huelsenbeck // Syst. Biol. – 1997. – V. 46. – № 1. – P. 69-74.
- Huelsenbeck, J. P. Bayesian inference of phylogeny and its impact on evolutionary biology / J. P. Huelsenbeck, F. Ronquist, R. Nielsen // Science. – 2001. – V. 294. – P. 2310-2314.
- Imamura, H. Demise of the Scorpaeniformes (Actinopterygii: Percomorpha): an alternative phylogenetic hypothesis / H. Imamura, M. Yabe // Bull. Fish. Sci. Hokkaido Univ. – 2002. – V. 53. – № 3. – P. 107-128.
- Inoue, J. G. The mitochondrial genome of the Indonesian coelacanth *Latimeria menadoensis* (Sarcopterygii: Coelacanthiformes) and divergence time estimated between the two coelacanths / J. G. Inoue, M. Masaki, B. Vankatesh, M. Nishida // Gene. – 2005. – V. 349. – P. 227-235.
- Irwin, D. M. Evolution of the cytochrome b of mammals / D. M. Irwin, T. D. Kocher, A. C. Wilson // J. Mol. Evol. – 1991. – V. 32. – P. 128-144.

Jaillon, O. Genome duplication in the teleost fish *Tetraodon nigroviridis* reveals the early vertebrate proto-karyotype / O. Jaillon, J. M. Aury, F. Brunet et al. // *Nature*. – 2004. – V. 431. – P. 946-957.

Janko, K. Multilocus analyses of an Antarctic fish species flock (Teleostei, Notothenioidei, Trematominae): phylogenetic approach and test of the early-radiation event / K. Janko, C. Marshall, Z. Musilova, J. Van Houdt, A. Couloux, C. Cruaud, G. Lecointre // *Mol. Phylogenet. Evol.* – 2011. – V. 60. – P. 305-316.

Jenner, R. A. Accepting partnership by submission? Morphological phylogenetics in a molecular millennium / R. A. Jenner // *Syst. Biol.* 2004. – V. 53. – P. 333-342.

Jobb, G. TREEFINDER version of March 2011 / G. Jobb // Munich, Germany, 2011. – Distributed by the author at www.treefinder.de.

Johnstone, K. A. Biodiversity genomics for species at risk: patterns of DNA sequence variation within and among complete mitochondrial genomes of three species of wolffish (*Anarhichas* spp.) / K. A. Johnstone, H. D. Marshall, S. M. Carr // *Can. J. Zool.* – 2007. – V. 85. – P. 151-158.

Jordan, D. S. The genera of fishes and a classification of fishes / D. S. Jordan. – Stanford, California : Stanford University Press, 1963. – 800 p.

Jordan, D. S. The fishes of North and Middle America: a descriptive catalogue of the species of fish-like vertebrates found in the waters of North America north of the Isthmus of Panama / D. S. Jordan, B. W. Evermann // Part III. *Bull. U. S. Natl. Mus.* – 1898. – № 47. – P. 2183-3136.

Jordan, D. S. Description of two new species of fishes, *Ascelichthys rhodorus* and *Scytalina cerdale*, from Neah Bay, Washington Territory / D. S. Jordan, C. H. Gilbert // *Proc. U. S. Natl. Mus.* – 1880. – V. 3. – № 144. – P. 264-268.

Jukes, T. N. Evolution of protein molecules / T. N. Jukes, C. R. Cantor // In: *Mammalian protein metabolism*. Ed. H. H. Munro. – New York : Academic Press, 1969. – V. 3. – P. 21-132.

Kamada, F. A genome-wide association study identifies RNF213 as the first Moyamoya disease gene / F. Kamada, Y. Aoki, A. Narisawa et al. // *J. Hum. Genet.* – 2011. – V. 56. – P. 34-40.

Kapitonov, V. V. RAG1 core and V(D)J recombination signal sequences were derived from Transib transposons / V. V. Kapitonov, J. Jurka // *PLoS Biology*. – 2005. – V. 3. – № 6. – P. 998-1011.

Kartavtsev, Y. P. Cytochrome b (Cyt-b) gene sequences analysis in six flatfish species (Pisces, Pleuronectidae), with phylogenetic and taxonomic insights / Y. P. Kartavtsev, T.-J. Park, K. A. Vinnikov, V. N. Ivankov, S. N. Sharina, J.-S. Lee // *Mar. Biol.* – 2007. – V. 152. – № 4. – P. 757-773.

Kartavtsev, Y. P. Molecular phylogenetics of pricklebacks and other percoid fishes from the Sea of Japan / Y. P. Kartavtsev, S. N. Sharina, T. Goto, A. A. Balanov, N. Hanzawa // *Aquatic Biol.* – 2009. – V. 8. – P. 95-103.

Katayama, M. A new ophidioid fish from Toyama Bay / M. Katayama // *Zool. Mag. Tokyo*. – 1941. – V. 53. – № 12. – P. 593-594.

Kawahara, R. Interrelationships of the 11 gasterosteiform families (sticklebacks, pipefishes, and their relatives): A new perspective based on whole mitogenome sequences from 75 higher teleosts / R. Kawahara, M. Miya, K. Mabuchi et al. // Mol. Phylogenet. Evol. – 2008. – V. 46. – P. 224-236.

Kiernan, A. M. Systematics and zoogeography of the ronquils, family Bathymasteridae (Teleostei: Perciformes). Ph. D. thesis / A. M. Kiernan. – Seattle : University of Washington, 1990. – 190 p.

Kimura, M. A simple method for estimating evolutionary rate of base substitutions through comparative studies of nucleotide sequences / M. Kimura // J. Mol. Evol. – 1980. – V. 16. – P. 111-120.

Kimura, S. *Zoarchias microstomus*, a new stichaeid fish from northeastern China / S. Kimura, Z.-Q. Jiang. // Jpn. J. Ichthyol. – 1995. – V. 42. – № 2. – P. 115-119.

Kimura, S. Descriptions of two new Pricklebacks (Perciformes: Stichaeidae) from Japan / S. Kimura, A. Sato // Bull. Natl. Mus. Nat. Sci. – 2007. – Ser. A. – Suppl. 1. – P. 67-79.

Kishino, H. Evaluation of the maximum likelihood estimate of the evolutionary tree topologies from DNA sequence data, and the branching order in Hominoidea / H. Kishino, M. Hasegawa // J. Mol. Evol. – 1989. – V. 29. – P. 170-179.

Kishino, H. Maximum likelihood inference of protein phylogeny and the origin of chloroplasts / H. Kishino, T. Miyata, M. Hasegawa // J. Mol. Evol. – 1990. – V. 31. – P. 151-160.

Kocher, T. D. Dynamics of mitochondrial DNA evolution in animals / T. D. Kocher, W. K. Thomas, A. Meyer, S. V. Edwards, S. Pääbo, F. X. Villablanca, A. C/ Wilson // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. – 1989. – V. 86. – P. 6196-6200.

Kodama, Y. The population history of the deep-sea demersal fish *Bothrocara hollandi* in the Japan Sea revealed by tandem repeat units in the mitochondrial non-coding region / Y. Kodama, S. Kojima // Plankton Benthos Res. – 2009. – № 4. – V. 3. – P. 115-119.

Kodama, Y. Deviation age of a deep-sea demersal fish, *Bothrocara hollandi*, between the Japan Sea and the Okhotsk Sea / Y. Kodama, T. Yanagimoto, G. Shinohara, I. Hayashi, S. Kojima // Mol. Phylogenet. Evol. – 2008. – V. 49. – P. 682-687.

Krueck, N. C. Multi-gene barcoding to discriminate sibling species within a morphologically difficult fish genus (*Sillago*) / N. C. Krueck, I. R. Tibbetts, R. D. Ward, J. W. Johnson, W. K. W. Loh, J. R. Ovenden // Fish. Res. – 2013. – V. 143. – P. 39-46.

Kuhn, K. Phylogeny of *Trematomus* (Notothenioidei: Nototheniidae) inferred from mitochondrial and nuclear gene sequences / K. Kuhn, T. J. Near // Antarctic Science. – 2009. – V. 21. – P. 565-570.

Kwun, H. J. Molecular phylogeny and new classification of the genera *Eulophias* and *Zoarchias* (PISCES, Zoarcoidei) / H. J. Kwun, J.-K. Kim // Mol. Phylogenet. Evol. – 2013. – V. 69 (3). – P. 787-795.

Lamb, J. C. The role of DNA sequence in centromere formation / J. C. Lamb, J. A. Birchler // Genome Biology. – 2003. – V. 4. – № 5. – P. 214.

- Lautredou, A. C. New nuclear markers and exploration of the relationships among Serraniformes (Acanthomorpha, Teleostei): the importance of working at multiple scales / A. C. Lautredou, H. Motomura, C. Gallut, C. Ozouf-Costaz, C. Cruaud, G. Lecointre, A. Dettai // *Mol. Phylogenet. Evol.* – 2013. – V. 67. – № 1. – P. 140-155.
- Lavoue, S. Phylogenetic utility of the first two introns of the S7 ribosomal protein gene in African electric fishes (Mormyroidea: Teleostei) and congruence with other molecular markers / S. Lavoue, J. P. Sullivan, C. D. Hopkins // *Biol. J. Linnean Soc.* – 2003. – V. 78. – P. 273-292.
- Lê, H. L. V. Phylogénie moléculaire préliminaire des “poissons” basée sur l'analyse de séquences d'ARN ribosomique 28S / H. L. V. Lê, R. Perasso, R. Billard // *C. R. Acad. Sci. Paris.* – 1989. – V. 309. – P. 493-498.
- Leache, A. D. Molecular systematic of the Eastern Fence Lizard (*Sceloporus undulatus*): a comparison of parcimony, likelihood, and Bayesian approaches / A. D. Leache, T. W. Reeder // *Syst. Biol.* – 2002. – V. 51 (1). – P. 44-68.
- Leim, A. H. Fishes of the Atlantic Coast of Canada / A. H. Leim, W. B. Scott // *Bull. Fish. Res. Bd. Canada.* – 1966. – № 155. – 485 p.
- Li, B. RNF213, a new nuclear marker for acanthomorph phylogeny / B. Li, A. Dettai, C. Cruaud, A. Couloux, M. Desoutter-Meniger, G. Lecointre // *Mol. Phylogenet. Evol.* – 2009. – V. 50. – P. 345-363.
- Li, C. Optimal data partitioning and a test case for ray-finned fishes (Actinopterygii) based on ten nuclear loci / C. Li, G. Lu, G. Orti // *Syst. Biol.* – 2008. – V. 57 (4). – P. 519-539.
- Liu, W. Identification of RNF213 as a susceptibility gene for moyamoya disease and its possible role in vascular development / W. Liu, D. Morito, S. Takashima et al. // *PLoS One.* – 2011. – V. 6. – e22542.
- Lockhart, P. J. Recovering evolutionary trees under a more realistic model of sequence evolution / P. J. Lockhart, M. A. Steel, M. D. Hendy, D. Penny // *Mol. Biol. Evol.* – 1994. – V. 11. – P. 605-612.
- Lopes, J. A. Esociform Phylogeny / J. A. Lopes, W.-J. Chen, G. Orti // *Copeia.* – 2004. – № 3. – P. 449-464.
- Lunt, D. H. The insect cytochrome oxidase I gene: evolutionary patterns and conserved primers for phylogenetic studies / D. H. Lunt, D. X. Zhang, J. M. Szymura, G. M. Hewitt // *Insect Molecular Biology.* – 1996. – V. 5. – P. 153-65.
- Machida, Y. *Pyrolycus manusanus*, a new genus and species of deep-sea eelpout from a hydrothermal vent field in the Manus Basin, Papua New Guinea (Zoarcidae, Lycodinae) / Y. Machida, J. Hashimoto // *Ichthyol. Res.* – 2002. – V. 49. – P. 1-6.
- Makushok, V. M. Stichaeidae, Lumpenidae / V. M. Makushok // In: Check-list of the fishes of the north-eastern Atlantic and of the Mediterranean. – Paris : Unesco, 1973. – V. 1. – P. 532-533, 536-539.
- Maniatis, T. Molecular cloning, a laboratory manual / T. Maniatis, E. F. Fritsch, J. Sambrook. – New York : Cold Spring Harbor Laboratory, 1982. – 480 p.

- Markevich, A. I. A new species of prickleback *Ernogrammus zhirmunskii* (Acanthopterygii: Perciformes: Stichaeidae) from the Sea of Japan, Russia / A. I. Markevich, V. E. Kharin // Zootaxa. – 2011. – № 2814. – P. 59-66.
- Matallanas, J. Description of *Gosztomyia antarctica*, a new genus and species of Zoarcidae (Teleostei: Perciformes) from the Antarctic Ocean / J. Matallanas // Polar Biol. – 2009 a. – V. 32. – № 1. – P. 15-19.
- Matallanas, J. Description of a new genus and species of zoarcid fish, *Bellingshausenia olasoi*, from the Bellingshausen Sea (Southern Ocean) / J. Matallanas // Polar Biol. – 2009 b. – V. 32. – № 6. – P. 873-878.
- Matallanas, J. Description of two new genera, *Santelmoa* and *Bentartia* and two new species of Zoarcidae (Teleostei: Perciformes) from the Southern Ocean / J. Matallanas // Polar Biol. – 2010. – V. 33. – № 5. – P. 659-672.
- Matallanas, J. Redescription of *Iluocoetes* Jenyns, 1842, proposal of a new genus, *Argentinolycus*, for *Iluocoetes elongatus* (Smitt, 1898) and description of *Patagolycus melastomus*, gen. et sp. nov. (Teleostei, Zoarcidae) / J. Matallanas, C. Corbella // Zootaxa. – 2012. – № 3296. – P. 1-18.
- Matallanas, J. Description of two new species of Santelmoa, *Santelmoa fusca* sp. nov. and *Santelmoa antarctica* sp. nov. (Teleostei, Zoarcidae) / J. Matallanas, C. Corbella, P. R. Møller // Polar Biology. – 2012. – № 9. – P. – 1395-1405.
- Matarese, A. C. Laboratory guide to early life history stages of northeast Pacific fishes / A. C. Matarese, A. W. Jr. Kendall, D. M. Blood, B. M. Vinter. – NOAA Tech. Rep. NMFS 80, 1989. – 652 p.
- Matsubara, K. A new ophidioid fish found in Japan / K. Matsubara // Dobutsugaku Zasshi [Zool. Mag. Tokyo]. – 1936. – V. 48. – № 7. – P. 382-384.
- Matsubara K. Fish morphology and hierarchy / K. Matsubara. – Tokyo : Ishizaki Shoten, 1955. – 1605 p.
- Matsubara, K. On an ophidioid fish, *Petroschmidtia* Katayama, with some remarks on the genus *Petroschmidtia* / K. Matsubara, T. Iwai // Bull. Jap. Soc. Sci. Fish. – 1951. – V. 16. – № 2. – P. 104-111.
- McAllister, D. E. Evolution of branchiostegal rays and classification of Teleostome fishes / D. E. McAllister // Bull. Nat. Mus. Can. – 1968. – № 221. – 239 p.
- McAllister, D. E. Placement of the prowfishes, Zaproridae, in the superfamily Stichaeoidea / D. E. McAllister, R. J. Kresja // Nat. Hist. Pap. Natl. Mus. Can. – 1961. – № 2. – P. 1-4.
- Mecklenburg, C. W. Family Pholidae Gill, 1893 gunnels / C. W. Mecklenburg // Calif. Acad. Sci. Annotated Checklist of Fishes. – 2003 a. – № 6. – 11 p.
- Mecklenburg, C. W. Family Bathymasteridae Jordan et Gilbert, 1883 ronquils / C. W. Mecklenburg // Calif. Acad. Sci. Annotated Checklist of Fishes. – 2003 b. – № 7. – 4 p.

- Mecklenburg, C. W. Family Anarhichadidae Bonaparte, 1846 wolffishes / C. W. Mecklenburg // Calif. Acad. Sci. Annotated Checklist of Fishes. – 2003 c. – № 10. – 6 p.
- Mecklenburg, C. W. Family Cryptacanthodidae Gill, 1861 wrymouth / C. W. Mecklenburg // Calif. Acad. Sci. Annotated Checklist of Fishes. – 2003 d. – № 8. – 4 p.
- Mecklenburg, C. W. Family Ptilichthyidae Jordan and Gilbert 1883–quillfishes / C. W. Mecklenburg // Calif. Acad. Sci. Annotated Checklists of Fishes. – 2003 e. – № 12. – 3 p.
- Mecklenburg, C. W. Family Zaproridae Jordan and Evermann 1898–prowfishes / C. W. Mecklenburg // Calif. Acad. Sci. Annotated Checklists of Fishes. – 2003 f. – № 13. – 3 p.
- Mecklenburg, C. W. Family Scytalinidae Jordan and Evermann 1898–graveldivers / C. W. Mecklenburg // Calif. Acad. Sci. Annotated Checklists of Fishes. – 2003 g. – № 11. – 3 p.
- Mecklenburg, C. W. Fishes of Alaska / C. W. Mecklenburg, T. A. Mecklenburg, L. K. Thorsteinson. – Bethesda, Maryland : American Fisheries Society, 2002. – 1037 p.
- Mecklenburg, C. W. Biodiversity of arctic marine fishes: taxonomy and zoogeography / C. W. Mecklenburg, P. R. Møller // Mar. Biodiv. – 2011. – V. 41. – P. 109-140.
- Mecklenburg, C. W. Family Stichaeidae Gill, 1864 pricklebacks / C. W. Mecklenburg, B. A. Sheiko // Calif. Acad. Sci. Annotated Checklist of Fishes. – 2004. – № 35. – P. 1-36.
- Meyer, A. Evolution of mitochondrial DNA in fishes / A. Meyer // Biochemistry and molecular biology of fishes. – 1993. – V. 2. – P. 1-38.
- Meyer, A. From 2R to 3R: evidence for a fish-specific genome duplication (FSGD) / A. Meyer, Y. Van de Peer // Bioessays. – 2005. – V. 27. – P. 937-945.
- Miki, T. New genus and species of the family Stichaeidae from Hokkaido, Japan / T. Miki // Jpn. J. Ichthyol. – 1985. – V. 32. – № 2. – P. 137-142.
- Miki, T. *Neolumpenus unocellatus*, a new genus and species of stichaeid fish from Japan / T. Miki, S. Kanamaru, K. Amaoka // Jpn. J. Ichthyol. – 1987. – V. 34. – № 2. – P. 128-134.
- Miki, T. New and rare stichaeid fishes from the Okhotsk Sea / T. Miki, S. Maruyama // Jpn. J. Ichthyol. – 1986. – V. 32. – № 4. – P. 400-408.
- Miki, T. Rare stichaeid fish, *Pseudalectrias tarasovi* (Popov), from Japan and its larvae and juveniles / T. Miki, H. Yoshida, K. Amaoka // Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ. – 1987. – V. 38. – № 1. – P. 1-13.
- Milner, A. R. C. Late pleistocene vertebrates along the northwestern margin of the Champlain Sea / A. R. C. Milner, M. J. Ryan // Field Trip Guidebook for 66th Annual Meeting of the Society of Vertebrate Paleontology. – 2006. – Ottawa, Ontario, Canada. – 43 p.
- Mincarone, M. M. A new genus and species of eelpout (Teleostei: Zoarcidae) from Brazil / M. Mincarone, M. E. Anderson // Zootaxa. – 2008. – V. 1852. – P. 65-68.
- Miya, M. Mitochondrial genome and a nuclear gene indicate a novel phylogenetic position of deep-sea tube-eye fish (Stylephoridae) / M. Miya, N. I. Holcroft, T. P. Satoh, M. Yamaguchi, M. Nishida, E. O. Wiley // Ichthyol. Res. – 2007. – V. 54. – P. 323-332.

Miya, M. Use of mitogenomic information in teleostean molecular phylogenetics: a tree-based exploration under the maximum-parsimony optimality criterion / M. Miya, M. Nishida // Mol. Phylogenet. Evol. – 2000. – V. 17. – P. 437-455.

Miya, M. Evolutionary history of anglerfishes (Teleostei: Lophiiformes): a mitogenomic perspective / M. Miya, T. W. Pietsch, J. W. Orr, R. J. Arnold, Y. P. Satoh, A. M. Shedlock, H.-C. Ho, M. Shimazaki, M. Yabe, M. Nishida // BMC Evol. Biol. – 2010. – V. 10. – P. 58-84.

Miya, M. Major patterns of higher teleostean phylogenies: a new perspective based on 100 complete mitochondrial DNA sequences / M. Miya, H. Takeshima, H. Endo, N. B. Ishiguro, J. G. Inoue, T. Mukai, T. P. Satoh, M. Yamaguchi, A. Kawaguchi, K. Mabuchi, S. M. Shirai, M. Nishida // Mol. Phylogenet. Evol. – 2003. – V. 26. – P. 121-138.

Møller, P. R. Assignment of *Lycodes microcephalus* Jensen, 1902 to *Pachycara* Zugmayer, 1911 (Teleostei: Zoarcidae) / P. R. Møller, M. E. Anderson // Cybium. – 2000. – V. 24. – P. 61-65.

Møller, P. R. Phylogeny of the eelpout genus *Lycodes* (Pisces, Zoarcidae) as inferred from mitochondrial cytochrome b and 12S rDNA / P. R. Møller, P. Gravlund // Mol. Phylogenet. Evol. – 2003. – V. 26. – P. 369-388.

Near, T. J. Rapid allopatric speciation in logperch darters (Percidae: Percina) / T. J. Near, M. F. Benard // Evolution. – 2004. – V. 58 (12). – P. 2798-2808.

Near, T. J. Phylogenetic investigations of Antarctic notothenioid fishes (Perciformes: Notothenioidei) using complete gene sequences of the mitochondrial encoded 16S rRNA / T. J. Near, J. J. Pesavento, C. H. Cheng // Mol. Phylogenet. Evol. – 2004. – V. 32. – № 3. – P. 881-891.

Nei, M. Molecular evolutionary genetics / M. Nei. – New York : Columbia Univ. Press, 1987. – 512 p.

Nei, M. Molecular Evolution and Phylogenetics / M. Nei, S. Kumar. – New York : Oxford University Press, 2000. – 333 p.

Nelson, J. S. Fishes of the world. 2nd edition / J. S. Nelson. – New York : John Wiley & Sons, 1984. – 523 p.

Nelson, J. S. Fishes of the world. 3rd edition / J. S. Nelson. – New York : John Wiley & Sons, 1994. – 600 p.

Nelson, J. S. Fishes of the world. 4th edition / J. S. Nelson. – New York : John Wiley & Sons, 2006. – 601 p.

Ohno, S. Evolution by gene duplication / S. Ohno. – New York : Springer-Verlag, 1970. – 160 p.

Orti, G. Phylogeny of the ray-finned fish (Actinopterygii): Analysis of more than 500 RAG-1 exon 3 sequences / G. Orti, W. J. Chen, A. Mahon et al. // American Society of Ichthyologists and Herpetologists, Abstracts of Annual Meeting. – 2005. – ASIH, Tampa, Florida, USA.

Orti, G. Patterns of nucleotide change in mitochondrial ribosomal RNA genes and the phylogeny of Piranhas / G. Orti, P. Petry, J. I. R. Porto et al. // J. Mol. Evol. – 1996. – V. 42. – № 2. – P. 169-182.

Peden, A. E. A systematic review of the fish genus *Lycodapus* (Zoarcidae) with descriptions of two new species / A. E. Peden, M. E. Anderson // Can. J. Zool. – 1978. – V. 56. – P. 1925-1961.

Peden, A. E. *Lycodapus* (Pisces: Zoarcidae) of eastern Bering Sea and nearby Pacific Ocean, with three new species and revised key to the species / A. E. Peden, M. E. Anderson // Can. J. Zool. – 1981. – V. 59. – P. 667-678.

Pérez-Rodríguez, R. Phylogenetic relationships and biogeography of the genus *Algansea* Girard (Cypriniformes: Cyprinidae) of central Mexico inferred from molecular data / R. Pérez-Rodríguez, O. Domínguez-Domínguez, G. Pérez Ponce de León, I. Doadrio // BMC Evol. Biol. – 2009. – V. 9. – P. 223-264.

Pesole, G. Nucleotide substitution rate of mammalian mitochondrial genomes / G. Pesole, C. Gissi, A. De Chirico, C. Saccone // J. Mol. Evol. – 1999. – V. 48. – P. 427-434.

Phillips, M. J. Genome-scale phylogeny and the detection of systematic biases / M. J. Phillips, F. Delsuc, D. Penny // Mol. Biol. Evol. – 2004. – V. 21. – P. 1455-1458.

Phylogenetic handbook. A practical approach to phylogenetic analysis and hypothesis testing. Ed. Lemey Ph., Salemi M., Vandamme A.-M. – UK : Cambridge University Press, 2011. – 723 p.

Posada, D. Modeltest: testing the model of DNA substitution / D. Posada, K. A. Crandall // Bioinformatics. – 1998. – V. 14. – P. 817-818.

Posner, M. *Kasatkia seigeli*: a new species of stichaeid (Perciformes: Stichaeidae) from California / M. Posner, R. J. Lavenberg. // Copeia. – 1999. – № 4. – P. 1035-1040.

Rambaut, A. Tree Figure Drawing Tool. Version 1.4 / A. Rambaut // Institute of Evolutionary Biology, University of Edinburgh. – 2012. – <http://tree.bio.ed.ac.uk/software/figtree>.

Rambaut, A. MCMC Trace Analysis Tool. Version 1.5 / A. Rambaut, M. Suchard, A. Drummond // Institute of Evolutionary Biology, University of Edinburgh. – 2009. – <http://tree.bio.ed.ac.uk/software/tracer>.

Rasmussen, R. S. DNA barcoding of commercially important salmon and trout species (*Oncorhynchus* and *Salmo*) from North America / R. S. Rasmussen, M. T. Morrissey, P. D. N. Hebert // J. Agric. Food Chem. – 2009. – V. 57. – № 18. – P. 8379-8385.

Ratnasingham, S. BOLD: the barcode of life data system (www.barcodinglife.org) / S. Ratnasingham, P. D. N. Hebert // Mol. Ecol. Notes. – 2007. – V. 7. – № 3. – P. 355-364.

Reed, D. L. Molecular systematics of the Jacks (Perciformes : Carangidae) based on mitochondrial cytochrome b sequences using parsimony, likelihood, and Bayesian approaches / D. L. Reed, K. E. Carpenter, M. J. de Gravelle // Mol. Phylogenet. Evol. – 2002. – V. 23. – № 3. – P. 513-524.

Regan, C. T. The classification of the Blennioid Fish / C. T. Regan // Ann. Mag. Nat. Hist. – 1912. – Ser. 8. – V. 10. – P. 265-280.

Roa-Varon, A. Phylogenetic relationships among families of Gadiformes (Teleostei, Paracanthopterygii) based on nuclear and mitochondrial data / A. Roa-Varon, G. Orti // Mol. Phylogenet. Evol. – 2009. – V. 52. – P. 688-704.

Ronquist, F. MRBAYES 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models / F. Ronquist, J. P. Huelsenbeck // Bioinformatics. 2003. – V. 19. – P. 1572-1574.

- Ruiz-Pesini, E. Effects of purifying and adaptive selection on regional variation in human mtDNA / E. Ruiz-Pesini, D. Mishmar, M. Brandon, V. Procaccio, D. C. Wallace // *Science*. – 2004. – V. 303. – P. 223–226.
- Saccone, C. Evolutionary genomics in Metazoa: the mitochondrial DNA as a model system / C. Saccone, C. De Giorgi, C. Gissi, G. Pesole, A. Reyes // *Gene*. – 1999. – V. 238. – № 1. – P. 195-209.
- Saitoh, K. Mitogenomic evolution and interrelationships of the Cypriniformes (Actinopterygii: Ostariophysi): the first evidence toward resolution of higher-level relationships of the world's largest freshwater fish clade based on 59 whole mitogenome sequences / K. Saitoh, T. Sado, R. L. Mayden, N. Hanzawa, K. Nakamura, M. Nishida, M. Miya // *J. Mol. Evol.* – 2006. – V. P. – 826-841.
- Saitou, N. The neighbor-joining method: a new method for reconstructing phylogenetic trees / N. Saitou, M. Nei // *Mol. Biol. Evol.* – 1987. – V. 4. – № 4. – P. 406-425.
- Sakai, H. Phylogenetic and taxonomic relationships of northern far eastern phoxin minnows, *Phoxinus* and *Rhynchocypris* (Pisces, Cyprinidae) as inferred from allozyme and mitochondrial 16S rRNA sequence analyses / H. Sakai, Y. Ito, S. V. Shedko et al. // *Zool. Sci.* – 2006. – V. 23. – P. 323-331.
- Sanchez, S. Molecular and morphological phylogenies of the Antarctic teleostean family Nototheniidae, with emphasis on the Trematominae / S. Sanchez, A. Dettai, C. Bonillo, C. Ozouf-Costaz, B. Detrich, G. Lecointre // *Polar Biol.* – 2007. – V. 30. – P. 155-166.
- Santini, F. A multilocus molecular phylogeny of boxfishes (Acanthaceae, Ostraciidae; Tetraodontiformes) / F. Santini, L. Sorenson, T. Marcroft, A. Dornburg, M.E. Alfaro // *Mol. Phylogenet. Evol.* – 2013. – V. 66. – № 1. – P. 153-160.
- Sasaki, T. Genetic divergence and phylogenetic independence of Far Eastern species in subfamily Leuciscinae (Pisces: Cyprinidae) inferred from mitochondrial DNA analyses / T. Sasaki, Y. P. Kartavtsev, S. N. Chiba et al. // *Genes Genet. Syst.* – 2007. – V. 82. – P. 329-340.
- Scott, W. B. Atlantic fishes of Canada / W. B. Scott, M. G. Scott. – Can. Bull. Fish. Aquat. Sci. – 1988. – № 219. – 731 p.
- Scotland, R. W. Phylogeny reconstruction: the role of morphology / R. W. Scotland, R. G. Olmstead, J. R. Bennett // *Syst. Biol.* – 2003. – V. 52. – P. 539-548.
- Shimodaira, H. An approximately unbiased test of phylogenetic tree selection / H. Shimodaira // *Syst. Biol.* – 2002. – V. 51. – P. 492-508.
- Shimodaira, H. Multiple comparisons of log-likelihood with applications to phylogenetic inference / H. Shimodaira, M. Hasegawa // *Mol. Biol. Evol.* – 1999. – V. 16. – P. 1114-1116.
- Shinohara, G. *Japonolycodes*, a new genus for *Davidjordania abei* Matsubara, 1936 (Pisces: Zoarcidae) / G. Shinohara, H. Sakurai, Y. Machida // *Mar. Freshwater Res.* – 2002. – V. 53. – № 2. – P. 297-301.
- Shinohara, G. *Magadania skopetsi*, a new genus and species of Zoarcidae (Teleostei: Perciformes) from the Sea of Okhotsk / G. Shinohara, M. V. Nazarkin, I. A. Chereshevnev // *Ichthyological Research*. – 2004. – V. 51. – P. 137-145.

- Shinohara, G. *Magadanichthys*, a replacement name for the zoarcid fish genus *Magadania* (Actinopterygii: Perciformes), with notes on new specimens from Russia / G. Shinohara, M. V. Nazarkin, M. Yabe, I. A. Chereshevnev // Species Diversity. – 2006. – V. 11. – P. 93-97.
- Shinohara, G. *Ericandersonia sagamia*, a new genus and species of deep-water eelpouts (Perciformes: Zoarcidae) from Japan / G. Shinohara, H. Sakurai // Ichthyol. Res. – 2006. – V. 53. – № 2. – P. 172-178.
- Shinohara, G. Preliminary list of the deep-sea fishes of the Sea of Japan / G. Shinohara, A. M. Shirai, M. V. Nazarkin, M. Yabe // Bull. Nat. Mus. Nat. and Science. – 2011. – Ser. A. – V. 37. – № 1. – P. 35-62.
- Shinohara, G. A new genus and species of prickleback (Perciformes: Stichaeidae) from Japan / G. Shinohara, M. Yabe // Ichthyol. Res. – 2009. – V. 56. – № 4. – P. 394-399.
- Shiogaki, M. A review of the genera *Pholidapus* and *Opisthocentrus* (Stichaeidae) / M. Shiogaki // Jap. J. Ichthyol. – 1984. – V. 31. – № 3. – P. 213-224.
- Shiogaki, M. A new stichaeid fish of the genus *Alectrias* from Mutsu Bay, northern Japan / M. Shiogaki // Jap. J. Ichthyol. – 1985. – V. 32. – № 3. – P. 305-315.
- Slechtova, V. Families of Cobitoidea (Teleostei; Cypriniformes) as revealed from nuclear genetic data and the position of the mysterious genera *Barbucca*, *Psilorhynchus*, *Serpenticobitis* and *Vaillantella* / V. Slechtova, J. Bohlen, H. H. Tan // Mol. Phylogenet. Evol. – 2007. – V. 44. – P. 1358-1365.
- Smith, N. D. Morphology's role in phylogeny reconstruction: perspectives from paleontology / N. D. Smith, A. H. Turner // Syst. Biol. – 2005. – V. 54. – P. 166-173.
- Smith, W. L. Casting the Percomorph net widely: the importance of broad taxonomic sampling in the search for the placement of serranid and percoid fishes / W. L. Smith, M. T. Craig // Copeia. – 2007. – V. 1. – P. 35-55.
- Smith, W. L. Polyphyly of the mail-cheeked fishes (Teleostei: Scorpaeniformes): evidence from mitochondrial and nuclear sequence data / W. L. Smith, W. C. Wheeler // Mol. Phylogenet. Evol. – 2004. – V. 32. – № 2. – P. 627-646.
- Smith, W. L. Venom evolution widespread in fishes: a phylogenetic road map for the bioprospecting of piscine venoms / W. L. Smith, W. C. Wheeler // J. Hered. – 2006. – V. 97. – № 3. – P. 206-217.
- Sneath, P. H. A. Numerical taxonomy: the principles and practice of numerical classification / P. H. A. Sneath, R. R. Sokal. – San Francisco : Freeman, 1973. – 573 p.
- Soldatov, V. On a new genus and three new species of Zoarcidae / V. Soldatov, G. Lindberg // Ежегодн. Зоол. Муз. АН СССР. – 1928. – Т. 30. – Вып. 1. – С. 39-42.
- Springer, V. G. Definition of the suborder Blennioidei and included families (Pisces: Perciformes) / V. G. Springer // Bull. Mar. Sci. – 1993. – V. 52. – P. 472-495.
- Springer, V. G. Catalog of type specimens of recent fishes in National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, 8: Suborder Zoarcoidei (Anarhichadidae, Bathymasteridae, Pholidae,

Ptilichthyidae, Scitalinidae, Stichaeidae, Zoarcidae) / V. G. Springer, M. E. Anderson // Smithsonian Contributions to Zoology. – 1997. – № 589. – 27 p.

Stankovic, A. Polyphyly of Scorpaeniformes and Perciformes: new evidence from the study of Notothenioid's mitochondrial and nuclear rDNA sequence data / A. Stankovic, K. Spalik, P. Golik et al. // J. Ichthyol. – 2005. – V. 45. – № 1. – S171-S182.

Stefanni, S. Phylogeography and demographic history of the deep-sea fish, *Aphanopus carbo* (Lowe, 1839), in the NE Atlantic: vicariance followed by secondary contact or speciation? / S. Stefanni, H. Knutsen // Mol. Phylogenet. Evol. – 2007. – V. 42. – P. 38-46.

Stefanni, S. Molecular insights indicate that *Pachycara thermophilum* (Geistdoerfer, 1994) and *P. saldanhai* (Biscoito and Almeida, 2004) (Perciformes: Zoarcidae) from the Mid-Atlantic Ridge are synonymous species / S. Stefanni, F. M. Porteiro, R. Bettencourt, P.J. Gavaia, R. S. Santos // Mol. Phylogenet. Evol. – 2007. – V. 45. – P. 423-426.

Stefanni, S. Mitochondrial DNA phylogeography reveals the existence of an Evolutionary significant unit of the sand goby *Pomatoschistus minutus* in the Adriatic (Eastern Mediterranean) / S. Stefanni, J. L. Thorley // Mol. Phylogenet. Evol. – 2003. – V. 28. – P. 601-609.

Steinke, D. DNA barcoding fishes of the Canadian Pacific / D. Steinke, T. S. Zemlak, H. Gavin, P. D. N. Hebert // Mar. Biol. – 2009. – V. 156. – № 12. – P. 2641-2647.

Stepien, C. A. The evolution of Blennioid fishes based on an analysis of mitochondrial 12S rDNA / C. A. Stepien, A. K. Dillon, M. J. Brooks, K. L. Chase, A. N. Hubers // In: Molecular systematics of fishes. Eds. T. D. Kocher, C. A. Stepien. – San Diego, California, USA : Academic Press, 1997. – P. 245-270.

Stevenson, D. E. The ronquils: a review of the North Pacific fish family Bathymasteridae (Actinopterygii: Perciformes: Zoarcoidei) / D. E. Stevenson, A.C. Matarese // Proceeding Biol. Soc. Washington. – 2005. – V. 118 (2). – P. 367-406.

Stille, J. Long-branch attraction and the rDNA model of early eukaryotic evolution / J. Stiller, B. Hall // Mol. Biol. Evol. – 1999. – V. 16. – № 9. – P. 1270-1279.

Stoddard, K. M. A phylogenetic analysis of some prickleback fishes (Teleostei, Stichaeidae, Xiphisterinae) from the North Pacific Ocean / K. M. Stoddard. M.A. thesis. – Fullerton : California State University, 1985. – 88 p.

Strimmer, K. Inferring confidence sets of possibly misspecified gene trees / K. Strimmer, A. Rambaut // Proc. Roy. Soc. B. – 2002. – V. 269. – P. 137-142.

Swofford, D. L. PAUP*. Phylogenetic analysis using parsimony (*and other Methods). Version 4 / D. L. Swofford. – Sunderland, Massachusetts : Sinauer Associates, 2002. – 144 p.

Symonova, R. Genome differentiation in a species pair of coregonine fishes: an extremely rapid speciation driven by stress-activated retrotransposons mediating extensive ribosomal DNA multiplications / R. Symonova, Z. Majtanova, A. Sember, G. B. Staaks, J. Bohlen, J. Freyhof, M. Rabova, P. Rab // BMC Evol. Biol. – 2013. – V. 13. – № 1. – P. 42.

- Tamura, K. Estimation of the number of nucleotide substitutions in the control region of mitochondrial DNA in humans and chimpanzees / K. Tamura, M. Nei // *Mol. Biol. Evol.* – 1993. – V. 10. – P. 512-526.
- Tamura, K. MEGA6: Molecular Evolutionary Genetics Analysis version 6.0 / K. Tamura, G. Stecher, D. Peterson, A. Filipski, S. Kumar // *Mol. Biol. Evol.* – 2013. – V. 30. – P. 2725-2729.
- Taylor, J. S. Duplication and divergence: the evolution of new genes and old ideas / J. S. Taylor, J. Raes // *Ann. Rev. Gen.* – 2004. – V. 9. – P. 615-643.
- Thacker, C. E. Phylogeny and evolution of Indo-Pacific shrimp-associated gobies (Gobiiformes: Gobiidae) / C. E. Thacker, A. R. Thompson, D. M. Roje // *Mol. Phylogenet. Evol.* – 2011. – V. 59. – № 1. – P. 168-176.
- The Fishes of the Japanese Archipelago. Eds. H. Masuda, K. Amaoka, C. Araga, T. Uyeno, T. Yoshino. – Tokio : Tokai Univ. Press, 1984. – 437 p.
- Toyoshima, M. Redescription of the zoarcid fish *Lycozarcus regani* / M. Toyoshima // *Jap. J. Ichthyol.* – 1981. – V. 27. – № 4. – P. 296-300.
- Toyoshima M. Taxonomy of the subfamily Lycodinae (Family Zoarcidae) in Japan and adjacent waters / M. Toyoshima // *Mem. Fac. Fish. Hokkaido Univ.* – 1985. – V. 32. – № 2. – P. 131-234.
- Van de Peer, Y. The European small subunit ribosomal RNA database / Y. Van de Peer, P. De Rijk, J. Wuyts et al. // *Nucl. Acids Res.* – 2000. – V. 28. – № 1. – P. 175-176.
- Ward, R. D. DNA barcoding Australia fish species / R. D. Ward, T. S. Zemlak, B. H. Innes, P. A. Last, P. D. N. Hebert // *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B.* – 2005. – V. 360. – P. 1847-1857.
- Watson, W. Pholidae: gunnels / W. Watson // In: The early stages of fishes in the California Current region (H. G. Moser, ed.). Calif. Coop. Oceanic Fish. – 1996. – Invest. Atlas 33. – P. 1120-1125.
- Wiens, J. J. The role of morphological data in phylogeny reconstruction / J. J. Wiens // *Syst. Biol.* – 2004. – V. 53. – P. 653-661.
- Woods, I. G. The zebrafish gene map defines ancestral vertebrate chromosomes / I. G. Woods, C. Wilson, B. Friedlander, P. Chang, D. K. Reyes, R. Nix, P. D. Kelly, F. Chu, J. H. Postlethwait, W. S. Talbot // *Genome Res.* – 2005. – V. 15. – P. 1307-1314.
- Xiong, F. Molecular phylogeny and host specificity of the larval Eustrongylides (Nematoda: Dioctophmidae) from freshwater fish in China / F. Xiong, W. X. Li, S. G. Wu, H. Zou, G. T. Wang // *J. Parasitol.* – 2013. – V. 99. – № 1. – P. 137-144.
- Yang, Z. On the use of nucleic acid sequences to infer early branchings in the tree of life / Z. Yang, D. Roberts // *Mol. Biol. Evol.* – 1995. – V. 12. – P. 451-458.
- Yatsu, A. A revision of the gunnel family Pholididae (Pisces, Blennioidei) / A. Yatsu // *Bull. Nat. Sci. Mus. Tokyo.* – 1981. – Ser. A. – V. 7. – № 4. – P. 165-190.
- Yatsu, A. Phylogeny of the family Pholididae (Blennioidei) with a redescription of *Pholis scopoli* / A. Yatsu // *Jap. J. Ichthyol.* – 1985. – V. 12. – P. 273-282.

Yatsu, A. Phylogeny and Zoogeography of the Subfamilies Xiphisterinae and Cebidichthyinae (Blennioidei, Stichaeidae) / A. Yatsu // Indo-Pacific fish biology: Proceeding of the Second International Conference on Indo-Pacific Fishes. – Tokyo : Ichthyological Society of Japan, 1986. – P. 663-678.

Yatsu, A. A new stichaeid fish, *Dictyosoma rubrimaculata* from Japan, with notes on the geographic dimorphism in *Dictyosoma burgeri* / A. Yatsu, F. Yasuda, Y. Taki // Jap. J. Ichthyol. – 1978. – V. 25. – № 1. – P. 40-50.

Zhang, J. Positive Darwinian selection after gene duplication in primate ribonuclease genes / J. Zhang, H. F. Rosenberg, M. Nei // Proceedings of the National Academy of Sciences (USA). – 1998. – V. 95. – P. 3708-3713.

Zuckerkandl, E. Evolutionary divergence and convergence in proteins / E. Zuckerkandl, L. Pauling // Evolving genes and proteins (V. Bryson, H. Vogel eds.). – New York : Academic Press, 1965. – P. 97-166.

Приложение А. Таблицы

Таблица А.1. Список исследованных таксонов

Вид (номер образца; для образцов из GenBank - bg)	Локальность	мтДНК			яДНК		
		16S PHK	Cyt b	COI	RNF213	Rhodopsin	RAG1
семейство Stichaeidae (по: Макушок, 1958)							
подсемейство Stichaeinae							
<i>Eumesogrammus praecisus</i> (704)	Охотское море, Притауйский р-он	HQ873666	HQ873642	HQ873610	HQ873651	KF366355	KP238050
<i>Eumesogrammus praecisus</i> (710)	То же	+	+	+	+	—	—
<i>Ernogrammus hexagrammus</i> (1196)	Японское море, залив П. Великого	FJ887753	FJ932623	FJ932611	JQ417853	+	—
<i>Ernogrammus hexagrammus</i> (1197)	То же	KF366330	KF366318	KF366306	KF366342	KF366356	KP238053
<i>Stichaeus punctatus</i> (1117)	Охотское море, Тауйская губа, бухта Нагаева	JQ417849	JQ417845	JQ417841	JQ417854	KF366357	KP238054
<i>Stichaeus punctatus</i> (1118)	То же	+	+	+	+	+	—
<i>Stichaeus nozawai</i> (1430)	Японское море, залив П. Великого, бухта Восток	KF366331	KF366319	KF366307	KF366343	KF366358	KP238055
<i>Stichaeus nozawai</i> (1431)	То же	+	+	+	+	+	—
<i>Stichaeus nozawai</i> (1499)	То же	+	+	+	+	+	—
<i>Stichaeus nozawai</i> (1572)	То же	+	+	+	+	+	—
<i>Stichaeus grigorjewi</i> (1366)	То же	KF366332	KF366320	KF366308	KF366344	KF366359	KP238056
<i>Stichaeus grigorjewi</i> (1367)	То же	+	+	+	+	+	—
<i>Stichaeus grigorjewi</i> (1368)	То же	+	+	+	+	+	—
<i>Stichaeus grigorjewi</i> (1369)	То же	+	+	+	+	+	—
<i>Stichaeus grigorjewi</i> (1433)	То же	+	+	+	+	+	+
<i>Stichaeus grigorjewi</i> (1498)	То же	+	+	+	+	+	—
<i>Stichaeopsis nevelskoi</i> (1157)	Шельф западной Камчатки	JQ417850	JQ417846	JQ417842	JQ417855	KF366360	KP238057
<i>Stichaeopsis nevelskoi</i> (1161)	То же	+	+	+	+	+	—
<i>Stichaeopsis nevelskoi</i> (1162)	То же	+	+	+	+	+	—
<i>Stichaeopsis nana</i> (1681)	Охотское море, о. Кунашир, бухта Первухина	KP237967	KP237955	KP237944	KP237979	KP238002	KP238029
<i>Stichaeopsis nana</i> (1682)	То же	+	+	+	+	+	+
<i>Stichaeopsis nana</i> (1683)	То же	+	+	+	+	+	+
<i>Stichaeus ochriamkini</i> (1441)	Охотское море, Шантарские о-ва, о. Арка	KP237966	KP237954	KP237943	KP237978	KP238001	KP238028
<i>Stichaeus ochriamkini</i> (1453)	Охотское море, Шантарские о-ва, о. Феклистова	JN591562	JN591557	JN591552	JQ689662	KF272895	+
<i>Stichaeus ochriamkini</i> (1472)	Японское море, залив П. Великого, б. Средняя	+	+	+	+	+	+
<i>Stichaeus ochriamkini</i> (1473)	То же	KF366333	KF366321	KF366309	KF366345	KF366361	—
подсемейство Opisthocentrinae							
<i>Opisthocentrus ocellatus</i> (1097)	Охотское море, о. Талан	JF343944	JF343933	JF343922	JF343956	KF366362	KP238058
<i>Opisthocentrus ocellatus</i> (1449)	Охотское море, Шантарские о-ва, о. Феклистова	JF343945	JF343934	JF343923	JF343957	+	+
<i>Opisthocentrus tenuis</i> (1145)	Японское море, залив П. Великого, бухта Восток	JF343939	JF343928	JF343917	JF343950	KF366363	KP238059
<i>Opisthocentrus tenuis</i> (1146)	То же	FJ887750	FJ932620	FJ932608	JF343951	+	—
<i>Opisthocentrus tenuis</i> (1147)	То же	HQ873669	HQ873645	HQ873613	HQ873654	+	—
<i>Opisthocentrus tenuis</i> (1148)	То же	JF343940	JF343929	JF343918	JF343952	+	+
<i>Opisthocentrus zonope</i> (1151)	То же	JF343941	JF343930	JF343919	JF343953	KF366364	KP238060
<i>Opisthocentrus zonope</i> (1152)	То же	JF343942	JF343931	JF343920	JF343954	+	—
<i>Opisthocentrus zonope</i> (1153)	То же	JF343943	JF343932	JF343921	JF343955	+	+
<i>Askoldia variegata</i> (326)	Охотское море, Притауйский р-он	JF343946	JF343935	JF343924	JF343958	+	—
<i>Askoldia variegata</i> (1465)	Охотское море, Шантарские о-ва, о. Феклистова	HQ873670	HQ873646	HQ873614	HQ873656	KF272902	KP238061
<i>Askoldia variegata</i> (1470)	Японское море, северное Приморье	JF343947	JF343936	JF343925	JF343959	+	+
<i>Askoldia variegata</i> (1471)	Японское море, залив П. Великого	+	+	+	+	+	—
<i>Pholidapus dybowskii</i> (1314)	Японское море, залив П. Великого, бухта Троица	JF343948	JF343937	JF343926	JF343960	KF366365	KP238062
<i>Pholidapus dybowskii</i> (1402)	о. Сахалин, залив Байкал	JF343949	JF343938	JF343927	JF343961	+	—
подсемейство Lumpeninae							
<i>Lumpenus sagitta</i> (328)	Охотское море, Тауйская губа	FJ887749	FJ932619	FJ932607	KF366346	KF366366	—
<i>Leptoclinus maculatus</i> (850)	Охотское море, Притауйский р-он	+	+	+	+	+	—
<i>Leptoclinus maculatus</i> (1389)	Шельф западной Камчатки	HQ873667	HQ873643	HQ873611	HQ873652	KF272903	—
<i>Leptoclinus maculatus</i> (1398)	То же	+	+	+	+	+	—

Продолжение таблицы А.1

Вид (номер образца; для образцов из GenBank - bg)	Локальность	мтДНК			яДНК		
		16S PHK	Cyt b	COI	RNF213	Rhodopsin	RAG1
<i>Acantholumpenus mackayi</i> (1156)	То же	+	+	+	+	+	–
<i>Acantholumpenus mackayi</i> (1412)	То же	+	+	+	+	+	–
<i>Acantholumpenus mackayi</i> (1420)	То же	KF366334	KF366322	KF366310	KF366347	KF366367	KP238063
<i>Acantholumpenus mackayi</i> (1435)	Охотское море, Ульбанский залив	+	+	+	+	+	–
<i>Acantholumpenus mackayi</i> (1436)	То же	HQ873668	HQ873644	HQ873612	HQ873653	+	+
<i>Anisarchus medius</i> (788)	Охотское море, Притауйский р-он	+	+	+	+	+	–
<i>Anisarchus medius</i> (789)	То же	+	+	+	+	+	–
<i>Anisarchus medius</i> (1160)	Шельф западной Камчатки	KF366336	KF366324	KF366312	KF366349	KF366369	KP238064
<i>Xenolumpenus longipterus</i> (1680)	Южные Курильские о-ва	KF366337	KF366325	KF366313	KF366350	KF366370	KP238065
<i>Lumpenella longirostris</i> (954)	Охотское море, Притауйский р-он	KF366335	KF366323	KF366311	KF366348	KF366368	KP238066
<i>Leptostichaeus pumilus</i> (1375)*	Японское море, залив П. Великого	JN591561	JN591556	JN591551	JQ689661	KC607761	KP238051
подсемейство Chirolophinae							
<i>Chirolophis japonicus</i> (1155)	Японское море, залив П. Великого, бухта Троица	KP237968	KP237956	KP237945	KP237980	KP238003	KP238030
<i>Chirolophis japonicus</i> (1258)	О. Кунашир, залив Измены	HQ896818	HQ873648	HQ873616	HQ873657	KF272897	–
<i>Chirolophis nugator</i> (1478)	США, Вашингтон, о. Сан Хуан	KF366338	KF366326	KF366314	KF366351	KF366371	+
<i>Bryozoichthys lysimus</i> (1633)	Курильские о-ва	KP237969	KP237957	KP237946	KP237981	KP238004	KP238031
<i>Chirolophis japonicus</i> (bg)	Китай	–	–	GU357852	–	–	–
<i>Chirolophis japonicus</i> (bg)	Японское море, Приморский край	–	–	EU200494	–	–	–
<i>Chirolophis japonicus</i> (bg)	То же	–	–	EU200501	–	–	–
<i>Chirolophis japonicus</i> (bg)	Нет данных	–	–	KC751806	–	–	–
<i>Chirolophis decoratus</i> (bg)	США, Вашингтон	–	–	JQ354042	–	–	–
<i>Chirolophis decoratus</i> (bg)	США, Вашингтон, Пьюджет-Саунд	–	–	GU440278	–	–	–
<i>Bryozoichthys lysimus</i> (bg)	Нет данных	–	–	KC751805	–	–	–
<i>Bryozoichthys lysimus</i> (bg)	Нет данных	–	–	KC751804	–	–	–
<i>Bryozoichthys lysimus</i> (bg)	Нет данных	–	–	KC748087	–	–	–
<i>Bryozoichthys lysimus</i> (bg)	Нет данных	–	–	KF019330	–	–	–
<i>Bryozoichthys lysimus</i> (bg)	Нет данных	–	–	KC751803	–	–	–
подсемейство Alectriinae							
<i>Alectrias gallinus</i> (1457)	Охотское море, Шантарские о-ва, о. Феклистова	KF366339	KF366327	KF366315	KF366352	KF366372	KP238067
<i>Alectrias gallinus</i> (1460)	То же	+	+	+	+	+	–
<i>Alectrias gallinus</i> (1461)	То же	+	+	+	+	+	–
<i>Anoplarchus insignis</i> (1479)	США, Вашингтон, о. Сан Хуан	+	+	+	+	+	–
<i>Anoplarchus insignis</i> (1481)	То же	JQ417851	JQ417847	JQ417843	JQ417857	KF366373	–
<i>Anoplarchus insignis</i> (1482)	То же	KP237971	KP237959	KP237948	KP237983	KP238006	KP238033
<i>Alectrias alectrolophus</i> (317)	Охотское море, Тауйская губа, бухта Нагаева	FJ887752	FJ932622	FJ932610	+	+	–
<i>Alectrias alectrolophus</i> (318)	То же	KP237970	KP237958	KP237947	KP237982	KP238005	KP238032
<i>Alectrias alectrolophus</i> (1111)	Охотское море, Тауйская губа, бухта Гертнера	HQ873671	HQ873647	HQ873615	HQ873655	+	–
<i>Alectrias alectrolophus</i> (1439)	Охотское море, о. Малый Шантар	KF366340	KF366328	KF366316	KF366353	KF366374	+
<i>Alectrias alectrolophus</i> (1440)	То же	JN591563	JN591558	JN591553	JQ417856	KF272896	+
<i>Pseudalectrias tarasovi</i> (1686)	Охотское море, о. Шикотан, бухта Горобец	KP237972	KP237960	KP237949	KP237984	KP238007	KP238034
<i>Pseudalectrias tarasovi</i> (1687)	То же	+	+	+	+	+	+
<i>Pseudalectrias tarasovi</i> (1688)	То же	+	+	+	+	+	+
подсемейство Xiphisterinae							
<i>Xiphister atropurpureus</i> (1483)	США, Вашингтон, о. Сан Хуан	JN591564	JN591559	JN591554	JQ417858	KF272898	KP238068
<i>Xiphister mucosus</i> (bg)	Канада, Британская Колумбия	–	–	FJ165467	–	–	–
<i>Dictyosoma burgeri</i> (1492)	Япония	JQ417852	JQ417848	JQ417844	JQ417859	KF272906	KP238069
<i>Dictyosoma burgeri</i> (1493)	То же	+	+	+	+	+	+
<i>Dictyosoma burgeri</i> (bg)	Нет данных	–	–	JF709889	–	–	–
<i>Dictyosoma rubrimaculatum</i> (bg)	Нет данных	–	–	JF709890	–	–	–
<i>Cebidichthys violaceus</i> (bg)	США, Калифорния	–	–	GU440267	–	–	–
<i>Esselenichthys carli</i> (bg)	То же	–	–	GU440319	–	–	–
подсемейство Azygopterinae							
<i>Azygopterus corallinus</i> (1652)	Охотское море, южные Курильские о-ва	KC489158	KC489160	KC489164	KC489162	KF272894	KP238052
<i>Azygopterus corallinus</i> (1653)	Охотское море, южные Курильские о-ва	KC489159	KC489161	KC489165	KC489163	KC607762	–
подсемейство Eulophiinae							
<i>Eulophias koreanus</i> (bg)	Нет данных	–	–	JN575478	–	–	–

Продолжение таблицы А.1

Вид (номер образца; для образцов из GenBank - bg)	Локальность	мтДНК			яДНК		
		16S PHK	Cyt b	COI	RNF213	Rhodopsin	RAG1
семейство Zoarcidae (по: Anderson, 1994)							
подсемейство Zoarcinae							
Zoarces elongatus (12)	Охотское море, Тауйская губа, бухта Нагаева	FJ798755	FJ744402	EF208045	KP237985	KP238008	KP238035
Zoarces elongatus (309)	То же	FJ798750	FJ744397	EF208039	HQ896819	KC607757	—
Zoarces elongatus (310)	То же	FJ798747	FJ744393	EF208040	+	+	—
Zoarces elongatus (311)	То же	FJ798751	FJ744398	EF208041	JQ417860	+	—
Zoarces elongatus (312)	То же	GQ844859	FJ744395	EF208042	+	+	—
Zoarces elongatus (360)	Охотское море, о. Шеликан, устье р. Тауй	FJ798748	FJ744394	GQ844843	+	+	—
Zoarces elongatus (361)	То же	FJ798749	FJ744396	EF208046	+	+	—
Zoarces elongatus (1131)	Охотское море, о. Сахалин, залив Анива	FJ798752	FJ744399	FJ744385	+	+	—
Zoarces elongatus (1133)	То же	FJ798753	FJ744400	FJ744386	+	+	—
Zoarces elongatus (1190)	Охотское море, о. Кунашир	FJ798754	FJ744401	FJ744387	+	+	+
Zoarces elongatus (1421)	Охотское море, Амахтонский залив, устье р. Яна	KC517331	KC517324	KC517317	+	+	—
Zoarces elongatus (1423)	То же	KC517332	KC517325	KC517318	+	+	—
Zoarces elongatus (1684)	Охотское море, о. Кунашир, бухта Первухина	KP100726	KP100693	KP100759	+	+	+
Zoarces elongatus (1691)	Охотское море, о. Шикотан, бухта Горобец	KP100727	KP100694	KP100760	+	+	+
Zoarces elongatus (1692)	То же	KP100728	KP100695	KP100761	—	—	—
Zoarces elongatus (1693)	То же	KP100729	KP100696	KP100762	+	+	+
Zoarces elongatus (1694)	То же	KP100730	KP100697	KP100763	+	+	+
Zoarces elongatus (1695)	То же	KP100731	KP100698	KP100764	+	+	+
Zoarces elongatus (1696)	То же	KP100732	KP100699	KP100765	+	—	—
Zoarces elongatus (1697)	То же	KP100733	KP100700	KP100766	+	—	—
Zoarces elongatus (1698)	То же	KP100734	KP100701	KP100767	+	—	—
Zoarces elongatus (1706)	Охотское море, о. Шикотан, бухта Крабовая	KP100735	KP100702	KP100768	+	—	—
Zoarces elongatus (1707)	То же	KP100736	KP100703	KP100769	+	—	—
Zoarces fedorovi (348)	Охотское море, залив Одян, устье р. Кулькаты	FJ798761	FJ744408	EF208047	KP237986	KP238009	KP238036
Zoarces fedorovi (349)	То же	FJ798759	FJ744406	EF208048	+	+	—
Zoarces fedorovi (350)	То же	FJ798760	FJ744407	EF208049	+	+	—
Zoarces fedorovi (504)	Охотское море, п-ов Пьягина, залив Кекурный	FJ798763	FJ744410	EF208058	+	+	—
Zoarces fedorovi (508)	То же	FJ798764	FJ744411	EF208059	+	+	—
Zoarces fedorovi (510)	То же	FJ798762	FJ744409	EF208060	+	+	—
Zoarces fedorovi (1235)	Охотское море, бухта Имповеем, п-в Тайгонос	FJ798758	FJ744405	FJ744388	+	+	—
Zoarces fedorovi (1426)	Охотское море, Амахтонский залив, устье р. Яна	KC517333	KC517326	KC517319	+	+	—
Zoarces fedorovi (1427)	То же	KC517334	KC517327	KC517320	+	+	—
Zoarces fedorovi (1557)	Западная Камчатка, м. Хайрюзова	KP100748	KP100715	KP100780	+	—	—
Zoarces fedorovi (1558)	То же	KC517335	KC517328	KC517321	+	—	—
Zoarces fedorovi (1559)	То же	KC517336	KC517329	KC517322	+	—	—
Zoarces fedorovi (1560)	То же	KC517337	KC517330	KC517323	+	+	—
Zoarces fedorovi (1561)	То же	KP100749	KP100716	KP100781	+	+	—
Zoarces fedorovi (1623)	Охотское море, Ямская губа, залив Перевалочный	KP100750	KP100717	KP100782	+	+	+
Zoarces fedorovi (1624)	То же	KP100751	KP100718	KP100783	+	+	—
Zoarces fedorovi (1625)	То же	KP100752	KP100719	KP100784	+	+	—
Zoarces fedorovi (1626)	То же	+	+	+	+	+	—
Zoarces fedorovi (1627)	То же	+	+	+	+	+	—
Zoarces fedorovi (1628)	То же	+	+	+	+	+	—
Zoarces fedorovi (1630)	То же	+	+	+	+	+	—
Zoarces fedorovi (1632)	То же	+	+	+	+	+	—
Zoarces fedorovi (1713)	Охотское море, Шантарские о-ва	KP100753	KP100720	KP100785	+	+	—
Zoarces fedorovi (1714)	То же	KP100754	KP100721	KP100786	+	+	—
Zoarces gillii (1192)	Южная часть Японского моря	GQ844854	GQ844853	GQ844844	JN209950	KP238019	KP238046
Zoarces gillii (1195)	То же	GQ844855	GQ844852	GQ844845	+	+	—
Zoarces andriashevi (1171)	Шельф западной Камчатки	FJ798765	FJ744412	FJ744389	KP237987	KP238010	KP238037
Zoarces andriashevi (1172)	То же	FJ798768	FJ744415	FJ744390	+	+	—

Продолжение таблицы А.1

Вид (номер образца; для образцов из GenBank - bg)	Локальность	мтДНК			яДНК		
		16S PHK	Cyt b	COI	RNF213	Rhodopsin	RAG1
<i>Zoarcetes andriashevi</i> (1204)	То же	FJ798767	FJ744414	FJ744392	+	–	+
<i>Zoarcetes andriashevi</i> (1205)	То же	FJ798766	FJ744413	FJ744391	+	–	–
<i>Zoarcetes andriashevi</i> (1445)	Охотское море, о. Большой Шантар	KP100756	KP100723	KP100787	+	+	–
<i>Zoarcetes andriashevi</i> (1446)	То же	KP100757	KP100724	KP100788	+	+	+
<i>Zoarcetes andriashevi</i> (1464)	То же	KP100758	KP100725	KP100789	+	+	–
<i>Zoarcetes americanus</i> (1340)	Вост. побережье Сев. Америки	GQ844856	GQ844851	GQ844846	KP237988	KP238011	KP238038
<i>Zoarcetes americanus</i> (1341)	То же	GQ844857	GQ844850	GQ844847	+	+	–
<i>Zoarcetes americanus</i> (1342)	То же	GQ844858	GQ844849	GQ844848	+	+	–
<i>Zoarcetes viviparus</i> (493)	Балтийское море, Финский залив	FJ798756	FJ744403	EF208062	JN209949	KF272893	KP238070
<i>Zoarcetes viviparus</i> (496)	То же	FJ798757	FJ744404	EF208063	+	+	–
<i>Zoarcetes viviparus</i> (498)	То же	+	+	EF208064	+	+	–

подсемейство Lycodinae

<i>Lycodes brevicaudus</i> (17)	Охотское море, Притауйский р-он	+	+	+	+	–	–
<i>Lycodes brevicaudus</i> (20)	То же	+	+	+	+	–	–
<i>Lycodes brevicaudus</i> (22)	То же	+	+	+	+	–	–
<i>Lycodes brevicaudus</i> (23)	То же	+	+	+	+	–	–
<i>Lycodes brevicaudus</i> (32)	То же	KP237961	EU404185	EU380258	KP237973	KP237996	KP238023
<i>Lycodes brevicaudus</i> (76)	То же	+	EU404184	EU380259	+	+	–
<i>Lycodes brevicaudus</i> (208)	То же	EU741755	EU404183	EU380260	+	–	–
<i>Lycodes raridens</i> (40)	То же	+	EU404179	EU404179	+	+	+
<i>Lycodes raridens</i> (51)	То же	+	+	+	+	–	–
<i>Lycodes raridens</i> (177)	То же	+	EU404177	EU380265	+	+	+
<i>Lycodes raridens</i> (202)	То же	EU741757	EU404178	EU380264	HQ896820	KC607756	KP238071
<i>Lycodes multifasciatus</i> (25)	То же	EU741752	EU741726	EU741699	+	+	–
<i>Lycodes multifasciatus</i> (50)	То же	+	EU404182	EU380261	+	+	–
<i>Lycodes multifasciatus</i> (61)	То же	+	+	+	+	+	–
<i>Lycodes knipowitschi</i> (31)	То же	+	+	+	+	+	+
<i>Lycodes knipowitschi</i> (79)	То же	+	+	+	+	–	–
<i>Lycodes knipowitschi</i> (104)	То же	+	+	+	+	–	–
<i>Lycodes knipowitschi</i> (184)	То же	+	EU404181	EU380262	+	–	–
<i>Lycodes knipowitschi</i> (221)	То же	EU741756	EU404180	EU741701	KP237989	KP238012	KP238039
<i>Lycodes fulvus</i> (66)	То же	EU741753	EU404176	EU380266	KP237990	KP238013	KP238040
<i>Lycodes soldatovi</i> (421)	То же	+	+	+	+	+	–
<i>Lycodes soldatovi</i> (463)	То же	EU741758	EU404175	EU380267	+	–	–
<i>Lycodes macrochir</i> (1002)	Охотское море, Тайская губа	+	+	+	+	+	+
<i>Lycodes tanakae</i> (1206)	Шельф западной Камчатки	+	+	+	+	+	+
<i>Lycodes tanakae</i> (1207)	То же	+	+	+	+	–	–
<i>Lycodes tanakae</i> (1211)	То же	+	+	+	+	–	–
<i>Lycodes tanakae</i> (1212)	То же	+	+	+	+	–	–
<i>Lycodes tanakae</i> (1213)	То же	+	+	+	+	–	–
<i>Lycodes tanakae</i> (1332)	Японское море, Татарский пролив	+	+	+	+	–	–
<i>Lycodes tanakae</i> (1333)	То же	+	+	+	+	–	–
<i>Lycodes tanakae</i> (1334)	То же	+	+	+	+	–	–
<i>Lycodes tanakae</i> (1343)	Западная Камчатка	+	+	+	+	–	–
<i>Lycodes tanakae</i> (1344)	То же	+	+	+	+	–	–
<i>Lycodes tanakae</i> (1345)	Японское море, Корея	+	+	+	+	–	–
<i>Lycodes tanakae</i> (1346)	То же	+	+	+	+	–	–
<i>Lycodes tanakae</i> (1347)	То же	+	+	+	+	–	–
<i>Lycodes tanakae</i> (1634)	Охотское море, о. Сахалин, залив Терпения	+	+	+	+	+	–
<i>Lycodes tanakae</i> (1635)	То же	+	+	+	+	+	–
<i>Lycodes tanakae</i> (1636)	То же	+	+	+	+	+	+
<i>Lycodes tanakae</i> (1637)	Охотское море, о. Сахалин, залив Анива	+	+	+	+	+	–
<i>Lycodes tanakae</i> (1638)	То же	+	+	+	+	–	–
<i>Lycodes tanakae</i> (1639)	То же	+	+	+	+	+	–
<i>Lycodes tanakae</i> (1665)	Японское море, западное Приморье	+	+	+	+	–	–
<i>Lycodes tanakae</i> (1666)	То же	+	+	+	+	–	–
<i>Lycodes tanakae</i> (1669)	То же	+	+	+	+	–	–
<i>Lycodes tanakae</i> (1670)	То же	+	+	+	+	–	–
<i>Lycodes pectoralis</i> (1065)	Охотское море, Тайская губа	+	+	+	+	+	+
<i>Lycodes microlepidotus</i> (1377)	Шельф западной Камчатки	+	+	+	+	+	–
<i>Lycodes brunneofasciatus</i> (396)	Охотское море, Тайская губа	+	+	+	+	+	+

Продолжение таблицы А.1

Вид (номер образца; для образцов из GenBank - bg)	Локальность	мтДНК			яДНК		
		16S PHK	Cyt b	COI	RNF213	Rhodopsin	RAG1
<i>Lycodes brunneofasciatus</i> (397)	То же	EU741754	EU741747	EU741700	+	+	–
<i>Lycogrammoides schmidtii</i> (2)	То же	EU741774	EU741738	EU741713	+	+	–
<i>Lycogrammoides schmidtii</i> (5)	То же	EU741775	EU741740	EU741714	+	–	–
<i>Lycogrammoides schmidtii</i> (10)	То же	EU741776	EU741739	EU741715	+	+	–
<i>Lycogrammoides schmidtii</i> (910)	Охотское море, Притауйский р-он	EU741777	EU741741	EU741716	JN209951	KP238020	KP238047
<i>Lycogrammoides schmidtii</i> (911)	То же	EU741778	EU741742	EU741717	+	–	–
<i>Lycogrammoides nigrocaudatus</i> (9)	Охотское море, Тауйская губа	EU741771	EU741771	EU741712	+	+	–
<i>Lycogrammoides nigrocaudatus</i> (533)	Западная Камчатка	EU741772	EU404173	EU380269	KP237991	KP238014	KP238041
<i>Lycogrammoides nigrocaudatus</i> (536)	То же	EU741773	EU404172	EU380270	+	+	–
<i>Bothrocara soldatovi</i> (393)	Охотское море, Тауйская губа	EU741779	EU741748	EU741718	KP237992	KP238015	KP238042
<i>Bothrocara soldatovi</i> (394)	То же	EU741780	EU741749	EU741719	JN209952	+	+
<i>Bothrocara soldatovi</i> (502)	То же	EU741781	EU741750	EU741720	+	+	–
<i>Bothrocarichthys microcephalus</i> (538)	Западная Камчатка	EU741786	EU404171	EU380271	JN209954	KP238021	KP238048
<i>Bothrocarichthys microcephalus</i> (540)	Западная Камчатка	EU741787	EU404170	EU380272	+	+	–
<i>Allolepis hollandi</i> (861)	Охотское море, Тауйская губа	EU741785	EU741746	EU741724	KP237993	KP238016	KP238043
<i>Allolepis hollandi</i> (863)	То же	EU741784	EU741745	EU741723	+	–	–
<i>Allolepis hollandi</i> (865)	То же	EU741782	EU741743	EU741721	JN209953	+	–
<i>Allolepis hollandi</i> (867)	То же	EU741783	EU741744	EU741722	+	+	+
<i>Petroschmidtia albonotata</i> (615)	Охотское море, Притауйский р-он	EU741759	EU404169	EU380273	KP237994	KP238017	KP238044
<i>Petroschmidtia albonotata</i> (617)	То же	EU741760	EU404168	EU380273	+	+	–
<i>Petroschmidtia toyamensis</i> (1134)	Японское море, Приморье	EU741761	EU741727	EU741702	+	+	+
<i>Petroschmidtia toyamensis</i> (1135)	То же	EU741762	EU741728	EU741703	+	–	–
<i>Petroschmidtia toyamensis</i> (1136)	То же	EU741763	EU741729	EU741704	+	–	–
<i>Petroschmidtia toyamensis</i> (1137)	То же	EU741764	EU741730	EU741705	+	–	–
<i>Petroschmidtia toyamensis</i> (1138)	То же	EU741765	EU741731	EU741706	+	–	–
<i>Petroschmidtia toyamensis</i> (1139)	То же	EU741766	EU741732	EU741707	+	–	–
<i>Petroschmidtia toyamensis</i> (1140)	То же	EU741767	EU741733	EU741708	+	+	+
<i>Petroschmidtia toyamensis</i> (1141)	То же	EU741768	EU741734	EU741709	+	–	–
<i>Petroschmidtia toyamensis</i> (1142)	То же	EU741769	EU741735	EU741710	+	–	–
<i>Petroschmidtia toyamensis</i> (1143)	То же	EU741770	EU741736	EU741711	+	+	–
<i>Lycodes toyamensis</i> (bg)	Нет данных	AP004448					
<i>Lycodapus endemoscotus</i> (1469)	Императорские горы, Тихий океан	JN209945	JN209941	JN209937	JN209948	KP238022	KP238049
<i>Lycodapus fierasfer</i> (1487)	Вост. побережье Сев. Пацифики, Орегон	JN209943	JN209939	JN209935	JN209946	–	–
<i>Lycodapus fierasfer</i> (1488)	То же	+	+	+	–	–	–
<i>Lycodapus mandibularis</i> (1489)	Вост. побережье Сев. Пацифики, Калифорния	JN209944	JN209940	JN209936	JN209947	+	–
<i>Lycodapus pachysoma</i> (bg)	Канада, Британская Колумбия	–	–	FJ164762	–	–	–
<i>Lycodapus leptus</i> (bg)	То же	–	–	FJ164750	–	–	–
<i>Lycodapus fierasfer</i> (bg)	То же	–	–	FJ164749	–	–	–
<i>Lycodapus endemoscotus</i> (bg)	То же	–	–	FJ164747	–	–	–
<i>Lycenchelis crotalinus</i> (1484)	Вост. побережье Сев. Пацифики, Калифорния	JN209942	JN209938	JN209934	–	–	–
<i>Lycenchelis crotalinus</i> (bg)	США, Калифорния	–	–	GU440388	–	–	–
<i>Lycenchelis jordani</i> (bg)	Канада, Британская Колумбия	–	–	FJ164744	–	–	–
<i>Lycenchelis aratrirostris</i> (bg)	Антарктика	–	–	HQ713038	–	–	–
<i>Lycenchelis camchatica</i> (bg)	США, Калифорния	–	–	GU440387	–	–	–
<i>Lycenchelis tristichodon</i> (bg)	Антарктика	–	–	HQ713048	–	–	–
<i>Pachycara lepinium</i> (bg)	Канада, Британская Колумбия	–	–	FJ164952	–	–	–
<i>Ilucoetes fimbriatus</i> (bg)	Аргентина	–	–	EU074446	–	–	–
<i>Austrolycus laticinctus</i> (bg)	То же	–	–	EU074318	–	–	–
<i>Lycodichthys antarcticus</i> (bg)	Антарктика	–	–	HQ713057	–	–	–
<i>Ophthalmolycus amberensis</i> (bg)	То же	–	–	HQ713106	–	–	–
подсемейство Gymnelinae							
<i>Hadropareia middendorffii</i> (11)	Охотское море, Тауйская губа, бухта Гертнера	EU741790	EF680743	EF208065	JN209955	+	+
<i>Hadropareia middendorffii</i> (300)	Охотское море, Тауйская губа, бухта Нагаева	HM217169	HM217165	HM217160	HM217151	KC607752	–
<i>Hadropareia middendorffii</i> (1437)	Охотское море, о. Малый Шангар	KP237962	KP237950	KP237939	KP237974	KP237997	KP238024

Продолжение таблицы А.1

Вид (номер образца; для образцов из GenBank - bg)	Локальность	мтДНК			яДНК		
		16S PHK	Cyt b	COI	RNF213	Rhodopsin	RAG1
<i>Hadropareia middendorffii</i> (1438)	То же	+	+	+	+	—	—
<i>Hadropareia middendorffii</i> (1501)	Охотское море, залив Шелихова, бухта Кекурная	+	+	+	+	+	—
<i>Hadropareia middendorffii</i> (1502)	То же	+	+	+	+	+	—
<i>Hadropareia middendorffii</i> (1503)	То же	+	+	+	+	+	—
<i>Hadropareia middendorffii</i> (1504)	То же	+	+	+	+	+	—
<i>Hadropareia middendorffii</i> (1505)	То же	+	+	+	—	—	—
<i>Hadropareia middendorffii</i> (1506)	То же	+	+	+	—	—	—
<i>Hadropareia middendorffii</i> (1507)	То же	+	+	+	—	—	—
<i>Hadropareia middendorffii</i> (1508)	То же	+	+	+	—	—	—
<i>Hadropareia middendorffii</i> (1509)	То же	+	+	+	—	—	—
<i>Hadropareia middendorffii</i> (1510)	То же	+	+	+	—	—	—
<i>Hadropareia middendorffii</i> (1511)	То же	+	+	+	—	—	—
<i>Hadropareia middendorffii</i> (1512)	То же	+	+	+	—	—	—
<i>Hadropareia middendorffii</i> (1513)	Охотское море, п-в Тайгонос, м. Гранитный	+	+	+	—	—	—
<i>Hadropareia middendorffii</i> (1514)	То же	+	+	+	—	—	—
<i>Hadropareia middendorffii</i> (1515)	То же	+	+	+	—	—	—
<i>Hadropareia middendorffii</i> (1516)	То же	+	+	+	—	—	—
<i>Hadropareia middendorffii</i> (1517)	То же	+	+	+	—	—	—
<i>Hadropareia middendorffii</i> (1518)	То же	+	+	+	—	—	—
<i>Hadropareia middendorffii</i> (1519)	То же	+	+	+	—	—	—
<i>Hadropareia middendorffii</i> (1520)	То же	+	+	+	—	—	—
<i>Hadropareia middendorffii</i> (1521)	То же	+	+	+	—	—	—
<i>Hadropareia middendorffii</i> (1522)	То же	+	+	+	—	—	—
<i>Hadropareia middendorffii</i> (1523)	Охотское море, п-в Тайгонос, бухта Внутренняя	+	+	+	—	—	—
<i>Hadropareia middendorffii</i> (1524)	То же	+	+	+	—	—	—
<i>Hadropareia middendorffii</i> (1525)	То же	+	+	+	—	—	—
<i>Hadropareia middendorffii</i> (1526)	То же	+	+	+	—	—	—
<i>Hadropareia middendorffii</i> (1531)	То же	+	+	+	—	—	—
<i>Hadropareia middendorffii</i> (1532)	То же	+	+	+	—	—	—
<i>Hadropareia middendorffii</i> (1533)	То же	+	+	+	—	—	—
<i>Hadropareia middendorffii</i> (1534)	То же	+	+	+	—	—	—
<i>Hadropareia middendorffii</i> (1536)	То же	+	+	+	—	—	—
<i>Hadropareia middendorffii</i> (1537)	То же	+	+	+	—	—	—
<i>Hadropareia middendorffii</i> (1537)	То же	+	+	+	—	—	—
<i>Hadropareia middendorffii</i> (1539)	То же	+	+	+	—	—	—
<i>Hadropareia middendorffii</i> (1540)	То же	+	+	+	—	—	—
<i>Hadropareia middendorffii</i> (1541)	Западная Камчатка, б. Пычгытгын	+	+	+	+	+	—
<i>Hadropareia middendorffii</i> (1542)	То же	+	+	+	—	+	—
<i>Hadropareia middendorffii</i> (1543)	То же	+	+	+	+	+	—
<i>Hadropareia middendorffii</i> (1544)	То же	+	+	+	+	+	—
<i>Hadropareia middendorffii</i> (1545)	То же	+	+	+	—	—	—
<i>Hadropareia middendorffii</i> (1548)	Западная Камчатка, б. Квачина	+	+	+	—	—	—
<i>Hadropareia middendorffii</i> (1555)	Охотское море, Пенжинская губа	+	+	+	—	—	—
<i>Hadropareia middendorffii</i> (1556)	Западная Камчатка, м. Хайрюзова	+	+	+	—	—	—
<i>Hadropareia middendorffii</i> (1573)	Охотское море, Тауйская губа, бухта Нагаева	+	+	+	—	—	—
<i>Hadropareia middendorffii</i> (1574)	То же	+	+	+	—	—	—
<i>Hadropareia middendorffii</i> (1576)	То же	+	+	+	—	—	—
<i>Hadropareia middendorffii</i> (1577)	То же	+	+	+	—	—	—
<i>Hadropareia middendorffii</i> (1580)	То же	+	+	+	—	—	—
<i>Hadropareia middendorffii</i> (1581)	То же	+	+	+	—	—	—
<i>Hadropareia middendorffii</i> (1582)	То же	+	+	+	—	—	—
<i>Hadropareia middendorffii</i> (1583)	То же	+	+	+	—	—	—
<i>Hadropareia middendorffii</i> (1584)	То же	+	+	+	+	+	—
<i>Hadropareia middendorffii</i> (1591)	Охотское море, Тауйская губа, бухта Гертнера	+	+	+	—	—	—
<i>Hadropareia middendorffii</i> (1592)	То же	+	+	+	—	—	—
<i>Hadropareia middendorffii</i> (1607)	Охотское море, о. Малый Шантар	+	+	+	+	—	—
<i>Hadropareia middendorffii</i> (1610)	То же	+	+	+	+	—	—
<i>Hadropareia middendorffii</i> (1616)	Охотское море, Тауйская губа, залив Одян	+	+	+	+	+	—
<i>Hadropareia middendorffii</i> (1618)	Охотское море, Ямская губа	+	+	+	—	—	—

Продолжение таблицы А.1

Вид (номер образца; для образцов из GenBank - bg)	Локальность	мтДНК			Ядерная ДНК		
		16S	Cyt b	COI	RNF213	Rhodopsin	RAG1
<i>Hadropareia middendorffii</i> (1620)	Охотское море, о. Талан	+	+	+	–	–	–
<i>Hadropareia middendorffii</i> (1621)	То же	+	+	+	–	–	–
<i>Hadropareia middendorffii</i> (1622)	То же	+	+	+	–	–	–
<i>Hadropareia semisquamata</i> (1689)	Охотское море, о. Шикотан, бухта Горобец	KP237963	KP237951	KP237940	KP237975	KP237998	KP238025
<i>Hadropareia semisquamata</i> (1690)	То же	+	+	+	+	+	+
<i>Magadanichthys skopetsi</i> (13)	Охотское море, Тауйская губа, бухта Нагаева	EU741788	EF680744	EF680735	HM217152	+	–
<i>Magadanichthys skopetsi</i> (14)	То же	HM217170	EF680745	EF680736	JN209956	KC607753	KP238072
<i>Magadanichthys skopetsi</i> (515)	То же	HM217161	EF680746	HM217161	+	+	–
<i>Magadanichthys skopetsi</i> (516)	То же	HM21717	EF680747	EF680737	+	+	+
<i>Magadanichthys skopetsi</i> (1116)	То же	+	+	+	+	+	–
<i>Davidijordania lacertina</i> (1328)	Японское море, залив П. Великого	HM217173	HM217166	HM217162	HM217154	KC607755	–
<i>Bilabria ornata</i> (1331)	Японское море, северное Приморье	FJ887744	FJ932614	FJ932602	HM217153	KC607754	KP238073
<i>Gymnelopsis ochotensis</i> (725)	Охотское море, Притауйский р-он	EU741789	EF680748	EF680738	HM217155	KC607751	KP238074
<i>Gymnelopsis ochotensis</i> (726)	То же	HM217174	EF680749	EF680739	+	+	–
<i>Gymnelopsis ochotensis</i> (728)	То же	HM217175	EF680750	EF680740	+	+	–
<i>Gymnelus bilabrus</i> (1348)	Берингово море, север Анадырского залива	HM217176	HM217167	HM217163	HM217156	+	+
<i>Gymnelus hemifasciatus</i> (1349)	То же	HM217177	HM217168	HM217164	HM217157	+	+
<i>Gymnelus hemifasciatus</i> (bg)	Чукотское море, восток о. Врангеля	–	–	GU804881	–	–	–
<i>Gymnelus hemifasciatus</i> (bg)	Аляска, северо-восток Чукотского моря	–	–	HQ712389	–	–	–
<i>Gymnelus hemifasciatus</i> (bg)	То же	–	–	HQ712401	–	–	–
<i>Gymnelus hemifasciatus</i> (bg)	То же	–	–	HQ712395	–	–	–
<i>Gymnelus viridis</i> (bg)	То же	–	–	HQ712421	–	–	–
<i>Gymnelus viridis</i> (bg)	Канада, залив Св. Лаврентия	–	–	KC015427	–	–	–
<i>Gymnelus viridis</i> (bg)	Аляска, северо-восток Чукотского моря	–	–	HQ712413	–	–	–
<i>Gymnelus viridis</i> (bg)	То же	–	–	HQ712420	–	–	–
<i>Gymnelus retrodorsalis</i> (bg)	Канада, Нунавут	–	–	KC015425	–	–	–
<i>Krusensterniella multispinosa</i> (1640)	Охотское море, о. Сахалин	KC581362	KC581359	KC581356	KC581365	KC581368	KP238075
<i>Krusensterniella multispinosa</i> (1641)	То же	KC581363	KC581360	KC581357	KC581366	KC581369	–
<i>Krusensterniella notabilis</i> (1642)	То же	KC581364	KC581361	KC581358	KC581367	KC581370	KP238076
подсемейство Lycozoarcinae							
<i>Lycozoarces regani</i> (1323)	Северная часть Японского моря	FJ887743	FJ932613	FJ932601	HQ896821	KC607758	KP238077
подсемейство Neozoarcinae (по: Макушок, 1958; 1961 а)							
<i>Neozoarces pulcher</i> (1187)	Японское море, залив П. Великого	FJ887745	FJ932615	FJ932603	HQ896822	KC607760	KP238026
<i>Neozoarces pulcher</i> (1373)	То же	KP237964	KP237952	KP237941	KP237976	KP237999	KP238083
семейство Pholidae (по: Макушок, 1958)							
подсемейство Pholinae							
<i>Rhodymenichthys dolichogaster</i> (324)	Охотское море, Тауйская губа, о. Талан	HM051100	HM051093	HM051086	JN816394	–	–
<i>Rhodymenichthys dolichogaster</i> (471)	Охотское море, о. Недоразумения	HM051102	HM051091	HM051088	HM217158	–	–
<i>Rhodymenichthys dolichogaster</i> (1100)	Охотское море, залив Шелихова	HM051101	HM051092	HM051087	JN816395	–	–
<i>Rhodymenichthys dolichogaster</i> (1401)	Японское море, залив П. Великого	HM051103	HM051090	HM051089	JN816396	+	–
<i>Rhodymenichthys dolichogaster</i> (1442)	Охотское море, Шантарские о-ва, о. Арка	+	+	+	+	–	–
<i>Rhodymenichthys dolichogaster</i> (1458)	Охотское море, Шантарские о-ва, о. Феклистова	KF366341	KF366329	KF366317	KF366354	KF366376	KP238078
<i>Pholis crassispina</i> (1189)	О. Кунашир	FJ887746	FJ932616	FJ932604	HQ873658	–	–
<i>Pholis picta</i> (1281)	О. Кунашир, пролив Измены	HM051097	HM051096	HM051084	JN816391	KF272899	KP238079
<i>Pholis picta</i> (1360)	О. Сахалин, лагуна Буссэ	+	+	+	+	+	–
<i>Pholis picta</i> (1361)	То же	+	+	+	+	+	–
<i>Pholis picta</i> (1362)	То же	+	+	+	+	+	–
<i>Pholis picta</i> (1363)	То же	+	+	+	+	+	–
<i>Pholis picta</i> (1364)	То же	HM051098	HM051095	HM051084	JN816392	KF366375	–
<i>Pholis laeta</i> (1365)	Камчатка, Авачинская губа	HM051099	HM051094	HM051085	JN816393	–	+

Продолжение таблицы А.1

Вид (номер образца; для образцов из GenBank - bg)	Локальность	мтДНК			яДНК		
		16S PHK	Cyt b	COI	RNF213	Rhodopsin	RAG1
<i>Pholis picta</i> (1675)	Японское море, залив П. Великого, бухта Средняя	+	+	+	+	+	–
<i>Pholis picta</i> (1677)	То же	+	+	+	+	+	–
<i>Pholis picta</i> (1678)	То же	+	+	+	+	+	–
<i>Pholis picta</i> (1679)	То же	+	+	+	+	+	–
<i>Pholis picta</i> (1685)	Охотское море, о. Шикотан, бухта Крабовая	+	+	+	+	+	+
<i>Enedrias crassispina</i> (bg)	Нет данных	AP004449			–	–	–
<i>Pholis laeta</i> (bg)	Британская Колумбия, Канада	–	–	FJ165013	–	–	–
<i>Pholis fangi</i> (bg)	Нет данных	–	–	FJ687237	–	–	–
<i>Pholis nebulosa</i> (bg)	Нет данных	–	–	EU200495	–	–	–
<i>Pholis ornata</i> (bg)	Британская Колумбия, Канада	–	–	FJ165016	–	–	–
подсемейство Apodichthyinae							
<i>Xerperes fucorum</i> (1477)	США, Вашингтон, о. Сан Хуан	JN816390	JN816388	JN816386	JN816399	+	–
<i>Apodichthys flavidus</i> (1475)	То же	JN591565	JN591560	JN591555	JN816397	KF272900	–
<i>Apodichthys flavidus</i> (1476)	То же	JN816389	JN816387	JN816385	JN816398	+	–
<i>Apodichthys flavidus</i> (bg)	Британская Колумбия, Канада	–	–	FJ164306	–	–	–
<i>Apodichthys fucorum</i> (bg)	США, Вашингтон, о. Сан Хуан	–	–	GU440227	–	–	–
семейство Anarhichadidae							
<i>Anarhichas orientalis</i> (323)	Охотское море, Притауйский р-он	+	+	+	+	–	–
<i>Anarhichas lupus</i> (1384)	Северное море, Швеция	HQ873665	HQ873641	HQ873609	HQ896823	KC607759	KP238080
семейство Zaproridae							
<i>Zaprora silenus</i> (1185)	Шельф западной Камчатки	FJ887748	FJ932618	FJ932606	HQ873659	KF272904	KP238081
семейство Ptilichthyidae							
<i>Ptilichthys goodei</i> (1186)	Охотское море, о. Талан	FJ887747	FJ932617	FJ932605	HQ873660	KF272901	KP238082
семейство Bathymasteridae							
<i>Bathymaster derjugini</i> (331)	Японское море, залив П. Великого	EU741792	EU741751	EU741725	HM217159	KC607763	KP238084
<i>Bathymaster derjugini</i> (332)	То же	+	+	+	+	+	–
<i>Bathymaster leurolepis</i> (1200)	Шельф западной Камчатки	FJ887754	FJ932624	FJ932612	KP237995	KP238018	KP238045
семейство Cryptacanthodidae							
<i>Cryptacantodes bergi</i> (1466)	Японское море, залив П. Великого	KP237965	KP237953	KP237942	KP237977	KP238000	KP238027
<i>Cryptacantodes bergi</i> (1467)	То же	HQ873664	HQ873649	HQ873617	HQ873661	KF366377	+
<i>Cryptacantodes bergi</i> (1468)	То же	HQ873663	HQ873650	HQ873618	HQ873662	KF272905	+
<i>Cryptacanthodes aleutensis</i> (bg)	Канада, Британская Колумбия	–	–	FJ164510	–	–	–
<i>Cryptacanthodes giganteus</i> (bg)	США, Вашингтон, Пьюджет-Саунд	–	–	GU440294	–	–	–
Таксоны внешней группы							
<i>Trachurus trachurus</i> (отр. Perciformes, п/отр. Percoidei, сем. Carangidae)	Ирландия	AB108498			EU638269	EU638013	KF311975
<i>Eleginops maclovinus</i> (отр. Perciformes, п/отр. Notothenioidei, сем. Eleginopidae)	Нет данных	DQ526429			EU638199	AY141303	KF141229

Примечание. «+» последовательности не размещены в GenBank; «–» данных нет; * по: Follett, Anderson (1990)

Таблица А.2. Значения р-дистанций (в %) между комбинированными нуклеотидными последовательностями генов COI, цитохрома b, 16S рРНК мтДНК и RNF213, родопсина яДНК таксонов подсемейства Lycodinae семейства Zoarcidae

Вид	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23
1 <i>L. brevicaudus</i> (32)																							
2 <i>L. brevicaudus</i> (76)	0.1																						
3 <i>L. raridens</i> (40)	1.8	1.9																					
4 <i>L. raridens</i> (177)	1.7	1.8	0.2																				
5 <i>L. raridens</i> (202)	1.7	1.8	0.3	0.2																			
6 <i>L. multifasciatus</i> (25)	2.2	2.2	2.3	2.1	2.1																		
7 <i>L. multifasciatus</i> (50)	2.2	2.2	2.2	2.1	2.1	0																	
8 <i>L. multifasciatus</i> (61)	2.2	2.2	2.3	2.1	2.1	0.1	0																
9 <i>L. knipowitschi</i> (31)	0.5	0.6	2.0	1.9	1.9	2.4	2.4	2.4															
10 <i>L. knipowitschi</i> (221)	0.5	0.6	2.0	1.9	1.8	2.3	2.3	2.4	0.2														
11 <i>L. fulvus</i> (66)	2.5	2.5	2.4	2.3	2.2	2.2	2.3	2.2	2.6	2.6													
12 <i>L. soldatovi</i> (421)	2.7	2.7	2.7	2.6	2.5	2.4	2.4	2.4	2.8	2.7	2.1												
13 <i>L. macrochir</i> (1002)	2.3	2.3	2.4	2.3	2.1	2.1	2.2	2.2	2.5	2.3	2.1	1.7											
14 <i>L. tanakae</i> (1206)	0.1	0.2	1.9	1.8	1.7	2.3	2.3	2.4	0.6	0.5	2.5	2.6	2.2										
15 <i>L. tanakae</i> (1634)	0.3	0.4	2.0	1.9	1.7	2.4	2.4	2.4	0.7	0.6	2.5	2.7	2.3	0.3									
16 <i>L. tanakae</i> (1635)	0.2	0.4	2.0	1.9	1.8	2.4	2.4	2.4	0.7	0.6	2.6	2.7	2.3	0.2	0.3								
17 <i>L. tanakae</i> (1636)	0.3	0.4	2.1	1.9	1.9	2.5	2.5	2.5	0.8	0.7	2.6	2.8	2.4	0.3	0.4	0.1							
18 <i>L. tanakae</i> (1637)	0.2	0.4	2.0	1.8	1.7	2.4	2.4	2.4	0.7	0.6	2.5	2.7	2.3	0.2	0.3	0.2	0.3						
19 <i>L. tanakae</i> (1639)	0.1	0.3	1.9	1.8	1.7	2.3	2.3	2.4	0.6	0.5	2.5	2.6	2.2	0.1	0.2	0.1	0.2	0.2					
20 <i>L. microlepidotus</i> (1377)	2.7	2.8	2.7	2.5	2.5	2.5	2.5	2.5	2.8	2.8	2.4	2.1	1.0	2.6	2.8	2.7	2.7	2.7	2.7				
21 <i>L. brunneofasciatus</i> (396)	2.5	2.6	2.5	2.4	2.3	2.3	2.3	2.3	2.6	2.5	2.0	1.1	1.8	2.4	2.5	2.6	2.6	2.6	2.5	2.2			
22 <i>L. brunneofasciatus</i> (397)	2.5	2.6	2.5	2.4	2.4	2.3	2.4	2.3	2.7	2.6	2.1	1.1	1.8	2.5	2.6	2.6	2.7	2.6	2.5	2.3	0		
23 <i>L. schmidtii</i> (2)	4.1	4.2	4.6	4.4	4.3	3.9	3.9	4.0	4.2	4.1	4.1	4.1	3.6	4.1	4.1	4.2	4.3	4.2	4.1	4.1	4.0	4.0	
24 <i>L. schmidtii</i> (10)	4.1	4.2	4.6	4.4	4.3	3.9	3.9	4.0	4.2	4.1	4.1	4.1	3.6	4.1	4.1	4.2	4.3	4.2	4.1	4.1	4.0	4.0	0
25 <i>L. schmidtii</i> (910)	4.2	4.2	4.6	4.5	4.3	3.8	3.8	3.9	4.2	4.1	4.1	4.1	3.6	4.2	4.2	4.3	4.4	4.3	4.2	4.1	4.0	4.0	0.4
26 <i>L. nigrocaudatus</i> (9)	4.6	4.6	4.8	4.6	4.5	4.6	4.7	4.7	4.7	4.6	4.5	4.5	4.0	4.5	4.6	4.6	4.7	4.6	4.6	4.6	4.4	4.4	3.0
27 <i>L. nigrocaudatus</i> (533)	4.6	4.6	4.7	4.6	4.5	4.6	4.6	4.7	4.7	4.6	4.5	4.5	4.0	4.5	4.5	4.6	4.6	4.6	4.5	4.6	4.4	4.4	3.0
28 <i>L. nigrocaudatus</i> (536)	4.6	4.6	4.7	4.6	4.5	4.6	4.6	4.7	4.7	4.6	4.5	4.5	4.0	4.5	4.5	4.6	4.6	4.6	4.5	4.6	4.4	4.4	3.0
29 <i>B. soldatovi</i> (393)	3.4	3.4	3.5	3.4	3.3	3.5	3.5	3.5	3.4	3.3	3.4	3.1	2.9	3.3	3.4	3.4	3.4	3.4	3.3	3.4	2.9	2.9	3.7
30 <i>B. soldatovi</i> (394)	3.5	3.5	3.5	3.4	3.2	3.5	3.5	3.6	3.5	3.4	3.3	3.1	2.9	3.4	3.5	3.5	3.5	3.5	3.4	3.5	3.0	3.0	3.8
31 <i>B. soldatovi</i> (502)	3.4	3.4	3.5	3.4	3.3	3.5	3.6	3.6	3.5	3.4	3.4	3.1	2.9	3.3	3.5	3.5	3.5	3.5	3.4	3.5	2.9	3.0	3.8
32 <i>B. microcephalus</i> (538)	4.0	4.0	3.9	3.8	3.7	3.9	3.8	3.8	4.1	4.0	3.9	4.0	3.6	4.0	3.9	4.1	4.1	4.1	4.0	4.1	3.8	3.9	3.0
33 <i>B. microcephalus</i> (540)	4.0	4.0	4.0	3.9	3.8	3.9	3.9	3.8	4.1	4.1	3.9	4.0	3.6	4.0	4.0	4.1	4.2	4.1	4.0	4.1	3.9	3.9	3.0
34 <i>A. hollandi</i> (861)	3.7	3.7	3.8	3.6	3.6	3.6	3.6	3.6	3.6	3.5	3.6	3.3	3.2	3.7	3.8	3.8	3.9	3.8	3.7	3.5	3.0	3.1	3.8
35 <i>A. hollandi</i> (865)	3.7	3.7	3.8	3.6	3.6	3.6	3.6	3.6	3.6	3.5	3.6	3.3	3.2	3.7	3.8	3.8	3.9	3.8	3.7	3.5	3.0	3.1	3.8
36 <i>A. hollandi</i> (867)	3.9	3.9	4.0	3.8	3.8	3.8	3.8	3.8	3.8	3.6	3.8	3.5	3.3	3.8	3.9	4.0	4.1	3.9	3.9	3.6	3.1	3.2	3.9
37 <i>P. albonotata</i> (615)	4.5	4.4	4.6	4.4	4.4	4.1	4.1	4.1	4.4	4.4	4.3	4.4	4.0	4.5	4.5	4.6	4.6	4.5	4.5	4.5	4.3	4.3	5.1
38 <i>P. albonotata</i> (617)	4.5	4.4	4.5	4.3	4.3	4.0	4.1	4.1	4.4	4.4	4.2	4.5	4.0	4.5	4.5	4.6	4.6	4.5	4.5	4.4	4.3	4.3	5.1
39 <i>P. toyamensis</i> (1134)	4.6	4.6	4.6	4.5	4.4	4.2	4.2	4.3	4.6	4.6	4.4	4.4	4.1	4.6	4.6	4.6	4.7	4.6	4.5	4.6	4.4	4.4	5.1
40 <i>P. toyamensis</i> (1140)	4.6	4.6	4.7	4.5	4.4	4.2	4.3	4.3	4.6	4.6	4.4	4.5	4.1	4.6	4.6	4.6	4.7	4.7	4.6	4.6	4.4	4.4	5.1
41 <i>P. toyamensis</i> (1143)	4.6	4.6	4.7	4.5	4.4	4.2	4.3	4.3	4.6	4.6	4.4	4.5	4.1	4.6	4.6	4.6	4.7	4.7	4.6	4.6	4.4	4.4	5.1
42 <i>L. endemoscotus</i> (1469)	3.6	3.6	3.5	3.4	3.3	3.4	3.4	3.4	3.6	3.6	3.4	3.5	3.1	3.6	3.5	3.6	3.6	3.6	3.5	3.6	3.3	3.3	3.4
43 <i>L. mandibularis</i> (1489)	3.6	3.7	3.5	3.3	3.3	3.3	3.4	3.4	3.7	3.6	3.5	3.5	3.0	3.6	3.7	3.7	3.8	3.7	3.7	3.4	3.2	3.2	3.6
44 <i>Z. viviparus</i> (493)	7.0	6.9	7.1	7.0	6.9	6.6	6.6	6.6	6.8	6.7	6.8	7.3	6.8	6.9	6.9	7.0	7.1	7.0	7.0	7.0	7.1	7.1	7.2
45 <i>H. middendorffii</i> (11)	6.7	6.6	6.9	6.8	6.8	6.2	6.2	6.2	6.6	6.6	6.1	6.5	6.2	6.6	6.7	6.8	6.8	6.8	6.7	6.2	6.2	6.3	6.9
46 <i>L. regani</i> (1323)	6.4	6.4	6.4	6.3	6.1	6.1	6.1	6.1	6.2	6.2	6.0	6.4	5.9	6.4	6.3	6.4	6.5	6.4	6.3	6.3	6.2	6.3	6.4
47 <i>B. derjugini</i> (331)	8.7	8.9	9.0	8.9	8.9	8.8	8.8	8.8	8.7	8.7	8.9	9.1	8.9	8.8	8.8	8.9	9.0	8.9	8.8	9.2	8.8	8.8	9.7

Продолжение таблицы А.2

Вид	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46
1 <i>L. brevicaudus</i> (32)																							
2 <i>L. brevicaudus</i> (76)																							
3 <i>L. raridens</i> (40)																							
4 <i>L. raridens</i> (177)																							
5 <i>L. raridens</i> (202)																							
6 <i>L. multifasciatus</i> (25)																							
7 <i>L. multifasciatus</i> (50)																							
8 <i>L. multifasciatus</i> (61)																							
9 <i>L. knipowitschi</i> (31)																							
10 <i>L. knipowitschi</i> (221)																							
11 <i>L. fulvus</i> (66)																							
12 <i>L. soldatovi</i> (421)																							
13 <i>L. macrochir</i> (1002)																							
14 <i>L. tanakae</i> (1206)																							
15 <i>L. tanakae</i> (1634)																							
16 <i>L. tanakae</i> (1635)																							
17 <i>L. tanakae</i> (1636)																							
18 <i>L. tanakae</i> (1637)																							
19 <i>L. tanakae</i> (1639)																							
20 <i>L. microlepidotus</i> (1377)																							
21 <i>L. brunneofasciatus</i> (396)																							
22 <i>L. brunneofasciatus</i> (397)																							
23 <i>L. schmidt</i> (2)																							
24 <i>L. schmidt</i> (10)																							
25 <i>L. schmidt</i> (910)	0.4																						
26 <i>L. nigrocaudatus</i> (9)	2.9	2.9																					
27 <i>L. nigrocaudatus</i> (533)	2.9	2.8	0																				
28 <i>L. nigrocaudatus</i> (536)	2.9	2.8	0	0																			
29 <i>B. soldatovi</i> (393)	3.7	3.7	4.0	3.9	3.9																		
30 <i>B. soldatovi</i> (394)	3.7	3.7	3.9	3.9	3.9	0.1																	
31 <i>B. soldatovi</i> (502)	3.7	3.8	4.0	3.9	3.9	0.1	0.1																
32 <i>B. microcephalus</i> (538)	2.9	2.9	3.2	3.2	3.2	3.4	3.4	3.5															
33 <i>B. microcephalus</i> (540)	3.0	2.9	3.3	3.2	3.2	3.5	3.5	3.5	0.1														
34 <i>A. hollandi</i> (861)	3.8	3.7	3.7	3.6	3.6	2.5	2.6	2.6	3.3	3.4													
35 <i>A. hollandi</i> (865)	3.8	3.7	3.7	3.6	3.6	2.5	2.6	2.6	3.3	3.4	0												
36 <i>A. hollandi</i> (867)	3.9	3.8	3.7	3.6	3.6	2.6	2.7	2.6	3.4	3.5	0.3	0.3											
37 <i>P. albonotata</i> (615)	5.1	5.0	5.4	5.4	5.4	4.3	4.3	4.3	4.7	4.7	4.6	4.6	4.6										
38 <i>P. albonotata</i> (617)	5.1	5.1	5.5	5.5	5.5	4.3	4.2	4.3	4.7	4.8	4.6	4.6	4.6	0.1									
39 <i>P. toyamensis</i> (1134)	5.1	5.1	5.6	5.6	5.6	4.2	4.2	4.3	4.8	4.9	4.8	4.8	4.8	1.0	1.0								
40 <i>P. toyamensis</i> (1140)	5.1	5.1	5.6	5.6	5.6	4.3	4.2	4.3	4.9	4.9	4.8	4.8	4.8	1.0	1.0	0							
41 <i>P. toyamensis</i> (1143)	5.1	5.1	5.6	5.6	5.6	4.3	4.2	4.3	4.9	4.9	4.8	4.8	4.8	1.0	1.0	0	0						
42 <i>L. endemoscotus</i> (1469)	3.4	3.5	4.0	4.0	4.0	3.0	3.0	3.0	3.1	3.2	3.3	3.3	3.3	4.3	4.3	4.4	4.4	4.4					
43 <i>L. mandibularis</i> (1489)	3.6	3.7	4.1	4.1	4.1	3.0	3.0	3.0	3.4	3.5	3.1	3.1	3.1	4.0	3.9	4.0	4.1	4.1	1.7				
44 <i>Z. viviparus</i> (493)	7.2	7.3	7.7	7.7	7.7	7.3	7.3	7.2	7.0	7.0	7.3	7.3	7.2	6.2	6.1	6.2	6.2	6.2	6.9	6.8			
45 <i>H. middendorffii</i> (11)	7.0	7.0	7.4	7.3	7.3	6.7	6.8	6.7	7.1	7.2	6.6	6.6	6.6	6.4	6.4	6.5	6.5	6.5	6.6	6.6	6.6		
46 <i>L. regani</i> (1323)	6.4	6.6	6.9	6.9	6.9	6.3	6.2	6.1	6.0	6.1	6.6	6.6	6.6	5.5	5.5	5.5	5.5	5.5	5.6	5.7	6.4	6.2	
47 <i>B. derjugini</i> (331)	9.7	9.8	10.1	10.1	10.1	9.5	9.5	9.9	9.5	9.6	9.5	9.5	9.6	8.3	8.3	8.6	8.6	8.6	9.1	9.1	9.2	8.7	8.8

Таблица А.3. Значения р-дистанций (в %) между нуклеотидными последовательностями генов COI, цитохрома b, 16S рРНК мтДНК (ниже диагонали) и RNF213, родопсина яДНК (выше диагонали) таксонов подсемейства Lycodinae семейства Zoarcidae. Прочерки - отсутствие данных

Вид	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	
1 <i>L. brevicaudus</i> (17)		—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
2 <i>L. brevicaudus</i> (20)	0		—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
3 <i>L. brevicaudus</i> (22)	0.2	0.2		—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
4 <i>L. brevicaudus</i> (23)	0	0	0.2		—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
5 <i>L. brevicaudus</i> (32)	0.1	0	0.2	0		0.1	—	0.7	—	0.4	0.5	0.4	0.4	0.4	0.3	—	—	—	0.4	0.6	1.0	—	
6 <i>L. brevicaudus</i> (76)	0.2	0.1	0.4	0.1	0.2		—	0.8	—	0.4	0.6	0.5	0.4	0.4	0.4	—	—	—	0.4	0.5	1.0	—	
7 <i>L. brevicaudus</i> (208)	0.3	0.4	0.1	0.4	0.3	0.5		—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
8 <i>L. raridens</i> (40)	2.6	2.6	2.6	2.6	2.5	2.6	2.8		—	0.4	0.5	1.0	1.0	1.0	0.9	—	—	—	1.0	1.0	1.2	—	
9 <i>L. raridens</i> (51)	2.5	2.5	2.5	2.5	2.4	2.5	2.7	0.1								—	—	—	—	—	—	—	
10 <i>L. raridens</i> (177)	2.7	2.6	2.7	2.6	2.6	2.7	2.8	0.1	0.2			0.1	0.7	0.6	0.6	0.5	—	—	—	0.6	0.7	1.0	—
11 <i>L. raridens</i> (202)	2.4	2.5	2.4	2.5	2.4	2.5	2.6	0.2	0.2	0.2		0.7	0.7	0.7	0.7	—	—	—	0.6	0.7	1.0	—	
12 <i>L. multifasciatus</i> (25)	3.5	3.4	3.5	3.4	3.4	3.4	3.7	3.1	3.0	3.1	3.0		0.1	0.1	0.6	—	—	—	0.5	0.3	0.9	—	
13 <i>L. multifasciatus</i> (50)	3.5	3.4	3.5	3.4	3.4	3.4	3.7	3.1	3.0	3.1	3.0	0		0	0.5	—	—	—	0.6	0.4	1.0	—	
14 <i>L. multifasciatus</i> (61)	3.5	3.5	3.6	3.5	3.5	3.4	3.7	3.1	3.0	3.2	3.0	0	0		0.5	—	—	—	0.6	0.4	1.0	—	
15 <i>L. knipowitschi</i> (31)	0.7	0.6	0.7	0.6	0.6	0.7	0.8	2.7	2.6	2.8	2.6	3.6	3.6	3.7		—	—	—	0.1	0.7	1.2	—	
16 <i>L. knipowitschi</i> (79)	0.5	0.4	0.5	0.4	0.4	0.5	0.6	2.7	2.6	2.7	2.6	3.5	3.5	3.5	0.4		—	—	—	—	—	—	
17 <i>L. knipowitschi</i> (104)	0.6	0.6	0.6	0.6	0.5	0.6	0.8	2.6	2.5	2.7	2.5	3.5	3.5	3.5	0.2	0.3		—	—	—	—	—	
18 <i>L. knipowitschi</i> (184)	0.6	0.7	0.6	0.7	0.6	0.7	0.8	2.7	2.6	2.7	2.5	3.5	3.5	3.5	0.3	0.4	0.2		—	—	—	—	
19 <i>L. knipowitschi</i> (221)	0.6	0.6	0.6	0.6	0.5	0.6	0.8	2.6	2.5	2.7	2.5	3.5	3.5	3.5	0.2	0.3	0	0.2		0.7	1.1	—	
20 <i>L. fulvus</i> (66)	3.8	3.8	3.9	3.8	3.8	3.8	4.0	3.3	3.3	3.4	3.2	3.5	3.5	3.5	3.9	3.8	3.8	3.8	3.8		0.8	—	
21 <i>L. soldatovi</i> (421)	3.7	3.8	3.6	3.8	3.8	3.8	3.7	3.7	3.5	3.7	3.5	3.3	3.3	3.4	3.9	3.7	3.7	3.6	3.7	2.9		—	
22 <i>L. soldatovi</i> (463)	3.6	3.6	3.5	3.6	3.7	3.7	3.6	3.6	3.4	3.6	3.4	3.3	3.3	3.3	3.8	3.6	3.6	3.5	3.6	2.9	0.1	—	
23 <i>L. macrochir</i> (1002)	3.2	3.3	3.2	3.3	3.3	3.4	3.3	3.3	3.2	3.4	3.1	3.2	3.2	3.2	3.5	3.3	3.3	3.4	3.3	3.1	2.5	2.4	
24 <i>L. tanakae</i> (1206)	0.1	0.1	0.2	0.1	0	0.2	0.4	2.6	2.5	2.6	2.5	3.5	3.5	3.5	0.6	0.4	0.6	0.7	0.6	3.8	3.7	3.6	
25 <i>L. tanakae</i> (1207)	0.1	0	0.2	0	0	0.2	0.3	2.5	2.4	2.6	2.5	3.4	3.4	3.5	0.6	0.4	0.5	0.6	0.5	3.8	3.8	3.7	
26 <i>L. tanakae</i> (1211)	0.3	0.4	0.5	0.4	0.4	0.5	0.6	2.8	2.7	2.9	2.6	3.5	3.5	3.6	0.9	0.8	0.8	0.8	0.8	3.8	3.7	3.7	
27 <i>L. tanakae</i> (1212)	0.3	0.4	0.5	0.4	0.4	0.5	0.6	2.8	2.7	2.9	2.6	3.5	3.5	3.6	0.9	0.8	0.8	0.8	0.8	3.8	3.7	3.7	
28 <i>L. tanakae</i> (1213)	0.4	0.5	0.6	0.5	0.5	0.6	0.7	2.9	2.8	3.0	2.7	3.6	3.6	3.7	1.0	0.9	0.9	0.9	0.9	3.9	3.8	3.8	
29 <i>L. tanakae</i> (1332)	0.1	0.1	0.2	0.1	0.1	0.3	0.3	2.6	2.5	2.7	2.4	3.5	3.5	3.5	0.7	0.5	0.6	0.6	0.6	3.8	3.7	3.6	
30 <i>L. tanakae</i> (1333)	0.1	0.1	0.2	0.1	0.1	0.3	0.3	2.6	2.5	2.7	2.4	3.5	3.5	3.5	0.7	0.5	0.6	0.6	0.6	3.8	3.7	3.6	
31 <i>L. tanakae</i> (1334)	0.1	0.1	0.2	0.1	0.1	0.3	0.3	2.6	2.5	2.7	2.4	3.5	3.5	3.5	0.7	0.5	0.6	0.6	0.6	3.8	3.7	3.6	
32 <i>L. tanakae</i> (1343)	0.1	0.1	0.2	0.1	0	0.2	0.4	2.6	2.5	2.6	2.5	3.5	3.5	3.5	0.6	0.4	0.6	0.7	0.6	3.8	3.7	3.6	
33 <i>L. tanakae</i> (1344)	0.1	0	0.2	0	0	0.2	0.3	2.5	2.4	2.6	2.4	3.4	3.4	3.5	0.6	0.4	0.5	0.6	0.5	3.8	3.8	3.7	
34 <i>L. tanakae</i> (1345)	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.3	0.2	2.5	2.4	2.6	2.4	3.4	3.4	3.5	0.6	0.4	0.5	0.5	0.5	3.8	3.7	3.6	
35 <i>L. tanakae</i> (1346)	0.1	0.2	0.1	0.2	0.1	0.3	0.3	2.6	2.5	2.6	2.4	3.5	3.5	3.5	0.6	0.4	0.6	0.6	0.6	3.9	3.7	3.6	
36 <i>L. tanakae</i> (1347)	0.1	0.2	0.1	0.2	0.1	0.3	0.3	2.6	2.5	2.6	2.4	3.5	3.5	3.5	0.6	0.4	0.6	0.6	0.6	3.9	3.7	3.6	
37 <i>L. tanakae</i> (1634)	0.4	0.4	0.5	0.4	0.4	0.6	0.6	2.7	2.6	2.8	2.6	3.7	3.7	3.7	1.0	0.8	0.9	0.9	0.9	3.8	3.9	3.8	
38 <i>L. tanakae</i> (1635)	0.3	0.3	0.4	0.3	0.3	0.5	0.5	2.8	2.7	2.8	2.6	3.7	3.7	3.8	0.9	0.7	0.8	0.8	0.8	3.9	3.9	3.8	
39 <i>L. tanakae</i> (1636)	0.4	0.5	0.5	0.5	0.4	0.6	0.7	3.0	2.8	2.9	2.8	3.9	3.9	3.9	1.0	0.8	1.0	1.0	1.0	4.1	4.0	3.9	
40 <i>L. tanakae</i> (1637)	0.2	0.2	0.3	0.2	0.2	0.4	0.4	2.6	2.5	2.6	2.4	3.6	3.6	3.6	0.7	0.5	0.6	0.7	0.6	3.7	3.7	3.6	
41 <i>L. tanakae</i> (1638)	0.2	0.3	0.3	0.3	0.2	0.4	0.5	2.7	2.6	2.7	2.5	3.7	3.7	3.7	0.8	0.6	0.7	0.8	0.7	3.7	3.8	3.7	
42 <i>L. tanakae</i> (1639)	0.1	0.2	0.2	0.2	0.1	0.3	0.4	2.7	2.6	2.7	2.5	3.6	3.6	3.6	0.7	0.5	0.7	0.7	0.7	3.8	3.7	3.6	
43 <i>L. tanakae</i> (1665)	0.1	0.2	0.2	0.2	0.1	0.3	0.4	2.7	2.6	2.7	2.5	3.5	3.5	3.6	0.7	0.5	0.7	0.7	0.7	3.8	3.8	3.7	
44 <i>L. tanakae</i> (1666)	0.1	0.1	0.2	0.1	0.1	0.3	0.3	2.6	2.5	2.7	2.4	3.5	3.5	3.5	0.7	0.5	0.6	0.6	0.6	3.8	3.7	3.6	
45 <i>L. tanakae</i> (1669)	0.1	0.1	0.2	0.1	0.1	0.3	0.3	2.6	2.5	2.7	2.4	3.4	3.4	3.5	0.7	0.5	0.6	0.6	0.6	3.8	3.8	3.7	
46 <i>L. tanakae</i> (1670)	0.2	0.2	0.3	0.2	0.2	0.4	0.4	2.7	2.6	2.8	2.5	3.5	3.5	3.6	0.8	0.6	0.7	0.7	0.7	3.9	3.9	3.8	
47 <i>L. microlepidotus</i> (1377)	4.0	4.0	3.9	4.0	3.9	4.0	4.0	3.8	3.7	3.6	3.7	3.8	3.8	3.8	4.1	4.0	4.0	4.0	4.0	3.6	3.1	3.0	
48 <i>L. brunneofasciatus</i> (396)	3.8	3.7	3.6	3.7	3.7	3.9	3.8	3.5	3.4	3.6	3.5	3.6	3.6	3.6	3.9	3.7	3.8	3.8	3.8	3.2	1.4	1.3	
49 <i>L. brunneofasciatus</i> (397)	3.8	3.8	3.7	3.8	3.8	3.9	3.8	3.6	3.4	3.6	3.6	3.7	3.7	3.6	4.0	3.7	3.8	3.8	3.8	3.3	1.4	1.4	
50 <i>L. schmidt</i> (2)	6.2	6.2	6.1	6.2	6.2	6.4	6.2	6.6	6.4	6.7	6.4	6.0	6.0	6.0	6.2	6.1	6.1	6.1	6.1	6.3	6.0	5.9	
51 <i>L. schmidt</i> (5)	6.1	6.2	6.0	6.2	6.1	6.3	6.2	6.6	6.4	6.6	6.4	5.9	5.9	6.0	6.1	6.1	6.0	6.0	6.0	6.3	6.0	5.9	
52 <i>L. schmidt</i> (10)	6.1	6.2	6.0	6.2	6.1	6.3	6.2	6.6	6.4	6.6	6.4	5.9	5.9	6.0	6.1	6.1	6.0	6.0	6.0	6.3	6.0	5.9	
53 <i>L. schmidt</i> (910)	6.2	6.2	6.1	6.2	6.2	6.3	6.3	6.6	6.4	6.6	6.4	5.7	5.7	5.7	6.1	6.1	6.0	6.0	6.0	6.3	5.9	5.8	
54 <i>L. schmidt</i> (911)	6.2	6.3	6.2	6.3	6.3	6.3	6.3	6.6	6.4	6.7	6.4	5.7	5.7	5.8	6.2	6.2	6.1	6.1	6.1	6.2	5.8	5.8	
55 <i>L. nigrocaudatus</i> (9)	6.7	6.8	6.8	6.8	6.8	6.8	6.9	6.8	6.7	6.8	6.6	7.0	7.0	7.1	6.8	6.8	6.7	6.7	6.7	6.9	6.5	6.6	
56 <i>L. nigrocaudatus</i> (533)	6.7	6.8	6.8	6.8	6.8	6.8	6.9	6.8	6.7	6.8	6.6	7.0	7.0	7.1	6.8	6.8	6.7	6.7	6.7	6.9	6.5	6.6	
57 <i>L. nigrocaudatus</i> (536)	6.7	6.8	6.8	6.8	6.8	6.8	6.9	6.8	6.7	6.8	6.6	7.0	7.0	7.1	6.8	6.8	6.7	6.7	6.7	6.9	6.5	6.6	
58 <i>B. soldatovi</i> (393)	4.8	4.8	4.8	4.8	4.8	4.9	5.0	4.9	4.9	4.9	4.7	5.2	5.2	5.2	4.9	4.8	4.8	4.8	4.8	5.1	4.4	4.4	
59 <i>B. soldatovi</i> (394)	4.9	5.0	5.0	5.0	5.0	5.0	5.1	4.8	4.8	4.9	4.7	5.2	5.2	5.3	5.0	4.9	4.9	4.9	4.9	5.1	4.4	4.4	
60 <i>B. soldatovi</i> (502)	4.8	4.9	4.9	4.9	4.9	4.9	5.0	4.9	4.8	4.9	4.7	5.2	5.2	5.3	4.9	4.9	4.8	4.8	4.8	5.1	4.4	4.4	
61 <i>B. microcephalus</i> (538)	5.8	5.9	5.8	5.9	5.8	5.9	5.9	5.5	5.4	5.6	5.3	5.7	5.7	5.7	5.9	5.9	5.8	5.8	5.8	5.9	5.7	5.6	
62 <i>B. microcephalus</i> (540)	5.9	5.9	5.9	5.9	5.9	6.0	5.9	5.6	5.5	5.6	5.4	5.8	5.8	5.7	5.9								

Продолжение таблицы А.3

Вид	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44
1 <i>L. breviceaudus</i> (17)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
2 <i>L. breviceaudus</i> (20)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
3 <i>L. breviceaudus</i> (22)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
4 <i>L. breviceaudus</i> (23)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
5 <i>L. breviceaudus</i> (32)	0.7	0.1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0.1	0.1	0.1	0.3	—	0.1	—	—
6 <i>L. breviceaudus</i> (76)	0.7	0.1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0.1	0.1	0.1	0.4	—	0.1	—	—
7 <i>L. breviceaudus</i> (208)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
8 <i>L. raridens</i> (40)	1.0	0.9	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0.8	0.8	0.8	1.0	—	0.8	—	—
9 <i>L. raridens</i> (51)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
10 <i>L. raridens</i> (177)	0.7	0.5	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0.4	0.4	0.4	0.7	—	0.4	—	—
11 <i>L. raridens</i> (202)	0.7	0.5	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0.4	0.4	0.4	0.7	—	0.4	—	—
12 <i>L. multifasciatus</i> (25)	0.6	0.4	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0.4	0.4	0.4	0.6	—	0.4	—	—
13 <i>L. multifasciatus</i> (50)	0.7	0.5	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0.4	0.4	0.4	0.7	—	0.4	—	—
14 <i>L. multifasciatus</i> (61)	0.7	0.5	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0.4	0.4	0.4	0.7	—	0.4	—	—
15 <i>L. knipowitschi</i> (31)	0.9	0.4	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0.4	0.4	0.4	0.6	—	0.4	—	—
16 <i>L. knipowitschi</i> (79)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
17 <i>L. knipowitschi</i> (104)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
18 <i>L. knipowitschi</i> (184)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
19 <i>L. knipowitschi</i> (221)	0.8	0.4	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0.3	0.3	0.3	0.5	—	0.3	—	—
20 <i>L. fulvus</i> (66)	0.4	0.4	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0.5	0.5	0.5	0.7	—	0.5	—	—
21 <i>L. soldatovi</i> (421)	0.4	1.0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1.0	1.0	1.0	1.2	—	1.0	—	—
22 <i>L. soldatovi</i> (463)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
23 <i>L. macrochir</i> (1002)	—	0.6	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0.7	0.7	0.7	0.9	—	0.7	—	—
24 <i>L. tanakae</i> (1206)	3.3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0.1	0.1	0.1	0.3	—	0.1	—	—
25 <i>L. tanakae</i> (1207)	3.3	0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
26 <i>L. tanakae</i> (1211)	3.4	0.4	0.4	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
27 <i>L. tanakae</i> (1212)	3.4	0.4	0.4	0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
28 <i>L. tanakae</i> (1213)	3.5	0.5	0.5	0.1	0.1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
29 <i>L. tanakae</i> (1332)	3.2	0.1	0.1	0.4	0.4	0.5	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
30 <i>L. tanakae</i> (1333)	3.2	0.1	0.1	0.4	0.4	0.5	0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
31 <i>L. tanakae</i> (1334)	3.2	0.1	0.1	0.4	0.4	0.5	0	0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
32 <i>L. tanakae</i> (1343)	3.3	0	0	0.4	0.4	0.5	0.1	0.1	0.1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
33 <i>L. tanakae</i> (1344)	3.3	0	0	0.4	0.4	0.5	0.1	0.1	0.1	0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
34 <i>L. tanakae</i> (1345)	3.2	0.1	0.1	0.4	0.4	0.5	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
35 <i>L. tanakae</i> (1346)	3.2	0.2	0.1	0.4	0.4	0.5	0.1	0.1	0.1	0.2	0.1	0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
36 <i>L. tanakae</i> (1347)	3.2	0.2	0.1	0.4	0.4	0.5	0.1	0.1	0.1	0.2	0.1	0	0	—	—	—	—	—	—	—	—	—
37 <i>L. tanakae</i> (1634)	3.5	0.3	0.4	0.7	0.7	0.8	0.3	0.3	0.3	0.3	0.4	0.4	0.4	0.4	—	—	0	0.2	—	0	—	—
38 <i>L. tanakae</i> (1635)	3.4	0.2	0.3	0.6	0.6	0.7	0.3	0.3	0.3	0.2	0.3	0.3	0.3	0.3	0.5	—	0	0.2	—	0	—	—
39 <i>L. tanakae</i> (1636)	3.5	0.4	0.4	0.7	0.7	0.8	0.4	0.4	0.4	0.4	0.4	0.4	0.5	0.5	0.6	0.1	—	0.2	—	0	—	—
40 <i>L. tanakae</i> (1637)	3.3	0.1	0.2	0.5	0.5	0.6	0.2	0.2	0.2	0.1	0.2	0.2	0.2	0.2	0.3	0.2	0.3	—	0.2	—	—	—
41 <i>L. tanakae</i> (1638)	3.4	0.2	0.2	0.5	0.5	0.6	0.2	0.2	0.2	0.2	0.2	0.2	0.2	0.3	0.2	0.3	0.5	0.1	—	—	—	—
42 <i>L. tanakae</i> (1639)	3.3	0.1	0.1	0.4	0.4	0.5	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.2	0.2	0.3	0.2	0.4	0.1	0.2	—	—	—
43 <i>L. tanakae</i> (1665)	3.3	0.2	0.1	0.4	0.4	0.5	0	0	0	0.2	0.1	0.1	0.2	0.2	0.3	0.3	0.5	0.2	0.3	0.2	—	—
44 <i>L. tanakae</i> (1666)	3.2	0.1	0.1	0.4	0.4	0.5	0	0	0	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.3	0.3	0.4	0.2	0.2	0.1	0
45 <i>L. tanakae</i> (1669)	3.3	0.1	0.1	0.4	0.4	0.5	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.4	0.3	0.4	0.2	0.2	0.1	0.1
46 <i>L. tanakae</i> (1670)	3.4	0.2	0.2	0.5	0.5	0.6	0.2	0.2	0.2	0.2	0.2	0.2	0.2	0.2	0.5	0.4	0.5	0.3	0.3	0.2	0.2	0.2
47 <i>L. microlepidotus</i> (1377)	1.4	3.8	3.9	4.2	4.2	4.3	4.0	4.0	4.0	3.9	3.9	3.9	4.0	4.0	4.0	4.2	4.0	3.9	4.1	4.0	4.0	4.0
48 <i>L. brunneofasciatus</i> (396)	2.8	3.7	3.7	3.8	3.8	3.9	3.8	3.8	3.8	3.7	3.7	3.7	3.7	3.7	3.9	3.9	4.1	3.8	3.9	3.8	3.8	3.8
49 <i>L. brunneofasciatus</i> (397)	2.8	3.7	3.8	3.9	3.9	4.0	3.8	3.8	3.8	3.7	3.8	3.8	3.7	3.7	3.9	4.0	4.1	3.8	3.9	3.8	3.9	3.8
50 <i>L. schmidt</i> (2)	5.4	6.2	6.2	6.4	6.4	6.5	6.1	6.1	6.1	6.2	6.2	6.1	6.1	6.1	6.2	6.4	6.4	6.2	6.2	6.2	6.2	6.1
51 <i>L. schmidt</i> (5)	5.4	6.2	6.1	6.3	6.3	6.4	6.1	6.1	6.1	6.2	6.1	6.0	6.1	6.1	6.2	6.3	6.4	6.2	6.2	6.2	6.1	6.1
52 <i>L. schmidt</i> (10)	5.4	6.2	6.1	6.3	6.3	6.4	6.1	6.1	6.1	6.2	6.1	6.0	6.1	6.1	6.2	6.3	6.4	6.2	6.2	6.2	6.1	6.1
53 <i>L. schmidt</i> (910)	5.3	6.3	6.2	6.3	6.3	6.4	6.2	6.2	6.2	6.3	6.2	6.1	6.2	6.2	6.3	6.4	6.5	6.3	6.3	6.3	6.2	6.2
54 <i>L. schmidt</i> (911)	5.3	6.2	6.3	6.4	6.4	6.5	6.2	6.2	6.2	6.2	6.3	6.2	6.2	6.2	6.2	6.4	6.4	6.2	6.2	6.2	6.3	6.2
55 <i>L. nigrocaudatus</i> (9)	5.9	6.7	6.8	6.9	6.9	7.0	6.7	6.7	6.7	6.7	6.8	6.7	6.7	6.7	6.7	6.9	6.9	6.7	6.6	6.7	6.8	6.7
56 <i>L. nigrocaudatus</i> (533)	5.9	6.7	6.8	6.9	6.9	7.0	6.7	6.7	6.7	6.7	6.8	6.7	6.7	6.7	6.7	6.9	6.9	6.7	6.6	6.7	6.8	6.7
57 <i>L. nigrocaudatus</i> (536)	5.9	6.7	6.8	6.9	6.9	7.0	6.7	6.7	6.7	6.7	6.8	6.7	6.7	6.7	6.7	6.9	6.9	6.7	6.6	6.7	6.8	6.7
58 <i>B. soldatovi</i> (393)	4.3	4.8	4.9	4.8	4.8	4.9	4.8	4.8	4.8	4.8	4.8	4.8	4.8	4.8	4.8	5.0	4.9	5.0	4.9	4.8	4.8	4.8
59 <i>B. soldatovi</i> (394)	4.4	4.9	5.0	4.9	4.9	5.0	4.9	4.9	4.9	4.9	5.0	4.9	4.9	4.9	4.9	5.2	5.1	5.0	5.0	5.0	5.0	4.9
60 <i>B. soldatovi</i> (502)	4.4	4.9	4.9	4.8	4.9	4.9	4.9	4.9	4.9	4.9	4.9	4.8	4.8	4.8	4.8	5.1	5.0	5.0	4.9	5.0	4.9	4.9
61 <i>B. microcephalus</i> (538)	5.3	5.8	5.8	5.9	5.9	6.0	5.8	5.8	5.8	5.8	5.7	5.8	5.8	5.8	5.7	5.9	6.1	5.8	5.8	5.8	5.8	5.8
62 <i>B. microcephalus</i> (540)	5.3	5.8	5.9	6.0	6.0	6.1	5.8	5.8	5.8	5.8	5.9	5.8	5.8	5.8	5.8	5.8	6.0	6.1	5.8	5.8	5.8	5.8
63 <i>A. hollandi</i> (861)	4.7	5.3	5.4	5.5	5.5	5.6	5.4	5.4	5.4	5.3	5.4	5.4	5.4	5.4	5.5	5.6	5.7	5.4	5.5	5.4	5.5	5.4
64 <i>A. hollandi</i> (863)	4.9	5.4	5.5	5.6	5.6	5.7	5.5	5.5	5.5	5.4	5.5	5.5	5.5	5.5	5.6	5.7	5.8	5.5	5.6	5.5	5.6	5.5
65 <i>A. hollandi</i> (865)	4.7	5.3	5.4	5.5	5.5	5.6	5.4	5.4	5.4	5.3	5.4	5.4	5.4	5.4	5.5	5.6	5.7	5.4	5.5	5.4	5.5	5.4
66 <i>A. hollandi</i> (867)	5.0	5.6	5.6	5.8	5.8	5.9	5.7	5.7	5.7	5.6	5.6	5.6	5.7	5.7	5.7	5.8	6.0	5.6	5.7	5.7	5.7	5.7
67 <i>P. albonotata</i> (615)	6.0	6.6	6.6	6.7	6.7	6.8	6.7															

Продолжение таблицы А.3

Вид	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60	61	62	63	64	65	66
1 <i>L. breviceaudus</i> (17)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
2 <i>L. breviceaudus</i> (20)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
3 <i>L. breviceaudus</i> (22)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
4 <i>L. breviceaudus</i> (23)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
5 <i>L. breviceaudus</i> (32)	—	—	0.8	0.6	0.6	1.1	—	1.2	1.2	—	1.4	1.3	1.3	1.1	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	—	1.2
6 <i>L. breviceaudus</i> (76)	—	—	0.9	0.6	0.7	1.0	—	1.1	1.2	—	1.3	1.2	1.2	1.0	1.1	1.2	1.1	1.1	1.2	1.2	—	1.2
7 <i>L. breviceaudus</i> (208)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
8 <i>L. raridens</i> (40)	—	—	1.2	0.9	0.9	1.5	—	1.5	1.6	—	1.8	1.7	1.7	1.4	1.5	1.5	1.5	1.5	1.5	1.5	—	1.5
9 <i>L. raridens</i> (51)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
10 <i>L. raridens</i> (177)	—	—	0.8	0.5	0.5	1.1	—	1.2	1.2	—	1.4	1.3	1.3	1.0	1.1	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	—	1.2
11 <i>L. raridens</i> (202)	—	—	0.8	0.5	0.5	1.1	—	1.2	1.2	—	1.4	1.3	1.3	1.1	1.1	1.2	1.3	1.3	1.2	1.2	—	1.2
12 <i>L. multifasciatus</i> (25)	—	—	0.5	0.3	0.3	0.8	—	0.9	1.0	—	1.1	1.0	1.0	0.9	0.9	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	—	1.0
13 <i>L. multifasciatus</i> (50)	—	—	0.6	0.4	0.4	0.9	—	1.0	1.0	—	1.2	1.1	1.1	0.9	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	—	1.0
14 <i>L. multifasciatus</i> (61)	—	—	0.6	0.4	0.4	0.9	—	1.0	1.0	—	1.2	1.1	1.1	0.9	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	—	1.0
15 <i>L. knipowitschi</i> (31)	—	—	1.0	0.7	0.7	1.2	—	1.3	1.4	—	1.5	1.5	1.5	1.1	1.2	1.2	1.3	1.3	1.2	1.2	—	1.2
16 <i>L. knipowitschi</i> (79)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
17 <i>L. knipowitschi</i> (104)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
18 <i>L. knipowitschi</i> (184)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
19 <i>L. knipowitschi</i> (221)	—	—	0.9	0.7	0.7	1.2	—	1.2	1.3	—	1.5	1.4	1.4	1.1	1.1	1.2	1.4	1.4	1.2	1.2	—	1.2
20 <i>L. fulvus</i> (66)	—	—	0.5	0.2	0.3	0.7	—	0.7	0.8	—	1.0	0.9	0.9	0.7	0.7	0.8	0.9	0.9	0.8	0.8	—	0.8
21 <i>L. soldatovi</i> (421)	—	—	0.7	0.6	0.6	1.2	—	1.3	1.4	—	1.5	1.5	1.5	1.1	1.1	1.2	1.4	1.5	1.2	1.2	—	1.2
22 <i>L. soldatovi</i> (463)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
23 <i>L. macrochir</i> (1002)	—	—	0.4	0.2	0.3	0.9	—	1.0	1.0	—	1.2	1.1	1.1	0.7	0.7	0.8	1.0	1.1	0.8	0.8	—	0.8
24 <i>L. tanakae</i> (1206)	—	—	0.8	0.5	0.6	1.0	—	1.0	1.1	—	1.2	1.2	1.2	1.0	1.0	1.1	1.2	1.2	1.1	1.1	—	1.1
25 <i>L. tanakae</i> (1207)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
26 <i>L. tanakae</i> (1211)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
27 <i>L. tanakae</i> (1212)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
28 <i>L. tanakae</i> (1213)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
29 <i>L. tanakae</i> (1332)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
30 <i>L. tanakae</i> (1333)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
31 <i>L. tanakae</i> (1334)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
32 <i>L. tanakae</i> (1343)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
33 <i>L. tanakae</i> (1344)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
34 <i>L. tanakae</i> (1345)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
35 <i>L. tanakae</i> (1346)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
36 <i>L. tanakae</i> (1347)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
37 <i>L. tanakae</i> (1634)	—	—	0.7	0.5	0.5	1.0	—	1.1	1.2	—	1.3	1.2	1.2	1.1	1.1	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	—	1.2
38 <i>L. tanakae</i> (1635)	—	—	0.7	0.5	0.5	1.0	—	1.1	1.2	—	1.3	1.2	1.2	1.1	1.1	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	—	1.2
39 <i>L. tanakae</i> (1636)	—	—	0.7	0.5	0.5	1.0	—	1.1	1.2	—	1.3	1.2	1.2	1.1	1.1	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	—	1.2
40 <i>L. tanakae</i> (1637)	—	—	1.0	0.7	0.7	1.2	—	1.3	1.4	—	1.5	1.5	1.5	1.3	1.3	1.4	1.5	1.5	1.4	1.4	—	1.4
41 <i>L. tanakae</i> (1638)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
42 <i>L. tanakae</i> (1639)	—	—	0.7	0.5	0.5	1.0	—	1.1	1.2	—	1.3	1.2	1.2	1.1	1.1	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	—	1.2
43 <i>L. tanakae</i> (1665)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
44 <i>L. tanakae</i> (1666)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
45 <i>L. tanakae</i> (1669)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
46 <i>L. tanakae</i> (1670)	0.1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
47 <i>L. microlepidotus</i> (1377)	4.0	4.1	—	0.2	0.3	1.0	—	1.0	1.1	—	1.2	1.2	1.2	0.9	0.9	1.0	1.1	1.2	1.0	1.0	—	1.0
48 <i>L. brunneofasciatus</i> (396)	3.8	3.9	3.5	—	0	0.7	—	0.7	0.8	—	1.0	0.9	0.9	0.5	0.5	0.6	0.8	0.9	0.6	0.6	—	0.6
49 <i>L. brunneofasciatus</i> (397)	3.9	4.0	3.6	0	—	0.7	—	0.8	0.9	—	1.0	1.0	1.0	0.6	0.6	0.7	0.9	1.0	0.7	0.7	—	0.7
50 <i>L. schmidt</i> (2)	6.2	6.3	6.2	6.3	6.2	—	—	0.1	0.1	—	0.3	0.2	0.2	0.8	0.8	0.9	0.3	0.4	0.9	0.9	—	0.9
51 <i>L. schmidt</i> (5)	6.1	6.2	6.1	6.2	6.2	0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
52 <i>L. schmidt</i> (10)	6.1	6.2	6.1	6.2	6.2	0	0	—	0.1	—	0.2	0.1	0.1	0.7	0.7	0.8	0.2	0.3	1.0	1.0	—	1.0
53 <i>L. schmidt</i> (910)	6.2	6.3	6.0	6.1	6.1	0.6	0.6	—	—	—	0.3	0.2	0.2	0.8	0.8	0.9	0.3	0.4	1.0	1.0	—	1.0
54 <i>L. schmidt</i> (911)	6.3	6.4	6.0	6.1	6.0	0.7	0.7	0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
55 <i>L. nigrocaudatus</i> (9)	6.8	6.9	6.9	6.8	6.7	4.8	4.8	4.8	4.6	4.5	—	0.1	0.1	1.0	1.0	1.0	0.4	0.5	1.0	1.0	—	1.0
56 <i>L. nigrocaudatus</i> (533)	6.8	6.9	6.9	6.8	6.7	4.8	4.8	4.8	4.6	4.5	0	—	0	0.9	0.9	1.0	0.4	0.4	1.0	1.0	—	1.0
57 <i>L. nigrocaudatus</i> (536)	6.8	6.9	6.9	6.8	6.7	4.8	4.8	4.8	4.6	4.5	0	0	—	0.9	0.9	1.0	0.4	0.4	1.0	1.0	—	1.0
58 <i>B. soldatovi</i> (393)	4.8	4.9	5.1	4.5	4.5	5.7	5.6	5.6	5.6	5.6	6.0	6.0	6.0	—	0	0.1	0.8	0.9	0.2	0.2	—	0.2
59 <i>B. soldatovi</i> (394)	5.0	5.1	5.2	4.6	4.7	5.7	5.7	5.7	5.7	5.6	5.9	5.9	5.9	0.1	—	0.1	0.9	1.0	0.2	0.2	—	0.2
60 <i>B. soldatovi</i> (502)	4.9	5.0	5.2	4.5	4.6	5.7	5.7	5.7	5.7	5.6	5.9	5.9	5.9	0	0.1	—	1.0	1.0	0.3	0.3	—	0.3
61 <i>B. microcephalus</i> (538)	5.8	5.9	6.1	5.8	5.9	4.8	4.8	4.8	4.7	4.6	5.1	5.1	5.1	5.2	5.1	5.1	—	0	1.1	1.1	—	1.1
62 <i>B. microcephalus</i> (540)	5.9	6.0	6.1	5.9	5.9	4.8	4.8	4.8	4.7	4.6	5.1	5.1	5.1	5.2	5.2	5.2	0.1	—	1.2	1.2	—	1.2
63 <i>A. hollandi</i> (861)	5.5	5.6	5.2	4.6	4.7	5.7	5.6	5.6	5.5	5.4	5.4	5.4	5.4	4.1	4.1	4.1	4.8	4.9	—	0	—	0
64 <i>A. hollandi</i> (863)	5.6	5.7	5.4	4.7	4.8	5.8	5.8	5.8	5.6	5.5	5.5	5.5	5.5	4.0	4.2	4.1	4.8	4.9	0.3	—	—	0
65 <i>A. hollandi</i> (865)	5.5	5.6	5.2	4.6	4.7	5.7	5.6	5.6	5.5	5.4	5.4	5.4	5.4	4.1	4.1	4.1	4.8	4.9	0	0.3	—	—
66 <i>A. hollandi</i> (867)	5.7	5.8	5.4	4.8	4.9	5.9	5.8	5.8	5.7	5.6	5.4	5.4	5.4	4.2	4.3	4.2	5.0	5.1	0.5	0.1	0.5	—
67 <i>P. albonotata</i> (615)	6.6	6.7	6.7	6.7	6.7	7.5	7.5	7.5	7.3	7.3	7.9	7.9	7.9	6.3	6.3	6.4	6.8	6.8	6.8	6.8	6.8	6.8
68 <i>P. albonotata</i> (617)	6.7	6.8	6.7	6.6	6.7	7.6	7.6	7.6	7.4	7.4	8.1	8.1	8.1									

Продолжение таблицы А.3

Вид	67	68	69	70	71	72	73	74	75	76	77	78	79	80	81	82	83	84	85	86	87
1 <i>L. brevicaudus</i> (17)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
2 <i>L. brevicaudus</i> (20)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
3 <i>L. brevicaudus</i> (22)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
4 <i>L. brevicaudus</i> (23)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
5 <i>L. brevicaudus</i> (32)	1.2	1.2	1.2	—	—	—	—	—	1.2	—	—	1.2	—	1.0	—	—	1.0	2.2	2.2	2.0	4.3
6 <i>L. brevicaudus</i> (76)	1.3	1.2	1.2	—	—	—	—	—	1.2	—	—	1.2	—	0.9	—	—	1.0	2.3	2.3	2.1	4.4
7 <i>L. brevicaudus</i> (208)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
8 <i>L. raridens</i> (40)	1.5	1.5	1.5	—	—	—	—	—	1.5	—	—	1.5	—	1.2	—	—	1.3	2.8	2.8	2.6	4.9
9 <i>L. raridens</i> (51)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
10 <i>L. raridens</i> (177)	1.2	1.1	1.1	—	—	—	—	—	1.1	—	—	1.1	—	0.9	—	—	1.0	2.4	2.4	2.2	4.5
11 <i>L. raridens</i> (202)	1.2	1.1	1.1	—	—	—	—	—	1.1	—	—	1.1	—	0.9	—	—	1.0	2.4	2.4	2.2	4.7
12 <i>L. multifasciatus</i> (25)	1.1	1.0	1.0	—	—	—	—	—	1.0	—	—	1.0	—	0.7	—	—	0.7	1.9	1.9	1.7	4.3
13 <i>L. multifasciatus</i> (50)	1.2	1.1	1.1	—	—	—	—	—	1.1	—	—	1.1	—	0.7	—	—	0.8	2.0	2.0	1.8	4.3
14 <i>L. multifasciatus</i> (61)	1.2	1.1	1.1	—	—	—	—	—	1.1	—	—	1.1	—	0.7	—	—	0.8	2.0	2.0	1.8	4.3
15 <i>L. knipowitschi</i> (31)	1.2	1.2	1.2	—	—	—	—	—	1.2	—	—	1.2	—	1.1	—	—	1.2	2.1	2.1	1.8	4.2
16 <i>L. knipowitschi</i> (79)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
17 <i>L. knipowitschi</i> (104)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
18 <i>L. knipowitschi</i> (184)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
19 <i>L. knipowitschi</i> (221)	1.2	1.1	1.1	—	—	—	—	—	1.1	—	—	1.1	—	1.0	—	—	1.1	2.0	2.0	1.8	4.3
20 <i>L. fulvus</i> (66)	1.1	1.0	1.0	—	—	—	—	—	1.0	—	—	1.0	—	0.5	—	—	0.6	2.1	2.1	1.8	4.5
21 <i>L. soldatovi</i> (421)	1.2	1.3	1.2	—	—	—	—	—	1.2	—	—	1.2	—	1.0	—	—	1.0	2.6	2.6	2.4	5.1
22 <i>L. soldatovi</i> (463)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
23 <i>L. macrochir</i> (1002)	1.1	1.0	1.0	—	—	—	—	—	1.0	—	—	1.0	—	0.7	—	—	0.6	2.3	2.3	2.1	4.8
24 <i>L. tanakae</i> (1206)	1.2	1.2	1.2	—	—	—	—	—	1.2	—	—	1.2	—	0.8	—	—	0.9	2.1	2.1	1.9	4.4
25 <i>L. tanakae</i> (1207)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
26 <i>L. tanakae</i> (1211)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
27 <i>L. tanakae</i> (1212)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
28 <i>L. tanakae</i> (1213)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
29 <i>L. tanakae</i> (1332)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
30 <i>L. tanakae</i> (1333)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
31 <i>L. tanakae</i> (1334)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
32 <i>L. tanakae</i> (1343)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
33 <i>L. tanakae</i> (1344)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
34 <i>L. tanakae</i> (1345)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
35 <i>L. tanakae</i> (1346)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
36 <i>L. tanakae</i> (1347)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
37 <i>L. tanakae</i> (1634)	1.2	1.1	1.1	—	—	—	—	—	1.1	—	—	1.1	—	0.9	—	—	1.0	2.1	2.1	1.9	4.4
38 <i>L. tanakae</i> (1635)	1.2	1.1	1.1	—	—	—	—	—	1.1	—	—	1.1	—	0.9	—	—	1.0	2.1	2.1	1.9	4.4
39 <i>L. tanakae</i> (1636)	1.2	1.1	1.1	—	—	—	—	—	1.1	—	—	1.1	—	0.9	—	—	1.0	2.1	2.1	1.9	4.4
40 <i>L. tanakae</i> (1637)	1.4	1.3	1.3	—	—	—	—	—	1.3	—	—	1.3	—	1.1	—	—	1.2	2.3	2.3	2.1	4.6
41 <i>L. tanakae</i> (1638)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
42 <i>L. tanakae</i> (1639)	1.2	1.1	1.1	—	—	—	—	—	1.1	—	—	1.1	—	0.9	—	—	1.0	2.1	2.1	1.9	4.4
43 <i>L. tanakae</i> (1665)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
44 <i>L. tanakae</i> (1666)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
45 <i>L. tanakae</i> (1669)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
46 <i>L. tanakae</i> (1670)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
47 <i>L. microlepidotus</i> (1377)	1.1	1.0	1.0	—	—	—	—	—	1.0	—	—	1.0	—	0.8	—	—	0.7	2.3	2.1	2.1	4.7
48 <i>L. brunneofasciatus</i> (396)	0.8	0.7	0.7	—	—	—	—	—	0.7	—	—	0.7	—	0.4	—	—	0.4	2.1	2.0	1.8	4.5
49 <i>L. brunneofasciatus</i> (397)	0.8	0.7	0.7	—	—	—	—	—	0.7	—	—	0.7	—	0.5	—	—	0.4	2.1	2.1	1.8	4.5
50 <i>L. schmidtii</i> (2)	1.4	1.3	1.3	—	—	—	—	—	1.3	—	—	1.3	—	0.8	—	—	0.9	2.3	2.3	2.1	4.5
51 <i>L. schmidtii</i> (5)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
52 <i>L. schmidtii</i> (10)	1.5	1.4	1.4	—	—	—	—	—	1.4	—	—	1.4	—	0.9	—	—	1.0	2.3	2.3	2.1	4.5
53 <i>L. schmidtii</i> (910)	1.5	1.5	1.5	—	—	—	—	—	1.5	—	—	1.5	—	1.0	—	—	1.0	2.4	2.4	2.2	4.6
54 <i>L. schmidtii</i> (911)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
55 <i>L. nigrocaudatus</i> (9)	1.7	1.6	1.6	—	—	—	—	—	1.6	—	—	1.6	—	1.1	—	—	1.2	2.6	2.6	2.3	4.8
56 <i>L. nigrocaudatus</i> (533)	1.6	1.5	1.5	—	—	—	—	—	1.5	—	—	1.5	—	1.0	—	—	1.1	2.5	2.5	2.3	4.7
57 <i>L. nigrocaudatus</i> (536)	1.6	1.5	1.5	—	—	—	—	—	1.5	—	—	1.5	—	1.0	—	—	1.1	2.5	2.5	2.3	4.7
58 <i>B. soldatovi</i> (393)	1.3	1.2	1.2	—	—	—	—	—	1.2	—	—	1.2	—	0.8	—	—	0.6	2.5	2.5	2.3	4.8
59 <i>B. soldatovi</i> (394)	1.2	1.2	1.2	—	—	—	—	—	1.2	—	—	1.2	—	0.8	—	—	0.6	2.5	2.5	2.3	4.8
60 <i>B. soldatovi</i> (502)	1.3	1.2	1.2	—	—	—	—	—	1.2	—	—	1.2	—	0.9	—	—	0.7	2.6	2.6	2.3	4.8
61 <i>B. microcephalus</i> (538)	1.5	1.5	1.5	—	—	—	—	—	1.5	—	—	1.5	—	1.0	—	—	1.0	2.5	2.5	2.3	4.6
62 <i>B. microcephalus</i> (540)	1.6	1.5	1.5	—	—	—	—	—	1.5	—	—	1.5	—	1.0	—	—	1.1	2.5	2.5	2.3	4.7
63 <i>A. hollandi</i> (861)	1.3	1.2	1.2	—	—	—	—	—	1.2	—	—	1.2	—	0.9	—	—	0.7	2.6	2.6	2.3	4.9
64 <i>A. hollandi</i> (863)	1.3	1.2	1.2	—	—	—	—	—	1.2	—	—	1.2	—	0.9	—	—	0.7	2.6	2.6	2.3	4.9
65 <i>A. hollandi</i> (865)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
66 <i>A. hollandi</i> (867)	1.3	1.2	1.2	—	—	—	—	—	1.2	—	—	1.2	—	0.9	—	—	0.7	2.6	2.6	2.3	4.9
67 <i>P. albonotata</i> (615)	—	0.1	0.1	—	—	—	—	—	0.1	—	—	0.1	—	1.0	—	—	1.0	2.5	2.3	2.1	4.6
68 <i>P. albonotata</i> (617)	0.1	—	0.1	—	—	—	—	—	0.1	—	—	0.1	—	1.0	—	—	0.9	2.4	2.3	2.1	4.5
69 <i>P. toyamensis</i> (1134)	1.5	1.5	—	—	—	—	—	—	0	—	—	0	—	1.0	—	—	0.9	2.4	2.3	2.0	4.5
70 <i>P. toyamensis</i> (1135)	1.5	1.5	0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
71 <i>P. toyamensis</i> (1136)	1.5	1.5	0	0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
72 <i>P. toyamensis</i> (1137)	1.6	1.5	0	0	0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
73 <i>P. toyamensis</i> (1138)	1.5	1.5	0	0	0	0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
74 <i>P. toyamensis</i> (1139)	1.5	1.5	0	0	0	0	0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
75 <i>P. toyamensis</i> (1140)	1.6	1.5	0	0	0	0	0	0	—	—	—	—	—	1.0	—	—	0.9	2.4	2.3		

Таблица А.4. Значения р-дистанций (в %) между комбинированными нуклеотидными последовательностями генов COI, цитохрома b, 16S рРНК мтДНК и RNF213, родопсина яДНК таксонов подсемейства Zoarcinae семейства Zoarcidae

Вид		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
1	<i>Z. elongatus</i> (12)																		
2	<i>Z. elongatus</i> (309)	0																	
3	<i>Z. elongatus</i> (310)	0	0																
4	<i>Z. elongatus</i> (311)	0	0	0															
5	<i>Z. elongatus</i> (312)	0	0	0	0														
6	<i>Z. elongatus</i> (360)	0	0	0	0	0													
7	<i>Z. elongatus</i> (361)	0.1	0	0	0	0	0												
8	<i>Z. elongatus</i> (1131)	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1											
9	<i>Z. elongatus</i> (1133)	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1										
10	<i>Z. elongatus</i> (1190)	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1									
11	<i>Z. elongatus</i> (1421)	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.2	0.2	0.2								
12	<i>Z. elongatus</i> (1423)	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.2	0.2	0							
13	<i>Z. elongatus</i> (1684)	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0	0.1	0.1	0	0.2	0.1						
14	<i>Z. elongatus</i> (1691)	0.5	0.6	0.6	0.6	0.6	0.6	0.5	0.6	0.6	0.5	0.6	0.6	0.5					
15	<i>Z. elongatus</i> (1693)	0.6	0.6	0.6	0.6	0.6	0.6	0.6	0.6	0.7	0.6	0.6	0.6	0.6	0.1				
16	<i>Z. elongatus</i> (1694)	0.5	0.6	0.6	0.6	0.6	0.6	0.5	0.6	0.6	0.5	0.6	0.6	0.5	0	0.1			
17	<i>Z. elongatus</i> (1695)	0.5	0.6	0.6	0.6	0.6	0.6	0.5	0.6	0.6	0.5	0.6	0.6	0.5	0	0.1	0		
18	<i>Z. fedorovi</i> (348)	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.1	1.0	1.0	1.1	1.0	1.2	1.2	1.2	1.2	
19	<i>Z. fedorovi</i> (349)	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.1	1.0	1.0	1.1	1.0	1.1	1.2	1.1	1.1	0
20	<i>Z. fedorovi</i> (350)	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.1	1.0	1.0	1.1	1.0	1.1	1.2	1.1	1.1	0
21	<i>Z. fedorovi</i> (504)	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.2	1.1	1.1	1.2	1.1	1.3	1.3	1.3	1.3	0.1
22	<i>Z. fedorovi</i> (508)	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.2	1.1	1.1	1.2	1.1	1.3	1.4	1.3	1.3	0.1
23	<i>Z. fedorovi</i> (510)	1.0	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.0	1.1	1.1	1.0	1.2	1.3	1.2	1.2	0.1
24	<i>Z. fedorovi</i> (1235)	1.1	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.1	1.2	1.2	1.1	1.2	1.2	1.1	1.2	1.3	1.2	1.2	0.2
25	<i>Z. fedorovi</i> (1426)	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.2	1.1	1.1	1.2	1.1	1.2	1.3	1.2	1.2	0.1
26	<i>Z. fedorovi</i> (1427)	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.2	1.1	1.1	1.1	1.1	1.2	1.3	1.2	1.2	0.1
27	<i>Z. fedorovi</i> (1560)	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.2	1.1	1.1	1.1	1.1	1.2	1.2	1.2	1.2	0.2
28	<i>Z. fedorovi</i> (1561)	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.3	1.2	1.3	1.2	1.2	1.3	1.2	1.4	1.4	1.4	1.4	0.3
29	<i>Z. fedorovi</i> (1623)	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.3	1.2	1.2	1.2	1.2	1.3	1.4	1.3	1.3	0.2
30	<i>Z. fedorovi</i> (1624)	1.1	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.1	1.2	1.2	1.1	1.2	1.2	1.1	1.2	1.3	1.2	1.2	0.2
31	<i>Z. fedorovi</i> (1625)	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.3	1.2	1.2	1.2	1.1	1.3	1.4	1.3	1.3	0.3
32	<i>Z. fedorovi</i> (1626)	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.2	1.3	1.2	1.2	0.2
33	<i>Z. fedorovi</i> (1627)	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.2	1.3	1.2	1.2	0.1
34	<i>Z. fedorovi</i> (1628)	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.2	1.1	1.1	1.2	1.1	1.2	1.3	1.2	1.2	0.2
35	<i>Z. fedorovi</i> (1630)	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.2	1.1	1.1	1.2	1.1	1.3	1.3	1.3	1.3	0.1
36	<i>Z. fedorovi</i> (1632)	1.1	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.1	1.2	1.2	1.1	1.2	1.2	1.1	1.2	1.3	1.2	1.2	0.2
37	<i>Z. fedorovi</i> (1713)	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.1	1.1	1.2	1.1	1.2	1.3	1.2	1.2	0.1
38	<i>Z. fedorovi</i> (1714)	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.1	1.1	1.2	1.1	1.2	1.3	1.2	1.2	0.2
39	<i>Z. gillii</i> (1192)	4.5	4.5	4.5	4.5	4.5	4.5	4.5	4.5	4.6	4.5	4.5	4.5	4.5	4.5	4.6	4.5	4.5	4.8
40	<i>Z. gillii</i> (1195)	4.4	4.5	4.5	4.5	4.5	4.5	4.4	4.5	4.6	4.5	4.4	4.4	4.5	4.6	4.6	4.6	4.6	4.8
41	<i>Z. andriashevi</i> (1171)	1.1	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.1	1.2	1.3	1.1	1.2	1.2	1.1	1.2	1.3	1.2	1.2	1.1
42	<i>Z. andriashevi</i> (1172)	1.2	1.3	1.3	1.3	1.3	1.3	1.2	1.3	1.4	1.2	1.3	1.3	1.2	1.4	1.4	1.4	1.4	1.2
43	<i>Z. andriashevi</i> (1445)	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.2	1.2	1.2	1.1	1.1	1.2	1.2	1.3	1.4	1.3	1.3	1.1
44	<i>Z. andriashevi</i> (1446)	1.3	1.4	1.4	1.4	1.4	1.4	1.4	1.4	1.4	1.4	1.4	1.4	1.4	1.5	1.6	1.5	1.5	1.4
45	<i>Z. andriashevi</i> (1464)	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.3	1.3	1.3	1.2	1.3	1.3	1.3	1.4	1.5	1.4	1.4	1.3
46	<i>Z. americanus</i> (1340)	3.2	3.3	3.3	3.3	3.3	3.3	3.3	3.3	3.2	3.3	3.3	3.3	3.3	3.3	3.4	3.3	3.3	3.1
47	<i>Z. americanus</i> (1341)	3.3	3.3	3.3	3.3	3.3	3.3	3.3	3.3	3.3	3.3	3.3	3.3	3.3	3.3	3.4	3.3	3.3	3.1
48	<i>Z. americanus</i> (1342)	3.3	3.3	3.3	3.3	3.3	3.3	3.4	3.3	3.3	3.4	3.3	3.4	3.3	3.4	3.4	3.4	3.4	3.1
49	<i>Z. viviparus</i> (493)	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.3	1.3	1.4	1.3	1.2	1.2	1.3	1.3	1.4	1.3	1.3	0.6
50	<i>Z. viviparus</i> (496)	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.3	1.4	1.3	1.2	1.2	1.3	1.3	1.4	1.3	1.3	0.6
51	<i>Z. viviparus</i> (498)	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.3	1.3	1.3	1.1	1.2	1.2	1.3	1.3	1.3	1.3	0.6
52	<i>L. brevicaudus</i> (32)	6.8	6.8	6.8	6.8	6.8	6.8	6.8	6.8	6.9	6.8	6.8	6.8	6.8	6.8	6.8	6.8	6.8	6.9
53	<i>H. middendorffii</i> (11)	6.7	6.7	6.7	6.7	6.7	6.7	6.7	6.7	6.7	6.7	6.6	6.7	6.7	6.6	6.6	6.6	6.6	6.4
54	<i>L. regani</i> (1323)	5.9	5.9	5.9	5.9	5.9	5.9	5.9	5.9	5.9	6.0	5.9	5.9	5.9	6.2	6.3	6.2	6.2	6.3

Продолжение таблицы А.4

Вид		19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36
1	<i>Z. elongatus</i> (12)																		
2	<i>Z. elongatus</i> (309)																		
3	<i>Z. elongatus</i> (310)																		
4	<i>Z. elongatus</i> (311)																		
5	<i>Z. elongatus</i> (312)																		
6	<i>Z. elongatus</i> (360)																		
7	<i>Z. elongatus</i> (361)																		
8	<i>Z. elongatus</i> (1131)																		
9	<i>Z. elongatus</i> (1133)																		
10	<i>Z. elongatus</i> (1190)																		
11	<i>Z. elongatus</i> (1421)																		
12	<i>Z. elongatus</i> (1423)																		
13	<i>Z. elongatus</i> (1684)																		
14	<i>Z. elongatus</i> (1691)																		
15	<i>Z. elongatus</i> (1693)																		
16	<i>Z. elongatus</i> (1694)																		
17	<i>Z. elongatus</i> (1695)																		
18	<i>Z. fedorovi</i> (348)																		
19	<i>Z. fedorovi</i> (349)																		
20	<i>Z. fedorovi</i> (350)	0																	
21	<i>Z. fedorovi</i> (504)	0.1	0.1																
22	<i>Z. fedorovi</i> (508)	0.1	0.1	0															
23	<i>Z. fedorovi</i> (510)	0.1	0.1	0.1	0.1														
24	<i>Z. fedorovi</i> (1235)	0.2	0.2	0.3	0.3	0.2													
25	<i>Z. fedorovi</i> (1426)	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.2												
26	<i>Z. fedorovi</i> (1427)	0.1	0.1	0.1	0.2	0.1	0.2	0.1											
27	<i>Z. fedorovi</i> (1560)	0.2	0.2	0.3	0.2	0.2	0.1	0.2	0.2										
28	<i>Z. fedorovi</i> (1561)	0.3	0.3	0.4	0.3	0.3	0.1	0.3	0.4	0.1									
29	<i>Z. fedorovi</i> (1623)	0.2	0.2	0.3	0.3	0.2	0.4	0.2	0.2	0.3	0.4								
30	<i>Z. fedorovi</i> (1624)	0.2	0.2	0.2	0.2	0.2	0	0.2	0.2	0.1	0.1	0.3							
31	<i>Z. fedorovi</i> (1625)	0.3	0.3	0.4	0.4	0.3	0.1	0.4	0.3	0.2	0.3	0.4	0.1						
32	<i>Z. fedorovi</i> (1626)	0.2	0.2	0.3	0.3	0.2	0.1	0.2	0.2	0.1	0.2	0.4	0.1	0.2					
33	<i>Z. fedorovi</i> (1627)	0.1	0.1	0.2	0.2	0.1	0.1	0.2	0.2	0.1	0.2	0.3	0.1	0.2	0.2				
34	<i>Z. fedorovi</i> (1628)	0.2	0.2	0.2	0.2	0.2	0	0.2	0.2	0.1	0.1	0.3	0	0.1	0.1	0.1			
35	<i>Z. fedorovi</i> (1630)	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.2	0.1	0.1	0.2	0.3	0.2	0.2	0.4	0.2	0.2	0.2		
36	<i>Z. fedorovi</i> (1632)	0.2	0.2	0.2	0.2	0.2	0	0.2	0.2	0.1	0.1	0.3	0	0.1	0.1	0.1	0	0.2	
37	<i>Z. fedorovi</i> (1713)	0.1	0.1	0.2	0.2	0.1	0.3	0.2	0.2	0.3	0.4	0.3	0.3	0.4	0.3	0.2	0.3	0.2	0.3
38	<i>Z. fedorovi</i> (1714)	0.2	0.2	0.3	0.3	0.2	0.3	0.2	0.2	0.3	0.4	0.4	0.3	0.4	0.3	0.2	0.3	0.2	0.3
39	<i>Z. gillii</i> (1192)	4.7	4.7	4.9	4.9	4.8	4.9	4.8	4.8	4.9	5.0	4.9	4.9	5.0	4.8	4.8	4.9	4.9	4.9
40	<i>Z. gillii</i> (1195)	4.7	4.7	4.8	4.9	4.7	4.9	4.8	4.8	4.8	4.9	4.9	4.9	5.0	4.8	4.8	4.9	4.8	4.9
41	<i>Z. andriashevi</i> (1171)	1.1	1.1	1.3	1.3	1.2	1.2	1.2	1.3	1.2	1.3	1.4	1.1	1.3	1.2	1.1	1.1	1.2	1.1
42	<i>Z. andriashevi</i> (1172)	1.2	1.2	1.3	1.3	1.2	1.2	1.2	1.3	1.3	1.2	1.4	1.2	1.3	1.3	1.2	1.2	1.3	1.2
43	<i>Z. andriashevi</i> (1445)	1.2	1.2	1.3	1.3	1.2	1.3	1.2	1.3	1.3	1.3	1.4	1.2	1.4	1.3	1.2	1.2	1.3	1.2
44	<i>Z. andriashevi</i> (1446)	1.4	1.4	1.5	1.5	1.4	1.5	1.4	1.5	1.5	1.5	1.6	1.5	1.6	1.5	1.4	1.4	1.5	1.5
45	<i>Z. andriashevi</i> (1464)	1.3	1.3	1.4	1.4	1.3	1.4	1.3	1.4	1.4	1.4	1.5	1.4	1.5	1.4	1.3	1.3	1.4	1.4
46	<i>Z. americanus</i> (1340)	3.1	3.1	3.2	3.2	3.1	3.3	3.1	3.2	3.2	3.3	3.2	3.3	3.4	3.2	3.2	3.2	3.2	3.3
47	<i>Z. americanus</i> (1341)	3.1	3.1	3.2	3.2	3.1	3.3	3.2	3.2	3.2	3.3	3.2	3.3	3.4	3.3	3.2	3.3	3.2	3.3
48	<i>Z. americanus</i> (1342)	3.1	3.1	3.2	3.2	3.2	3.3	3.2	3.2	3.2	3.3	3.3	3.3	3.4	3.3	3.2	3.3	3.2	3.3
49	<i>Z. viviparus</i> (493)	0.6	0.6	0.6	0.6	0.6	0.7	0.6	0.6	0.6	0.7	0.6	0.7	0.8	0.6	0.6	0.6	0.6	0.7
50	<i>Z. viviparus</i> (496)	0.6	0.6	0.6	0.6	0.6	0.6	0.6	0.5	0.6	0.7	0.6	0.6	0.7	0.6	0.6	0.6	0.6	0.6
51	<i>Z. viviparus</i> (498)	0.5	0.5	0.6	0.6	0.5	0.6	0.5	0.5	0.5	0.7	0.6	0.6	0.7	0.6	0.6	0.6	0.6	0.6
52	<i>L. brevicaudus</i> (32)	6.9	6.9	7.0	7.0	6.9	7.0	6.9	6.9	6.9	6.9	6.9	6.9	7.1	6.9	7.0	6.9	7.0	6.9
53	<i>H. middendorffii</i> (11)	6.4	6.4	6.6	6.6	6.4	6.5	6.5	6.5	6.5	6.5	6.5	6.5	6.6	6.5	6.4	6.5	6.5	6.5
54	<i>L. regani</i> (1323)	6.3	6.3	6.4	6.4	6.4	6.5	6.4	6.4	6.4	6.5	6.5	6.5	6.5	6.4	6.4	6.4	6.4	6.4

Продолжение таблицы А.4

Вид		37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53
1	<i>Z. elongatus</i> (12)																	
2	<i>Z. elongatus</i> (309)																	
3	<i>Z. elongatus</i> (310)																	
4	<i>Z. elongatus</i> (311)																	
5	<i>Z. elongatus</i> (312)																	
6	<i>Z. elongatus</i> (360)																	
7	<i>Z. elongatus</i> (361)																	
8	<i>Z. elongatus</i> (1131)																	
9	<i>Z. elongatus</i> (1133)																	
10	<i>Z. elongatus</i> (1190)																	
11	<i>Z. elongatus</i> (1421)																	
12	<i>Z. elongatus</i> (1423)																	
13	<i>Z. elongatus</i> (1684)																	
14	<i>Z. elongatus</i> (1691)																	
15	<i>Z. elongatus</i> (1693)																	
16	<i>Z. elongatus</i> (1694)																	
17	<i>Z. elongatus</i> (1695)																	
18	<i>Z. fedorovi</i> (348)																	
19	<i>Z. fedorovi</i> (349)																	
20	<i>Z. fedorovi</i> (350)																	
21	<i>Z. fedorovi</i> (504)																	
22	<i>Z. fedorovi</i> (508)																	
23	<i>Z. fedorovi</i> (510)																	
24	<i>Z. fedorovi</i> (1235)																	
25	<i>Z. fedorovi</i> (1426)																	
26	<i>Z. fedorovi</i> (1427)																	
27	<i>Z. fedorovi</i> (1560)																	
28	<i>Z. fedorovi</i> (1561)																	
29	<i>Z. fedorovi</i> (1623)																	
30	<i>Z. fedorovi</i> (1624)																	
31	<i>Z. fedorovi</i> (1625)																	
32	<i>Z. fedorovi</i> (1626)																	
33	<i>Z. fedorovi</i> (1627)																	
34	<i>Z. fedorovi</i> (1628)																	
35	<i>Z. fedorovi</i> (1630)																	
36	<i>Z. fedorovi</i> (1632)																	
37	<i>Z. fedorovi</i> (1713)																	
38	<i>Z. fedorovi</i> (1714)	0.1																
39	<i>Z. gillii</i> (1192)	4.8	4.9															
40	<i>Z. gillii</i> (1195)	4.8	4.8	0														
41	<i>Z. andriashevi</i> (1171)	1.3	1.3	4.5	4.5													
42	<i>Z. andriashevi</i> (1172)	1.3	1.3	4.5	4.5	0.1												
43	<i>Z. andriashevi</i> (1445)	1.3	1.3	4.5	4.5	0.3	0.3											
44	<i>Z. andriashevi</i> (1446)	1.6	1.5	4.8	4.7	0.4	0.4	0.4										
45	<i>Z. andriashevi</i> (1464)	1.5	1.4	4.5	4.5	0.3	0.3	0.3	0.3									
46	<i>Z. americanus</i> (1340)	3.2	3.3	5.0	5.0	2.8	2.8	2.7	2.9	2.8								
47	<i>Z. americanus</i> (1341)	3.3	3.3	5.1	5.0	2.8	2.8	2.7	2.9	2.8	0.1							
48	<i>Z. americanus</i> (1342)	3.3	3.3	5.1	5.1	2.9	2.8	2.8	3.0	2.9	0.1	0						
49	<i>Z. viviparus</i> (493)	0.6	0.6	4.9	4.9	1.4	1.4	1.3	1.5	1.4	3.2	3.2	3.3					
50	<i>Z. viviparus</i> (496)	0.6	0.6	4.9	4.8	1.4	1.4	1.3	1.5	1.4	3.2	3.2	3.3	0				
51	<i>Z. viviparus</i> (498)	0.6	0.6	4.8	4.8	1.3	1.4	1.3	1.5	1.4	3.2	3.2	3.2	0	0			
52	<i>L. brevicaudus</i> (32)	7.0	7.0	7.3	7.3	6.8	6.6	6.6	6.9	6.8	6.6	6.7	6.8	7.0	7.0	6.9		
53	<i>H. middendorffii</i> (11)	6.5	6.5	7.1	7.2	6.3	6.3	6.2	6.4	6.3	6.3	6.4	6.4	6.6	6.6	6.5	6.7	
54	<i>L. regani</i> (1323)	6.4	6.3	6.8	6.8	6.2	6.2	6.1	6.2	6.1	6.2	6.2	6.3	6.4	6.4	6.4	6.4	6.2

Таблица А.5. Значения р-дистанций (в %) между нуклеотидными последовательностями генов COI, цитохрома b, 16S рРНК мтДНК (ниже диагонали) и RNF213, родопсина яДНК (выше диагонали) таксонов подсемейства Zoarcinae семейства Zoarcidae. Прочерки - отсутствие данных

Вид	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22
1 <i>Z. elongatus</i> (12)		0	0	0	0	0	0	0.1	0	0.1	0	0	0.1	0.1	—	0.2	0.1	0.1	—	—	—	—
2 <i>Z. elongatus</i> (309)	0		0	0	0	0	0	0.1	0	0.1	0	0	0.1	0.1	—	0.2	0.1	0.1	—	—	—	—
3 <i>Z. elongatus</i> (310)	0	0		0	0	0	0	0.1	0	0.1	0	0	0.1	0.1	—	0.2	0.1	0.1	—	—	—	—
4 <i>Z. elongatus</i> (311)	0	0	0		0	0	0	0.1	0	0.1	0	0	0.1	0.1	—	0.2	0.1	0.1	—	—	—	—
5 <i>Z. elongatus</i> (312)	0	0	0	0		0	0.1	0.1	0	0.1	0	0	0.1	0.1	—	0.2	0.1	0.1	—	—	—	—
6 <i>Z. elongatus</i> (360)	0	0	0	0	0		0.1	0.1	0	0.1	0	0	0.1	0.1	—	0.2	0.1	0.1	—	—	—	—
7 <i>Z. elongatus</i> (361)	0	0	0	0	0	0		0.1	0.1	0.1	0.1	0	0	—	0.1	0	0	—	—	—	—	
8 <i>Z. elongatus</i> (1131)	0.1	0	0	0	0	0	0		0.1	0.2	0.1	0.1	0.1	0.1	—	0.3	0.1	0.1	—	—	—	—
9 <i>Z. elongatus</i> (1133)	0.2	0.2	0.2	0.2	0.2	0.2	0.2	0.1		0.1	0	0	0.1	0.1	—	0.2	0.1	0.1	—	—	—	—
10 <i>Z. elongatus</i> (1190)	0.1	0	0	0	0	0	0	0	0.1		0.1	0.1	0.1	0.1	—	0.2	0.1	0.1	—	—	—	—
11 <i>Z. elongatus</i> (1421)	0.2	0.2	0.2	0.2	0.2	0.2	0.2	0.2	0.4	0.2		0	0.1	0.1	—	0.1	0.1	0.1	—	—	—	—
12 <i>Z. elongatus</i> (1423)	0.2	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.2	0.3	0.2	0		0.1	0.1	—	0.2	0.1	0.1	—	—	—	—
13 <i>Z. elongatus</i> (1684)	0.1	0	0	0	0	0	0	0	0.1	0	0.2	0.2		0	—	0.1	0	0	—	—	—	—
14 <i>Z. elongatus</i> (1691)	0.8	0.9	0.9	0.9	0.9	0.9	0.9	0.8	1.0	0.8	0.9	0.9	0.8		—	0.1	0	0	—	—	—	—
15 <i>Z. elongatus</i> (1692)	0.9	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	0.9	1.1	0.9	1.0	1.0	0.9	0.1		—	—	—	—	—	—	—
16 <i>Z. elongatus</i> (1693)	0.8	0.9	0.9	0.9	0.9	0.9	0.9	0.8	1.0	0.8	0.9	0.9	0.8	0	0.1		0.1	0.1	—	—	—	—
17 <i>Z. elongatus</i> (1694)	0.8	0.9	0.9	0.9	0.9	0.9	0.9	0.8	1.0	0.8	0.9	0.9	0.8	0	0.1	0		0	—	—	—	—
18 <i>Z. elongatus</i> (1695)	0.8	0.9	0.9	0.9	0.9	0.9	0.9	0.8	1.0	0.8	0.9	0.9	0.8	0	0.1	0	0		—	—	—	—
19 <i>Z. elongatus</i> (1696)	0.8	0.9	0.9	0.9	0.9	0.9	0.9	0.8	1.0	0.8	0.9	0.9	0.8	0	0.1	0	0	0		—	—	—
20 <i>Z. elongatus</i> (1697)	0.8	0.9	0.9	0.9	0.9	0.9	0.9	0.8	1.0	0.8	0.9	0.9	0.8	0	0.1	0	0	0	0		—	—
21 <i>Z. elongatus</i> (1698)	0.9	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	0.9	1.1	0.9	1.0	1.0	0.9	0.1	0	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	—
22 <i>Z. elongatus</i> (1706)	0.8	0.9	0.9	0.9	0.9	0.9	0.9	0.8	1.0	0.8	0.9	0.9	0.8	0	0.1	0	0	0	0	0	0.1	
23 <i>Z. elongatus</i> (1707)	0.2	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.2	0.1	0.3	0.3	0.1	0.8	0.9	0.8	0.8	0.8	0.8	0.8	0.9	0.8
24 <i>Z. fedorovi</i> (348)	1.6	1.7	1.7	1.7	1.7	1.7	1.7	1.6	1.8	1.6	1.7	1.7	1.6	1.9	2.0	1.9	1.9	1.9	1.9	1.9	2.0	1.9
25 <i>Z. fedorovi</i> (349)	1.6	1.7	1.7	1.7	1.7	1.7	1.7	1.6	1.8	1.6	1.7	1.7	1.6	1.9	2.0	1.9	1.9	1.9	1.9	1.9	2.0	1.9
26 <i>Z. fedorovi</i> (350)	1.6	1.7	1.7	1.7	1.7	1.7	1.7	1.6	1.8	1.6	1.7	1.7	1.6	1.9	2.0	1.9	1.9	1.9	1.9	1.9	2.0	1.9
27 <i>Z. fedorovi</i> (504)	1.8	1.9	1.9	1.9	1.9	1.9	1.9	1.8	2.0	1.8	1.9	1.9	1.8	2.1	2.2	2.1	2.1	2.1	2.1	2.1	2.2	2.1
28 <i>Z. fedorovi</i> (508)	1.8	1.9	1.9	1.9	1.9	1.9	1.9	1.8	2.0	1.8	1.9	1.9	1.8	2.1	2.2	2.1	2.1	2.1	2.1	2.1	2.2	2.1
29 <i>Z. fedorovi</i> (510)	1.7	1.8	1.8	1.8	1.8	1.8	1.8	1.7	1.9	1.7	1.8	1.8	1.7	2.0	2.1	2.0	2.0	2.0	2.0	2.0	2.1	2.0
30 <i>Z. fedorovi</i> (1235)	1.9	1.9	1.9	1.9	1.9	1.9	1.9	1.9	2.0	1.9	1.9	2.0	1.9	2.1	2.2	2.1	2.1	2.1	2.1	2.1	2.2	2.1
31 <i>Z. fedorovi</i> (1426)	1.7	1.8	1.8	1.8	1.8	1.8	1.8	1.7	1.9	1.7	1.8	1.8	1.7	1.9	2.0	1.9	1.9	1.9	1.9	1.9	2.0	1.9
32 <i>Z. fedorovi</i> (1427)	1.8	1.8	1.8	1.8	1.8	1.8	1.8	1.8	1.9	1.8	1.8	1.9	1.8	2.1	2.2	2.1	2.1	2.1	2.1	2.1	2.2	2.1
33 <i>Z. fedorovi</i> (1557)	2.0	2.0	2.0	2.0	2.0	2.0	2.0	2.0	2.1	2.0	2.0	2.1	2.0	2.2	2.3	2.2	2.2	2.2	2.2	2.2	2.3	2.2
34 <i>Z. fedorovi</i> (1558)	1.8	1.9	1.9	1.9	1.9	1.9	1.9	1.8	2.0	1.8	1.9	1.9	1.8	2.0	2.1	2.0	2.0	2.0	2.0	2.0	2.1	2.0
35 <i>Z. fedorovi</i> (1559)	2.1	2.2	2.2	2.2	2.2	2.2	2.2	2.1	2.3	2.1	2.2	2.2	2.1	2.3	2.4	2.3	2.3	2.3	2.3	2.3	2.4	2.3
36 <i>Z. fedorovi</i> (1560)	1.8	1.9	1.9	1.9	1.9	1.9	1.9	1.8	2.0	1.8	1.9	1.9	1.8	2.0	2.1	2.0	2.0	2.0	2.0	2.0	2.1	2.0
37 <i>Z. fedorovi</i> (1561)	1.9	2.0	2.0	2.0	2.0	2.0	2.0	1.9	2.1	1.9	2.0	2.0	1.9	2.1	2.2	2.1	2.1	2.1	2.1	2.1	2.2	2.1
38 <i>Z. fedorovi</i> (1623)	2.0	2.0	2.0	2.0	2.0	2.0	2.0	2.0	2.1	2.0	2.0	2.1	2.0	2.2	2.1	2.2	2.2	2.2	2.2	2.2	2.1	2.2
39 <i>Z. fedorovi</i> (1624)	1.8	1.9	1.9	1.9	1.9	1.9	1.9	1.8	2.0	1.8	1.9	1.9	1.8	2.0	2.1	2.0	2.0	2.0	2.0	2.0	2.1	2.0
40 <i>Z. fedorovi</i> (1625)	2.0	1.9	1.9	1.9	1.9	1.9	1.9	1.9	2.0	1.9	1.9	2.0	1.9	2.2	2.3	2.2	2.2	2.2	2.2	2.2	2.3	2.2
41 <i>Z. fedorovi</i> (1626)	1.8	1.8	1.8	1.8	1.8	1.8	1.8	1.8	1.9	1.8	1.8	1.9	1.8	2.1	2.2	2.1	2.1	2.1	2.1	2.1	2.2	2.1
42 <i>Z. fedorovi</i> (1627)	1.7	1.8	1.8	1.8	1.8	1.8	1.8	1.7	1.9	1.7	1.8	1.8	1.7	2.0	2.1	2.0	2.0	2.0	2.0	2.0	2.1	2.0
43 <i>Z. fedorovi</i> (1628)	1.8	1.9	1.9	1.9	1.9	1.9	1.9	1.8	2.0	1.8	1.9	1.9	1.8	2.0	2.1	2.0	2.0	2.0	2.0	2.0	2.1	2.0
44 <i>Z. fedorovi</i> (1630)	1.8	1.8	1.8	1.8	1.8	1.8	1.8	1.8	1.9	1.8	1.8	1.9	1.8	2.1	2.2	2.1	2.1	2.1	2.1	2.1	2.2	2.1
45 <i>Z. fedorovi</i> (1632)	1.8	1.9	1.9	1.9	1.9	1.9	1.9	1.8	2.0	1.8	1.9	1.9	1.8	2.0	2.1	2.0	2.0	2.0	2.0	2.0	2.1	2.0
46 <i>Z. fedorovi</i> (1713)	1.9	1.9	1.9	1.9	1.9	1.9	1.9	1.9	2.0	1.9	1.8	1.9	1.9	2.1	2.2	2.1	2.1	2.1	2.1	2.1	2.2	2.1
47 <i>Z. fedorovi</i> (1714)	1.9	1.9	1.9	1.9	1.9	1.9	1.9	1.9	2.0	1.9	1.8	1.9	1.9	2.1	2.2	2.1	2.1	2.1	2.1	2.1	2.2	2.1
48 <i>Z. gillii</i> (1192)	6.8	6.8	6.8	6.8	6.8	6.8	6.8	6.8	6.9	6.8	6.7	6.8	6.8	6.9	7.0	6.9	6.9	6.9	6.9	6.9	7.0	6.9
49 <i>Z. gillii</i> (1195)	6.7	6.8	6.8	6.8	6.8	6.8	6.8	6.8	6.9	6.8	6.7	6.7	6.8	7.0	7.1	7.0	7.0	7.0	7.0	7.0	7.1	7.0
50 <i>Z. andriashevi</i> (1171)	1.8	1.9	1.9	1.9	1.9	1.9	1.9	1.9	2.0	1.9	1.9	1.9	1.9	2.0	2.1	2.0	2.0	2.0	2.0	2.0	2.1	2.0
51 <i>Z. andriashevi</i> (1172)	2.0	2.0	2.0	2.0	2.0	2.0	2.0	2.0	2.2	2.0	2.0	2.1	2.0	2.3	2.4	2.3	2.3	2.3	2.3	2.3	2.4	2.3
52 <i>Z. andriashevi</i> (1204)	2.0	2.0	2.0	2.0	2.0	2.0	2.0	2.0	2.2	2.0	2.0	2.1	2.0	2.3	2.4	2.3	2.3	2.3	2.3	2.3	2.4	2.3
53 <i>Z. andriashevi</i> (1205)	2.1	2.1	2.1	2.1	2.1	2.1	2.1	2.1	2.3	2.1	2.1	2.2	2.1	2.4	2.5	2.4	2.4	2.4	2.4	2.4	2.5	2.4
54 <i>Z. andriashevi</i> (1445)	1.8	1.9	1.9	1.9	1.9	1.9	1.9	1.9	2.0	1.9	1.9	1.9	1.9	2.1	2.2	2.1	2.1	2.1	2.1	2.1	2.2	2.1
55 <i>Z. andriashevi</i> (1446)	2.1	2.2	2.2	2.2	2.2	2.2	2.2	2.2	2.3	2.2	2.2	2.2	2.2	2.4	2.5	2.4	2.4	2.4	2.4	2.4	2.5	2.4
56 <i>Z. andriashevi</i> (1464)	2.0	2.0	2.0	2.0	2.0	2.0	2.0	2.0	2.2	2.0	2.1	2.1	2.0	2.3	2.4	2.3	2.3	2.3	2.3	2.3	2.4	2.3
57 <i>Z. americanus</i> (1340)	4.8	4.9	4.9	4.9	4.9	4.9	4.9	4.8	4.9	4.8	4.9	4.9	4.8	4.9	5.0	4.9	4.9	4.9	4.9	4.9	5.0	4.9
58 <i>Z. americanus</i> (1341)	4.8	4.8	4.8	4.8	4.8	4.8	4.8	4.8	4.8	4.8	4.8	4.9	4.8	4.8	4.9	4.8	4.8	4.8	4.8	4.8	4.9	4.8
59 <i>Z. americanus</i> (1342)	4.8	4.9	4.9	4.9	4.9	4.9	4.9	4.8	4.9	4.8	4.9	4.9	4.8	4.9	5.0	4.9	4.9	4.9	4.9	4.9	5.0	4.9
60 <i>Z. viviparus</i> (493)	2.0	2.1	2.1	2.1	2.1	2.1	2.1	2.1	2.3	2.1	2.0	2.0	2.1	2.2	2.3	2.2	2.2	2.2	2.2	2.2	2.3	2.2
61 <i>Z. viviparus</i> (496)	2.0	2.1	2.1	2.1	2.1	2.1	2.1	2.1	2.3	2.1	2.0	2.0	2.1	2.2	2.3	2.2	2.2	2.2	2.2	2.2	2.3	2.2
62 <i>Z. viviparus</i> (498)	2.0	2.0	2.0	2.0	2.0	2.0	2.0	2.1	2.2	2.1	1.9	2.0	2.1	2.1	2.2	2.1	2.1	2.1	2.1	2.1	2.2	2.1

Продолжение таблицы А.5

Вид	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44
1 <i>Z. elongatus</i> (12)	—	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0	0.1	0.2	0.1	—	—	—	0	0.1	0	0.1	0.1	0	0.1	0.1	0.1
2 <i>Z. elongatus</i> (309)	—	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0	0.1	0.2	0.1	—	—	—	0	0.1	0	0.1	0.1	0	0.1	0.1	0.1
3 <i>Z. elongatus</i> (310)	—	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0	0.1	0.2	0.1	—	—	—	0	0.1	0	0.1	0.1	0	0.1	0.1	0.1
4 <i>Z. elongatus</i> (311)	—	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0	0.1	0.2	0.1	—	—	—	0	0.1	0	0.1	0.1	0	0.1	0.1	0.1
5 <i>Z. elongatus</i> (312)	—	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0	0.1	0.2	0.1	—	—	—	0	0.1	0	0.1	0.1	0	0.1	0.1	0.1
6 <i>Z. elongatus</i> (360)	—	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0	0.1	0.2	0.1	—	—	—	0	0.1	0	0.1	0.1	0	0.1	0.1	0.1
7 <i>Z. elongatus</i> (361)	—	0.1	0	0	0	0.1	0	0	0.1	0	—	—	—	0.1	0.2	0	0.1	0.1	0	0.1	0.1	0.1
8 <i>Z. elongatus</i> (1131)	—	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.3	0.1	—	—	—	0.1	0.2	0.1	0.2	0.2	0.1	0.1	0.1	0.2
9 <i>Z. elongatus</i> (1133)	—	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0	0.1	0.2	0.1	—	—	—	0	0.1	0	0.1	0.1	0	0.1	0.1	0.1
10 <i>Z. elongatus</i> (1190)	—	0	0	0	0	0	0	0	0.1	0.1	—	—	—	0.1	0.1	0	0	0.1	0	0.1	0	0
11 <i>Z. elongatus</i> (1421)	—	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0	0.1	0.2	0.1	—	—	—	0	0.1	0	0.1	0.1	0	0.1	0.1	0.1
12 <i>Z. elongatus</i> (1423)	—	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0	0.1	0.2	0.1	—	—	—	0	0.1	0	0.1	0.1	0	0.1	0.1	0.1
13 <i>Z. elongatus</i> (1684)	—	0.1	0	0	0	0.1	0	0	0.1	0	—	—	—	0.1	0.2	0	0.1	0.1	0	0.1	0.1	0.1
14 <i>Z. elongatus</i> (1691)	—	0.1	0	0	0	0.1	0	0	0.1	0	—	—	—	0.1	0.2	0	0.1	0.1	0	0.1	0.1	0.1
15 <i>Z. elongatus</i> (1692)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
16 <i>Z. elongatus</i> (1693)	—	0.2	0.1	0.1	0.1	0.2	0.1	0.1	0.3	0.1	—	—	—	0.1	0.4	0.1	0.2	0.2	0.1	0.2	0.2	0.2
17 <i>Z. elongatus</i> (1694)	—	0.1	0	0	0	0.1	0	0	0.1	0	—	—	—	0.1	0.2	0	0.1	0.1	0	0.1	0.1	0.1
18 <i>Z. elongatus</i> (1695)	—	0.1	0	0	0	0.1	0	0	0.1	0	—	—	—	0.1	0.2	0	0.1	0.1	0	0.1	0.1	0.1
19 <i>Z. elongatus</i> (1696)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
20 <i>Z. elongatus</i> (1697)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
21 <i>Z. elongatus</i> (1698)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
22 <i>Z. elongatus</i> (1706)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
23 <i>Z. elongatus</i> (1707)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
24 <i>Z. fedorovi</i> (348)	1.7	—	0	0	0	0	0	0	0.1	0.1	—	—	—	0	0.1	0	0	0.1	0	0.1	0	0
25 <i>Z. fedorovi</i> (349)	1.7	0	—	0	0	0	0	0	0.1	0	—	—	—	0.1	0.1	0	0	0.1	0	0.1	0	0
26 <i>Z. fedorovi</i> (350)	1.7	0	0	—	0	0	0	0	0.1	0	—	—	—	0.1	0.1	0	0	0.1	0	0.1	0	0
27 <i>Z. fedorovi</i> (504)	1.9	0.2	0.2	0.2	—	0	0	0	0.1	0	—	—	—	0.1	0.1	0	0	0.1	0	0.1	0	0
28 <i>Z. fedorovi</i> (508)	1.9	0.2	0.2	0.2	0	—	0	0	0.1	0.1	—	—	—	0	0.1	0	0	0.1	0	0.1	0	0
29 <i>Z. fedorovi</i> (510)	1.8	0.1	0.1	0.1	0.2	0.2	—	0	0.1	0	—	—	—	0	0.1	0	0	0.1	0	0.1	0	0
30 <i>Z. fedorovi</i> (1235)	1.9	0.3	0.3	0.3	0.4	0.4	0.3	—	0.1	0	—	—	—	0.1	0.1	0	0	0.1	0	0.1	0	0
31 <i>Z. fedorovi</i> (1426)	1.8	0.1	0.1	0.1	0.2	0.2	0.1	0.3	—	0.1	—	—	—	0.1	0.2	0.1	0.1	0.2	0.1	0.2	0.1	0.1
32 <i>Z. fedorovi</i> (1427)	1.8	0.1	0.1	0.1	0.2	0.2	0.1	0.4	0.1	—	—	—	—	0.1	0.2	0	0.1	0.1	0	0.1	0.1	0.1
33 <i>Z. fedorovi</i> (1557)	2.0	0.4	0.4	0.4	0.5	0.5	0.4	0.2	0.4	0.5	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
34 <i>Z. fedorovi</i> (1558)	1.9	0.3	0.3	0.3	0.4	0.4	0.3	0.1	0.3	0.3	0.2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
35 <i>Z. fedorovi</i> (1559)	2.2	0.6	0.6	0.6	0.7	0.7	0.6	0.3	0.6	0.5	0.4	0.4	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
36 <i>Z. fedorovi</i> (1560)	1.9	0.3	0.3	0.3	0.4	0.4	0.3	0.1	0.3	0.3	0.2	0.1	0.4	—	0.1	0	0.1	0.1	0	0	0	0.1
37 <i>Z. fedorovi</i> (1561)	2.0	0.4	0.4	0.4	0.5	0.5	0.4	0.1	0.4	0.4	0.2	0.2	0.4	0.2	—	0.1	0.1	0.3	0.1	0.2	0.1	0.1
38 <i>Z. fedorovi</i> (1623)	2.0	0.3	0.3	0.3	0.4	0.4	0.3	0.6	0.3	0.4	0.7	0.5	0.8	0.5	0.6	—	0	0.1	0	0.1	0	0
39 <i>Z. fedorovi</i> (1624)	1.9	0.3	0.3	0.3	0.4	0.4	0.3	0	0.3	0.3	0.1	0.1	0.3	0.1	0.1	0.5	—	0.1	0	0.1	0	0
40 <i>Z. fedorovi</i> (1625)	1.9	0.4	0.4	0.4	0.5	0.5	0.4	0.2	0.4	0.5	0.2	0.2	0.4	0.2	0.2	0.7	0.1	—	0.1	0.1	0.1	0.1
41 <i>Z. fedorovi</i> (1626)	1.8	0.3	0.3	0.3	0.4	0.4	0.3	0.2	0.3	0.4	0.3	0	0.4	0.1	0.2	0.6	0.1	0.3	—	0.1	0	0
42 <i>Z. fedorovi</i> (1627)	1.8	0.2	0.2	0.2	0.3	0.3	0.2	0.1	0.2	0.2	0.2	0.2	0.4	0.2	0.2	0.4	0.1	0.2	0.2	—	0.1	0.1
43 <i>Z. fedorovi</i> (1628)	1.9	0.3	0.3	0.3	0.4	0.4	0.3	0	0.3	0.3	0.1	0.1	0.3	0.1	0.1	0.5	0	0.1	0.1	0.1	—	0
44 <i>Z. fedorovi</i> (1630)	1.8	0.1	0.1	0.1	0.2	0.2	0.1	0.4	0.1	0.2	0.5	0.3	0.6	0.3	0.4	0.4	0.3	0.5	0.4	0.2	0.3	—
45 <i>Z. fedorovi</i> (1632)	1.9	0.3	0.3	0.3	0.4	0.4	0.3	0	0.3	0.3	0.1	0.1	0.3	0.1	0.1	0.5	0	0.1	0.1	0.1	0	0.3
46 <i>Z. fedorovi</i> (1713)	1.9	0.2	0.2	0.2	0.3	0.3	0.2	0.5	0.2	0.3	0.6	0.4	0.7	0.4	0.5	0.5	0.4	0.6	0.5	0.3	0.4	0.3
47 <i>Z. fedorovi</i> (1714)	1.9	0.3	0.3	0.3	0.4	0.4	0.3	0.5	0.3	0.4	0.6	0.4	0.7	0.4	0.5	0.6	0.4	0.6	0.5	0.3	0.4	0.4
48 <i>Z. gillii</i> (1192)	6.9	7.3	7.3	7.3	7.5	7.5	7.4	7.5	7.3	7.4	7.5	7.4	7.7	7.4	7.5	7.6	7.5	7.6	7.4	7.4	7.5	7.4
49 <i>Z. gillii</i> (1195)	6.8	7.2	7.2	7.2	7.4	7.4	7.3	7.5	7.2	7.4	7.5	7.4	7.6	7.4	7.4	7.5	7.4	7.6	7.3	7.3	7.4	7.4
50 <i>Z. andriashevi</i> (1171)	1.9	1.9	1.9	1.9	2.1	2.1	2.0	2.0	1.9	2.1	2.1	2.0	2.2	2.0	2.0	2.3	1.9	2.1	2.1	1.8	1.9	2.1
51 <i>Z. andriashevi</i> (1172)	2.1	2.0	2.0	2.0	2.2	2.2	2.1	2.0	2.0	2.1	2.1	2.1	2.3	2.1	2.0	2.3	2.0	2.1	2.1	1.9	2.0	2.1
52 <i>Z. andriashevi</i> (1204)	2.1	2.1	2.1	2.1	2.3	2.3	2.2	2.1	2.1	2.2	2.2	2.2	2.4	2.2	2.1	2.4	2.1	2.2	2.2	2.0	2.1	2.2
53 <i>Z. andriashevi</i> (1205)	2.2	2.2	2.2	2.2	2.4	2.4	2.3	2.2	2.2	2.3	2.3	2.3	2.5	2.3	2.2	2.5	2.2	2.3	2.3	2.1	2.2	2.3
54 <i>Z. andriashevi</i> (1445)	1.9	1.9	1.9	1.9	2.1	2.1	2.0	2.1	1.9	2.1	2.2	2.1	2.3	2.1	2.1	2.3	2.0	2.2	2.2	1.9	2.0	2.1
55 <i>Z. andriashevi</i> (1446)	2.2	2.3	2.3	2.3	2.5	2.5	2.4	2.4	2.3	2.4	2.5	2.5	2.6	2.5	2.5	2.6	2.4	2.5	2.5	2.3	2.4	2.4
56 <i>Z. andriashevi</i> (1464)	2.1	2.1	2.1	2.1	2.3	2.3	2.2	2.3	2.1	2.3	2.4	2.3	2.5	2.3	2.3	2.5	2.2	2.4	2.4	2.1	2.2	2.3
57 <i>Z. americanus</i> (1340)	4.9	4.5	4.5	4.5	4.7	4.7	4.6	4.8	4.5	4.6	4.8	4.8	5.1	4.7	4.8	4.8	4.8	4.9	4.8	4.7	4.8	4.6
58 <i>Z. americanus</i> (1341)	4.8	4.4	4.4	4.4	4.6	4.6	4.5	4.8	4.4	4.6	4.8	4.7	5.0	4.6	4.7	4.7	4.7	4.9	4.8	4.6	4.7	4.5
59 <i>Z. americanus</i> (1342)	4.9	4.5	4.5	4.5	4.7	4.7	4.6	4.8	4.5	4.6	4.8	4.8	5.1	4.7	4.8	4.8	4.8	4.9	4.8	4.7	4.8	4.6
60 <i>Z. viviparus</i> (493)	2.2	0.9	0.9	0.9	1.0	1.0	0.9	1.1	0.8	0.9	1.2	1.0	1.3	0.9	1.1	1.1	1.0	1.2	1.1	0.9	1.0	1.0
61 <i>Z. viviparus</i> (496)	2.2	0.9	0.9	0.9	1.0	1.0	0.9	1.1	0.8	0.9	1.2	1.0	1.3	0.9	1.1	1.1	1.0	1.2	1.1	0.9	1.0	1.0
62 <i>Z. viviparus</i> (498)	2.1	0.9	0.9	0.9	1.0	1.0	0.9	1.0	0.8	0.8	1.1	1.0	1.3	0.9	1.1	1.0	1.0	1.1	1.0	0.9	1.0	0.9
63 <i>L. brevicaudus</i> (32)	9.8	9.8	9.8	9.8	10.0	10.0	9.9	9.9	9.8	9.9	10.0	9.9	10.2	9.8	9.9	10.0	9.9	10.0	9.9	9.9	9.9	10.0
64 <i>H. middendorffii</i> (11)	10.0	9.6	9.6	9.6	9.8	9.8	9.6	9.7	9.6	9.7	9.7	9.7	10.0	9.7	9.7	9.8	9.7	9.7	9.7	9.6	9.7	9.7
65 <i>L. regani</i> (1323)	8.5	9.1	9.1	9.1	9.3	9.3	9.2															

Продолжение таблицы А.5

Вид		45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60	61	62	63	64	65
1	<i>Z. elongatus</i> (12)	0.1	0.1	0.1	1.0	1.0	0.1	0.1	–	–	0.1	0.1	0.1	0.9	1.0	1.0	0	0	0	2.5	1.7	2.1
2	<i>Z. elongatus</i> (309)	0.1	0.1	0.1	1.0	1.0	0.1	0.1	–	–	0.1	0.1	0.1	0.9	1.0	1.0	0	0	0	2.5	1.7	2.1
3	<i>Z. elongatus</i> (310)	0.1	0.1	0.1	1.0	1.0	0.1	0.1	–	–	0.1	0.1	0.1	0.9	1.0	1.0	0	0	0	2.5	1.7	2.1
4	<i>Z. elongatus</i> (311)	0.1	0.1	0.1	1.0	1.0	0.1	0.1	–	–	0.1	0.1	0.1	0.9	1.0	1.0	0	0	0	2.5	1.7	2.1
5	<i>Z. elongatus</i> (312)	0.1	0.1	0.1	1.0	1.0	0.1	0.1	–	–	0.1	0.1	0.1	0.9	1.0	1.0	0	0	0	2.5	1.7	2.1
6	<i>Z. elongatus</i> (360)	0.1	0.1	0.1	1.0	1.0	0.1	0.1	–	–	0.1	0.1	0.1	0.9	1.0	1.0	0	0	0	2.5	1.7	2.1
7	<i>Z. elongatus</i> (361)	0.1	0	0	1.0	1.0	0.1	0.1	–	–	0.1	0.2	0.1	1.0	1.1	1.1	0.1	0	0	2.6	1.8	2.2
8	<i>Z. elongatus</i> (1131)	0.2	0.1	0.1	1.1	1.1	0.2	0.2	–	–	0.1	0.2	0.1	1.0	1.1	1.1	0.1	0.1	0.1	2.6	1.8	2.2
9	<i>Z. elongatus</i> (1133)	0.1	0.1	0.1	1.0	1.0	0.1	0.1	–	–	0.1	0.1	0.1	0.8	1.0	1.0	0	0	0	2.4	1.6	2.1
10	<i>Z. elongatus</i> (1190)	0	0	0	1.0	1.0	0	0	–	–	0.1	0.1	0.1	1.0	1.2	1.2	0.1	0.1	0.1	2.5	1.8	2.3
11	<i>Z. elongatus</i> (1421)	0.1	0.1	0.1	1.0	1.0	0.1	0.1	–	–	0.1	0.1	0.1	0.9	1.0	1.0	0	0	0	2.5	1.7	2.1
12	<i>Z. elongatus</i> (1423)	0.1	0.1	0.1	1.0	1.0	0.1	0.1	–	–	0.1	0.1	0.1	0.9	1.0	1.0	0	0	0	2.5	1.7	2.1
13	<i>Z. elongatus</i> (1684)	0.1	0	0	1.0	1.0	0.1	0.1	–	–	0.1	0.2	0.1	1.0	1.1	1.1	0.1	0	0	2.6	1.8	2.2
14	<i>Z. elongatus</i> (1691)	0.1	0	0	1.0	1.0	0.1	0.1	–	–	0.1	0.2	0.1	1.0	1.1	1.1	0.1	0	0	2.6	1.8	2.2
15	<i>Z. elongatus</i> (1692)	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
16	<i>Z. elongatus</i> (1693)	0.2	0.1	0.1	1.1	1.1	0.2	0.2	–	–	0.2	0.3	0.2	1.1	1.2	1.2	0.2	0.1	0.1	2.7	1.9	2.3
17	<i>Z. elongatus</i> (1694)	0.1	0	0	1.0	1.0	0.1	0.1	–	–	0.1	0.2	0.1	1.0	1.1	1.1	0.1	0	0	2.6	1.8	2.2
18	<i>Z. elongatus</i> (1695)	0.1	0	0	1.0	1.0	0.1	0.1	–	–	0.1	0.2	0.1	1.0	1.1	1.1	0.1	0	0	2.6	1.8	2.2
19	<i>Z. elongatus</i> (1696)	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
20	<i>Z. elongatus</i> (1697)	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
21	<i>Z. elongatus</i> (1698)	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
22	<i>Z. elongatus</i> (1706)	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
23	<i>Z. elongatus</i> (1707)	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
24	<i>Z. fedorovi</i> (348)	0	0	0	1.0	1.0	0	0	–	–	0	0.1	0	1.0	1.1	1.1	0.1	0.1	0.1	2.4	1.7	2.2
25	<i>Z. fedorovi</i> (349)	0	0	0	1.0	1.0	0	0	–	–	0.1	0.1	0.1	1.0	1.1	1.1	0.1	0	0	2.5	1.8	2.2
26	<i>Z. fedorovi</i> (350)	0	0	0	1.0	1.0	0	0	–	–	0.1	0.1	0.1	1.0	1.1	1.1	0.1	0	0	2.5	1.8	2.2
27	<i>Z. fedorovi</i> (504)	0	0	0	1.0	1.0	0	0	–	–	0.1	0.1	0.1	1.0	1.1	1.1	0.1	0	0	2.5	1.8	2.2
28	<i>Z. fedorovi</i> (508)	0	0	0	1.0	1.0	0	0	–	–	0	0.1	0	1.0	1.1	1.1	0.1	0.1	0.1	2.4	1.8	2.2
29	<i>Z. fedorovi</i> (510)	0	0	0	0.9	0.9	0	0	–	–	0	0.1	0	0.9	1.0	1.0	0	0	0	2.4	1.7	2.1
30	<i>Z. fedorovi</i> (1235)	0	0	0	1.0	1.0	0	0	–	–	0.1	0.1	0.1	1.0	1.1	1.1	0.1	0	0	2.5	1.8	2.2
31	<i>Z. fedorovi</i> (1426)	0.1	0.1	0.1	1.1	1.1	0.1	0.1	–	–	0.1	0.2	0.1	1.1	1.2	1.2	0.2	0.1	0.1	2.6	1.9	2.3
32	<i>Z. fedorovi</i> (1427)	0.1	0	0	1.0	1.0	0.1	0.1	–	–	0.1	0.2	0.1	1.0	1.1	1.1	0.1	0	0	2.6	1.8	2.2
33	<i>Z. fedorovi</i> (1557)	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
34	<i>Z. fedorovi</i> (1558)	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
35	<i>Z. fedorovi</i> (1559)	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
36	<i>Z. fedorovi</i> (1560)	0.1	0.1	0.1	1.0	1.0	0.1	0.1	–	–	0	0.1	0	0.9	1.0	1.0	0	0	0	2.4	1.6	2.1
37	<i>Z. fedorovi</i> (1561)	0.1	0.1	0.1	1.2	1.2	0.1	0.1	–	–	0.1	0.1	0.1	1.0	1.2	1.2	0.1	0.1	0.1	2.5	1.8	2.3
38	<i>Z. fedorovi</i> (1623)	0	0	0	1.0	1.0	0	0	–	–	0	0.1	0	0.9	1.0	1.0	0	0	0	2.4	1.7	2.1
39	<i>Z. fedorovi</i> (1624)	0	0	0	1.0	1.0	0	0	–	–	0.1	0.1	0.1	1.0	1.2	1.2	0.1	0.1	0.1	2.5	1.8	2.3
40	<i>Z. fedorovi</i> (1625)	0.1	0.1	0.1	1.0	1.0	0.1	0.1	–	–	0.2	0.3	0.2	1.0	1.2	1.2	0.1	0.1	0.1	2.6	1.8	2.3
41	<i>Z. fedorovi</i> (1626)	0	0	0	1.0	1.0	0	0	–	–	0	0.1	0	0.9	1.0	1.0	0	0	0	2.4	1.7	2.1
42	<i>Z. fedorovi</i> (1627)	0.1	0.1	0.1	1.0	1.0	0.1	0.1	–	–	0.1	0.2	0.1	1.0	1.1	1.1	0.1	0.1	0.1	2.6	1.6	2.2
43	<i>Z. fedorovi</i> (1628)	0	0	0	1.0	1.0	0	0	–	–	0	0.1	0	1.0	1.1	1.1	0.1	0.1	0.1	2.4	1.8	2.2
44	<i>Z. fedorovi</i> (1630)	0	0	0	1.0	1.0	0	0	–	–	0.1	0.1	0.1	1.0	1.2	1.2	0.1	0.1	0.1	2.5	1.8	2.3
45	<i>Z. fedorovi</i> (1632)		0	0	1.0	1.0	0	0	–	–	0.1	0.1	0.1	1.0	1.2	1.2	0.1	0.1	0.1	2.5	1.8	2.3
46	<i>Z. fedorovi</i> (1713)	0.4		0	1.0	1.0	0	0	–	–	0.1	0.1	0.1	1.0	1.1	1.1	0.1	0	0	2.5	1.8	2.2
47	<i>Z. fedorovi</i> (1714)	0.4	0.2		1.0	1.0	0	0	–	–	0.1	0.1	0.1	1.0	1.1	1.1	0.1	0	0	2.5	1.8	2.2
48	<i>Z. gillii</i> (1192)	7.5	7.4	7.5		0	1.0	1.0	–	–	1.1	1.2	1.1	1.0	1.2	1.2	1.0	1.0	1.0	2.6	2.1	2.3
49	<i>Z. gillii</i> (1195)	7.4	7.3	7.4	0		1.0	1.0	–	–	1.1	1.2	1.1	1.0	1.2	1.2	1.0	1.0	1.0	2.6	2.1	2.3
50	<i>Z. andriashevi</i> (1171)	1.9	2.2	2.2	6.7	6.8		0	–	–	0.1	0.1	0.1	1.0	1.1	1.1	0.1	0.1	0.1	2.5	1.8	2.3
51	<i>Z. andriashevi</i> (1172)	2.0	2.2	2.2	6.8	6.7	0.2		–	–	0.1	0.1	0.1	1.0	1.1	1.1	0.1	0.1	0.1	2.5	1.8	2.3
52	<i>Z. andriashevi</i> (1204)	2.1	2.3	2.3	6.8	6.7	0.2	0.1		–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
53	<i>Z. andriashevi</i> (1205)	2.2	2.3	2.3	6.8	6.8	0.4	0.3	0.3		–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
54	<i>Z. andriashevi</i> (1445)	2.0	2.2	2.2	6.8	6.7	0.5	0.4	0.4	0.6		0	0	0.9	1.0	1.0	0.1	0.1	0.1	2.4	1.7	2.1
55	<i>Z. andriashevi</i> (1446)	2.4	2.5	2.5	7.1	7.1	0.5	0.6	0.6	0.8	0.6		0.1	1.0	1.1	1.1	0.1	0.1	0.1	2.4	1.8	2.2
56	<i>Z. andriashevi</i> (1464)	2.2	2.4	2.3	6.8	6.8	0.4	0.4	0.4	0.6	0.5	0.4		1.0	1.1	1.1	0.1	0.1	0.1	2.4	1.8	2.2
57	<i>Z. americanus</i> (1340)	4.8	4.7	4.8	7.7	7.7	4.0	4.0	4.0	4.2	3.9	4.2	4.0		0.1	0.1	0.9	0.9	0.9	2.2	1.5	1.7
58	<i>Z. americanus</i> (1341)	4.7	4.7	4.8	7.7	7.6	4.0	3.9	3.9	4.1	3.9	4.2	4.0	0		0	1.0	1.0	1.0	2.4	1.7	1.8
59	<i>Z. americanus</i> (1342)	4.8	4.7	4.8	7.7	7.7	4.0	4.0	4.0	4.2	3.9	4.2	4.0	0.1	0		1.0	1.0	1.0	2.4	1.7	1.8
60	<i>Z. viviparus</i> (493)	1.0	1.0	1.0	7.5	7.4	2.2	2.3	2.3	2.3	2.1	2.5	2.3	4.8	4.7	4.8		0	0	2.5	1.7	2.1
61	<i>Z. viviparus</i> (496)	1.0	1.0	1.0	7.5	7.4	2.2	2.3	2.3	2.3	2.1	2.5	2.3	4.8	4.7	4.8	0		0	2.5	1.7	2.1
62	<i>Z. viviparus</i> (498)	1.0	0.9	0.9	7.4	7.4	2.2	2.2	2.2	2.3	2.1	2.4	2.2	4.7	4.7	4.7	0	0		2.5	1.7	2.1
63	<i>L. brevicaudus</i> (32)	9.9	9.9	10.0	10.4	10.4	9.6	9.4	9.4	9.6	9.4	9.9	9.8	9.6	9.7	9.7	9.9	9.9	9.9		2.4	2.5
64	<i>H. middendorffii</i> (11)	9.6	9.6	9.6	10.5	10.5	9.3	9.3	9.3	9.3	9.2	9.5	9.4	9.5	9.5	9.5	9.8	9.8	9.7	9.5		1.6
65	<i>L. regani</i> (1323)	9.2	9.1	9.1	9.8	9.7	8.8	8.9	8.8	8.9	8.7	8.9	8.8	9.2	9.2	9.2	9.2	9.2	9.2	9.0	9.3	

Таблица А.6. Значения р-дистанций (в %) между комбинированными нуклеотидными последовательностями генов COI, цитохрома b, 16S рРНК мтДНК и RNF213, родопсина яДНК таксонов подсемейства Gymnelinae семейства Zoarcidae

Вид	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30
1 <i>H. middendorffii</i> (11)																														
2 <i>H. middendorffii</i> (300)	0.1																													
3 <i>H. middendorffii</i> (1437)	0	0.1																												
4 <i>H. middendorffii</i> (1501)	0	0	0.1																											
5 <i>H. middendorffii</i> (1502)	0	0.1	0	0																										
6 <i>H. middendorffii</i> (1503)	0	0.1	0	0	0																									
7 <i>H. middendorffii</i> (1541)	0.1	0	0.1	0	0.1	0.1																								
8 <i>H. middendorffii</i> (1543)	0	0.1	0	0	0	0	0.1																							
9 <i>H. middendorffii</i> (1544)	0	0.1	0	0	0	0	0.1	0																						
10 <i>H. middendorffii</i> (1584)	0.2	0.2	0.2	0.2	0.2	0.2	0.2	0.2	0.2																					
11 <i>H. semisquamata</i> (1689)	0.7	0.7	0.7	0.6	0.7	0.7	0.7	0.7	0.7	0.9																				
12 <i>H. semisquamata</i> (1690)	0.7	0.7	0.7	0.6	0.7	0.7	0.7	0.7	0.7	0.9	0.1																			
13 <i>M. skopetsi</i> (13)	2.3	2.3	2.3	2.3	2.3	2.3	2.3	2.3	2.3	2.5	2.5	2.4																		
14 <i>M. skopetsi</i> (14)	2.3	2.3	2.3	2.3	2.3	2.3	2.3	2.3	2.3	2.5	2.3	2.3	0.2																	
15 <i>M. skopetsi</i> (515)	2.3	2.3	2.3	2.2	2.3	2.3	2.3	2.3	2.3	2.4	2.4	2.4	0.1	0.2																
16 <i>M. skopetsi</i> (516)	2.3	2.3	2.3	2.2	2.3	2.3	2.3	2.3	2.3	2.4	2.4	2.4	0.1	0.2	0.1															
17 <i>M. skopetsi</i> (1116)	2.4	2.4	2.4	2.4	2.4	2.4	2.4	2.4	2.4	2.6	2.4	2.4	0.3	0.1	0.3	0.3														
18 <i>D. lacertina</i> (1328)	4.2	4.2	4.2	4.2	4.2	4.2	4.2	4.2	4.2	4.3	4.3	4.2	4.4	4.4	4.4	4.4	4.5													
19 <i>B. ornata</i> (1331)	4.3	4.3	4.3	4.3	4.3	4.3	4.3	4.3	4.3	4.4	4.2	4.2	4.1	4.0	4.1	4.1	4.0	3.8												
20 <i>G. ochotensis</i> (725)	5.9	5.8	5.9	5.9	5.9	5.9	5.8	5.9	5.9	6.0	5.7	5.6	5.7	5.7	5.7	5.7	5.8	6.1	5.3											
21 <i>G. ochotensis</i> (726)	6.0	5.9	6.0	5.9	6.0	6.0	5.9	6.0	6.0	6.1	5.7	5.7	5.8	5.8	5.8	5.8	5.9	6.1	5.3	0.1										
22 <i>G. ochotensis</i> (728)	5.9	5.9	6.0	5.9	5.9	5.9	5.9	5.9	5.9	6.1	5.7	5.7	5.8	5.8	5.7	5.7	5.8	6.1	5.3	0.1	0.1									
23 <i>G. bilabrus</i> (1348)	6.0	6.1	6.1	6.1	6.0	6.0	6.1	6.0	6.0	6.1	5.9	5.9	6.1	6.1	6.1	6.1	6.2	6.3	5.8	5.8	5.8	5.8								
24 <i>G. hemifasciatus</i> (1349)	6.0	6.0	6.0	6.0	6.0	6.0	6.1	6.0	6.0	6.1	5.9	5.9	6.1	6.1	6.1	6.0	6.2	6.1	5.8	5.9	5.8	5.9	0.7							
25 <i>K. multispinosa</i> (1640)	5.8	5.7	5.8	5.7	5.8	5.8	5.7	5.8	5.8	5.9	5.5	5.5	5.7	5.7	5.7	5.7	5.8	6.0	5.5	3.6	3.6	3.6	6.1	6.1						
26 <i>K. multispinosa</i> (1641)	6.3	6.3	6.3	6.3	6.3	6.3	6.3	6.3	6.3	6.5	6.1	6.0	6.2	6.2	6.2	6.2	6.4	6.6	6.0	3.9	4.0	4.0	6.6	6.6	1.0					
27 <i>K. notabilis</i> (1642)	6.0	5.9	6.0	5.9	6.0	6.0	5.9	6.0	6.0	6.1	5.8	5.8	5.7	5.8	5.7	5.7	5.8	6.1	5.6	3.5	3.5	3.5	6.0	6.0	2.3	2.7				
28 <i>Z. elongatus</i> (309)	6.7	6.7	6.7	6.7	6.7	6.7	6.7	6.7	6.7	6.8	6.5	6.5	6.3	6.3	6.3	6.3	6.4	6.9	6.6	6.9	6.9	6.9	5.7	5.6	7.3	7.8	6.9			
29 <i>L. raridens</i> (202)	6.8	6.8	6.8	6.8	6.8	6.8	6.8	6.8	6.8	7.0	6.7	6.7	6.7	6.6	6.6	6.6	6.6	7.2	6.8	6.9	6.9	6.9	5.8	5.8	7.1	7.5	6.9	7.0		
30 <i>L. regani</i> (1323)	6.2	6.3	6.3	6.2	6.2	6.2	6.3	6.2	6.2	6.4	6.3	6.3	6.1	6.1	6.1	6.1	6.2	6.9	6.3	6.1	6.0	6.0	5.2	5.3	6.0	6.3	5.8	5.9	6.1	
31 <i>B. derjugini</i> (331)	8.7	8.7	8.7	8.7	8.7	8.7	8.7	8.7	8.7	8.8	8.8	8.8	8.5	8.6	8.5	8.5	8.5	8.8	8.8	8.4	8.4	8.3	8.6	8.8	8.7	9.2	8.6	9.0	8.9	8.8

Таблица А.7. Значения р-дистанций (в %) между нуклеотидными последовательностями генов COI, цитохрома b, 16S рРНК мтДНК (ниже диагонали) и RNF213, родопсина яДНК (выше диагонали) таксонов подсемейства Gymnelinae семейства Zoarcidae. Прочерки - отсутствие данных

Вид	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	
1 <i>H. middendorffii</i> (11)		0	0	—	0	0	0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
2 <i>H. middendorffii</i> (300)	0.1		0	—	0	0	0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
3 <i>H. middendorffii</i> (1437)	0	0.1		—	0	0	0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
4 <i>H. middendorffii</i> (1438)	0	0	0.1		—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
5 <i>H. middendorffii</i> (1501)	0	0	0.1	0		0	0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
6 <i>H. middendorffii</i> (1502)	0	0.1	0	0	0		0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
7 <i>H. middendorffii</i> (1503)	0	0.1	0	0	0	0		—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
8 <i>H. middendorffii</i> (1504)	0	0	0.1	0	0	0	0		—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
9 <i>H. middendorffii</i> (1505)	0.1	0.1	0.1	0	0	0.1	0.1	0		—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
10 <i>H. middendorffii</i> (1506)	0	0.1	0	0	0	0	0	0	0.1		—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
11 <i>H. middendorffii</i> (1507)	0	0.1	0	0	0	0	0	0	0.1	0		—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
12 <i>H. middendorffii</i> (1508)	0.1	0	0.2	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1		—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
13 <i>H. middendorffii</i> (1509)	0	0.1	0	0	0	0	0	0	0.1	0	0	0.1		—	—	—	—	—	—	—	—	—	
14 <i>H. middendorffii</i> (1510)	0	0.1	0	0	0	0	0	0	0.1	0	0	0.1	0		—	—	—	—	—	—	—	—	
15 <i>H. middendorffii</i> (1511)	0	0.1	0	0	0	0	0	0	0.1	0	0	0.1	0	0		—	—	—	—	—	—	—	
16 <i>H. middendorffii</i> (1512)	0	0	0.1	0	0	0	0	0	0	0	0	0.1	0	0	0		—	—	—	—	—	—	
17 <i>H. middendorffii</i> (1513)	0.1	0	0.2	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1		—	—	—	—	—	
18 <i>H. middendorffii</i> (1514)	0.3	0.2	0.4	0.3	0.3	0.3	0.3	0.3	0.3	0.3	0.3	0.3	0.3	0.3	0.3	0.3	0.2		—	—	—	—	
19 <i>H. middendorffii</i> (1515)	0.1	0.1	0.1	0	0	0.1	0.1	0	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0	0.1	0.3		—	—	—	
20 <i>H. middendorffii</i> (1516)	0.2	0.1	0.3	0.2	0.2	0.2	0.2	0.2	0.2	0.2	0.2	0.2	0.2	0.2	0.2	0.2	0.2	0.4	0.2		—	—	
21 <i>H. middendorffii</i> (1517)	0.1	0	0.2	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.3	0.1	0.2		—	
22 <i>H. middendorffii</i> (1518)	0	0.1	0	0	0	0	0	0	0.1	0	0	0.1	0	0	0	0	0.1	0.3	0.1	0.2	0.1		
23 <i>H. middendorffii</i> (1519)	0.1	0	0.1	0	0	0.1	0.1	0	0.1	0.1	0.1	0	0.1	0.1	0.1	0	0	0.2	0.1	0.1	0	0.1	
24 <i>H. middendorffii</i> (1520)	0.1	0	0.1	0	0	0.1	0.1	0	0.1	0.1	0.1	0	0.1	0.1	0.1	0	0	0.2	0.1	0.1	0	0.1	
25 <i>H. middendorffii</i> (1521)	0.6	0.5	0.7	0.6	0.6	0.6	0.6	0.6	0.6	0.6	0.6	0.6	0.6	0.6	0.6	0.6	0.6	0.8	0.6	0.7	0.5	0.6	
26 <i>H. middendorffii</i> (1522)	0.1	0.1	0.1	0	0	0.1	0.1	0	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0	0.1	0.3	0.1	0.2	0.1	0.1	
27 <i>H. middendorffii</i> (1523)	0	0	0.1	0	0	0	0	0	0	0	0	0.1	0	0	0	0	0.1	0.3	0	0.2	0.1	0	
28 <i>H. middendorffii</i> (1524)	0.1	0	0.2	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.3	0.1	0.2	0.1	0.1	
29 <i>H. middendorffii</i> (1525)	0.1	0	0.2	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.3	0.1	0.2	0.1	0.1	
30 <i>H. middendorffii</i> (1526)	0.1	0	0.1	0	0	0.1	0.1	0	0.1	0.1	0.1	0	0.1	0.1	0.1	0	0	0.2	0.1	0.1	0	0.1	
31 <i>H. middendorffii</i> (1531)	0.1	0.1	0.2	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.2	0.1	0.1	0.1	0.1	0.2	0.4	0.1	0.3	0.2	0.1	
32 <i>H. middendorffii</i> (1532)	0.3	0.3	0.3	0.2	0.2	0.3	0.3	0.2	0.3	0.3	0.3	0.3	0.3	0.3	0.3	0.2	0.3	0.5	0.3	0.4	0.3	0.3	
33 <i>H. middendorffii</i> (1533)	0	0	0.1	0	0	0	0	0	0	0	0	0.1	0	0	0	0	0.1	0.3	0	0.2	0.1	0	
34 <i>H. middendorffii</i> (1534)	0.1	0	0.1	0	0	0.1	0.1	0	0.1	0.1	0.1	0	0.1	0.1	0.1	0	0	0.2	0.1	0.1	0	0.1	
35 <i>H. middendorffii</i> (1536)	0.1	0	0.2	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.3	0.1	0.2	0.1	0.1	
36 <i>H. middendorffii</i> (1537)	0	0	0.1	0	0	0	0	0	0	0	0	0.1	0	0	0	0	0.1	0.3	0	0.2	0.1	0	
37 <i>H. middendorffii</i> (1538)	0	0.1	0	0	0	0	0	0	0.1	0	0	0.1	0	0	0	0	0.1	0.3	0.1	0.2	0.1	0	
38 <i>H. middendorffii</i> (1539)	0	0.1	0	0	0	0	0	0	0.1	0	0	0.1	0	0	0	0	0.1	0.3	0.1	0.2	0.1	0	
39 <i>H. middendorffii</i> (1540)	0	0	0.1	0	0	0	0	0	0	0	0	0.1	0	0	0	0	0.1	0.3	0	0.2	0.1	0	
40 <i>H. middendorffii</i> (1541)	0.1	0	0.1	0	0	0.1	0.1	0	0.1	0.1	0.1	0	0.1	0.1	0.1	0	0	0.2	0.1	0.1	0	0.1	
41 <i>H. middendorffii</i> (1542)	0	0.1	0	0	0	0	0	0	0	0.1	0	0	0.1	0	0	0	0	0.1	0.3	0.1	0.2	0.1	0
42 <i>H. middendorffii</i> (1543)	0	0.1	0	0	0	0	0	0	0.1	0	0	0.1	0	0	0	0	0.1	0.3	0.1	0.2	0.1	0	
43 <i>H. middendorffii</i> (1544)	0	0.1	0	0	0	0	0	0	0.1	0	0	0.1	0	0	0	0	0.1	0.3	0.1	0.2	0.1	0	
44 <i>H. middendorffii</i> (1545)	0.1	0	0.2	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.3	0.1	0.2	0.1	0.1	
45 <i>H. middendorffii</i> (1548)	0.2	0.1	0.2	0.1	0.1	0.2	0.2	0.1	0.2	0.2	0.2	0.1	0.2	0.2	0.2	0.1	0.1	0.3	0.2	0.2	0.1	0.2	
46 <i>H. middendorffii</i> (1555)	0.1	0	0.1	0	0	0.1	0.1	0	0.1	0.1	0.1	0	0.1	0.1	0.1	0	0	0.2	0.1	0.1	0	0.1	
47 <i>H. middendorffii</i> (1556)	0.1	0	0.2	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.3	0.1	0.2	0.1	0.1	
48 <i>H. middendorffii</i> (1573)	0.1	0	0.1	0	0	0.1	0.1	0	0.1	0.1	0.1	0	0.1	0.1	0.1	0	0	0.2	0.1	0.1	0	0.1	
49 <i>H. middendorffii</i> (1574)	0.1	0.2	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.2	0.1	0.1	0.2	0.1	0.1	0.1	0.1	0.2	0.4	0.2	0.3	0.2	0.1	
50 <i>H. middendorffii</i> (1576)	0	0.1	0.1	0.1	0.1	0	0	0.1	0.1	0	0	0.2	0	0	0	0.1	0.2	0.4	0.1	0.3	0.2	0	
51 <i>H. middendorffii</i> (1577)	0	0.1	0.1	0.1	0.1	0	0	0.1	0.1	0	0	0.2	0	0	0	0	0.1	0.2	0.4	0.1	0.3	0.2	0
52 <i>H. middendorffii</i> (1580)	0.2	0.3	0.3	0.3	0.3	0.2	0.2	0.3	0.3	0.2	0.2	0.4	0.2	0.2	0.2	0.3	0.4	0.6	0.3	0.5	0.4	0.2	
53 <i>H. middendorffii</i> (1581)	0.3	0.3	0.3	0.2	0.2	0.3	0.3	0.2	0.3	0.3	0.3	0.3	0.3	0.3	0.3	0.2	0.3	0.5	0.3	0.4	0.3	0.3	
54 <i>H. middendorffii</i> (1582)	0.1	0	0.2	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.3	0.1	0.2	0.1	0.1	
55 <i>H. middendorffii</i> (1583)	0.2	0.3	0.2	0.2	0.2	0.2	0.2	0.2	0.3	0.2	0.2	0.3	0.2	0.2	0.2	0.2	0.3	0.5	0.3	0.4	0.3	0.2	
56 <i>H. middendorffii</i> (1584)	0.1	0.2	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.2	0.1	0.1	0.2	0.1	0.1	0.1	0.1	0.2	0.4	0.2	0.3	0.2	0.1	
57 <i>H. middendorffii</i> (1591)	0.1	0.2	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.2	0.1	0.1	0.2	0.1	0.1	0.1	0.1	0.2	0.4	0.2	0.3	0.2	0.1	
58 <i>H. middendorffii</i> (1592)	0.1	0.2	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.2	0.1	0.1	0.2	0.1	0.1	0.1	0.1	0.2	0.4	0.2	0.3	0.2	0.1	
59 <i>H. middendorffii</i> (1607)	0	0.1	0.1	0.1	0.1	0	0	0.1	0.1	0	0	0.2	0	0	0	0.1	0.2	0.4	0.1	0.3	0.2	0	
60 <i>H. middendorffii</i> (1610)	0.2	0.3	0.2	0.2	0.2	0.2	0.2	0.2	0.3	0.2	0.2	0.3	0.2	0.2	0.2	0.2	0.3	0.5	0.3	0.4	0.3	0.2	
61 <i>H. middendorffii</i> (1618)	0	0.1	0.1	0.1	0.1	0	0	0.1	0.1	0	0	0.2	0	0	0	0	0.1	0.2	0.4	0.1	0.3	0.2	0
62 <i>H. middendorffii</i> (1620)	0.1	0.1	0.2	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.2	0.1	0.1	0.1	0.1	0.2	0.4	0.1	0.3	0.2	0.1	
63 <i>H. middendorffii</i> (1621)	0	0	0.1	0	0	0	0	0	0	0	0	0.1	0	0	0	0	0.1	0.3	0	0.2	0.1	0	
64 <i>H. middendorffii</i> (1622)	0	0	0.1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.1	0.3	0	0.2	0.1	0	
65 <i>H. semisquamata</i> (1689)	1.1	1.1	1.2	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.2	1.4	1.1	1.3	1.2	1.1	
66 <i>H. semisquamata</i> (1690)	1.1	1.1	1.1	1.0</																			

Продолжение таблицы А.7

Вид	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44
1 <i>H. middendorffii</i> (11)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0	—	0	0	—
2 <i>H. middendorffii</i> (300)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0	—	0	0	—
3 <i>H. middendorffii</i> (1437)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0	—	0	0	—
4 <i>H. middendorffii</i> (1438)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
5 <i>H. middendorffii</i> (1501)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0	—	0	0	—
6 <i>H. middendorffii</i> (1502)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0	—	0	0	—
7 <i>H. middendorffii</i> (1503)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0	—	0	0	—
8 <i>H. middendorffii</i> (1504)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
9 <i>H. middendorffii</i> (1505)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
10 <i>H. middendorffii</i> (1506)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
11 <i>H. middendorffii</i> (1507)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
12 <i>H. middendorffii</i> (1508)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
13 <i>H. middendorffii</i> (1509)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
14 <i>H. middendorffii</i> (1510)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
15 <i>H. middendorffii</i> (1511)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
16 <i>H. middendorffii</i> (1512)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
17 <i>H. middendorffii</i> (1513)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
18 <i>H. middendorffii</i> (1514)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
19 <i>H. middendorffii</i> (1515)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
20 <i>H. middendorffii</i> (1516)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
21 <i>H. middendorffii</i> (1517)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
22 <i>H. middendorffii</i> (1518)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
23 <i>H. middendorffii</i> (1519)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
24 <i>H. middendorffii</i> (1520)	0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
25 <i>H. middendorffii</i> (1521)	0.5	0.5	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
26 <i>H. middendorffii</i> (1522)	0.1	0.1	0.6	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
27 <i>H. middendorffii</i> (1523)	0	0	0.6	0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
28 <i>H. middendorffii</i> (1524)	0	0	0.6	0.1	0.1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
29 <i>H. middendorffii</i> (1525)	0	0	0.6	0.1	0.1	0.1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
30 <i>H. middendorffii</i> (1526)	0	0	0.5	0.1	0	0	0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
31 <i>H. middendorffii</i> (1531)	0.1	0.1	0.7	0.1	0.1	0.2	0.2	0.1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
32 <i>H. middendorffii</i> (1532)	0.3	0.3	0.6	0.3	0.2	0.3	0.3	0.3	0.3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
33 <i>H. middendorffii</i> (1533)	0	0	0.6	0	0	0.1	0.1	0	0.1	0.2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
34 <i>H. middendorffii</i> (1534)	0	0	0.5	0.1	0	0	0	0	0.1	0.3	0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
35 <i>H. middendorffii</i> (1536)	0	0	0.6	0.1	0.1	0.1	0.1	0	0.2	0.3	0.1	0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
36 <i>H. middendorffii</i> (1537)	0	0	0.6	0	0	0.1	0.1	0	0.1	0.2	0	0	0.1	—	—	—	—	—	—	—	—	—
37 <i>H. middendorffii</i> (1538)	0.1	0.1	0.6	0.1	0	0.1	0.1	0.1	0.1	0.3	0	0.1	0.1	0	—	—	—	—	—	—	—	—
38 <i>H. middendorffii</i> (1539)	0.1	0.1	0.6	0.1	0	0.1	0.1	0.1	0.1	0.3	0	0.1	0.1	0	0	—	—	—	—	—	—	—
39 <i>H. middendorffii</i> (1540)	0	0	0.6	0	0	0.1	0.1	0	0.1	0.2	0	0	0.1	0	0	0	—	—	—	—	—	—
40 <i>H. middendorffii</i> (1541)	0	0	0.5	0.1	0	0	0	0	0.1	0.3	0	0	0	0	0.1	0.1	0	—	—	0	0	—
41 <i>H. middendorffii</i> (1542)	0.1	0.1	0.6	0.1	0	0.1	0.1	0.1	0.1	0.3	0	0.1	0.1	0	0	0	0	0.1	—	—	—	—
42 <i>H. middendorffii</i> (1543)	0.1	0.1	0.6	0.1	0	0.1	0.1	0.1	0.1	0.3	0	0.1	0.1	0	0	0	0	0.1	0	—	0	—
43 <i>H. middendorffii</i> (1544)	0.1	0.1	0.6	0.1	0	0.1	0.1	0.1	0.1	0.3	0	0.1	0.1	0	0	0	0	0.1	0	0	—	—
44 <i>H. middendorffii</i> (1545)	0	0	0.6	0.1	0.1	0.1	0.1	0	0.2	0.3	0.1	0	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0	0.1	0.1	0.1	—
45 <i>H. middendorffii</i> (1548)	0.1	0.1	0.6	0.2	0.1	0.1	0.1	0.1	0.2	0.4	0.1	0.1	0.1	0.1	0.2	0.2	0.1	0.1	0.2	0.2	0.2	0.1
46 <i>H. middendorffii</i> (1555)	0	0	0.5	0.1	0	0	0	0	0.1	0.3	0	0	0	0	0.1	0.1	0	0	0.1	0.1	0.1	0
47 <i>H. middendorffii</i> (1556)	0	0	0.6	0.1	0.1	0.1	0.1	0	0.2	0.3	0.1	0	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0	0.1	0.1	0.1	0.1
48 <i>H. middendorffii</i> (1573)	0	0	0.5	0.1	0	0	0	0	0.1	0.3	0	0	0	0	0.1	0.1	0	0	0.1	0.1	0.1	0
49 <i>H. middendorffii</i> (1574)	0.2	0.2	0.7	0.2	0.1	0.2	0.2	0.2	0.2	0.4	0.1	0.2	0.2	0.1	0.1	0.1	0.1	0.2	0.1	0.1	0.1	0.2
50 <i>H. middendorffii</i> (1576)	0.1	0.1	0.7	0.1	0.1	0.1	0.2	0.1	0.2	0.3	0	0.1	0.2	0.1	0	0	0.1	0.1	0	0	0	0.2
51 <i>H. middendorffii</i> (1577)	0.1	0.1	0.7	0.1	0.1	0.1	0.2	0.1	0.2	0.3	0	0.1	0.2	0.1	0	0	0.1	0.1	0	0	0	0.2
52 <i>H. middendorffii</i> (1580)	0.3	0.3	0.9	0.3	0.3	0.4	0.4	0.3	0.4	0.5	0.3	0.3	0.4	0.3	0.2	0.2	0.3	0.3	0.2	0.2	0.2	0.4
53 <i>H. middendorffii</i> (1581)	0.3	0.3	0.8	0.3	0.2	0.3	0.3	0.3	0.3	0.5	0.2	0.3	0.3	0.2	0.3	0.3	0.2	0.3	0.3	0.3	0.3	0.3
54 <i>H. middendorffii</i> (1582)	0	0	0.6	0.1	0.1	0.1	0.1	0	0.2	0.3	0.1	0	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0	0.1	0.1	0.1	0.1
55 <i>H. middendorffii</i> (1583)	0.3	0.3	0.7	0.3	0.2	0.3	0.3	0.3	0.3	0.5	0.2	0.3	0.3	0.2	0.2	0.2	0.2	0.3	0.2	0.2	0.2	0.3
56 <i>H. middendorffii</i> (1584)	0.2	0.2	0.7	0.2	0.1	0.2	0.2	0.2	0.2	0.4	0.1	0.2	0.2	0.1	0.1	0.1	0.1	0.2	0.1	0.1	0.1	0.2
57 <i>H. middendorffii</i> (1591)	0.2	0.2	0.7	0.2	0.1	0.2	0.2	0.2	0.2	0.4	0.1	0.2	0.2	0.1	0.1	0.1	0.1	0.2	0.1	0.1	0.1	0.2
58 <i>H. middendorffii</i> (1592)	0.2	0.2	0.7	0.2	0.1	0.2	0.2	0.2	0.2	0.4	0.1	0.2	0.2	0.1	0.1	0.1	0.1	0.2	0.1	0.1	0.1	0.2
59 <i>H. middendorffii</i> (1607)	0.1	0.1	0.7	0.1	0.1	0.2	0.2	0.1	0.2	0.3	0.1	0.1	0.2	0.1	0	0	0.1	0.1	0	0	0	0.2
60 <i>H. middendorffii</i> (1610)	0.3	0.3	0.8	0.3	0.2	0.3	0.3	0.3	0.3	0.5	0.2	0.3	0.3	0.2	0.2	0.2	0.3	0.2	0.2	0.2	0.2	0.3
61 <i>H. middendorffii</i> (1618)	0.1	0.1	0.7	0.1	0.1	0.2	0.2	0.1	0.2	0.3	0.1	0.1	0.2	0.1	0	0	0.1	0.1	0	0	0	0.2
62 <i>H. middendorffii</i> (1620)	0.1	0.1	0.7	0.1	0.1	0.2	0.2	0.1	0.2	0.3	0.1	0.1	0.2	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.2
63 <i>H. middendorffii</i> (1621)	0	0	0.6	0	0	0.1	0.1	0	0.1	0.2	0	0	0.1	0	0	0	0	0	0	0	0	0.1
64 <i>H. middendorffii</i> (1622)	0	0	0.6	0	0	0.1	0.1	0	0.1	0.2	0	0	0.1	0	0	0	0	0	0	0	0	0.1
65 <i>H. semisquamata</i> (1689)	1.1	1.1	1.7	1.1	1.1	1.2	1.2	1.1	1.2	1.3	1.1	1.1	1.2	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.2
66 <i>H. semisquamata</i> (1690)	1.1	1.1	1.6	1.1	1.0	1.1	1.1	1.1	1.1	1.3	1.0	1.1	1.1	1.0	1.1	1.1	1.0	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1
67 <i>M. skopetsi</i> (13)	3.7	3.7	4.3	3.7	3.7	3.8	3.7	3.7	3.8	3.9	3.7	3.7	3.7	3.7	3.7	3.7	3.7	3.7	3.7	3.7	3.7	3.7
68 <i>M. skopetsi</i> (14)	3.8	3.8	4.3	3.8	3.7	3.8	3.7	3.8	3.8	4.0	3.7	3.8	3.7	3.7	3.7	3.8	3.8	3.7	3.8	3.8	3.8	3.8
69 <i>M. skopetsi</i> (515)	3.7	3.7	4.3	3.7	3.7	3.8	3.7	3.7	3.8													

[illegible]

Продолжение таблицы А.7

Вид	67	68	69	70	71	72	73	74	75	76	77	78	79	80	81	82	83	84	85	
1 <i>H. middendorffii</i> (11)	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.7	0.7	1.4	1.4	1.4	1.2	1.2	1.1	1.3	1.2	1.7	2.6	1.6	3.5	
2 <i>H. middendorffii</i> (300)	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.7	0.7	1.4	1.4	1.4	1.2	1.2	1.1	1.3	1.2	1.7	2.6	1.6	3.5	
3 <i>H. middendorffii</i> (1437)	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.7	0.7	1.4	1.4	1.4	1.2	1.2	1.1	1.3	1.2	1.7	2.6	1.6	3.5	
4 <i>H. middendorffii</i> (1438)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
5 <i>H. middendorffii</i> (1501)	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.7	0.7	1.4	1.4	1.4	1.2	1.2	1.1	1.3	1.2	1.7	2.6	1.6	3.5	
6 <i>H. middendorffii</i> (1502)	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.7	0.7	1.4	1.4	1.4	1.3	1.2	1.1	1.3	1.2	1.7	2.6	1.6	3.5	
7 <i>H. middendorffii</i> (1503)	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.7	0.7	1.4	1.4	1.4	1.3	1.2	1.1	1.3	1.2	1.7	2.6	1.6	3.5	
8 <i>H. middendorffii</i> (1504)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
9 <i>H. middendorffii</i> (1505)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
10 <i>H. middendorffii</i> (1506)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
11 <i>H. middendorffii</i> (1507)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
12 <i>H. middendorffii</i> (1508)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
13 <i>H. middendorffii</i> (1509)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
14 <i>H. middendorffii</i> (1510)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
15 <i>H. middendorffii</i> (1511)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
16 <i>H. middendorffii</i> (1512)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
17 <i>H. middendorffii</i> (1513)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
18 <i>H. middendorffii</i> (1514)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
19 <i>H. middendorffii</i> (1515)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
20 <i>H. middendorffii</i> (1516)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
21 <i>H. middendorffii</i> (1517)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
22 <i>H. middendorffii</i> (1518)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
23 <i>H. middendorffii</i> (1519)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
24 <i>H. middendorffii</i> (1520)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
25 <i>H. middendorffii</i> (1521)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
26 <i>H. middendorffii</i> (1522)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
27 <i>H. middendorffii</i> (1523)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
28 <i>H. middendorffii</i> (1524)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
29 <i>H. middendorffii</i> (1525)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
30 <i>H. middendorffii</i> (1526)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
31 <i>H. middendorffii</i> (1531)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
32 <i>H. middendorffii</i> (1532)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
33 <i>H. middendorffii</i> (1533)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
34 <i>H. middendorffii</i> (1534)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
35 <i>H. middendorffii</i> (1536)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
36 <i>H. middendorffii</i> (1537)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
37 <i>H. middendorffii</i> (1538)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
38 <i>H. middendorffii</i> (1539)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
39 <i>H. middendorffii</i> (1540)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
40 <i>H. middendorffii</i> (1541)	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.7	0.7	1.4	1.4	1.4	1.3	1.2	1.1	1.3	1.2	1.7	2.6	1.6	3.5	
41 <i>H. middendorffii</i> (1542)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
42 <i>H. middendorffii</i> (1543)	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.7	0.7	1.4	1.4	1.4	1.3	1.2	1.1	1.3	1.2	1.7	2.6	1.6	3.5	
43 <i>H. middendorffii</i> (1544)	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.7	0.7	1.4	1.4	1.4	1.3	1.2	1.1	1.3	1.2	1.7	2.6	1.6	3.5	
44 <i>H. middendorffii</i> (1545)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
45 <i>H. middendorffii</i> (1548)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
46 <i>H. middendorffii</i> (1555)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
47 <i>H. middendorffii</i> (1556)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
48 <i>H. middendorffii</i> (1573)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
49 <i>H. middendorffii</i> (1574)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
50 <i>H. middendorffii</i> (1576)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
51 <i>H. middendorffii</i> (1577)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
52 <i>H. middendorffii</i> (1580)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
53 <i>H. middendorffii</i> (1581)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
54 <i>H. middendorffii</i> (1582)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
55 <i>H. middendorffii</i> (1583)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
56 <i>H. middendorffii</i> (1584)	0.4	0.4	0.4	0.4	0.4	1.0	1.0	1.7	1.7	1.7	1.5	1.5	1.4	1.6	1.5	2.0	2.9	1.9	3.8	
57 <i>H. middendorffii</i> (1591)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
58 <i>H. middendorffii</i> (1592)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
59 <i>H. middendorffii</i> (1607)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
60 <i>H. middendorffii</i> (1610)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
61 <i>H. middendorffii</i> (1618)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
62 <i>H. middendorffii</i> (1620)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
63 <i>H. middendorffii</i> (1621)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
64 <i>H. middendorffii</i> (1622)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
65 <i>H. semisquamata</i> (1689)	0.1	0	0	0.1	0	0.7	0.6	1.3	1.3	1.3	1.2	1.2	1.0	1.2	1.1	1.6	2.6	1.5	3.4	
66 <i>H. semisquamata</i> (1690)	0.1	0	0	0.1	0	0.7	0.6	1.3	1.3	1.3	1.2	1.2	1.0	1.2	1.1	1.6	2.6	1.5	3.4	
67 <i>M. skopetsi</i> (13)	—	0.1	0.1	0.1	0.1	0.7	0.7	1.4	1.4	1.4	1.2	1.2	1.1	1.3	1.2	1.7	2.6	1.6	3.5	
68 <i>M. skopetsi</i> (14)	0.3	—	0	0.1	0.00	0.7	0.6	1.3	1.3	1.3	1.2	1.2	1.0	1.2	1.1	1.6	2.6	1.5	3.4	
69 <i>M. skopetsi</i> (515)	0.1	0.3	—	0.1	0.00	0.7	0.6	1.3	1.3	1.3	1.2	1.2	1.0	1.2	1.1	1.6	2.6	1.5	3.4	
70 <i>M. skopetsi</i> (516)	0	0.3	0	—	0.1	0.7	0.7	1.4	1.4	1.4	1.2	1.2	1.1	1.3	1.2	1.7	2.6	1.6	3.5	
71 <i>M. skopetsi</i> (1116)	0.5	0.2	0.5	0.4	—	0.7	0.6	1.3	1.3	1.3	1.2	1.2	1.0	1.2	1.1	1.6	2.6	1.5	3.4	
72 <i>D. lacertina</i> (1328)	6.9	6.9	6.8	6.8	7.1	—	0.7	1.5	1.5	1.5	1.4	1.4	1.2	1.5	1.3	1.8	2.6	1.8	3.9	
73 <i>B. ornata</i> (1331)	6.4	6.3	6.4	6.3	6.0	—	—	1.5	1.5	1.5	1.3	1.3	1.2	1.4	1.2	1.6	2.6	1.7	3.9	
74 <i>G. ochotensis</i> (725)	8.6	8.7	8.6	8.6	8.8	9.1	7.8	—	0	0	1.5	1.5	1.0	1.0	1.0	2.3	2.9	2.1	4.0	
75 <i>G. ochotensis</i> (726)	8.7	8.8	8.7	8.7	8.9	9.1	7.9	0.2	—	0	1.5	1.5	1.0	1.0	1.0	2.3	2.9	2.1	4.0	
76 <i>G. ochotensis</i> (728)	8.7	8.7	8.7	8.6	8.9	9.2	7.8	0.1	0.1	—	1.5	1.5	1.0	1.0	1.0	2.3	2.9	2.1	4.0	
77 <i>G. bilabrus</i> (1348)	9.3	9.5	9.3	9.3	9.6	9.5	8.8	8.7	8.6	8.7	—	—	0	1.0	1.2	1.0	2.2	2.1	1.5	3.8
78 <i>G. hemifasciatus</i> (1349)	9.3	9.5	9.3	9.3	9.5	9.2	8.8	8.8	8.7	8.8	1.1	—	1.0	1.2	1.0	1.2	2.1	1.5	3.9	
79 <i>K. multispinosa</i> (1640)	8.8	8.9	8.8	8.8	9.0	9.3	8.4	5.3	5.4	5.4	9.5	9.5	—	0.2	0.1	2.0	2.5	1.5	4.0	
80 <i>K. multispinosa</i> (1641)	9.5	9.5	9.																	

Таблица А.8. Значения р-дистанций (в %) между нуклеотидными последовательностями генов COI, цитохрома b, 16S рРНК мтДНК (ниже диагонали) и RNF213, родопсина яДНК (выше диагонали) таксонов семейства Zoarcidae. Прочерки - отсутствие данных

Вид	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21
1 <i>L. brevicaudus</i> (32)		—	0.8	0.5	—	—	0.5	0.4	0.8	—	—	0.7	0.2	0.2	—	0.7	—	—	1.1	—	1.2
2 <i>L. brevicaudus</i> (76)	0.2		—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
3 <i>L. raridens</i> (40)	2.5	2.6		0.3	—	—	0.8	0.8	0.9	—	—	0.8	0.8	0.8	—	0.9	—	—	1.3	—	1.4
4 <i>L. raridens</i> (202)	2.4	2.5	0.2		—	—	0.6	0.5	0.7	—	—	0.5	0.5	0.5	—	0.6	—	—	1.0	—	1.1
5 <i>L. multifasciatus</i> (50)	3.4	3.4	3.1	3.0		—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
6 <i>L. multifasciatus</i> (61)	3.5	3.4	3.1	3.0	0		—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
7 <i>L. knipowitschi</i> (31)	0.6	0.7	2.7	2.6	3.6	3.7		0.1	0.7	—	—	0.6	0.6	0.5	—	0.6	—	—	1.0	—	1.1
8 <i>L. knipowitschi</i> (221)	0.5	0.6	2.6	2.5	3.5	3.5	0.2		0.6	—	—	0.5	0.5	0.4	—	0.5	—	—	0.9	—	1.0
9 <i>L. fulvus</i> (66)	3.8	3.8	3.3	3.2	3.5	3.5	3.9	3.8		—	—	0.4	0.6	0.7	—	0.2	—	—	0.7	—	0.8
10 <i>L. soldatovi</i> (421)	3.8	3.8	3.7	3.5	3.3	3.4	3.9	3.7	2.9		—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
11 <i>L. soldatovi</i> (463)	3.7	3.7	3.6	3.4	3.3	3.3	3.8	3.6	2.9	0.1		—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
12 <i>L. macrochir</i> (1002)	3.3	3.4	3.3	3.1	3.2	3.2	3.5	3.3	3.1	2.5	2.4		0.6	0.6	—	0.3	—	—	0.7	—	0.8
13 <i>L. tanakae</i> (1206)	0	0.2	2.6	2.5	3.5	3.5	0.6	0.6	3.8	3.7	3.6	3.3		0.1	—	0.6	—	—	1.0	—	1.1
14 <i>L. tanakae</i> (1636)	0.4	0.6	3.0	2.8	3.9	3.9	1.0	1.0	4.1	4.0	3.9	3.5	0.4		—	0.6	—	—	1.0	—	1.1
15 <i>L. microlepidotus</i> (1377)	3.9	4.0	3.8	3.7	3.8	3.8	4.1	4.0	3.6	3.1	3.0	1.4	3.8	4.0		—	—	—	—	—	—
16 <i>L. brunneofasciatus</i> (396)	3.7	3.9	3.5	3.5	3.6	3.6	3.9	3.8	3.2	1.4	1.3	2.8	3.7	4.1	3.5		—	—	0.7	—	0.8
17 <i>L. brunneofasciatus</i> (397)	3.8	3.9	3.6	3.6	3.7	3.6	4.0	3.8	3.3	1.4	1.4	2.8	3.7	4.1	3.6	0		—	—	—	—
18 <i>L. schmidt</i> (2)	6.2	6.4	6.6	6.4	6.0	6.0	6.2	6.1	6.3	6.0	5.9	5.4	6.2	6.4	6.2	6.3	6.2		—	—	—
19 <i>L. schmidt</i> (910)	6.2	6.3	6.6	6.4	5.7	5.7	6.1	6.0	6.3	5.9	5.8	5.3	6.3	6.5	6.0	6.1	6.1	0.6		—	0.2
20 <i>L. nigrocaudatus</i> (9)	6.8	6.8	6.8	6.6	7.0	7.1	6.8	6.7	6.9	6.5	6.6	5.9	6.7	6.9	6.9	6.8	6.7	4.8	4.6		—
21 <i>L. nigrocaudatus</i> (533)	6.8	6.8	6.8	6.6	7.0	7.1	6.8	6.7	6.9	6.5	6.6	5.9	6.7	6.9	6.9	6.8	6.7	4.8	4.6	0	
22 <i>B. soldatovi</i> (393)	4.8	4.9	4.9	4.7	5.2	5.2	4.9	4.8	5.1	4.4	4.4	4.3	4.8	5.0	5.1	4.5	4.5	5.7	5.6	6.0	6.0
23 <i>B. soldatovi</i> (502)	4.9	4.9	4.9	4.7	5.2	5.2	4.9	4.8	5.1	4.4	4.4	4.3	4.8	5.0	5.1	4.5	4.5	5.7	5.6	6.0	6.0
24 <i>B. microcephalus</i> (538)	5.8	5.9	5.5	5.3	5.7	5.7	5.9	5.8	5.9	5.7	5.6	5.3	5.8	6.1	6.1	5.8	5.9	4.8	4.7	5.1	5.1
25 <i>B. microcephalus</i> (540)	5.9	6.0	5.6	5.4	5.8	5.7	5.9	5.8	6.0	5.7	5.6	5.3	5.8	6.1	6.1	5.9	5.9	4.8	4.7	5.1	5.1
26 <i>A. hollandi</i> (861)	5.4	5.4	5.2	5.1	5.3	5.3	5.2	5.0	5.4	4.8	4.7	4.7	5.3	5.7	5.2	4.6	4.7	5.7	5.5	5.4	5.4
27 <i>A. hollandi</i> (867)	5.6	5.7	5.6	5.5	5.7	5.6	5.5	5.3	5.7	5.1	5.0	5.0	5.6	6.0	5.4	4.8	4.9	5.9	5.7	5.4	5.4
28 <i>P. albonotata</i> (615)	6.6	6.5	6.6	6.5	6.1	6.1	6.6	6.6	6.5	6.5	6.5	6.0	6.6	7.0	6.7	6.7	6.7	7.5	7.3	7.9	7.9
29 <i>P. albonotata</i> (617)	6.7	6.6	6.6	6.5	6.0	6.1	6.6	6.7	6.3	6.6	6.5	6.0	6.6	7.0	6.7	6.6	6.7	7.6	7.4	8.1	8.1
30 <i>P. toyamensis</i> (1134)	6.8	6.8	6.7	6.5	6.3	6.3	6.8	6.9	6.6	6.6	6.5	6.1	6.8	7.1	6.9	6.8	6.8	7.5	7.4	8.2	8.2
31 <i>P. toyamensis</i> (1140)	6.9	6.8	6.8	6.6	6.3	6.4	6.9	6.9	6.7	6.6	6.5	6.2	6.8	7.1	6.9	6.8	6.9	7.5	7.5	8.2	8.2
32 <i>L. endemoscotus</i> (1469)	5.2	5.3	4.9	4.8	5.0	5.1	5.1	5.1	5.3	5.0	4.9	4.6	5.2	5.3	5.4	5.0	5.1	5.1	5.1	5.8	5.8
33 <i>L. crotalinus</i> (1484)	6.8	6.7	6.9	6.8	6.4	6.3	6.9	6.9	7.0	6.8	6.7	6.4	6.8	7.0	7.0	6.9	6.9	7.8	7.6	8.1	8.1
34 <i>L. ferasfer</i> (1488)	5.3	5.3	4.8	4.7	4.9	4.9	5.2	5.1	5.0	4.8	4.7	4.5	5.2	5.4	4.9	4.7	4.8	5.2	5.1	5.9	5.9
35 <i>L. mandibularis</i> (1489)	5.3	5.5	5.0	4.9	5.0	5.0	5.3	5.3	5.4	5.1	5.1	4.7	5.4	5.7	5.2	5.0	5.1	5.3	5.4	6.0	6.0
36 <i>Z. elongatus</i> (12)	9.6	9.5	9.8	9.7	9.5	9.5	9.4	9.3	9.6	10.0	10.1	9.7	9.6	9.8	10.3	10.0	10.1	10.2	10.4	10.4	10.4
37 <i>Z. elongatus</i> (1695)	9.6	9.5	9.9	9.8	9.8	9.8	9.5	9.4	9.7	10.3	10.3	9.9	9.6	9.8	10.5	10.3	10.4	10.4	10.7	10.6	10.6
38 <i>Z. fedorovi</i> (348)	9.8	9.7	9.9	9.8	9.3	9.2	9.7	9.7	9.6	10.0	10.0	9.5	9.8	10.0	9.9	9.9	10.0	10.4	10.4	10.9	10.9
39 <i>Z. fedorovi</i> (1623)	10.0	9.9	10.1	10.0	9.5	9.5	9.9	9.8	9.9	10.2	10.2	9.8	9.9	10.2	10.1	10.2	10.2	10.6	10.7	10.9	10.9
40 <i>Z. gillii</i> (1192)	10.4	10.3	9.9	9.8	9.6	9.6	10.2	10.2	10.4	10.5	10.6	10.0	10.4	10.7	10.6	10.5	10.5	11.4	11.3	11.4	11.4
41 <i>Z. gillii</i> (1195)	10.4	10.2	10.0	9.9	9.5	9.6	10.2	10.1	10.3	10.5	10.5	9.9	10.3	10.6	10.6	10.4	10.5	11.4	11.3	11.3	11.3
42 <i>Z. andriashevi</i> (1171)	9.6	9.5	9.4	9.3	9.2	9.1	9.5	9.4	9.3	9.5	9.6	9.3	9.6	9.9	9.9	9.6	9.6	10.1	10.0	10.1	10.1
43 <i>Z. andriashevi</i> (1464)	9.8	9.6	9.5	9.4	9.2	9.2	9.6	9.5	9.3	9.5	9.6	9.4	9.7	10.0	10.0	9.6	9.6	10.3	10.2	10.4	10.4
44 <i>Z. americanus</i> (1340)	9.6	9.6	9.3	9.3	8.8	8.8	9.5	9.5	9.3	9.6	9.5	9.5	9.7	10.0	9.6	9.7	9.8	10.4	10.2	10.2	10.2
45 <i>Z. americanus</i> (1341)	9.7	9.6	9.3	9.3	8.7	8.8	9.5	9.6	9.3	9.5	9.5	9.4	9.7	10.0	9.6	9.7	9.7	10.4	10.2	10.2	10.2
46 <i>Z. viviparus</i> (493)	9.9	9.8	9.8	9.8	9.5	9.5	9.8	9.7	9.8	10.1	10.1	9.6	9.9	10.2	10.0	10.2	10.2	10.3	10.4	10.9	10.9
47 <i>Z. viviparus</i> (498)	9.9	9.8	9.8	9.7	9.5	9.4	9.8	9.7	9.8	10.1	10.1	9.6	9.9	10.1	9.9	10.1	10.2	10.3	10.4	10.9	10.9
48 <i>H. middendorffii</i> (11)	9.5	9.4	9.5	9.5	8.9	8.9	9.4	9.5	8.7	8.9	8.9	8.7	9.5	9.7	8.7	8.9	8.9	9.9	9.9	10.4	10.4
49 <i>H. middendorffii</i> (1437)	9.5	9.5	9.6	9.6	9.0	8.9	9.5	9.6	8.7	8.9	9.0	8.8	9.5	9.8	8.8	8.9	9.0	9.8	9.9	10.4	10.4
50 <i>H. semisquamata</i> (1689)	9.5	9.4	9.5	9.5	8.8	8.7	9.4	9.5	8.8	9.1	9.1	8.7	9.4	9.7	8.8	8.9	8.9	9.8	9.8	10.5	10.5
51 <i>H. semisquamata</i> (1690)	9.4	9.3	9.4	9.5	8.7	8.7	9.3	9.5	8.7	9.0	9.1	8.7	9.4	9.7	8.8	8.8	8.9	9.7	9.8	10.4	10.4
52 <i>M. skopetsi</i> (14)	9.2	9.1	9.3	9.3	8.8	8.8	9.3	9.2	8.4	8.4	8.5	8.4	9.2	9.4	8.8	8.4	8.5	9.5	9.7	10.1	10.1
53 <i>M. skopetsi</i> (516)	9.2	9.1	9.3	9.3	8.8	8.8	9.3	9.2	8.3	8.4	8.5	8.4	9.2	9.4	8.7	8.5	8.5	9.5	9.7	10.1	10.1
54 <i>D. lacertina</i> (1328)	10.6	10.6	10.4	10.3	9.7	9.6	10.5	10.5	9.7	9.9	10.0	9.8	10.5	10.8	10.2	9.9	9.9	11.6	11.6	11.3	11.3
55 <i>B. ornata</i> (1331)	9.8	9.8	9.6	9.5	9.8	9.7	9.6	9.7	9.5	9.9	9.9	9.1	9.7	9.9	9.4	9.7	9.7	10.0	10.2	10.4	10.4
56 <i>G. ochotensis</i> (725)	9.6	9.6	9.5	9.5	9.5	9.5	9.6	9.7	9.6	9.8	9.8	9.5	9.6	9.8	9.8	9.7	9.7	10.2	10.0	10.9	10.9
57 <i>G. ochotensis</i> (726)	9.6	9.7	9.5	9.5	9.6	9.5	9.7	9.7	9.6	9.7	9.7	9.5	9.6	9.9	10.0	9.6	9.7	10.3	10.2	11.1	11.1
58 <i>K. multispinosa</i> (1640)	10.6	10.6	10.3	10.1	10.5	10.4	10.5	10.6	9.9	10.3	10.2	9.9	10.6	10.6	10.2	10.5	10.6	10.5	10.5	11.3	11.3
59 <i>K. notabilis</i> (1642)	10.3	10.3	9.9	9.8	9.9	9.9	10.5	10.4	9.7	10.0	9.9	9.5	10.3	10.5	10.1	10.2	10.3	10.2	10.2	10.7	10.7
60 <i>L. regani</i> (1323)	9.0	8.9	8.6	8.4	8.6	8.7	8.7	8.8	8.4	8.7	8.7	8.1	8.9	9.2	8.7	8.8	8.9	9.1	9.2	9.7	9.7
61 <i>B. derjugini</i> (331)	12.3	12.5	12.3	12.4	12.5	12.5	12.3	12.3	12.4	12.5	12.4	12.4	12.3	12.6	12.8	12.2	12.3	13.8	13.9	14.3	14.3
62 <i>T. trachurus</i>	19.6	19.6	19.1	19.0	19.5	19.5	19.6	19.5	19.3	18.9	18.9	18.9	19.6	19.8	19.5	18.8	18.9	19.8	19.9	20.5	20.5

Продолжение таблицы А.8

	Вид	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42
1	<i>L. brevicaudus</i> (32)	0.9	—	1.2	—	1.1	1.1	1.2	—	1.1	1.1	1.0	—	—	—	2.1	2.2	2.1	2.1	2.3	—	2.2
2	<i>L. brevicaudus</i> (76)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
3	<i>L. raridens</i> (40)	1.0	—	1.3	—	1.1	1.1	1.2	—	1.2	1.2	1.1	—	—	—	2.3	2.3	2.2	2.2	2.6	—	2.3
4	<i>L. raridens</i> (202)	0.8	—	1.1	—	0.9	0.9	1.1	—	0.9	0.9	0.9	—	—	—	2.0	2.1	2.0	2.0	2.3	—	2.1
5	<i>L. multifasciatus</i> (50)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
6	<i>L. multifasciatus</i> (61)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
7	<i>L. knipowitschi</i> (31)	0.8	—	1.1	—	0.9	0.9	1.1	—	1.0	0.9	0.9	—	—	—	1.9	2.0	1.8	1.8	2.1	—	2.0
8	<i>L. knipowitschi</i> (221)	0.7	—	1.1	—	0.8	0.8	1.0	—	0.9	0.8	0.8	—	—	—	1.8	1.8	1.8	1.8	2.0	—	1.9
9	<i>L. fulvus</i> (66)	0.6	—	0.8	—	0.8	0.8	1.0	—	0.9	0.8	0.6	—	—	—	1.9	1.9	1.9	1.8	2.1	—	2.0
10	<i>L. soldatovi</i> (421)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
11	<i>L. soldatovi</i> (463)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
12	<i>L. macrochir</i> (1002)	0.5	—	0.8	—	0.6	0.6	0.8	—	0.7	0.7	0.6	—	—	—	1.9	1.9	1.9	1.8	2.1	—	2.0
13	<i>L. tanakae</i> (1206)	0.9	—	1.1	—	1.0	1.0	1.2	—	1.1	1.1	0.9	—	—	—	2.1	2.1	2.1	2.0	2.2	—	2.2
14	<i>L. tanakae</i> (1636)	0.9	—	1.2	—	1.1	1.1	1.2	—	1.1	1.0	1.0	—	—	—	2.1	2.1	2.1	2.0	2.2	—	2.2
15	<i>L. microlepidotus</i> (1377)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
16	<i>L. brunneofasciatus</i> (396)	0.4	—	0.8	—	0.6	0.6	0.8	—	0.7	0.7	0.6	—	—	—	1.9	1.9	1.9	1.9	2.1	—	2.0
17	<i>L. brunneofasciatus</i> (397)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
18	<i>L. schmidt</i> (2)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
19	<i>L. schmidt</i> (910)	0.6	—	0.3	—	0.9	0.9	1.2	—	1.1	1.1	0.9	—	—	—	2.1	2.1	2.1	2.1	2.3	—	2.2
20	<i>L. nigrocaudatus</i> (9)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
21	<i>L. nigrocaudatus</i> (533)	0.7	—	0.4	—	0.9	0.9	1.3	—	1.2	1.2	1.0	—	—	—	2.2	2.1	2.2	2.1	2.4	—	2.3
22	<i>B. soldatovi</i> (393)	—	—	0.8	—	0.3	0.3	1.0	—	0.9	0.9	0.8	—	—	—	2.0	2.0	2.0	2.0	2.3	—	2.1
23	<i>B. soldatovi</i> (502)	0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
24	<i>B. microcephalus</i> (538)	5.2	5.2	—	—	1.0	1.0	1.3	—	1.2	1.1	0.9	—	—	—	2.2	2.2	2.1	2.1	2.4	—	2.2
25	<i>B. microcephalus</i> (540)	5.2	5.2	0.1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
26	<i>A. hollandi</i> (861)	4.1	4.1	4.8	4.9	—	0	1.1	—	1.0	1.0	0.9	—	—	—	2.1	2.2	2.1	2.1	2.4	—	2.2
27	<i>A. hollandi</i> (867)	4.2	4.2	5.0	5.1	0.5	—	1.1	—	1.0	1.0	0.9	—	—	—	2.1	2.2	2.1	2.1	2.4	—	2.2
28	<i>P. albonotata</i> (615)	6.3	6.3	6.8	6.8	6.8	6.8	—	—	0.3	0.2	1.0	—	—	—	2.1	2.2	2.2	2.1	2.3	—	2.3
29	<i>P. albonotata</i> (617)	6.3	6.3	6.9	6.9	6.8	6.9	0.1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
30	<i>P. toyamensis</i> (1134)	6.2	6.2	7.1	7.1	7.1	7.1	1.5	1.5	—	0	0.9	—	—	—	2.0	2.1	2.0	2.0	2.2	—	2.1
31	<i>P. toyamensis</i> (1140)	6.3	6.3	7.1	7.1	7.1	7.1	1.6	1.5	0	—	0.9	—	—	—	2.0	2.0	2.0	2.0	2.2	—	2.1
32	<i>L. endemoscotus</i> (1469)	4.4	4.4	4.4	4.5	4.9	4.9	6.4	6.5	6.5	6.6	—	—	—	—	2.0	2.0	2.0	1.9	2.2	—	2.1
33	<i>L. crotalinus</i> (1484)	6.6	6.6	7.5	7.5	7.4	7.7	4.8	4.7	4.8	4.9	6.8	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
34	<i>L. fierasfer</i> (1488)	4.1	4.1	4.4	4.5	4.6	4.6	6.2	6.2	6.2	6.3	2.1	6.8	—	—	—	—	—	—	—	—	—
35	<i>L. mandibularis</i> (1489)	4.6	4.6	4.9	5.0	4.8	4.8	6.0	5.9	6.0	6.1	2.5	6.9	2.5	—	—	—	—	—	—	—	—
36	<i>Z. elongatus</i> (12)	10.1	10.1	9.9	9.9	10.1	10.0	8.6	8.7	9.0	9.0	9.7	9.2	9.7	9.5	—	0.2	0.2	0.1	0.9	—	0.3
37	<i>Z. elongatus</i> (1695)	10.3	10.3	9.9	9.9	10.1	10.0	8.7	8.7	8.9	9.0	9.9	9.2	10.1	9.9	0.8	—	0.2	0.1	0.9	—	0.2
38	<i>Z. fedorovi</i> (348)	10.2	10.2	9.8	9.8	10.0	9.9	8.5	8.4	8.6	8.7	9.5	8.8	9.6	9.5	1.6	1.9	—	0	0.9	—	0.1
39	<i>Z. fedorovi</i> (1623)	10.6	10.6	9.9	9.9	10.3	10.2	8.8	8.7	8.9	8.9	9.8	9.1	9.9	9.8	2.0	2.2	0.3	—	0.9	—	0.1
40	<i>Z. gillii</i> (1192)	10.4	10.4	10.7	10.8	10.4	10.5	9.4	9.4	9.6	9.7	10.0	10.0	9.9	10.1	6.8	6.9	7.3	7.6	—	—	1.0
41	<i>Z. gillii</i> (1195)	10.4	10.4	10.7	10.8	10.4	10.5	9.3	9.3	9.6	9.6	9.9	9.9	9.8	10.0	6.7	7.0	7.2	7.5	0	—	—
42	<i>Z. andriashevi</i> (1171)	9.7	9.7	9.2	9.2	9.6	9.6	7.9	7.9	8.2	8.3	9.3	8.6	9.4	9.3	1.8	2.0	1.9	2.3	6.7	6.8	—
43	<i>Z. andriashevi</i> (1464)	10.0	10.0	9.3	9.3	9.8	9.8	7.9	8.0	8.3	8.3	9.5	8.7	9.5	9.6	2.0	2.3	2.1	2.5	6.8	6.8	0.4
44	<i>Z. americanus</i> (1340)	10.1	10.1	9.8	9.8	9.9	9.9	8.4	8.3	9.0	9.0	9.3	8.9	9.5	9.3	4.8	4.9	4.5	4.8	7.7	7.7	4.0
45	<i>Z. americanus</i> (1341)	10.0	10.0	9.7	9.7	9.9	9.9	8.3	8.3	8.9	9.0	9.2	8.8	9.4	9.2	4.8	4.8	4.4	4.7	7.7	7.6	4.0
46	<i>Z. viviparus</i> (493)	10.3	10.3	9.8	9.8	10.2	10.1	8.4	8.4	8.5	8.5	9.8	8.8	9.7	9.6	2.0	2.2	0.9	1.1	7.5	7.4	2.2
47	<i>Z. viviparus</i> (498)	10.3	10.3	9.8	9.8	10.3	10.2	8.5	8.4	8.5	8.6	9.8	8.8	9.8	9.7	2.0	2.1	0.9	1.0	7.4	7.4	2.2
48	<i>H. middendorffii</i> (11)	9.4	9.4	10.1	10.2	9.2	9.2	9.0	9.1	9.2	9.2	9.5	9.5	9.3	9.4	10.0	9.8	9.6	9.8	10.5	10.5	9.3
49	<i>H. middendorffii</i> (1437)	9.4	9.4	10.1	10.1	9.2	9.2	9.1	9.1	9.2	9.3	9.5	9.5	9.4	9.4	10.0	9.8	9.6	9.8	10.5	10.6	9.4
50	<i>H. semisquamata</i> (1689)	9.4	9.4	10.1	10.2	9.2	9.2	8.9	9.0	9.2	9.3	9.6	9.6	9.5	9.6	9.8	9.8	9.7	10.0	10.6	10.6	9.3
51	<i>H. semisquamata</i> (1690)	9.3	9.3	10.0	10.1	9.1	9.1	8.9	8.9	9.2	9.2	9.5	9.5	9.4	9.5	9.8	9.8	9.7	9.9	10.5	10.6	9.3
52	<i>M. skopetsi</i> (14)	9.4	9.4	9.9	10.0	9.1	9.2	8.8	8.9	9.0	9.1	9.3	9.6	9.1	9.2	9.5	9.6	9.3	9.6	10.4	10.4	9.3
53	<i>M. skopetsi</i> (516)	9.4	9.4	9.9	10.0	9.1	9.2	8.7	8.9	9.0	9.0	9.3	9.6	9.1	9.4	9.4	9.5	9.2	9.5	10.4	10.4	9.2
54	<i>D. lacertina</i> (1328)	11.0	11.0	11.5	11.5	10.7	10.8	9.6	9.8	9.8	9.8	11.2	10.2	10.9	10.5	10.2	10.2	10.2	10.5	10.5	10.6	9.7
55	<i>B. ornata</i> (1331)	10.2	10.2	10.1	10.2	9.7	9.8	9.4	9.5	9.8	9.9	9.6	10.2	9.4	9.3	9.8	9.8	9.8	10.0	10.0	10.1	9.2
56	<i>G. ochotensis</i> (725)	9.7	9.7	9.6	9.7	10.0	10.0	8.9	9.0	9.2	9.2	9.9	9.8	9.5	9.5	10.0	9.8	9.8	10.1	10.5	10.5	9.5
57	<i>G. ochotensis</i> (726)	9.7	9.7	9.7	9.8	10.1	10.1	8.8	9.0	9.0	9.1	10.1	9.8	9.7	9.5	10.0	9.8	9.8	10.1	10.4	10.5	9.5
58	<i>K. multispinosa</i> (1640)	10.2	10.5	10.1	10.2	10.3	10.3	9.1	9.3	9.5	9.5	10.1	10.2	9.8	9.9	10.8	10.9	10.7	10.9	11.1	11.2	10.1
59	<i>K. notabilis</i> (1642)	10.1	10.1	9.5	9.6	9.7	9.8	8.8	8.9	9.1	9.2	10.0	9.6	9.6	9.7	10.1	10.3	10.4	10.6	10.7	10.8	9.6
60	<i>L. regani</i> (1323)	8.6	8.6	8.3	8.4	9.1	9.1	7.5	7.4	7.5	7.5	7.7	8.6	7.7	7.9	8.4	8.9	9.1	9.4	9.8	9.7	8.8
61	<i>B. derjugini</i> (331)	13.3	13.3	13.4	13.5	13.3	13.3	11.4	11.5	11.9	11.9	12.9	12.9	13.1	12.7	12.8	12.8	13.1	13.1	13.2	13.2	12.4
62	<i>T. trachurus</i>	19.0	19.0	19.6	19.6	19.1	19.4	18.9	19.0	19.2	19.2	19.1	19.0	19.5	19.3	19.4	19.4	19.0	19.2	19.3	19.3	19.1

Продолжение таблицы А.8

Вид		43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60	61	62
1	<i>L. brevicaudus</i> (32)	2.0	1.9	—	2.1	—	1.9	1.9	1.8	1.8	1.9	1.9	—	2.2	2.0	—	1.8	1.9	1.8	3.3	11.9
2	<i>L. brevicaudus</i> (76)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
3	<i>L. raridens</i> (40)	2.2	2.0	—	2.3	—	2.3	2.2	2.1	2.1	2.2	2.2	—	2.3	2.2	—	2.0	2.1	2.1	3.6	12.1
4	<i>L. raridens</i> (202)	2.0	1.8	—	2.0	—	2.0	2.0	1.8	1.8	1.9	2.0	—	2.1	2.0	—	1.8	2.0	1.8	3.4	12.0
5	<i>L. multifasciatus</i> (50)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
6	<i>L. multifasciatus</i> (61)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
7	<i>L. knipowitschi</i> (31)	1.8	1.7	—	1.9	—	1.7	1.7	1.6	1.6	1.7	1.7	—	2.0	1.7	—	1.6	1.8	1.6	3.1	11.8
8	<i>L. knipowitschi</i> (221)	1.8	1.6	—	1.8	—	1.6	1.6	1.5	1.5	1.6	1.6	—	1.8	1.7	—	1.6	1.7	1.5	3.1	11.7
9	<i>L. fulvus</i> (66)	1.8	1.6	—	1.8	—	1.8	1.8	1.7	1.7	1.8	1.8	—	1.9	1.8	—	1.7	1.8	1.6	3.2	11.9
10	<i>L. soldatovi</i> (421)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
11	<i>L. soldatovi</i> (463)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
12	<i>L. macrochir</i> (1002)	1.8	1.6	—	1.8	—	1.8	1.8	1.7	1.7	1.8	1.8	—	2.0	1.8	—	1.6	1.7	1.6	3.2	11.9
13	<i>L. tanakae</i> (1206)	2.0	1.8	—	2.0	—	1.9	1.9	1.8	1.8	1.8	1.9	—	2.1	2.0	—	1.8	1.9	1.8	3.4	12.0
14	<i>L. tanakae</i> (1636)	2.0	1.8	—	2.0	—	1.9	1.9	1.8	1.8	1.8	1.9	—	2.1	2.0	—	1.8	1.9	1.8	3.3	11.9
15	<i>L. microlepidotus</i> (1377)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
16	<i>L. brunneofasciatus</i> (396)	1.9	1.6	—	1.9	—	1.7	1.7	1.6	1.6	1.7	1.7	—	2.0	1.7	—	1.6	1.7	1.6	3.3	11.9
17	<i>L. brunneofasciatus</i> (397)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
18	<i>L. schmidtii</i> (2)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
19	<i>L. schmidtii</i> (910)	2.1	1.9	—	2.1	—	2.0	2.0	1.9	1.9	2.0	2.0	—	2.2	2.0	—	1.8	2.0	1.8	3.4	11.9
20	<i>L. nigrocaudatus</i> (9)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
21	<i>L. nigrocaudatus</i> (533)	2.1	1.9	—	2.1	—	2.1	2.1	2.0	2.0	2.0	2.1	—	2.2	2.1	—	1.9	2.1	1.8	3.4	11.9
22	<i>B. soldatovi</i> (393)	1.9	1.7	—	2.0	—	2.0	2.0	1.8	1.8	1.9	2.0	—	2.2	1.9	—	1.7	1.9	1.8	3.4	11.9
23	<i>B. soldatovi</i> (502)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
24	<i>B. microcephalus</i> (538)	2.1	1.9	—	2.1	—	2.1	2.1	2.0	2.0	2.1	2.1	—	2.3	2.0	—	1.8	2.0	1.8	3.4	11.7
25	<i>B. microcephalus</i> (540)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
26	<i>A. hollandi</i> (861)	2.1	1.9	—	2.1	—	2.1	2.1	2.0	2.0	2.1	2.1	—	2.3	2.1	—	1.9	2.0	1.9	3.5	12.1
27	<i>A. hollandi</i> (867)	2.1	1.9	—	2.1	—	2.1	2.1	2.0	2.0	2.1	2.1	—	2.3	2.1	—	1.9	2.0	1.9	3.5	12.1
28	<i>P. albonotata</i> (615)	2.1	2.0	—	2.1	—	2.0	2.0	1.9	1.9	2.0	2.0	—	2.3	1.8	—	1.7	1.8	1.7	3.4	11.9
29	<i>P. albonotata</i> (617)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
30	<i>P. toyamensis</i> (1134)	2.0	1.8	—	2.0	—	1.9	1.9	1.8	1.8	1.9	1.9	—	2.1	1.7	—	1.5	1.7	1.6	3.2	11.8
31	<i>P. toyamensis</i> (1140)	2.0	1.8	—	2.0	—	1.9	1.9	1.8	1.8	1.8	1.9	—	2.1	1.6	—	1.5	1.7	1.6	3.2	11.8
32	<i>L. endemoscotus</i> (1469)	1.9	1.7	—	1.9	—	1.8	1.8	1.7	1.7	1.7	1.7	—	1.9	1.8	—	1.5	1.7	1.5	3.2	11.9
33	<i>L. crotalinus</i> (1484)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
34	<i>L. fierasfer</i> (1488)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
35	<i>L. mandibularis</i> (1489)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
36	<i>Z. elongatus</i> (12)	0.1	0.6	—	0	—	1.6	1.6	1.5	1.5	1.6	1.6	—	1.8	1.8	—	1.7	1.8	1.7	3.4	12.2
37	<i>Z. elongatus</i> (1695)	0.2	0.6	—	0.2	—	1.7	1.7	1.5	1.5	1.6	1.7	—	1.7	1.9	—	1.7	1.9	1.7	3.3	12.3
38	<i>Z. fedorovi</i> (348)	0	0.6	—	0.1	—	1.6	1.6	1.5	1.5	1.5	1.6	—	1.7	1.7	—	1.6	1.7	1.7	3.3	12.2
39	<i>Z. fedorovi</i> (1623)	0	0.6	—	0.1	—	1.6	1.6	1.5	1.5	1.5	1.6	—	1.7	1.8	—	1.6	1.8	1.7	3.3	12.2
40	<i>Z. gillii</i> (1192)	0.9	0.9	—	0.9	—	1.8	1.8	1.7	1.7	1.8	1.8	—	1.9	1.9	—	1.8	2.0	1.9	3.7	12.5
41	<i>Z. gillii</i> (1195)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
42	<i>Z. andriashevi</i> (1171)	0.1	0.7	—	0.2	—	1.7	1.7	1.6	1.6	1.7	1.7	—	1.9	1.9	—	1.7	1.9	1.8	3.4	12.3
43	<i>Z. andriashevi</i> (1464)	—	0.6	—	0.1	—	1.6	1.6	1.5	1.5	1.5	1.6	—	1.7	1.7	—	1.6	1.7	1.7	3.3	12.1
44	<i>Z. americanus</i> (1340)	4.0	—	—	0.6	—	1.5	1.5	1.4	1.4	1.4	1.5	—	1.5	1.7	—	1.5	1.6	1.4	3.3	12.1
45	<i>Z. americanus</i> (1341)	4.0	0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
46	<i>Z. viviparus</i> (493)	2.3	4.8	4.7	—	—	1.6	1.6	1.5	1.5	1.5	1.6	—	1.7	1.8	—	1.7	1.8	1.7	3.3	12.2
47	<i>Z. viviparus</i> (498)	2.2	4.7	4.7	0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
48	<i>H. middendorffii</i> (11)	9.4	9.5	9.5	9.8	9.7	—	0	0.1	0.1	0.1	0.2	—	0.8	1.2	—	1.0	1.2	1.4	3.0	12.0
49	<i>H. middendorffii</i> (1437)	9.4	9.6	9.5	9.8	9.8	0	—	0.1	0.1	0.1	0.2	—	0.8	1.2	—	1.0	1.2	1.4	3.0	12.0
50	<i>H. semisquamata</i> (1689)	9.4	9.7	9.7	10.0	9.9	1.1	1.2	—	0	0.1	0.1	—	0.7	1.1	—	0.9	1.1	1.3	2.9	11.9
51	<i>H. semisquamata</i> (1690)	9.3	9.7	9.6	10.0	9.9	1.1	1.1	0.1	—	0.1	0.1	—	0.7	1.1	—	0.9	1.1	1.3	2.9	11.9
52	<i>M. skopetsi</i> (14)	9.2	9.7	9.6	9.6	9.6	3.8	3.8	3.9	3.9	—	0	—	0.8	1.1	—	1.0	1.1	1.4	2.9	12.0
53	<i>M. skopetsi</i> (516)	9.1	9.5	9.5	9.5	9.5	3.7	3.7	4.0	4.0	0.3	—	—	0.8	1.2	—	1.0	1.2	1.4	3.0	12.0
54	<i>D. lacertina</i> (1328)	9.8	10.2	10.2	10.4	10.4	6.5	6.5	6.7	6.7	6.9	6.8	—	—	—	—	—	—	—	—	—
55	<i>B. ornata</i> (1331)	9.3	9.7	9.7	9.8	9.8	6.7	6.8	6.7	6.6	6.3	6.3	6.0	—	1.4	—	1.2	1.4	1.7	3.2	11.9
56	<i>G. ochotensis</i> (725)	9.7	9.8	9.8	10.2	10.2	8.9	9.0	8.6	8.5	8.7	8.6	9.1	7.8	—	—	0.6	0.9	1.5	2.9	11.9
57	<i>G. ochotensis</i> (726)	9.6	9.9	9.9	10.2	10.2	9.0	9.1	8.7	8.6	8.8	8.7	9.1	7.9	0.2	—	—	—	—	—	—
58	<i>K. multispinosa</i> (1640)	10.3	10.0	10.0	10.9	10.9	8.9	8.9	8.5	8.4	8.9	8.8	9.3	8.4	5.3	5.4	—	0.2	1.2	3.0	11.9
59	<i>K. notabilis</i> (1642)	9.7	10.1	10.0	10.4	10.4	9.2	9.2	9.0	9.0	8.9	8.7	9.3	8.4	5.1	5.1	3.7	—	1.3	3.2	12.1
60	<i>L. regani</i> (1323)	8.8	9.2	9.2	9.2	9.2	9.3	9.4	9.5	9.5	9.2	9.1	10.3	9.4	8.7	8.6	9.0	8.7	—	3.0	11.9
61	<i>B. derjugini</i> (331)	12.2	12.3	12.4	13.1	13.1	12.7	12.7	12.9	12.9	12.5	12.4	12.6	12.8	11.9	11.9	12.5	12.3	12.6	—	11.6
62	<i>T. trachurus</i>	19.1	18.8	18.7	19.0	19.1	18.2	18.3	18.5	18.4	18.2	18.1	18.7	18.5	19.2	19.2	19.9	19.7	20.8	18.1	—

Таблица А.9. Значения р-дистанций (в %) между комбинированными нуклеотидными последовательностями генов COI, цитохрома b, 16S рРНК мтДНК и RNF213, родопсина, RAG1 яДНК таксонов семейства Zoarcidae

Вид		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21
1	<i>L. brevicaudus</i> (32)																					
2	<i>L. raridens</i> (40)	1.5																				
3	<i>L. raridens</i> (202)	1.4	0.3																			
4	<i>L. knipowitschi</i> (31)	0.5	1.7	1.5																		
5	<i>L. knipowitschi</i> (221)	0.5	1.6	1.4	0.2																	
6	<i>L. fulvus</i> (66)	2.1	2.0	1.8	2.1	2.0																
7	<i>L. macrochir</i> (1002)	1.8	1.9	1.6	1.9	1.7	1.6															
8	<i>L. tanakae</i> (1206)	0.1	1.6	1.4	0.6	0.5	2.0	1.7														
9	<i>L. tanakae</i> (1636)	0.3	1.7	1.5	0.7	0.7	2.2	1.9	0.2													
10	<i>L. brunneofasciatus</i> (396)	2.0	2.0	1.9	2.1	1.9	1.5	1.4	2.0	2.1												
11	<i>L. schmidtii</i> (910)	3.3	3.6	3.3	3.2	3.1	3.1	2.7	3.3	3.4	3.1											
12	<i>L. nigrocaudatus</i> (533)	3.6	3.7	3.4	3.6	3.5	3.4	3.0	3.5	3.6	3.4	2.1										
13	<i>B. soldatovi</i> (393)	2.6	2.7	2.5	2.6	2.5	2.6	2.1	2.6	2.7	2.2	2.8	3.0									
14	<i>B. microcephalus</i> (538)	3.2	3.1	2.9	3.2	3.1	3.0	2.7	3.2	3.3	3.0	2.2	2.4	2.7								
15	<i>A. hollandi</i> (861)	3.0	2.9	2.8	2.8	2.7	2.8	2.4	2.9	3.1	2.4	2.9	2.9	1.9	2.6							
16	<i>A. hollandi</i> (867)	3.1	3.1	2.9	2.9	2.8	2.9	2.5	3.0	3.2	2.5	3.0	2.9	2.0	2.7	0.2						
17	<i>P. albonotata</i> (615)	3.6	3.6	3.4	3.5	3.4	3.4	3.0	3.5	3.7	3.4	3.9	4.2	3.3	3.7	3.6	3.6					
18	<i>P. toyamensis</i> (1134)	3.6	3.6	3.4	3.5	3.5	3.4	3.0	3.6	3.7	3.4	3.9	4.2	3.2	3.7	3.6	3.7	0.8				
19	<i>P. toyamensis</i> (1140)	3.6	3.6	3.4	3.5	3.5	3.4	3.0	3.6	3.6	3.4	3.9	4.2	3.2	3.7	3.6	3.7	0.8	0			
20	<i>L. endemoscotus</i> (1469)	2.8	2.8	2.6	2.8	2.7	2.7	2.3	2.8	2.9	2.5	2.7	3.1	2.3	2.4	2.6	2.6	3.4	3.3	3.3		
21	<i>Z. elongatus</i> (12)	5.4	5.6	5.4	5.2	5.1	5.2	5.2	5.3	5.4	5.5	5.7	5.7	5.5	5.5	5.6	5.5	5.0	5.0	5.0	5.3	
22	<i>Z. elongatus</i> (1695)	5.4	5.6	5.4	5.2	5.1	5.3	5.4	5.3	5.5	5.6	5.9	5.8	5.6	5.6	5.6	5.6	5.0	5.0	5.0	5.5	0.5
23	<i>Z. fedorovi</i> (348)	5.4	5.6	5.4	5.3	5.2	5.2	5.2	5.4	5.5	5.4	5.7	6.0	5.6	5.4	5.6	5.5	4.9	4.9	4.9	5.2	0.8
24	<i>Z. fedorovi</i> (1623)	5.5	5.6	5.5	5.3	5.3	5.3	5.2	5.5	5.6	5.5	5.8	6.0	5.7	5.5	5.7	5.6	5.0	5.0	5.0	5.4	0.9
25	<i>Z. gillii</i> (1192)	5.8	5.8	5.6	5.6	5.6	5.7	5.5	5.8	5.9	5.8	6.2	6.3	5.8	6.0	5.9	5.9	5.4	5.4	5.4	5.6	3.5
26	<i>Z. andriashevi</i> (1171)	5.4	5.4	5.2	5.2	5.2	5.2	5.1	5.4	5.5	5.3	5.6	5.7	5.4	5.2	5.5	5.5	4.7	4.8	4.8	5.2	0.9
27	<i>Z. andriashevi</i> (1464)	5.4	5.4	5.2	5.2	5.1	5.1	5.1	5.4	5.5	5.2	5.6	5.7	5.4	5.2	5.5	5.5	4.6	4.7	4.7	5.2	0.9
28	<i>Z. americanus</i> (1340)	5.2	5.2	5.1	5.1	5.0	5.0	5.0	5.2	5.4	5.2	5.5	5.5	5.4	5.3	5.4	5.4	4.8	4.9	4.9	5.0	2.4
29	<i>Z. viviparus</i> (493)	5.5	5.6	5.4	5.3	5.2	5.3	5.2	5.5	5.6	5.5	5.7	6.0	5.6	5.5	5.6	5.6	4.9	4.8	4.8	5.3	0.9
30	<i>H. middendorffii</i> (11)	5.2	5.4	5.3	5.1	5.1	4.8	4.8	5.2	5.3	4.9	5.5	5.7	5.2	5.6	5.2	5.2	5.1	5.1	5.1	5.1	5.3
31	<i>H. middendorffii</i> (1437)	5.2	5.4	5.3	5.1	5.1	4.8	4.8	5.2	5.3	4.9	5.4	5.7	5.2	5.6	5.2	5.2	5.1	5.1	5.1	5.2	5.3
32	<i>H. semisquamata</i> (1689)	5.1	5.3	5.2	5.0	5.0	4.8	4.7	5.1	5.2	4.8	5.3	5.7	5.1	5.5	5.1	5.1	5.0	5.0	5.0	5.1	5.1
33	<i>H. semisquamata</i> (1690)	5.1	5.3	5.2	5.0	5.0	4.7	4.7	5.1	5.2	4.8	5.3	5.6	5.1	5.5	5.1	5.1	4.9	5.0	5.0	5.1	5.1
34	<i>M. skopetsi</i> (14)	5.1	5.3	5.1	5.0	4.9	4.6	4.6	5.0	5.1	4.6	5.3	5.6	5.2	5.5	5.1	5.2	4.9	5.0	5.0	5.0	5.0
35	<i>M. skopetsi</i> (516)	5.1	5.3	5.2	5.0	4.9	4.6	4.7	5.0	5.1	4.7	5.3	5.6	5.2	5.5	5.2	5.2	4.9	5.0	5.0	5.0	5.0
36	<i>B. ornata</i> (1331)	5.5	5.5	5.3	5.3	5.3	5.2	5.1	5.4	5.5	5.4	5.7	5.8	5.7	5.7	5.5	5.6	5.3	5.5	5.5	5.2	5.3
37	<i>G. ochotensis</i> (725)	5.3	5.4	5.3	5.2	5.2	5.2	5.1	5.3	5.4	5.2	5.5	5.9	5.3	5.3	5.6	5.6	4.9	4.9	4.9	5.3	5.4
38	<i>K. multispinosa</i> (1640)	5.6	5.6	5.4	5.5	5.5	5.3	5.2	5.6	5.6	5.5	5.6	6.0	5.4	5.5	5.6	5.6	4.9	5.0	5.0	5.3	5.7
39	<i>K. notabilis</i> (1642)	5.6	5.5	5.4	5.6	5.5	5.3	5.1	5.6	5.6	5.4	5.6	5.8	5.5	5.3	5.4	5.4	4.9	4.9	4.9	5.3	5.4
40	<i>L. regani</i> (1323)	4.9	4.9	4.7	4.7	4.7	4.6	4.4	4.9	5.0	4.8	5.0	5.2	4.7	4.6	5.0	5.0	4.2	4.2	4.2	4.2	4.6
41	<i>B. derjugini</i> (331)	7.2	7.4	7.3	7.1	7.1	7.2	7.2	7.2	7.4	7.2	8.0	8.1	7.7	7.8	7.7	7.8	6.9	7.0	7.0	7.4	7.5
42	<i>T. trachurus</i>	15.2	15.2	15.0	15.2	15.1	15.1	14.9	15.3	15.3	14.9	15.4	15.6	15.0	15.1	15.1	15.3	15.0	15.0	15.0	15.1	15.3

Продолжение таблицы А.9

Вид		22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41
1	<i>L. brevicaudus</i> (32)																				
2	<i>L. raridens</i> (40)																				
3	<i>L. raridens</i> (202)																				
4	<i>L. knipowitschi</i> (31)																				
5	<i>L. knipowitschi</i> (221)																				
6	<i>L. fulvus</i> (66)																				
7	<i>L. macrochir</i> (1002)																				
8	<i>L. tanakae</i> (1206)																				
9	<i>L. tanakae</i> (1636)																				
10	<i>L. brunneofasciatus</i> (396)																				
11	<i>L. schmidtii</i> (910)																				
12	<i>L. nigrocaudatus</i> (533)																				
13	<i>B. soldatovi</i> (393)																				
14	<i>B. microcephalus</i> (538)																				
15	<i>A. hollandi</i> (861)																				
16	<i>A. hollandi</i> (867)																				
17	<i>P. albonotata</i> (615)																				
18	<i>P. toyamensis</i> (1134)																				
19	<i>P. toyamensis</i> (1140)																				
20	<i>L. endemoscotus</i> (1469)																				
21	<i>Z. elongatus</i> (12)																				
22	<i>Z. elongatus</i> (1695)																				
23	<i>Z. fedorovi</i> (348)	0.9																			
24	<i>Z. fedorovi</i> (1623)	1.0	0.1																		
25	<i>Z. gillii</i> (1192)	3.5	3.7	3.8																	
26	<i>Z. andriashevi</i> (1171)	1.0	0.9	1.0	3.5																
27	<i>Z. andriashevi</i> (1464)	1.1	0.9	1.1	3.5	0.2															
28	<i>Z. americanus</i> (1340)	2.5	2.3	2.4	3.8	2.1	2.1														
29	<i>Z. viviparus</i> (493)	1.0	0.5	0.5	3.8	1.1	1.0	2.4													
30	<i>H. middendorffii</i> (11)	5.2	5.0	5.1	5.6	5.0	5.0	5.0	5.2												
31	<i>H. middendorffii</i> (1437)	5.2	5.1	5.2	5.6	5.0	5.0	5.0	5.2	0											
32	<i>H. semisquamata</i> (1689)	5.1	5.1	5.2	5.6	5.0	4.9	5.0	5.2	0.6	0.6										
33	<i>H. semisquamata</i> (1690)	5.1	5.1	5.1	5.5	4.9	4.9	5.0	5.2	0.5	0.6	0.1									
34	<i>M. skopetsi</i> (14)	5.1	4.9	5.0	5.5	5.0	4.9	5.0	5.0	1.7	1.7	1.7	1.7								
35	<i>M. skopetsi</i> (516)	5.1	4.9	5.0	5.6	5.0	4.8	5.0	5.0	1.7	1.7	1.8	1.8	0.1							
36	<i>B. ornata</i> (1331)	5.3	5.2	5.3	5.4	5.0	5.0	5.1	5.3	3.4	3.4	3.3	3.3	3.2	3.2						
37	<i>G. ochotensis</i> (725)	5.3	5.3	5.4	5.6	5.2	5.2	5.2	5.5	4.5	4.6	4.3	4.3	4.4	4.4	4.2					
38	<i>K. multispinosa</i> (1640)	5.7	5.6	5.7	5.8	5.4	5.4	5.2	5.7	4.4	4.5	4.2	4.2	4.4	4.4	4.3	2.7				
39	<i>K. notabilis</i> (1642)	5.5	5.5	5.6	5.8	5.3	5.2	5.3	5.5	4.6	4.7	4.5	4.5	4.5	4.4	4.4	2.7	1.7			
40	<i>L. regani</i> (1323)	4.8	4.9	5.0	5.3	4.9	4.7	4.8	4.9	4.9	4.9	4.9	4.9	4.8	4.8	5.0	4.6	4.6	4.5		
41	<i>B. derjugini</i> (331)	7.4	7.6	7.6	7.8	7.3	7.1	7.2	7.6	7.2	7.2	7.2	7.2	7.1	7.1	7.3	6.9	7.1	7.1	7.1	
42	<i>T. trachurus</i>	15.4	15.2	15.2	15.4	15.2	15.1	15.0	15.2	14.7	14.7	14.8	14.7	14.7	14.6	14.8	15.1	15.4	15.4	15.8	14.5

Таблица А.10. Значения р-дистанций (в %) между комбинированными нуклеотидными последовательностями генов COI, цитохрома b, 16S рРНК мтДНК и RNF213, родопсина яДНК таксонов подсемейства Stichaeinae семейства Stichaeidae

Вид	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30
1 <i>E. praecisus</i> (704)																														
2 <i>E. hexagrammus</i> (1196)	6.9																													
3 <i>E. hexagrammus</i> (1197)	7.0	0.1																												
4 <i>S. punctatus</i> (1117)	7.1	7.9	7.9																											
5 <i>S. punctatus</i> (1118)	7.1	8.0	8.0	0.1																										
6 <i>S. ochriamkini</i> (1441)	6.8	7.7	7.7	3.5	3.6																									
7 <i>S. ochriamkini</i> (1453)	6.8	7.7	7.7	3.4	3.6	0.1																								
8 <i>S. ochriamkini</i> (1472)	6.6	7.5	7.5	3.3	3.5	0.7	0.7																							
9 <i>S. ochriamkini</i> (1473)	6.6	7.5	7.5	3.3	3.5	0.7	0.7	0.2																						
10 <i>S. nozawai</i> (1430)	5.9	7.4	7.4	7.7	7.7	7.3	7.2	7.2																						
11 <i>S. nozawai</i> (1431)	5.8	7.3	7.4	7.7	7.6	7.3	7.2	7.1	7.1	0.1																				
12 <i>S. nozawai</i> (1499)	5.8	7.3	7.4	7.7	7.7	7.3	7.2	7.1	7.1	0.1	0.1																			
13 <i>S. nozawai</i> (1572)	5.9	7.3	7.3	7.5	7.5	7.1	7.1	7.0	7.0	0.3	0.3	0.4																		
14 <i>S. grigorjewi</i> (1366)	5.9	7.3	7.3	7.7	7.6	7.2	7.1	7.1	7.0	0.4	0.5	0.4	0.4																	
15 <i>S. grigorjewi</i> (1367)	5.9	7.3	7.4	7.7	7.6	7.3	7.2	7.1	7.1	0.4	0.4	0.4	0.4	0.2																
16 <i>S. grigorjewi</i> (1368)	5.9	7.3	7.3	7.6	7.6	7.2	7.1	7.1	7.0	0.4	0.4	0.4	0.4	0.1	0.1															
17 <i>S. grigorjewi</i> (1369)	5.9	7.3	7.3	7.7	7.6	7.3	7.2	7.1	7.1	0.4	0.4	0.4	0.4	0.1	0.1	0.1														
18 <i>S. grigorjewi</i> (1433)	5.8	7.3	7.3	7.6	7.6	7.2	7.1	7.0	7.0	0.5	0.5	0.4	0.4	0.1	0.1	0.2	0.1													
19 <i>S. grigorjewi</i> (1498)	5.8	7.3	7.3	7.6	7.6	7.2	7.1	7.0	7.0	0.4	0.4	0.4	0.4	0.1	0.2	0.1	0.1	0.1												
20 <i>S. nevelskoi</i> (1157)	5.8	7.5	7.5	7.1	7.1	7.0	6.9	6.8	6.8	5.5	5.5	5.5	5.5	5.6	5.5	5.5	5.5	5.5	5.6											
21 <i>S. nevelskoi</i> (1161)	5.8	7.5	7.5	7.1	7.1	7.0	6.9	6.8	6.8	5.5	5.5	5.5	5.5	5.6	5.5	5.5	5.5	5.5	5.6	0.1										
22 <i>S. nevelskoi</i> (1162)	5.8	7.4	7.4	7.1	7.1	7.0	7.0	6.9	6.9	5.6	5.6	5.5	5.6	5.6	5.6	5.5	5.5	5.5	5.6	0.1	0.1									
23 <i>S. nana</i> (1681)	7.0	7.5	7.4	7.6	7.6	7.5	7.6	7.4	7.5	6.7	6.7	6.7	6.7	6.7	6.6	6.6	6.6	6.6	6.6	6.8	6.8	6.7								
24 <i>S. nana</i> (1682)	6.9	7.4	7.3	7.5	7.5	7.5	7.5	7.3	7.4	6.6	6.6	6.6	6.6	6.6	6.6	6.5	6.5	6.6	6.6	6.7	6.7	6.6	0.1							
25 <i>S. nana</i> (1683)	6.9	7.4	7.3	7.5	7.5	7.5	7.5	7.3	7.4	6.6	6.6	6.6	6.6	6.6	6.6	6.5	6.5	6.5	6.5	6.7	6.7	6.6	0.1	0						
26 <i>C. japonicus</i> (1155)	7.3	7.8	7.9	7.5	7.5	7.7	7.6	7.7	7.8	7.3	7.2	7.3	7.2	7.1	7.1	7.1	7.1	7.1	7.1	7.2	7.2	7.2	7.4	7.3	7.3					
27 <i>A. alectrolophus</i> (1439)	7.4	8.2	8.2	7.7	7.8	7.2	7.1	7.1	7.1	7.5	7.4	7.4	7.4	7.3	7.3	7.3	7.3	7.2	7.2	7.8	7.8	7.8	8.0	8.0	8.0	7.7				
28 <i>O. ocellatus</i> (1449)	7.0	7.8	7.8	7.9	8.0	7.7	7.7	7.6	7.6	7.5	7.5	7.4	7.3	7.4	7.4	7.3	7.3	7.3	7.4	7.8	7.8	7.8	8.2	8.1	8.1	8.7	8.1			
29 <i>A. mackayi</i> (1420)	7.4	7.6	7.6	7.5	7.5	7.4	7.4	7.2	7.3	7.0	6.9	6.9	6.9	6.9	6.9	6.8	6.9	6.9	6.9	7.0	7.0	7.0	7.4	7.3	7.3	8.0	7.9	7.8		
30 <i>B. derjugini</i> (331)	7.9	8.5	8.4	8.6	8.6	8.5	8.4	8.3	8.3	7.9	7.8	7.8	7.8	7.8	7.8	7.8	7.8	7.8	7.8	7.9	7.9	7.9	8.5	8.4	8.4	8.3	8.1	7.9	7.5	
31 <i>E. maclovinus</i>	15.2	15.0	14.9	15.6	15.6	15.3	15.4	15.4	15.5	15.2	15.2	15.2	15.2	15.2	15.2	15.1	15.1	15.1	15.1	15.4	15.4	15.4	15.4	15.3	15.3	15.8	16.3	15.8	15.4	15.2

Таблица А.11. Значения р-дистанций (в %) между нуклеотидными последовательностями генов COI, цитохрома b, 16S рРНК мтДНК (ниже диагонали) и RNF213, родопсина яДНК (выше диагонали) таксонов подсемейства Stichaeinae семейства Stichaeidae. Прочерки - отсутствие данных

Вид	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32
1 <i>E. praecisus</i> (704)		–	2.6	2.6	3.6	3.6	2.7	2.6	2.6	2.6	2.2	2.1	2.1	2.1	2.2	2.3	2.1	2.2	2.2	2.1	2.3	2.4	2.4	2.9	2.8	2.8	2.6	2.6	2.6	2.4	2.5	13.0
2 <i>E. praecisus</i> (710)	0.1		–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
3 <i>E. hexagrammus</i> (1196)	9.7	9.6		0	3.2	3.2	2.6	2.4	2.4	2.5	3.4	3.3	3.3	3.0	3.2	3.2	3.1	3.2	3.2	3.0	3.3	3.4	3.4	3.2	3.1	3.1	2.7	3.1	2.6	2.8	3.6	13.2
4 <i>E. hexagrammus</i> (1197)	9.9	9.7	0.2		3.2	3.2	2.6	2.4	2.4	2.5	3.4	3.3	3.3	3.0	3.2	3.2	3.1	3.2	3.2	3.0	3.3	3.4	3.4	3.2	3.1	3.1	2.7	3.1	2.6	2.8	3.6	13.2
5 <i>S. punctatus</i> (1117)	9.5	9.6	11.0	11.0		0.1	1.5	1.4	1.7	1.6	3.8	3.7	3.7	3.4	3.5	3.6	3.4	3.5	3.5	3.4	3.5	3.5	3.5	3.4	3.4	3.4	2.1	3.1	2.9	3.1	3.7	13.5
6 <i>S. punctatus</i> (1118)	9.5	9.6	11.2	11.1	0.2		1.6	1.5	1.8	1.7	3.8	3.7	3.7	3.4	3.5	3.6	3.4	3.5	3.5	3.4	3.4	3.5	3.5	3.4	3.4	3.4	2.1	3.1	2.9	3.1	3.7	13.5
7 <i>S. ochriamkini</i> (1441)	9.5	9.5	11.1	11.1	4.8	5.0		0.1	0.7	0.7	3.1	3.0	3.0	2.6	2.8	2.9	2.7	2.8	2.8	2.6	2.9	2.9	2.9	2.9	2.9	2.9	1.9	2.4	2.3	2.3	2.9	12.6
8 <i>S. ochriamkini</i> (1453)	9.5	9.6	11.2	11.2	4.8	5.0	0.1		0.6	0.5	2.9	2.9	2.9	2.5	2.6	2.7	2.6	2.6	2.6	2.5	2.7	2.8	2.8	2.8	2.7	2.7	1.8	2.3	2.2	2.2	2.9	12.7
9 <i>S. ochriamkini</i> (1472)	9.2	9.3	10.9	10.9	4.4	4.7	0.7	0.7		0.2	2.9	2.9	2.9	2.5	2.6	2.7	2.6	2.6	2.6	2.5	2.7	2.8	2.8	2.8	2.7	2.7	1.9	2.3	2.2	2.2	2.9	13.1
10 <i>S. ochriamkini</i> (1473)	9.2	9.2	10.9	10.9	4.5	4.7	0.7	0.8	0.1		3.0	2.9	2.9	2.6	2.7	2.8	2.6	2.7	2.7	2.6	2.8	2.9	2.9	2.9	2.8	2.8	2.0	2.3	2.3	2.3	2.9	12.9
11 <i>S. nozawai</i> (1430)	8.3	8.2	10.0	10.1	10.3	10.3	10.1	10.1	10.0	9.9		0.1	0.1	0.4	0.4	0.7	0.4	0.4	0.6	0.4	1.3	1.4	1.4	2.5	2.4	2.4	2.9	2.5	2.5	2.0	2.7	12.9
12 <i>S. nozawai</i> (1431)	8.3	8.3	10.0	10.1	10.3	10.3	10.1	10.0	9.9	9.9	0		0	0.4	0.5	0.6	0.4	0.5	0.5	0.4	1.2	1.3	1.3	2.4	2.3	2.3	2.9	2.4	2.4	1.9	2.6	12.8
13 <i>S. nozawai</i> (1499)	8.2	8.2	10.0	10.1	10.3	10.3	10.1	10.0	9.9	9.9	0.1	0.2		0.4	0.5	0.6	0.4	0.5	0.5	0.4	1.2	1.3	1.3	2.4	2.3	2.3	2.9	2.4	2.4	1.9	2.6	12.8
14 <i>S. nozawai</i> (1572)	8.5	8.4	10.1	10.2	10.3	10.3	10.1	10.1	10.0	9.9	0.2	0.2	0.3		0.1	0.2	0.1	0.1	0.1	0	1.2	1.2	1.2	2.1	2.0	2.0	2.5	2.1	2.1	1.5	2.4	12.6
15 <i>S. grigorjewi</i> (1366)	8.3	8.3	10.0	10.1	10.4	10.4	10.1	10.1	10.0	9.9	0.4	0.5	0.3	0.6		0.3	0.1	0	0.1	0.1	1.3	1.4	1.4	2.2	2.1	2.1	2.6	2.2	2.2	1.7	2.6	12.8
16 <i>S. grigorjewi</i> (1367)	8.4	8.3	10.1	10.2	10.4	10.4	10.2	10.1	10.0	10.0	0.3	0.3	0.3	0.5	0.1		0.3	0.3	0.2	0.2	1.3	1.4	1.4	2.3	2.2	2.2	2.7	2.3	2.3	1.8	2.6	12.9
17 <i>S. grigorjewi</i> (1368)	8.4	8.3	10.1	10.2	10.4	10.4	10.2	10.1	10.0	10.0	0.3	0.4	0.3	0.5	0.2	0		0.1	0.2	0	1.2	1.3	1.3	2.1	2.1	2.1	2.6	2.1	2.1	1.6	2.5	12.7
18 <i>S. grigorjewi</i> (1369)	8.3	8.3	10.0	10.1	10.4	10.4	10.2	10.2	10.1	10.0	0.3	0.4	0.3	0.5	0.2	0	0.1		0.1	0.1	1.3	1.4	1.4	2.2	2.1	2.1	2.6	2.2	2.2	1.7	2.6	12.8
19 <i>S. grigorjewi</i> (1433)	8.3	8.2	10.0	10.1	10.4	10.4	10.1	10.0	9.9	9.9	0.4	0.4	0.3	0.6	0	0.1	0.1	0.1		0.1	1.2	1.3	1.3	2.2	2.1	2.1	2.6	2.2	2.2	1.7	2.6	12.8
20 <i>S. grigorjewi</i> (1498)	8.4	8.3	10.1	10.2	10.5	10.4	10.2	10.1	10.0	10.0	0.4	0.5	0.4	0.6	0.2	0.1	0.2	0.2	0.1		1.2	1.2	1.2	2.1	2.0	2.0	2.5	2.1	2.1	1.5	2.4	12.6
21 <i>S. nevelskoi</i> (1157)	8.1	8.0	10.2	10.2	9.6	9.5	9.7	9.7	9.6	9.5	8.3	8.4	8.3	8.4	8.4	8.3	8.3	8.3	8.3	8.5		0.1	0.1	2.6	2.6	2.6	2.7	2.6	2.4	2.0	2.6	13.1
22 <i>S. nevelskoi</i> (1161)	8.0	7.9	10.2	10.2	9.5	9.4	9.6	9.7	9.5	9.5	8.3	8.3	8.3	8.4	8.3	8.3	8.3	8.2	8.3	8.4	0		0.1	2.7	2.6	2.6	2.8	2.7	2.4	2.1	2.7	13.2
23 <i>S. nevelskoi</i> (1162)	8.1	8.0	10.1	10.1	9.5	9.4	9.7	9.7	9.6	9.5	8.3	8.4	8.3	8.4	8.4	8.3	8.3	8.3	8.3	8.5	0.2	0.1		2.7	2.6	2.6	2.8	2.7	2.5	2.1	2.7	13.2
24 <i>S. nana</i> (1681)	9.8	9.7	10.3	10.2	10.4	10.4	10.6	10.8	10.5	10.5	9.5	9.5	9.6	9.8	9.6	9.5	9.5	9.5	9.6	9.7	9.6	9.5	9.4		0.1	0.1	2.7	2.4	2.4	2.1	3.1	13.3
25 <i>S. nana</i> (1682)	9.7	9.7	10.2	10.1	10.3	10.3	10.5	10.7	10.4	10.4	9.5	9.4	9.5	9.7	9.6	9.5	9.5	9.4	9.5	9.6	9.5	9.5	9.3	0.1		0	2.6	2.3	2.4	2.0	3.0	13.2
26 <i>S. nana</i> (1683)	9.7	9.6	10.2	10.1	10.3	10.3	10.5	10.7	10.4	10.4	9.5	9.4	9.5	9.7	9.5	9.5	9.5	9.4	9.5	9.6	9.5	9.5	9.3	0.1	0		2.6	2.3	2.4	2.0	3.0	13.2
27 <i>C. japonicus</i> (1155)	10.4	10.2	11.2	11.4	11.1	11.1	11.6	11.5	11.6	11.6	10.2	10.1	10.3	10.4	10.1	10.1	10.1	10.1	10.1	10.1	10.2	10.2	10.1	10.5	10.4	10.4		2.0	2.0	2.5	2.6	13.3
28 <i>A. alectrolophus</i> (1439)	10.6	10.7	11.7	11.6	10.8	11.0	10.4	10.4	10.3	10.3	10.8	10.7	10.7	10.9	10.6	10.7	10.7	10.7	10.6	10.7	11.2	11.2	11.1	11.8	11.8	11.8	11.6		1.8	2.2	2.6	13.3
29 <i>O. ocellatus</i> (1449)	9.9	9.8	11.2	11.3	11.3	11.4	11.3	11.3	11.2	11.1	10.8	10.8	10.7	10.9	10.8	10.8	10.8	10.7	10.8	10.9	11.4	11.4	11.4	12.0	12.0	12.0	13.2	12.3		1.8	2.6	13.0
30 <i>A. mackayi</i> (1420)	10.7	10.7	10.7	10.8	10.5	10.4	10.9	10.9	10.6	10.6	10.3	10.2	10.3	10.4	10.4	10.3	10.3	10.4	10.3	10.5	10.4	10.3	10.2	10.9	10.8	10.8	11.7	11.7	11.8		2.7	12.5
31 <i>B. derjugini</i> (331)	11.6	11.4	11.8	11.7	11.8	11.9	12.2	12.1	11.9	11.9	11.3	11.3	11.3	11.4	11.3	11.3	11.3	11.3	11.2	11.4	11.4	11.4	11.4	12.1	12.1	12.0	12.1	11.8	11.4	10.7		12.8
32 <i>E. maclovinus</i>	16.7	16.6	16.2	16.0	17.0	17.0	17.0	17.2	17.0	17.1	16.8	16.7	16.7	16.8	16.7	16.7	16.6	16.6	16.7	16.7	17.0	16.9	16.9	16.8	16.7	16.7	17.5	18.3	17.7	17.4	16.9	

Таблица А.12. Значения р-дистанций (в %) между нуклеотидными последовательностями генов COI, цитохрома b, 16S рРНК мтДНК (ниже диагонали) и RNF213, родопсина яДНК (выше диагонали) таксонов подсемейства Opisthocentrinae семейства Stichaeidae

Вид	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21
1 <i>O. ocellatus</i> (1097)		0.1	0.4	0.4	0.4	0.4	0.5	0.4	0.4	0.6	0.7	0.6	0.7	1.2	1.2	2.6	2.2	1.8	1.8	2.5	13.0
2 <i>O. ocellatus</i> (1449)	0.8		0.2	0.2	0.2	0.2	0.5	0.4	0.4	0.5	0.6	0.5	0.7	1.2	1.2	2.6	2.0	1.8	1.8	2.6	13.0
3 <i>O. tenuis</i> (1145)	2.4	2.6		0	0	0	0.7	0.6	0.6	0.7	0.7	0.7	0.8	1.2	1.2	2.7	2.1	1.9	1.9	2.9	13.1
4 <i>O. tenuis</i> (1146)	2.4	2.7	0.1		0	0	0.7	0.6	0.6	0.7	0.7	0.7	0.8	1.2	1.2	2.7	2.1	1.9	1.9	2.9	13.1
5 <i>O. tenuis</i> (1147)	2.4	2.6	0	0.1		0	0.7	0.6	0.6	0.7	0.7	0.7	0.8	1.2	1.2	2.7	2.1	1.9	1.9	2.9	13.1
6 <i>O. tenuis</i> (1148)	2.4	2.6	0.1	0.2	0.1		0.7	0.6	0.6	0.7	0.7	0.7	0.8	1.2	1.2	2.7	2.1	1.9	1.9	2.9	13.1
7 <i>O. zonope</i> (1151)	5.5	5.4	5.6	5.6	5.6	5.6		0.1	0	0.7	0.7	0.7	0.8	1.1	1.1	2.6	2.1	1.7	2.0	2.6	13.1
8 <i>O. zonope</i> (1152)	5.6	5.5	5.7	5.7	5.7	5.7	0.2		0	0.6	0.7	0.6	0.7	1.0	1.0	2.6	2.1	1.6	1.9	2.6	13.2
9 <i>O. zonope</i> (1153)	5.7	5.6	5.8	5.8	5.8	5.8	0.1	0.2		0.6	0.7	0.6	0.7	1.0	1.0	2.6	2.1	1.6	1.9	2.6	13.1
10 <i>A. knipowitschi</i> (326)	8.1	7.9	8.2	8.2	8.2	8.2	8.2	8.2	8.3		0.1	0	0.1	1.2	1.2	2.3	1.8	1.7	1.8	2.4	12.9
11 <i>A. variegata</i> (1465)	8.1	8.0	8.2	8.2	8.2	8.2	8.2	8.2	8.3	0.1		0.1	0.2	1.2	1.2	2.4	1.9	1.8	1.9	2.5	12.9
12 <i>A. variegata</i> (1470)	8.2	8.0	8.2	8.2	8.2	8.2	8.2	8.3	8.4	0.3	0.2		0.1	1.2	1.2	2.3	1.8	1.7	1.8	2.4	12.9
13 <i>A. variegata</i> (1471)	8.2	8.0	8.2	8.2	8.2	8.2	8.2	8.3	8.4	0.3	0.2	0		1.2	1.2	2.3	1.8	1.7	1.8	2.4	13.0
14 <i>P. dybowski</i> (1314)	7.5	7.3	8.3	8.3	8.3	8.3	7.5	7.6	7.6	6.4	6.3	6.4	6.4		0	2.8	2.2	2.0	2.1	2.7	13.4
15 <i>P. dybowski</i> (1402)	7.7	7.5	8.6	8.6	8.6	8.6	7.8	7.8	7.9	6.6	6.5	6.6	6.6	0.4		2.8	2.2	2.0	2.1	2.7	13.4
16 <i>E. praecisus</i> (704)	10.1	9.9	10.6	10.6	10.6	10.7	10.7	10.7	10.8	10.4	10.5	10.5	10.5	10.2	10.4		2.6	2.6	2.4	2.5	13.0
17 <i>C. japonicus</i> (1155)	12.8	13.2	13.2	13.3	13.2	13.3	13.3	13.4	13.4	12.7	12.6	12.6	12.6	12.4	12.5	10.4		2.0	2.5	2.6	13.3
18 <i>A. alectrolophus</i> (1439)	12.3	12.3	13.1	13.2	13.1	13.1	12.7	12.7	12.8	11.7	11.6	11.7	11.7	11.0	11.2	10.6	11.6		2.2	2.6	13.3
19 <i>A. mackayi</i> (1420)	11.8	11.8	12.3	12.3	12.3	12.3	11.1	11.1	11.2	10.4	10.3	10.3	10.3	10.1	10.3	10.7	11.7	11.7		2.7	12.5
20 <i>B. derjugini</i> (331)	11.4	11.4	11.7	11.7	11.6	11.8	10.8	10.9	10.8	11.2	11.2	11.3	11.3	10.9	11.1	11.6	12.1	11.8	10.7		12.8
21 <i>E. maclovinus</i>	17.7	17.7	18.1	18.2	18.1	18.3	17.3	17.5	17.4	17.0	16.9	17.0	16.9	16.9	17.1	16.7	17.5	18.3	17.4	16.9	

Таблица А.13. Значения р-дистанций (в %) между комбинированными нуклеотидными последовательностями генов COI, цитохрома b, 16S рРНК мтДНК и RNF213, родопсина яДНК таксонов подсемейства Lumpeninae семейства Stichaeidae

Вид	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
1 <i>L. sagitta</i> (328)																			
2 <i>L. maculatus</i> (850)	5.1																		
3 <i>L. maculatus</i> (1389)	5.0	0.3																	
4 <i>L. maculatus</i> (1398)	5.1	0.5	0.5																
5 <i>A. mackayi</i> (1156)	4.4	5.4	5.4	5.5															
6 <i>A. mackayi</i> (1412)	4.2	5.2	5.2	5.3	0.2														
7 <i>A. mackayi</i> (1420)	4.2	5.2	5.2	5.3	0.2	0													
8 <i>A. mackayi</i> (1435)	4.2	5.2	5.2	5.3	0.2	0	0												
9 <i>A. mackayi</i> (1436)	4.2	5.2	5.2	5.3	0.2	0	0	0											
10 <i>A. medius</i> (788)	5.0	4.8	4.9	4.8	5.2	5.0	5.0	5.0	5.0										
11 <i>A. medius</i> (789)	4.9	4.7	4.8	4.8	5.1	4.9	4.9	4.9	4.9	0.1									
12 <i>A. medius</i> (1160)	4.8	4.9	5.0	4.9	5.0	4.8	4.8	4.8	4.8	0.3	0.2								
13 <i>X. longipterus</i> (1680)	4.9	5.3	5.3	5.3	5.3	5.1	5.1	5.1	5.1	5.1	5.0	4.9							
14 <i>L. longirostris</i> (954)	4.3	4.6	4.7	4.7	4.7	4.5	4.5	4.5	4.5	4.1	4.0	4.0	4.6						
15 <i>E. praecisus</i> (704)	7.1	7.2	7.2	7.4	7.6	7.4	7.4	7.4	7.4	7.4	7.4	7.3	7.1	7.1					
16 <i>C. japonicus</i> (1155)	7.9	8.2	8.1	8.2	8.2	8.0	8.0	8.0	8.0	8.1	8.1	8.1	7.8	7.8	7.3				
17 <i>A. alectrolophus</i> (1439)	7.8	8.0	7.9	8.1	8.1	7.9	7.9	7.9	7.9	7.5	7.4	7.4	7.5	7.9	7.4	7.7			
18 <i>O. ocellatus</i> (1449)	7.0	7.2	7.3	7.2	8.0	7.8	7.8	7.8	7.8	7.6	7.6	7.5	7.2	7.3	7.0	8.7	8.1		
19 <i>B. derjugini</i> (331)	7.5	7.9	7.9	7.9	7.7	7.5	7.5	7.5	7.5	8.2	8.3	8.2	7.8	7.4	7.9	8.3	8.1	7.9	
20 <i>E. maclovinus</i>	15.0	15.7	15.7	15.7	15.6	15.4	15.4	15.4	15.4	15.5	15.4	15.5	15.4	15.7	15.2	15.8	16.3	15.8	15.2

Таблица А.14. Значения р-дистанций (в %) между нуклеотидными последовательностями генов COI, цитохрома b, 16S рРНК мтДНК (ниже диагонали) и RNF213, родопсина яДНК (выше диагонали) таксонов подсемейства Lumpeninae семейства Stichaeidae

Вид	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
1 <i>L. sagitta</i> (328)		1.3	1.2	1.3	1.7	1.2	1.2	1.2	1.2	1.4	1.2	1.1	1.5	1.2	2.5	2.6	2.3	2.0	2.6	12.7
2 <i>L. maculatus</i> (850)	7.6		0.1	0	1.7	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.0	0.9	1.3	0.8	1.8	2.6	2.2	2.1	2.6	13.0
3 <i>L. maculatus</i> (1389)	7.6	0.4		0.1	1.6	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	0.9	0.8	1.2	0.7	1.8	2.5	2.1	2.0	2.6	12.9
4 <i>L. maculatus</i> (1398)	7.7	0.8	0.8		1.7	1.2	1.2	1.2	1.2	1.1	1.0	0.9	1.3	0.8	1.8	2.6	2.2	2.1	2.6	12.8
5 <i>A. mackayi</i> (1156)	6.3	7.9	8.0	8.0		0.5	0.5	0.5	0.5	1.9	1.7	1.6	1.9	1.9	2.9	3.0	2.7	2.4	3.2	12.9
6 <i>A. mackayi</i> (1412)	6.3	7.9	8.0	8.0	0		0	0	0	1.4	1.2	1.1	1.4	1.4	2.4	2.5	2.2	1.9	2.7	12.4
7 <i>A. mackayi</i> (1420)	6.3	7.9	8.0	8.0	0	0		0	0	1.4	1.2	1.1	1.4	1.4	2.4	2.5	2.2	1.8	2.7	12.5
8 <i>A. mackayi</i> (1435)	6.3	7.9	8.0	8.0	0	0	0		0	1.4	1.2	1.1	1.4	1.4	2.4	2.5	2.2	1.9	2.7	12.4
9 <i>A. mackayi</i> (1436)	6.3	7.9	8.0	8.0	0	0	0	0		1.4	1.2	1.1	1.4	1.4	2.4	2.5	2.2	1.9	2.7	12.4
10 <i>A. medius</i> (788)	7.3	7.3	7.4	7.3	7.3	7.3	7.3	7.3	7.3		0.4	0.3	1.5	1.1	2.1	2.7	2.4	2.1	2.7	13.2
11 <i>A. medius</i> (789)	7.3	7.3	7.4	7.3	7.3	7.3	7.3	7.3	7.3	0		0.1	1.3	0.9	2.2	2.6	2.2	2.1	2.9	13.2
12 <i>A. medius</i> (1160)	7.3	7.6	7.7	7.6	7.3	7.3	7.3	7.3	7.3	0.3	0.3		1.2	0.8	2.1	2.6	2.2	2.1	2.8	13.1
13 <i>X. longipterus</i> (1680)	7.1	8.0	8.0	7.9	7.5	7.5	7.5	7.5	7.5	7.4	7.4	7.4		1.2	2.0	2.3	2.3	2.1	2.7	13.2
14 <i>L. longirostris</i> (954)	6.3	7.2	7.3	7.3	6.5	6.5	6.5	6.5	6.5	6.2	6.2	6.2	6.8		2.2	2.6	2.4	2.3	2.9	13.0
15 <i>E. praecisus</i> (704)	10.1	10.8	10.9	11.0	10.7	10.7	10.7	10.7	10.7	10.9	10.9	10.8	10.6	10.3		2.6	2.6	2.6	2.5	13.0
16 <i>C. japonicus</i> (1155)	11.5	12.0	11.9	11.9	11.7	11.7	11.7	11.7	11.7	11.8	11.8	11.9	11.5	11.3	10.4		2.0	2.0	2.6	13.3
17 <i>A. alectrolophus</i> (1439)	11.4	11.8	11.7	12.1	11.7	11.7	11.7	11.7	11.7	10.9	10.9	10.9	10.9	11.5	10.6	11.6		1.8	2.6	13.3
18 <i>O. ocellatus</i> (1449)	10.4	10.6	10.8	10.7	11.8	11.8	11.8	11.8	11.8	11.2	11.2	11.2	10.6	10.7	9.9	13.2	12.3		2.6	13.0
19 <i>B. derjugini</i> (331)	10.9	11.5	11.4	11.3	10.7	10.7	10.7	10.7	10.7	11.9	11.9	11.8	11.2	10.5	11.6	12.1	11.8	11.4		12.8
20 <i>E. maclovinus</i>	16.6	17.5	17.6	17.6	17.4	17.4	17.4	17.4	17.4	17.0	17.0	17.1	16.8	17.4	16.7	17.5	18.3	17.7	16.9	

Таблица А.15. Значения р-дистанций (в %) между нуклеотидными последовательностями генов COI, цитохрома b, 16S рРНК мтДНК (ниже диагонали) и RNF213, родопсина, RAG1 яДНК (выше диагонали) таксонов семейства Stichaeidae. Прочерки - отсутствие данных

Вид	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
1 <i>E. praecisus</i> (704)		—	—	2.0	2.8	—	2.3	2.1	2.2	—	1.7	—	—	—	1.7	—	—	—
2 <i>E. praecisus</i> (710)	0.1		—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
3 <i>E. hexagrammus</i> (1196)	9.7	9.6		—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
4 <i>E. hexagrammus</i> (1197)	9.9	9.7	0.2		2.9	—	2.5	2.4	2.5	—	2.6	—	—	—	2.5	—	—	—
5 <i>S. punctatus</i> (1117)	9.5	9.6	11.0	11.0		—	1.2	1.0	1.2	—	3.2	—	—	—	3.0	—	—	—
6 <i>S. punctatus</i> (1118)	9.5	9.6	11.2	11.1	0.2		—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
7 <i>S. ochriamkini</i> (1441)	9.5	9.5	11.1	11.1	4.8	5.0		0.2	0.5	—	2.7	—	—	—	2.5	—	—	—
8 <i>S. ochriamkini</i> (1453)	9.5	9.6	11.2	11.2	4.8	5.0	0.1		0.4	—	2.6	—	—	—	2.4	—	—	—
9 <i>S. ochriamkini</i> (1472)	9.2	9.3	10.9	10.9	4.4	4.7	0.7	0.7		—	2.6	—	—	—	2.5	—	—	—
10 <i>S. ochriamkini</i> (1473)	9.2	9.2	10.9	10.9	4.5	4.7	0.7	0.8	0.1		—	—	—	—	—	—	—	—
11 <i>S. nozawai</i> (1430)	8.3	8.2	10.0	10.1	10.3	10.3	10.1	10.1	10.0	9.9		—	—	—	0.5	—	—	—
12 <i>S. nozawai</i> (1431)	8.3	8.3	10.0	10.1	10.3	10.3	10.1	10.0	9.9	9.9	0		—	—	—	—	—	—
13 <i>S. nozawai</i> (1499)	8.2	8.2	10.0	10.1	10.3	10.3	10.1	10.0	9.9	9.9	0.1	0.2		—	—	—	—	—
14 <i>S. nozawai</i> (1572)	8.5	8.4	10.1	10.2	10.3	10.3	10.1	10.1	10.0	9.9	0.2	0.2	0.3		—	—	—	—
15 <i>S. grigorjewi</i> (1366)	8.3	8.3	10.0	10.1	10.4	10.4	10.1	10.1	10.0	9.9	0.4	0.5	0.3	0.6		—	—	—
16 <i>S. grigorjewi</i> (1367)	8.4	8.3	10.1	10.2	10.4	10.4	10.2	10.1	10.0	10.0	0.3	0.3	0.3	0.5	0.1		—	—
17 <i>S. grigorjewi</i> (1368)	8.4	8.3	10.1	10.2	10.4	10.4	10.2	10.1	10.0	10.0	0.3	0.4	0.3	0.5	0.2	0		—
18 <i>S. grigorjewi</i> (1369)	8.3	8.3	10.0	10.1	10.4	10.4	10.2	10.2	10.1	10.0	0.3	0.4	0.3	0.5	0.2	0	0.1	
19 <i>S. grigorjewi</i> (1433)	8.3	8.2	10.0	10.1	10.4	10.4	10.1	10.0	9.9	9.9	0.4	0.4	0.3	0.6	0	0.1	0.1	0.1
20 <i>S. grigorjewi</i> (1498)	8.4	8.3	10.1	10.2	10.5	10.4	10.2	10.1	10.0	10.0	0.4	0.5	0.4	0.6	0.2	0.1	0.2	0.2
21 <i>S. nevelskoi</i> (1157)	8.1	8.0	10.2	10.2	9.6	9.5	9.7	9.7	9.6	9.5	8.3	8.4	8.3	8.4	8.4	8.3	8.3	8.3
22 <i>S. nevelskoi</i> (1161)	8.0	7.9	10.2	10.2	9.5	9.4	9.6	9.7	9.5	9.5	8.3	8.3	8.3	8.4	8.3	8.3	8.3	8.2
23 <i>S. nevelskoi</i> (1162)	8.1	8.0	10.1	10.1	9.5	9.4	9.7	9.7	9.6	9.5	8.3	8.4	8.3	8.4	8.4	8.3	8.3	8.3
24 <i>S. nana</i> (1681)	9.8	9.7	10.3	10.2	10.4	10.4	10.6	10.8	10.5	10.5	9.5	9.5	9.6	9.8	9.6	9.5	9.5	9.5
25 <i>S. nana</i> (1682)	9.7	9.7	10.2	10.1	10.3	10.3	10.5	10.7	10.4	10.4	9.5	9.4	9.5	9.7	9.6	9.5	9.5	9.4
26 <i>S. nana</i> (1683)	9.7	9.6	10.2	10.1	10.3	10.3	10.5	10.7	10.4	10.4	9.5	9.4	9.5	9.7	9.5	9.5	9.5	9.4
27 <i>A. gallinus</i> (1457)	10.4	10.4	9.7	9.8	10.9	11.0	10.2	10.3	10.2	10.3	9.9	10.0	10.0	10.0	9.9	9.9	9.9	9.8
28 <i>A. gallinus</i> (1460)	10.3	10.3	9.6	9.7	10.7	10.9	10.1	10.2	10.1	10.2	9.9	10.0	10.0	10.0	9.9	9.9	9.9	9.8
29 <i>A. gallinus</i> (1461)	10.4	10.4	9.7	9.8	10.8	11.0	10.2	10.2	10.2	10.2	9.9	10.0	10.0	10.0	9.9	9.9	9.9	9.8
30 <i>A. insignis</i> (1479)	11.0	10.9	10.6	10.4	11.1	11.2	11.2	11.2	11.1	11.1	9.5	9.5	9.4	9.6	9.4	9.4	9.4	9.3
31 <i>A. insignis</i> (1481)	11.2	11.1	10.7	10.5	11.2	11.3	11.5	11.5	11.4	11.4	9.5	9.5	9.5	9.6	9.4	9.4	9.5	9.4
32 <i>A. insignis</i> (1482)	11.0	11.0	10.6	10.4	11.1	11.2	11.3	11.2	11.2	11.1	9.5	9.6	9.5	9.7	9.5	9.5	9.5	9.4
33 <i>A. alectrolophus</i> (317)	10.6	10.7	11.6	11.5	10.8	11.0	10.4	10.4	10.3	10.3	10.8	10.8	10.7	11.0	10.7	10.7	10.7	10.8
34 <i>A. alectrolophus</i> (318)	10.6	10.7	11.6	11.5	10.9	11.0	10.5	10.4	10.3	10.4	10.8	10.8	10.7	11.0	10.7	10.7	10.7	10.8
35 <i>A. alectrolophus</i> (1111)	10.6	10.7	11.5	11.4	10.8	11.0	10.4	10.4	10.3	10.3	10.8	10.8	10.7	10.7	10.9	10.7	10.7	10.8
36 <i>A. alectrolophus</i> (1439)	10.6	10.7	11.7	11.6	10.8	11.0	10.4	10.4	10.3	10.3	10.8	10.7	10.7	10.9	10.6	10.7	10.7	10.7
37 <i>A. alectrolophus</i> (1440)	10.6	10.7	11.6	11.5	10.8	11.0	10.4	10.4	10.3	10.3	10.8	10.8	10.7	11.0	10.7	10.7	10.7	10.8
38 <i>P. tarasovi</i> (1686)	9.8	9.8	11.1	11.1	10.8	11.0	10.6	10.6	10.5	10.6	10.2	10.2	10.2	10.4	10.1	10.2	10.2	10.2
39 <i>P. tarasovi</i> (1687)	9.7	9.6	11.1	11.0	10.6	10.8	10.5	10.4	10.4	10.4	10.2	10.2	10.2	10.4	10.1	10.2	10.2	10.2
40 <i>P. tarasovi</i> (1688)	9.7	9.6	11.1	11.0	10.6	10.8	10.5	10.4	10.4	10.4	10.2	10.2	10.2	10.4	10.1	10.2	10.2	10.2
41 <i>C. japonicus</i> (1155)	10.4	10.2	11.2	11.4	11.1	11.1	11.6	11.5	11.6	11.6	10.2	10.1	10.3	10.4	10.1	10.1	10.1	10.1
42 <i>C. japonicus</i> (1258)	10.3	10.1	11.3	11.4	11.2	11.2	11.6	11.5	11.6	11.6	10.1	10.1	10.2	10.3	10.0	10.0	10.0	10.0
43 <i>B. lysimus</i> (1633)	9.4	9.3	11.7	11.6	10.5	10.4	10.4	10.4	10.2	10.2	10.7	10.7	10.7	10.8	10.8	10.8	10.8	10.8
44 <i>L. maculatus</i> (850)	10.8	10.7	10.9	11.0	11.4	11.4	11.5	11.5	11.4	11.4	10.0	9.9	10.0	10.1	10.0	9.9	9.9	10.0
45 <i>L. maculatus</i> (1389)	10.9	10.8	11.1	11.2	11.4	11.4	11.3	11.3	11.2	11.2	10.1	10.1	10.1	10.2	10.1	10.1	10.1	10.1
46 <i>L. maculatus</i> (1398)	11.0	10.9	11.4	11.4	11.3	11.3	11.3	11.4	11.2	11.3	10.1	10.1	10.1	10.2	10.1	10.1	10.1	10.1
47 <i>A. mackayi</i> (1156)	10.7	10.7	10.7	10.8	10.5	10.4	10.9	10.9	10.6	10.6	10.3	10.2	10.3	10.4	10.4	10.3	10.3	10.4
48 <i>A. mackayi</i> (1412)	10.7	10.7	10.7	10.8	10.5	10.4	10.9	10.9	10.6	10.6	10.3	10.2	10.3	10.4	10.4	10.3	10.3	10.4
49 <i>A. mackayi</i> (1420)	10.7	10.7	10.7	10.8	10.5	10.4	10.9	10.9	10.6	10.6	10.3	10.2	10.3	10.4	10.4	10.3	10.3	10.4
50 <i>A. mackayi</i> (1435)	10.7	10.7	10.7	10.8	10.5	10.4	10.9	10.9	10.6	10.6	10.3	10.2	10.3	10.4	10.4	10.3	10.3	10.4
51 <i>A. mackayi</i> (1436)	10.7	10.7	10.7	10.8	10.5	10.4	10.9	10.9	10.6	10.6	10.3	10.2	10.3	10.4	10.4	10.3	10.3	10.4
52 <i>A. medius</i> (788)	10.9	10.9	11.2	11.2	11.2	11.2	11.4	11.5	11.2	11.2	10.0	10.1	9.9	10.1	9.9	9.8	9.8	9.9
53 <i>A. medius</i> (789)	10.9	10.9	11.2	11.2	11.2	11.2	11.4	11.5	11.2	11.2	10.0	10.1	9.9	10.1	9.9	9.8	9.8	9.9
54 <i>A. medius</i> (1160)	10.8	10.8	11.4	11.4	11.2	11.2	11.4	11.5	11.2	11.2	10.0	10.1	9.9	10.1	9.9	9.8	9.8	9.9
55 <i>L. longirostris</i> (954)	10.3	10.3	10.3	10.4	10.3	10.3	10.3	10.4	10.0	10.1	9.4	9.4	9.4	9.5	9.4	9.3	9.4	9.4
56 <i>O. ocellatus</i> (1097)	10.1	10.0	11.0	11.1	11.2	11.3	10.9	11.0	10.9	11.0	10.8	10.8	10.7	10.9	10.7	10.8	10.8	10.7
57 <i>O. ocellatus</i> (1449)	9.9	9.8	11.2	11.3	11.3	11.4	11.3	11.3	11.2	11.1	10.8	10.8	10.7	10.9	10.8	10.8	10.8	10.7
58 <i>O. tenuis</i> (1145)	10.6	10.5	11.4	11.5	11.7	11.8	11.3	11.2	11.2	11.3	11.2	11.2	11.1	11.3	11.2	11.3	11.3	11.2
59 <i>O. tenuis</i> (1146)	10.6	10.5	11.4	11.5	11.7	11.8	11.3	11.2	11.2	11.3	11.2	11.2	11.1	11.3	11.2	11.3	11.3	11.2
60 <i>O. tenuis</i> (1147)	10.6	10.5	11.4	11.4	11.7	11.8	11.3	11.2	11.2	11.3	11.2	11.2	11.1	11.3	11.2	11.3	11.3	11.2
61 <i>O. tenuis</i> (1148)	10.7	10.6	11.5	11.5	11.8	11.9	11.3	11.3	11.3	11.3	11.2	11.3	11.2	11.3	11.3	11.3	11.3	11.3
62 <i>O. zonope</i> (1151)	10.7	10.6	10.9	10.8	12.5	12.5	11.8	11.9	11.8	11.8	10.9	10.9	10.8	11.0	11.0	11.0	11.0	11.0
63 <i>O. zonope</i> (1153)	10.8	10.7	11.0	11.0	12.6	12.6	11.9	12.0	11.9	11.9	11.0	11.0	10.9	11.1	11.1	11.1	11.1	11.1
64 <i>P. dybowskii</i> (1314)	10.2	10.2	11.5	11.6	11.4	11.3	10.9	10.9	10.7	10.7	10.5	10.5	10.5	10.6	10.6	10.5	10.5	10.5
65 <i>P. dybowskii</i> (1402)	10.4	10.5	11.6	11.7	11.7	11.6	11.2	11.2	11.0	11.0	10.6	10.7	10.6	10.7	10.7	10.7	10.7	10.6
66 <i>X. atropurpureus</i> (1483)	9.3	9.3	11.6	11.5	11.1	11.0	11.0	11.0	11.0	10.9	9.5	9.5	9.4	9.7	9.5	9.5	9.5	9.5
67 <i>D. burgeri</i> (1492)	11.7	11.6	13.0	13.1	12.1	12.0	12.7	12.9	12.4	12.5	12.5	12.4	12.5	12.6	12.6	12.6	12.6	12.6
68 <i>A. corallinus</i> (1652)	12.0	12.0	13.2	13.1	13.2	13.1	13.4	13.5	13.5	13.6	12.5	12.5	12.5	12.7	12.4	12.3	12.3	

Продолжение таблицы А.15

	Вид	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36
1	<i>E. praecisus</i> (704)	1.7	—	1.9	—	—	2.0	1.9	1.9	2.0	—	—	—	—	2.0	—	2.1	—	2.1
2	<i>E. praecisus</i> (710)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
3	<i>E. hexagrammus</i> (1196)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
4	<i>E. hexagrammus</i> (1197)	2.5	—	2.8	—	—	2.5	2.5	2.5	2.4	—	—	—	—	2.3	—	2.5	—	2.5
5	<i>S. punctatus</i> (1117)	3.0	—	3.1	—	—	2.9	2.9	2.9	2.4	—	—	—	—	2.5	—	2.5	—	2.5
6	<i>S. punctatus</i> (1118)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
7	<i>S. ochriamkini</i> (1441)	2.5	—	2.7	—	—	2.6	2.5	2.5	1.9	—	—	—	—	2.0	—	2.0	—	2.0
8	<i>S. ochriamkini</i> (1453)	2.4	—	2.6	—	—	2.4	2.4	2.4	1.8	—	—	—	—	1.9	—	2.0	—	2.0
9	<i>S. ochriamkini</i> (1472)	2.5	—	2.6	—	—	2.5	2.5	2.5	1.9	—	—	—	—	2.0	—	2.0	—	2.0
10	<i>S. ochriamkini</i> (1473)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
11	<i>S. nozawai</i> (1430)	0.5	—	1.4	—	—	2.0	2.0	2.0	2.2	—	—	—	—	2.2	—	2.2	—	2.2
12	<i>S. nozawai</i> (1431)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
13	<i>S. nozawai</i> (1499)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
14	<i>S. nozawai</i> (1572)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
15	<i>S. grigorjewi</i> (1366)	0.2	—	1.5	—	—	1.9	1.9	1.9	2.1	—	—	—	—	2.0	—	2.0	—	2.0
16	<i>S. grigorjewi</i> (1367)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
17	<i>S. grigorjewi</i> (1368)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
18	<i>S. grigorjewi</i> (1369)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
19	<i>S. grigorjewi</i> (1433)	—	—	1.4	—	—	1.8	1.8	1.8	2.0	—	—	—	—	2.0	—	2.0	—	2.0
20	<i>S. grigorjewi</i> (1498)	0.1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
21	<i>S. nevelskoi</i> (1157)	8.3	8.5	—	—	—	2.3	2.2	2.2	2.3	—	—	—	—	2.4	—	2.4	—	2.4
22	<i>S. nevelskoi</i> (1161)	8.3	8.4	0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
23	<i>S. nevelskoi</i> (1162)	8.3	8.5	0.2	0.1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
24	<i>S. nana</i> (1681)	9.6	9.7	9.6	9.5	9.4	—	0	0	2.0	—	—	—	—	2.1	—	2.1	—	2.1
25	<i>S. nana</i> (1682)	9.5	9.6	9.5	9.5	9.3	0.1	—	0	1.9	—	—	—	—	2.1	—	2.0	—	2.0
26	<i>S. nana</i> (1683)	9.5	9.6	9.5	9.5	9.3	0.1	0	—	1.9	—	—	—	—	2.1	—	2.0	—	2.0
27	<i>A. gallinus</i> (1457)	9.9	9.9	9.5	9.5	9.5	10.7	10.6	10.6	—	—	—	—	—	1.0	—	0.6	—	0.6
28	<i>A. gallinus</i> (1460)	9.9	9.9	9.6	9.6	9.6	10.8	10.7	10.7	0.5	—	—	—	—	—	—	—	—	—
29	<i>A. gallinus</i> (1461)	9.9	9.9	9.6	9.5	9.6	10.8	10.7	10.7	0.4	0.2	—	—	—	—	—	—	—	—
30	<i>A. insignis</i> (1479)	9.3	9.4	10.1	10.1	10.1	11.4	11.4	11.4	7.1	6.8	7.0	—	—	—	—	—	—	—
31	<i>A. insignis</i> (1481)	9.4	9.4	10.1	10.1	10.1	11.3	11.3	11.3	6.9	6.6	6.8	0.3	—	—	—	—	—	—
32	<i>A. insignis</i> (1482)	9.4	9.5	10.3	10.2	10.2	11.3	11.3	11.3	7.2	6.8	7.1	0.2	0.4	—	—	1.1	—	1.1
33	<i>A. alectrolophus</i> (317)	10.6	10.7	11.2	11.1	11.1	11.8	11.8	11.8	7.4	7.4	7.5	8.5	8.4	8.5	—	—	—	—
34	<i>A. alectrolophus</i> (318)	10.6	10.7	11.2	11.1	11.1	11.8	11.8	11.8	7.4	7.4	7.5	8.4	8.4	8.5	0	—	—	0.2
35	<i>A. alectrolophus</i> (1111)	10.6	10.7	11.1	11.1	11.0	11.8	11.8	11.8	7.4	7.4	7.4	8.4	8.3	8.4	0	0	—	—
36	<i>A. alectrolophus</i> (1439)	10.6	10.7	11.2	11.2	11.1	11.8	11.8	11.8	7.4	7.4	7.5	8.4	8.4	8.5	0	0.1	0.1	—
37	<i>A. alectrolophus</i> (1440)	10.6	10.7	11.2	11.1	11.1	11.8	11.8	11.8	7.4	7.4	7.5	8.5	8.4	8.5	0	0	0	0
38	<i>P. tarasovi</i> (1686)	10.1	10.2	10.2	10.2	10.3	11.0	10.9	10.9	9.9	9.9	9.9	9.9	9.9	10.1	10.3	10.3	10.3	10.3
39	<i>P. tarasovi</i> (1687)	10.1	10.2	10.2	10.1	10.2	11.0	10.9	10.9	9.9	9.9	9.8	9.8	9.9	10.0	10.3	10.3	10.3	10.3
40	<i>P. tarasovi</i> (1688)	10.1	10.2	10.2	10.1	10.2	11.0	10.9	10.9	9.9	9.9	9.8	9.8	9.9	10.0	10.3	10.3	10.3	10.3
41	<i>C. japonicus</i> (1155)	10.1	10.1	10.2	10.2	10.1	10.5	10.4	10.4	10.5	10.7	10.5	10.9	10.9	10.9	11.6	11.6	11.6	11.6
42	<i>C. japonicus</i> (1258)	10.0	10.1	10.2	10.1	10.1	10.5	10.4	10.4	10.5	10.6	10.5	10.9	10.8	10.9	11.5	11.5	11.5	11.5
43	<i>B. lysimus</i> (1633)	10.7	10.8	9.8	9.8	9.7	10.3	10.2	10.2	10.3	10.3	10.2	11.4	11.6	11.5	11.3	11.3	11.3	11.3
44	<i>L. maculatus</i> (850)	9.9	10.1	10.2	10.2	10.1	11.4	11.3	11.3	10.8	10.7	10.8	10.9	11.1	11.1	11.8	11.8	11.7	11.8
45	<i>L. maculatus</i> (1389)	10.1	10.2	10.2	10.1	10.0	11.4	11.3	11.3	10.8	10.7	10.8	11.0	11.1	11.1	11.7	11.7	11.6	11.7
46	<i>L. maculatus</i> (1398)	10.1	10.2	10.2	10.2	10.1	11.2	11.2	11.2	11.0	10.9	10.9	11.0	11.1	11.1	12.1	12.1	12.0	12.1
47	<i>A. mackayi</i> (1156)	10.3	10.5	10.4	10.3	10.2	10.9	10.8	10.8	11.2	11.1	11.1	11.5	11.7	11.5	11.7	11.7	11.6	11.7
48	<i>A. mackayi</i> (1412)	10.3	10.5	10.4	10.3	10.2	10.9	10.8	10.8	11.2	11.1	11.1	11.5	11.7	11.5	11.7	11.7	11.6	11.7
49	<i>A. mackayi</i> (1420)	10.3	10.5	10.4	10.3	10.2	10.9	10.8	10.8	11.2	11.1	11.1	11.5	11.7	11.5	11.7	11.7	11.6	11.7
50	<i>A. mackayi</i> (1435)	10.3	10.5	10.4	10.3	10.2	10.9	10.8	10.8	11.2	11.1	11.1	11.5	11.7	11.5	11.7	11.7	11.6	11.7
51	<i>A. mackayi</i> (1436)	10.3	10.5	10.4	10.3	10.2	10.9	10.8	10.8	11.2	11.1	11.1	11.5	11.7	11.5	11.7	11.7	11.6	11.7
52	<i>A. medius</i> (788)	9.8	10.0	10.8	10.7	10.7	11.2	11.1	11.1	10.2	10.1	10.0	10.6	10.6	10.7	11.0	11.0	10.9	10.9
53	<i>A. medius</i> (789)	9.8	10.0	10.8	10.7	10.7	11.2	11.1	11.1	10.2	10.1	10.0	10.6	10.6	10.7	11.0	11.0	10.9	10.9
54	<i>A. medius</i> (1160)	9.8	10.0	10.7	10.7	10.6	11.5	11.4	11.4	10.2	10.2	10.0	10.7	10.6	10.8	10.9	10.9	10.9	10.9
55	<i>L. longirostris</i> (954)	9.3	9.5	9.5	9.5	9.4	10.3	10.2	10.2	10.7	10.6	10.6	10.9	11.0	11.0	11.5	11.5	11.4	11.5
56	<i>O. ocellatus</i> (1097)	10.7	10.8	11.2	11.2	11.2	11.7	11.7	11.7	11.9	11.7	11.9	11.6	11.7	11.6	12.2	12.2	12.2	12.3
57	<i>O. ocellatus</i> (1449)	10.8	10.9	11.4	11.4	11.4	12.0	12.0	12.0	12.0	11.9	12.0	11.6	11.7	11.6	12.2	12.2	12.2	12.3
58	<i>O. tenuis</i> (1145)	11.2	11.3	11.8	11.7	11.8	11.9	11.9	11.9	12.5	12.4	12.5	11.6	11.7	11.6	13.1	13.0	13.0	13.1
59	<i>O. tenuis</i> (1146)	11.2	11.3	11.7	11.7	11.8	11.9	11.9	11.9	12.5	12.4	12.5	11.7	11.8	11.7	13.2	13.1	13.1	13.2
60	<i>O. tenuis</i> (1147)	11.2	11.3	11.8	11.7	11.8	11.9	11.9	11.9	12.5	12.4	12.5	11.6	11.7	11.6	13.1	13.0	13.0	13.1
61	<i>O. tenuis</i> (1148)	11.2	11.4	11.8	11.7	11.8	11.9	11.9	11.9	12.5	12.4	12.5	11.6	11.7	11.6	13.0	13.0	12.9	13.1
62	<i>O. zonope</i> (1151)	10.9	11.1	11.3	11.3	11.3	12.2	12.2	12.2	11.4	11.3	11.4	11.2	11.3	11.2	12.7	12.6	12.6	12.7
63	<i>O. zonope</i> (1153)	11.0	11.2	11.4	11.4	11.4	12.3	12.3	12.3	11.5	11.4	11.5	11.3	11.4	11.3	12.8	12.7	12.7	12.8
64	<i>P. dybowskii</i> (1314)	10.5	10.7	10.7	10.7	10.7	11.6	11.5	11.5	11.0	10.8	10.9	11.2	11.4	11.4	11.0	11.0	10.9	11.0
65	<i>P. dybowskii</i> (1402)	10.7	10.8	11.0	10.9	10.9	11.8	11.8	11.8	11.2	11.0	11.1	11.5	11.6	11.6	11.2	11.2	11.1	11.2
66	<i>X. atropurpureus</i> (1483)	9.4	9.5	9.8	9.7	9.8	10.3	10.2	10.2	11.0	10.9	10.8	10.7	10.6	10.7	11.7	11.7	11.7	11.8
67	<i>D. burgeri</i> (1492)	12.5	12.7	12.3	12.2	12.2	13.1	13.0	13.0	13.4	13.4	13.5	13.6	13.6	13.8	13.2	13.2	13.2	13.3
68	<i>A. corallinus</i> (1652)	12.3	12.3	11.8	11.7	11.7	12.3	12.3	12.3	12.8	12.7	12.8	12.8	12.8	12.8	13.0	13.0	13.0	13.0
69	<i>A. corallinus</i> (1653)	12.2	12.2	11.4	11.4	11.3	12.1	12.1	12.1	12.6	12.5	12.7	12.4	12.4	12.4	12.6	12.6	12.6	12.6
70	<i>L. pumilus</i> (1375)	12.2	12.3	11.7	11.6	11.6	12.0	12.0	12.0	12.8	12.7	12.8	12.4	12.5	12.4	12.9	12.9	12.8	12.8
71	<i>B. derjugini</i> (331)	11.2	11.4	11.4	11.4	11													

Продолжение таблицы А.15

	Вид	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54
1	<i>E. praecisus</i> (704)	—	1.9	1.9	1.9	2.3	—	2.1	—	—	—	—	—	2.3	—	2.3	—	—	1.9
2	<i>E. praecisus</i> (710)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
3	<i>E. hexagrammus</i> (1196)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
4	<i>E. hexagrammus</i> (1197)	—	2.3	2.4	2.3	2.5	—	2.2	—	—	—	—	—	2.8	—	2.8	—	—	2.6
5	<i>S. punctatus</i> (1117)	—	2.5	2.5	2.4	2.5	—	2.7	—	—	—	—	—	3.0	—	3.1	—	—	2.9
6	<i>S. punctatus</i> (1118)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
7	<i>S. ochriamkini</i> (1441)	—	1.9	2.0	1.9	2.2	—	2.2	—	—	—	—	—	2.5	—	2.6	—	—	2.4
8	<i>S. ochriamkini</i> (1453)	—	1.9	1.9	1.8	2.1	—	2.1	—	—	—	—	—	2.4	—	2.4	—	—	2.2
9	<i>S. ochriamkini</i> (1472)	—	2.0	2.1	2.0	2.2	—	2.1	—	—	—	—	—	2.5	—	2.5	—	—	2.3
10	<i>S. ochriamkini</i> (1473)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
11	<i>S. nozawai</i> (1430)	—	2.2	2.3	2.2	2.6	—	2.2	—	—	—	—	—	2.2	—	2.3	—	—	2.0
12	<i>S. nozawai</i> (1431)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
13	<i>S. nozawai</i> (1499)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
14	<i>S. nozawai</i> (1572)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
15	<i>S. grigorjewi</i> (1366)	—	2.0	2.1	2.0	2.5	—	2.2	—	—	—	—	—	2.0	—	2.1	—	—	2.0
16	<i>S. grigorjewi</i> (1367)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
17	<i>S. grigorjewi</i> (1368)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
18	<i>S. grigorjewi</i> (1369)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
19	<i>S. grigorjewi</i> (1433)	—	2.0	2.1	2.0	2.5	—	2.2	—	—	—	—	—	2.0	—	2.0	—	—	1.9
20	<i>S. grigorjewi</i> (1498)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
21	<i>S. nevelskoi</i> (1157)	—	2.3	2.4	2.3	2.7	—	2.4	—	—	—	—	—	2.3	—	2.4	—	—	2.0
22	<i>S. nevelskoi</i> (1161)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
23	<i>S. nevelskoi</i> (1162)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
24	<i>S. nana</i> (1681)	—	2.1	2.2	2.1	2.5	—	2.1	—	—	—	—	—	2.1	—	2.1	—	—	2.1
25	<i>S. nana</i> (1682)	—	2.1	2.2	2.1	2.4	—	2.1	—	—	—	—	—	2.1	—	2.1	—	—	2.1
26	<i>S. nana</i> (1683)	—	2.1	2.2	2.1	2.4	—	2.1	—	—	—	—	—	2.1	—	2.1	—	—	2.1
27	<i>A. gallinus</i> (1457)	—	1.5	1.6	1.5	1.8	—	1.8	—	—	—	—	—	2.1	—	2.2	—	—	1.8
28	<i>A. gallinus</i> (1460)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
29	<i>A. gallinus</i> (1461)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
30	<i>A. insignis</i> (1479)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
31	<i>A. insignis</i> (1481)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
32	<i>A. insignis</i> (1482)	—	1.6	1.7	1.6	2.1	—	1.9	—	—	—	—	—	2.2	—	2.2	—	—	2.0
33	<i>A. alectrolophus</i> (317)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
34	<i>A. alectrolophus</i> (318)	—	1.6	1.7	1.6	2.0	—	1.9	—	—	—	—	—	2.2	—	2.3	—	—	2.1
35	<i>A. alectrolophus</i> (1111)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
36	<i>A. alectrolophus</i> (1439)	—	1.7	1.7	1.7	2.0	—	1.9	—	—	—	—	—	2.3	—	2.3	—	—	2.1
37	<i>A. alectrolophus</i> (1440)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
38	<i>P. tarasovi</i> (1686)	10.3	—	0.1	0	2.0	—	1.7	—	—	—	—	—	2.1	—	2.1	—	—	2.0
39	<i>P. tarasovi</i> (1687)	10.3	0.1	—	0.1	2.0	—	1.7	—	—	—	—	—	2.1	—	2.2	—	—	2.1
40	<i>P. tarasovi</i> (1688)	10.3	0.1	0	—	2.0	—	1.7	—	—	—	—	—	2.1	—	2.1	—	—	2.0
41	<i>C. japonicus</i> (1155)	11.6	11.5	11.4	11.4	—	—	1.4	—	—	—	—	—	2.4	—	2.5	—	—	2.4
42	<i>C. japonicus</i> (1258)	11.5	11.5	11.4	11.4	0.2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
43	<i>B. lysimus</i> (1633)	11.3	10.3	10.2	10.2	8.0	7.9	—	—	—	—	—	—	2.1	—	2.2	—	—	2.0
44	<i>L. maculatus</i> (850)	11.8	11.9	11.9	11.9	12.0	12.0	10.8	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
45	<i>L. maculatus</i> (1389)	11.7	12.0	11.9	11.9	11.9	11.9	10.7	0.4	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
46	<i>L. maculatus</i> (1398)	12.1	11.9	11.8	11.8	11.9	11.8	10.8	0.8	0.8	—	—	—	—	—	—	—	—	—
47	<i>A. mackayi</i> (1156)	11.7	11.3	11.3	11.3	11.7	11.9	10.8	7.9	8.0	8.0	—	—	—	—	—	—	—	—
48	<i>A. mackayi</i> (1412)	11.7	11.3	11.3	11.3	11.7	11.9	10.8	7.9	8.0	8.0	0	—	—	—	—	—	—	—
49	<i>A. mackayi</i> (1420)	11.7	11.3	11.3	11.3	11.7	11.9	10.8	7.9	8.0	8.0	0	0	—	—	0.2	—	—	0.9
50	<i>A. mackayi</i> (1435)	11.7	11.3	11.3	11.3	11.7	11.9	10.8	7.9	8.0	8.0	0	0	0	—	—	—	—	—
51	<i>A. mackayi</i> (1436)	11.7	11.3	11.3	11.3	11.7	11.9	10.8	7.9	8.0	8.0	0	0	0	0	—	—	—	0.9
52	<i>A. medius</i> (788)	11.0	11.1	11.0	11.0	11.8	11.8	10.8	7.3	7.4	7.3	7.3	7.3	7.3	7.3	7.3	—	—	—
53	<i>A. medius</i> (789)	11.0	11.1	11.0	11.0	11.8	11.8	10.8	7.3	7.4	7.3	7.3	7.3	7.3	7.3	7.3	0	—	—
54	<i>A. medius</i> (1160)	10.9	11.1	11.0	11.0	11.9	11.9	10.9	7.6	7.7	7.6	7.3	7.3	7.3	7.3	7.3	0.3	0.3	—
55	<i>L. longirostris</i> (954)	11.5	10.8	10.8	10.8	11.3	11.4	10.7	7.2	7.3	7.3	6.5	6.5	6.5	6.5	6.5	6.2	6.2	6.2
56	<i>O. ocellatus</i> (1097)	12.2	12.0	11.9	11.9	12.8	12.8	12.1	10.7	10.9	10.8	11.8	11.8	11.8	11.8	11.8	11.3	11.3	11.3
57	<i>O. ocellatus</i> (1449)	12.2	12.2	12.0	12.0	13.2	13.2	12.2	10.6	10.8	10.7	11.8	11.8	11.8	11.8	11.8	11.2	11.2	11.2
58	<i>O. tenuis</i> (1145)	13.1	12.3	12.2	12.2	13.2	13.3	12.4	11.1	11.3	11.0	12.3	12.3	12.3	12.3	12.3	11.6	11.6	11.6
59	<i>O. tenuis</i> (1146)	13.2	12.3	12.2	12.2	13.3	13.4	12.4	11.2	11.4	11.1	12.3	12.3	12.3	12.3	12.3	11.6	11.6	11.6
60	<i>O. tenuis</i> (1147)	13.1	12.3	12.2	12.2	13.2	13.3	12.4	11.1	11.3	11.0	12.3	12.3	12.3	12.3	12.3	11.6	11.6	11.6
61	<i>O. tenuis</i> (1148)	13.0	12.3	12.2	12.2	13.3	13.3	12.5	11.1	11.3	11.0	12.3	12.3	12.3	12.3	12.3	11.6	11.6	11.6
62	<i>O. zonope</i> (1151)	12.7	12.1	11.9	11.9	13.3	13.3	12.3	10.4	10.7	10.8	11.1	11.1	11.1	11.1	11.1	11.4	11.4	11.4
63	<i>O. zonope</i> (1153)	12.8	12.1	11.9	11.9	13.4	13.5	12.4	10.5	10.8	10.9	11.2	11.2	11.2	11.2	11.2	11.5	11.5	11.5
64	<i>P. dybowskii</i> (1314)	11.0	11.3	11.1	11.1	12.4	12.3	11.6	10.2	10.4	10.3	10.1	10.1	10.1	10.1	10.1	9.9	9.9	10.0
65	<i>P. dybowskii</i> (1402)	11.2	11.6	11.4	11.4	12.5	12.4	11.8	10.4	10.6	10.5	10.3	10.3	10.3	10.3	10.3	10.1	10.1	10.2
66	<i>X. atropurpureus</i> (1483)	11.7	10.6	10.5	10.5	11.5	11.4	10.4	11.5	11.5	11.3	11.1	11.1	11.1	11.1	11.1	11.1	11.1	11.1
67	<i>D. burgeri</i> (1492)	13.2	14.0	13.8	13.8	13.6	13.7	12.9	12.2	12.3	12.4	12.1	12.1	12.1	12.1	12.1	13.2	13.2	13.4
68	<i>A. corallinus</i> (1652)	13.0	12.6	12.6	12.6	13.2	13.1	12.7	12.6	12.6	12.6	12.2	12.2	12.2	12.2	12.2	11.6	11.6	11.6
69	<i>A. corallinus</i> (1653)	12.6	12.4	12.3	12.3	12.9	12.8	12.6	12.6	12.6	12.5	12.0	12.0	12.0	12.0	12.0	11.4	11.4	11.4
70	<i>L. pumilus</i> (1375)	12.9	12.3	12.2	12.2	12.7	12.6	12.3	12.5	12.8	12.8	12.1	12.1	12.1	12.1	12.1	12.1	12.1	12.2
71	<i>B. derjugini</i> (331)	11.8	12.3	12.2	12.2	12.1	12.1	12.0	11.5	11.4	11.3	10.7	10.7	10.7	10.7	10.7	11.9	11.9	11.8
72	<i>E. maclovinus</i>	18.2	17.4	17.4	17.4	17.5	17.5	17.4	17.5	17.6	17.6	17.4	17.4	17.4	17.4	17.4	17.0	17.0	17.1

Продолжение таблицы А.15

	Вид	55	56	57	58	59	60	61	62	63	64	65	66	67	68	69	70	71	72
1	<i>E. praecisus</i> (704)	2.5	2.0	2.0	2.1	—	—	2.2	2.0	2.0	2.1	—	2.0	2.5	2.5	—	2.3	2.5	10.9
2	<i>E. praecisus</i> (710)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
3	<i>E. hexagrammus</i> (1196)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
4	<i>E. hexagrammus</i> (1197)	3.2	2.2	2.3	2.3	—	—	2.4	2.3	2.3	2.3	—	2.3	2.8	2.9	—	2.3	3.3	11.3
5	<i>S. punctatus</i> (1117)	3.2	2.6	2.5	2.5	—	—	2.6	2.5	2.5	2.6	—	2.9	2.9	3.3	—	2.7	3.5	11.5
6	<i>S. punctatus</i> (1118)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
7	<i>S. ochriamkini</i> (1441)	3.2	2.1	2.1	2.2	—	—	2.3	2.1	2.1	2.2	—	2.3	2.4	2.7	—	2.2	2.9	10.9
8	<i>S. ochriamkini</i> (1453)	3.0	2.0	2.0	2.1	—	—	2.1	2.0	2.0	2.0	—	2.2	2.3	2.6	—	2.1	2.9	10.9
9	<i>S. ochriamkini</i> (1472)	3.0	2.0	2.1	2.2	—	—	2.2	2.1	2.1	2.1	—	2.3	2.4	2.7	—	2.2	2.9	11.2
10	<i>S. ochriamkini</i> (1473)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
11	<i>S. nozawai</i> (1430)	2.6	2.1	2.1	2.1	—	—	2.1	2.1	2.1	2.2	—	2.2	2.5	2.6	—	2.4	2.7	11.1
12	<i>S. nozawai</i> (1431)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
13	<i>S. nozawai</i> (1499)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
14	<i>S. nozawai</i> (1572)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
15	<i>S. grigorjewi</i> (1366)	2.7	2.0	2.0	2.0	—	—	2.1	2.0	2.0	2.0	—	2.0	2.4	2.6	—	2.3	2.7	11.1
16	<i>S. grigorjewi</i> (1367)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
17	<i>S. grigorjewi</i> (1368)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
18	<i>S. grigorjewi</i> (1369)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
19	<i>S. grigorjewi</i> (1433)	2.6	1.9	2.0	2.0	—	—	2.0	2.0	2.0	2.0	—	2.0	2.3	2.4	—	2.1	2.6	11.0
20	<i>S. grigorjewi</i> (1498)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
21	<i>S. nevelskoi</i> (1157)	2.7	2.2	2.3	2.3	—	—	2.4	2.3	2.3	2.4	—	2.3	2.6	2.7	—	2.4	2.9	11.2
22	<i>S. nevelskoi</i> (1161)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
23	<i>S. nevelskoi</i> (1162)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
24	<i>S. nana</i> (1681)	2.9	2.0	2.0	2.0	—	—	2.0	2.1	2.1	2.1	—	2.1	2.4	2.5	—	2.3	2.9	11.0
25	<i>S. nana</i> (1682)	2.9	2.0	2.0	2.0	—	—	2.0	2.0	2.0	2.1	—	2.1	2.4	2.4	—	2.3	2.8	11.0
26	<i>S. nana</i> (1683)	2.9	2.0	2.0	2.0	—	—	2.0	2.0	2.0	2.1	—	2.1	2.4	2.4	—	2.3	2.8	11.0
27	<i>A. gallinus</i> (1457)	2.6	1.7	1.7	1.8	—	—	1.9	1.7	1.7	1.7	—	2.0	2.1	2.3	—	2.0	2.5	11.1
28	<i>A. gallinus</i> (1460)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
29	<i>A. gallinus</i> (1461)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
30	<i>A. insignis</i> (1479)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
31	<i>A. insignis</i> (1481)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
32	<i>A. insignis</i> (1482)	2.8	1.8	1.8	1.9	—	—	2.0	1.8	1.8	1.8	—	1.8	1.9	2.6	—	2.2	2.8	10.9
33	<i>A. alectrolophus</i> (317)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
34	<i>A. alectrolophus</i> (318)	2.9	1.7	1.7	1.8	—	—	1.8	1.7	1.7	1.9	—	2.0	2.2	2.4	—	2.2	2.8	11.2
35	<i>A. alectrolophus</i> (1111)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
36	<i>A. alectrolophus</i> (1439)	2.9	1.7	1.7	1.8	—	—	1.8	1.7	1.7	1.9	—	2.0	2.1	2.4	—	2.2	2.7	11.1
37	<i>A. alectrolophus</i> (1440)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
38	<i>P. tarasovi</i> (1686)	2.8	1.9	2.0	2.0	—	—	2.1	2.0	2.0	2.1	—	2.0	2.2	2.6	—	2.2	2.6	10.9
39	<i>P. tarasovi</i> (1687)	2.8	2.0	2.0	2.1	—	—	2.1	2.0	2.0	2.2	—	2.0	2.3	2.7	—	2.3	2.6	11.0
40	<i>P. tarasovi</i> (1688)	2.7	1.9	2.0	2.0	—	—	2.1	2.0	2.0	2.1	—	2.0	2.2	2.6	—	2.2	2.6	10.9
41	<i>C. japonicus</i> (1155)	3.0	2.2	2.1	2.2	—	—	2.2	2.2	2.2	2.3	—	2.3	2.4	2.6	—	2.2	2.8	11.1
42	<i>C. japonicus</i> (1258)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
43	<i>B. lysimus</i> (1633)	2.7	1.9	1.9	2.0	—	—	2.1	1.9	1.9	2.1	—	2.1	2.2	2.3	—	1.9	2.8	10.8
44	<i>L. maculatus</i> (850)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
45	<i>L. maculatus</i> (1389)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
46	<i>L. maculatus</i> (1398)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
47	<i>A. mackayi</i> (1156)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
48	<i>A. mackayi</i> (1412)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
49	<i>A. mackayi</i> (1420)	1.7	1.9	1.9	2.0	—	—	2.0	2.0	1.9	2.1	—	2.1	2.4	2.5	—	2.2	2.8	11.0
50	<i>A. mackayi</i> (1435)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
51	<i>A. mackayi</i> (1436)	1.7	2.0	2.0	2.1	—	—	2.1	2.0	2.0	2.1	—	2.2	2.4	2.6	—	2.3	2.8	11.0
52	<i>A. medius</i> (788)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
53	<i>A. medius</i> (789)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
54	<i>A. medius</i> (1160)	1.1	1.8	1.8	1.9	—	—	2.0	1.8	1.8	2.0	—	2.2	2.3	2.3	—	2.1	2.6	11.2
55	<i>L. longirostris</i> (954)	—	2.6	2.6	2.7	—	—	2.7	2.6	2.5	2.8	—	2.9	3.1	3.0	—	2.8	3.4	11.6
56	<i>O. ocellatus</i> (1097)	10.6	—	0.1	0.3	—	—	0.4	0.4	0.4	0.9	—	2.0	2.1	2.1	—	1.9	2.6	11.2
57	<i>O. ocellatus</i> (1449)	10.7	0.8	—	0.3	—	—	0.3	0.5	0.5	0.9	—	2.0	2.2	2.1	—	1.9	2.7	11.2
58	<i>O. tenuis</i> (1145)	11.0	2.4	2.6	—	—	—	0	0.5	0.5	0.9	—	2.0	2.3	2.3	—	2.0	2.8	11.1
59	<i>O. tenuis</i> (1146)	11.0	2.4	2.7	0.1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
60	<i>O. tenuis</i> (1147)	10.9	2.4	2.6	0	0.1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
61	<i>O. tenuis</i> (1148)	11.0	2.4	2.6	0.1	0.2	0.1	—	0.5	0.6	1.0	—	2.1	2.3	2.3	—	2.0	2.8	11.1
62	<i>O. zonope</i> (1151)	10.4	5.5	5.4	5.6	5.6	5.6	5.6	—	0.1	0.9	—	2.0	2.1	2.2	—	1.9	2.6	11.1
63	<i>O. zonope</i> (1153)	10.5	5.7	5.6	5.8	5.8	5.8	5.8	0.1	—	0.9	—	2.0	2.1	2.2	—	1.9	2.6	11.2
64	<i>P. dybowskii</i> (1314)	9.8	7.5	7.3	8.3	8.3	8.3	8.3	7.5	7.6	—	—	2.0	2.2	2.4	—	2.1	2.7	11.4
65	<i>P. dybowskii</i> (1402)	10.0	7.7	7.5	8.6	8.6	8.6	8.6	7.8	7.9	0.4	—	—	—	—	—	—	—	—
66	<i>X. atropurpureus</i> (1483)	10.9	11.8	12.1	11.8	11.8	11.8	11.9	11.6	11.8	11.5	11.6	—	2.4	2.8	—	2.3	2.9	11.0
67	<i>D. burgeri</i> (1492)	12.0	12.6	12.7	12.9	12.9	12.8	13.0	11.8	11.9	12.2	12.4	12.5	—	2.6	—	2.4	2.7	11.1
68	<i>A. corallinus</i> (1652)	11.8	13.9	13.9	14.6	14.6	14.5	14.7	13.7	13.8	12.7	12.9	13.1	14.4	—	—	1.7	3.2	11.6
69	<i>A. corallinus</i> (1653)	11.7	13.5	13.6	14.1	14.2	14.1	14.2	13.5	13.6	12.4	12.5	12.9	14.1	0.4	—	—	—	—
70	<i>L. pumilus</i> (1375)	11.7	12.8	13.2	13.4	13.4	13.4	13.5	13.3	13.4	11.9	12.1	12.6	13.5	11.3	11.1	—	3.1	11.3
71	<i>B. derjugini</i> (331)	10.5	11.4	11.4	11.7	11.7	11.6	11.8	10.8	10.8	10.9	11.1	12.1	12.9	12.7	12.5	12.1	—	11.0
72	<i>E. maclovinus</i>	17.4	17.7	17.7	18.1	18.2	18.1	18.3	17.3	17.4	16.9	17.1	17.9	18.0	17.7	17.5	17.6	16.9	—

Таблица А.16. Значения р-дистанций (в %) между комбинированными нуклеотидными последовательностями генов COI, цитохрома b, 16S рРНК мтДНК и RNF213, родопсина, RAG1 яДНК таксонов семейства Stichaeidae

Вид	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
1 <i>E. praecisus</i> (704)																			
2 <i>E. hexagrammus</i> (1197)	5.3																		
3 <i>S. punctatus</i> (1117)	5.7	6.3																	
4 <i>S. ochriamkini</i> (1441)	5.4	6.1	2.7																
5 <i>S. ochriamkini</i> (1453)	5.4	6.1	2.7	0.1															
6 <i>S. ochriamkini</i> (1472)	5.2	6.0	2.6	0.5	0.5														
7 <i>S. nozawai</i> (1430)	4.6	5.8	6.3	5.9	5.8	5.8													
8 <i>S. grigorjewi</i> (1366)	4.6	5.7	6.2	5.8	5.7	5.7	0.5												
9 <i>S. grigorjewi</i> (1433)	4.6	5.7	6.2	5.8	5.7	5.7	0.4	0.1											
10 <i>S. nevelskoi</i> (1157)	4.5	5.7	5.8	5.6	5.6	5.5	4.3	4.3	4.2										
11 <i>S. nana</i> (1681)	5.4	5.8	6.1	6.0	6.0	5.9	5.3	5.3	5.2	5.3									
12 <i>S. nana</i> (1682)	5.3	5.7	6.1	6.0	6.0	5.9	5.2	5.2	5.2	5.2	0.1								
13 <i>S. nana</i> (1683)	5.3	5.7	6.1	6.0	6.0	5.9	5.2	5.2	5.2	5.2	0.1	0							
14 <i>A. gallinus</i> (1457)	5.7	5.5	6.1	5.5	5.5	5.5	5.6	5.5	5.4	5.3	5.8	5.7	5.7						
15 <i>A. insignis</i> (1482)	5.9	5.7	6.2	6.0	6.0	5.9	5.4	5.3	5.2	5.7	6.1	6.1	6.1	3.7					
16 <i>A. alectrolophus</i> (318)	5.8	6.3	6.1	5.7	5.6	5.6	5.9	5.8	5.8	6.1	6.3	6.3	6.3	3.6	4.3				
17 <i>A. alectrolophus</i> (1439)	5.8	6.3	6.1	5.7	5.6	5.6	5.9	5.8	5.7	6.1	6.3	6.3	6.3	3.6	4.3	0.1			
18 <i>P. tarasovi</i> (1686)	5.3	5.9	6.0	5.7	5.6	5.6	5.6	5.4	5.4	5.5	5.9	5.8	5.8	5.0	5.1	5.2	5.3		
19 <i>P. tarasovi</i> (1687)	5.2	5.9	5.9	5.7	5.6	5.6	5.6	5.5	5.5	5.5	5.9	5.8	5.8	5.0	5.1	5.2	5.3	0.1	
20 <i>P. tarasovi</i> (1688)	5.2	5.8	5.9	5.6	5.5	5.5	5.6	5.4	5.4	5.5	5.8	5.8	5.8	5.0	5.1	5.2	5.2	0.1	0
21 <i>C. japonicus</i> (1155)	5.8	6.3	6.2	6.3	6.2	6.3	5.9	5.8	5.8	5.8	6.0	5.9	5.9	5.6	6.0	6.1	6.2	6.0	6.0
22 <i>B. lysimus</i> (1633)	5.3	6.2	6.1	5.8	5.7	5.6	5.9	6.0	5.9	5.5	5.7	5.6	5.6	5.5	6.1	6.0	6.0	5.4	5.3
23 <i>A. mackayi</i> (1420)	5.9	6.1	6.2	6.1	6.1	5.9	5.7	5.7	5.6	5.7	6.0	5.9	5.9	6.1	6.2	6.3	6.4	6.0	6.0
24 <i>A. mackayi</i> (1436)	6.0	6.2	6.3	6.2	6.1	6.0	5.7	5.7	5.6	5.7	6.0	5.9	5.9	6.1	6.3	6.4	6.4	6.1	6.1
25 <i>A. medius</i> (1160)	5.8	6.3	6.5	6.3	6.2	6.1	5.5	5.4	5.3	5.7	6.2	6.1	6.1	5.5	5.8	5.9	5.9	5.8	5.8
26 <i>L. longirostris</i> (954)	5.7	6.1	6.3	6.0	6.0	5.8	5.3	5.4	5.3	5.3	5.9	5.8	5.8	5.9	6.1	6.3	6.4	5.9	5.9
27 <i>O. ocellatus</i> (1097)	5.5	5.9	6.3	5.9	5.9	5.9	5.9	5.8	5.7	6.0	6.2	6.2	6.2	6.1	6.1	6.3	6.3	6.1	6.2
28 <i>O. ocellatus</i> (1449)	5.5	6.1	6.3	6.1	6.0	6.0	5.9	5.9	5.8	6.1	6.4	6.3	6.3	6.2	6.1	6.3	6.3	6.3	6.2
29 <i>O. tenuis</i> (1145)	5.8	6.2	6.5	6.1	6.0	6.1	6.1	6.0	6.0	6.3	6.3	6.3	6.3	6.5	6.1	6.7	6.7	6.4	6.3
30 <i>O. tenuis</i> (1148)	5.9	6.2	6.6	6.2	6.1	6.1	6.1	6.1	6.0	6.3	6.3	6.3	6.3	6.5	6.2	6.7	6.7	6.4	6.4
31 <i>O. zonope</i> (1151)	5.8	5.9	6.8	6.3	6.3	6.2	5.9	5.9	5.9	6.0	6.5	6.4	6.4	5.9	5.9	6.4	6.5	6.2	6.1
32 <i>O. zonope</i> (1153)	5.8	5.9	6.9	6.4	6.3	6.3	6.0	6.0	5.9	6.1	6.5	6.5	6.5	6.0	5.9	6.5	6.5	6.2	6.1
33 <i>P. dybowskii</i> (1314)	5.6	6.2	6.4	5.9	5.9	5.8	5.8	5.7	5.7	5.9	6.2	6.2	6.2	5.8	6.0	5.8	5.9	5.9	5.9
34 <i>X. atropurpureus</i> (1483)	5.2	6.2	6.4	6.1	6.0	6.0	5.4	5.3	5.2	5.4	5.7	5.6	5.6	5.9	5.7	6.2	6.3	5.7	5.6
35 <i>D. burgeri</i> (1492)	6.5	7.2	6.8	6.9	6.9	6.7	6.9	6.8	6.8	6.6	7.0	7.0	7.0	7.0	7.1	7.0	7.0	7.2	7.2
36 <i>A. corallinus</i> (1652)	6.6	7.2	7.6	7.3	7.3	7.4	6.9	6.8	6.7	6.5	6.7	6.7	6.7	6.8	7.0	7.0	7.0	6.8	6.8
37 <i>L. pumilus</i> (1375)	6.5	6.7	7.0	6.9	6.9	6.8	6.8	6.7	6.6	6.4	6.6	6.5	6.5	6.8	6.7	6.9	6.9	6.5	6.5
38 <i>B. derjugini</i> (331)	6.4	6.8	7.1	6.9	6.9	6.8	6.5	6.4	6.4	6.4	6.9	6.8	6.8	6.3	6.8	6.7	6.7	6.8	6.7
39 <i>E. maclovinus</i>	13.4	13.2	13.9	13.6	13.6	13.7	13.6	13.5	13.5	13.6	13.5	13.5	13.4	13.8	13.8	14.2	14.2	13.7	13.7

Продолжение таблицы А.16

	Вид	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38
1	<i>E. praecisus</i> (704)																			
2	<i>E. hexagrammus</i> (1197)																			
3	<i>S. punctatus</i> (1117)																			
4	<i>S. ochriamkini</i> (1441)																			
5	<i>S. ochriamkini</i> (1453)																			
6	<i>S. ochriamkini</i> (1472)																			
7	<i>S. nozawai</i> (1430)																			
8	<i>S. grigorjewi</i> (1366)																			
9	<i>S. grigorjewi</i> (1433)																			
10	<i>S. nevelskoi</i> (1157)																			
11	<i>S. nana</i> (1681)																			
12	<i>S. nana</i> (1682)																			
13	<i>S. nana</i> (1683)																			
14	<i>A. gallinus</i> (1457)																			
15	<i>A. insignis</i> (1482)																			
16	<i>A. alectrolophus</i> (318)																			
17	<i>A. alectrolophus</i> (1439)																			
18	<i>P. tarasovi</i> (1686)																			
19	<i>P. tarasovi</i> (1687)																			
20	<i>P. tarasovi</i> (1688)																			
21	<i>C. japonicus</i> (1155)	6.0																		
22	<i>B. lysimus</i> (1633)	5.3	4.3																	
23	<i>A. mackayi</i> (1420)	6.0	6.4	5.9																
24	<i>A. mackayi</i> (1436)	6.0	6.5	5.9	0.1															
25	<i>A. medius</i> (1160)	5.8	6.5	5.9	3.6	3.7														
26	<i>L. longirostris</i> (954)	5.9	6.4	6.0	3.5	3.6	3.0													
27	<i>O. ocellatus</i> (1097)	6.1	6.8	6.3	6.2	6.3	5.9	5.8												
28	<i>O. ocellatus</i> (1449)	6.2	6.9	6.4	6.2	6.3	5.9	5.9	0.4											
29	<i>O. tenuis</i> (1145)	6.3	7.0	6.6	6.5	6.5	6.1	6.1	1.2	1.3										
30	<i>O. tenuis</i> (1148)	6.3	7.0	6.6	6.5	6.5	6.1	6.1	1.2	1.3	0									
31	<i>O. zonope</i> (1151)	6.1	7.0	6.4	5.9	6.0	6.0	5.7	2.6	2.6	2.7	2.7								
32	<i>O. zonope</i> (1153)	6.1	7.1	6.5	5.9	6.0	6.0	5.8	2.7	2.7	2.8	2.8	0.1							
33	<i>P. dybowski</i> (1314)	5.8	6.7	6.2	5.6	5.6	5.5	5.6	3.8	3.7	4.1	4.2	3.7	3.8						
34	<i>X. atropurpureus</i> (1483)	5.6	6.3	5.7	6.0	6.1	6.0	6.1	6.3	6.4	6.3	6.3	6.2	6.3	6.2					
35	<i>D. burgeri</i> (1492)	7.1	7.3	6.9	6.6	6.6	7.1	6.7	6.6	6.8	6.9	6.9	6.3	6.4	6.5	6.8				
36	<i>A. corallinus</i> (1652)	6.8	7.2	6.8	6.7	6.8	6.3	6.5	7.2	7.2	7.6	7.6	7.2	7.2	6.8	7.3	7.7			
37	<i>L. pumilus</i> (1375)	6.5	6.8	6.5	6.6	6.6	6.6	6.5	6.7	6.9	7.1	7.1	7.0	7.0	6.4	6.9	7.3	5.7		
38	<i>B. derjugini</i> (331)	6.7	6.8	6.8	6.2	6.2	6.6	6.2	6.4	6.4	6.6	6.7	6.2	6.2	6.3	6.9	7.1	7.3	7.1	
39	<i>E. maclovinus</i>	13.7	13.9	13.7	13.8	13.8	13.8	14.0	14.0	14.0	14.2	14.2	13.8	13.9	13.8	14.0	14.1	14.2	14.1	13.6

Таблица А.17. Значения р-дистанций (в %) между нуклеотидными последовательностями генов COI, цитохрома b, 16S рРНК мтДНК (ниже диагонали) и RNF213, родопсина яДНК (выше диагонали) таксонов семейства Pholidae. Прочерки - отсутствие данных

Вид	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24
1 <i>R. dolichogaster</i> (324)		–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
2 <i>R. dolichogaster</i> (471)	0		–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
3 <i>R. dolichogaster</i> (1100)	0	0		–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
4 <i>R. dolichogaster</i> (1401)	0	0.1	0		–	0.1	–	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.1	1.2	1.2	–	1.5	1.5	1.3	2.6	12.4
5 <i>R. dolichogaster</i> (1442)	0.1	0.2	0.1	0.1		–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
6 <i>R. dolichogaster</i> (1458)	0.1	0.2	0.1	0.1	0.1		–	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.3	1.2	–	1.5	1.5	1.4	2.7	12.4
7 <i>P. crassispina</i> (1189)	9.3	9.3	9.3	9.3	9.4	9.4		–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
8 <i>P. picta</i> (1281)	8.9	9.0	8.9	9.0	9.1	9.0	1.4		0	0	0	0	0	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	–	0.9	0.9	1.1	2.3	12.6
9 <i>P. picta</i> (1360)	8.9	9.0	8.9	9.0	9.1	9.0	1.4	0		0	0	0	0	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	–	0.9	0.9	1.1	2.3	12.6
10 <i>P. picta</i> (1361)	8.9	9.0	8.9	9.0	9.1	9.0	1.4	0	0		0	0	0	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	–	0.9	0.9	1.1	2.3	12.6
11 <i>P. picta</i> (1362)	8.8	8.8	8.8	8.8	8.9	8.9	1.6	0.4	0.4	0.4		0	0	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	–	0.9	0.9	1.1	2.3	12.6
12 <i>P. picta</i> (1363)	8.8	8.8	8.8	8.8	8.9	8.9	1.6	0.4	0.4	0.4	0		0	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	–	0.9	0.9	1.1	2.3	12.6
13 <i>P. picta</i> (1364)	8.8	8.9	8.8	8.9	9.0	8.9	1.7	0.9	0.9	0.9	0.5	0.5		0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	–	0.9	0.9	1.1	2.3	12.6
14 <i>P. picta</i> (1675)	9.0	9.1	9.0	9.1	9.2	9.1	1.7	0.9	0.9	0.9	0.7	0.7	0.3		0	0.1	0	0	–	0.9	0.9	1.1	2.3	12.6
15 <i>P. picta</i> (1677)	9.1	9.1	9.1	9.1	9.2	9.2	1.7	1.0	1.0	1.0	0.8	0.8	0.3	0.1		0.1	0	0	–	0.9	0.9	1.1	2.3	12.6
16 <i>P. picta</i> (1678)	9.0	9.0	9.0	9.0	9.1	9.1	1.6	0.9	0.9	0.9	0.7	0.7	0.2	0	0.1		0.1	0.1	–	0.8	0.8	1.0	2.2	12.5
17 <i>P. picta</i> (1679)	8.9	8.9	8.9	8.9	9.0	9.0	1.6	0.9	0.9	0.9	0.7	0.7	0.2	0	0.1	0		0	–	0.8	0.8	1.1	2.3	12.6
18 <i>P. picta</i> (1685)	9.0	9.1	9.0	9.1	9.2	9.1	1.6	1.0	1.0	1.0	0.7	0.7	0.2	0.2	0.3	0.2	0.2		–	0.9	0.9	1.1	2.3	12.6
19 <i>P. laeta</i> (1365)	9.5	9.6	9.5	9.5	9.5	9.5	5.8	5.5	5.5	5.5	5.7	5.7	5.6	5.7	5.7	5.6	5.6	5.7		–	–	–	–	–
20 <i>A. flavidus</i> (1475)	10.2	10.2	10.2	10.1	10.2	10.2	10.8	10.4	10.4	10.4	10.4	10.6	10.7	10.7	10.6	10.5	10.6	10.4		0	1.6	2.6	12.5	
21 <i>A. flavidus</i> (1476)	10.1	10.1	10.1	10.0	10.1	10.1	10.8	10.3	10.3	10.3	10.4	10.4	10.6	10.6	10.7	10.6	10.4	10.6	10.4	0.1		1.6	2.6	12.5
22 <i>X. fucorum</i> (1477)	11.8	11.9	11.8	11.9	12.0	11.9	13.3	13.2	13.2	13.2	13.1	13.1	13.0	13.1	13.0	13.0	13.0	13.2	13.6	13.7		2.6	12.5	
23 <i>B. derjugini</i> (331)	10.7	10.7	10.7	10.7	10.8	10.8	12.7	12.5	12.5	12.6	12.6	12.7	12.9	13.0	12.9	12.8	12.9	12.8	12.8	12.8	12.8	12.2		12.4
24 <i>T. trachurus</i>	19.1	19.1	19.1	19.1	19.2	19.1	18.7	18.6	18.6	18.6	18.7	18.7	18.5	18.5	18.6	18.5	18.4	18.5	18.7	19.9	19.8	19.2	18.1	

Таблица А.18. Значения р-дистанций (в %) между комбинированными нуклеотидными последовательностями генов COI, цитохрома b, 16S рРНК мтДНК и RNF213, родопсина яДНК таксонов семейства Pholidae

Вид	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
1 <i>R. dolichogaster</i> (1401)																	
2 <i>R. dolichogaster</i> (1458)	0.1																
3 <i>P. picta</i> (1281)	5.9	5.9															
4 <i>P. picta</i> (1360)	5.9	5.9	0														
5 <i>P. picta</i> (1361)	5.9	5.9	0	0													
6 <i>P. picta</i> (1362)	5.8	5.8	0.2	0.2	0.2												
7 <i>P. picta</i> (1363)	5.8	5.8	0.2	0.2	0.2	0											
8 <i>P. picta</i> (1364)	5.8	5.9	0.6	0.6	0.6	0.3	0.3										
9 <i>P. picta</i> (1675)	5.9	6.0	0.6	0.6	0.6	0.5	0.5	0.2									
10 <i>P. picta</i> (1677)	5.9	6.0	0.6	0.6	0.6	0.5	0.5	0.3	0.1								
11 <i>P. picta</i> (1678)	5.9	5.9	0.6	0.6	0.6	0.4	0.4	0.2	0.1	0.1							
12 <i>P. picta</i> (1679)	5.8	5.9	0.6	0.6	0.6	0.5	0.5	0.2	0	0.1	0						
13 <i>P. picta</i> (1685)	5.9	6.0	0.6	0.6	0.6	0.5	0.5	0.2	0.1	0.2	0.1	0.1					
14 <i>A. flavidus</i> (1475)	6.7	6.8	6.6	6.6	6.6	6.6	6.6	6.7	6.8	6.8	6.7	6.6	6.7				
15 <i>A. flavidus</i> (1476)	6.6	6.7	6.6	6.6	6.6	6.6	6.6	6.7	6.7	6.8	6.7	6.6	6.7	0.1			
16 <i>X. fucorum</i> (1477)	7.7	7.7	8.3	8.3	8.3	8.3	8.3	8.2	8.3	8.3	8.2	8.2	8.2	8.8	8.8		
17 <i>B. derjugini</i> (331)	7.5	7.6	8.4	8.4	8.4	8.5	8.5	8.5	8.7	8.7	8.6	8.6	8.7	8.7	8.7	8.4	
18 <i>T. trachurus</i>	16.4	16.4	16.2	16.2	16.2	16.3	16.3	16.1	16.2	16.2	16.1	16.1	16.2	16.9	16.9	16.5	15.8

Таблица А.19. Значения р-дистанций (в %) между комбинированными нуклеотидными последовательностями генов COI, цитохрома b, 16S рРНК мтДНК и RNF213, родопсина, RAG1 яДНК таксонов подотряда Zoarcoidei

Вид	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22
1 <i>L. brevicaudus</i> (32)																						
2 <i>L. ravidens</i> (202)	1.4																					
3 <i>L. knipowitschi</i> (221)	0.5	1.4																				
4 <i>L. fulvus</i> (66)	2.1	1.8	2.0																			
5 <i>L. schmidtii</i> (910)	3.3	3.3	3.1	3.1																		
6 <i>L. nigrocaudatus</i> (533)	3.6	3.4	3.5	3.4	2.1																	
7 <i>B. soldatovi</i> (393)	2.6	2.5	2.5	2.6	2.8	3.0																
8 <i>B. microcephalus</i> (538)	3.2	2.9	3.1	3.0	2.2	2.4	2.7															
9 <i>A. hollandi</i> (861)	3.0	2.8	2.7	2.8	2.9	2.9	1.9	2.6														
10 <i>P. albonotata</i> (615)	3.6	3.4	3.4	3.4	3.9	4.2	3.3	3.7	3.6													
11 <i>L. endemoscotus</i> (1469)	2.8	2.6	2.7	2.7	2.7	3.1	2.3	2.4	2.6	3.4												
12 <i>H. middendorffii</i> (1437)	5.2	5.3	5.1	4.8	5.4	5.7	5.2	5.6	5.2	5.1	5.2											
13 <i>H. semisquamata</i> (1689)	5.1	5.2	5.0	4.8	5.3	5.7	5.1	5.5	5.1	5.0	5.1	0.6										
14 <i>M. skopetsi</i> (14)	5.1	5.1	4.9	4.6	5.3	5.6	5.2	5.5	5.1	4.9	5.0	1.7	1.7									
15 <i>B. ornata</i> (1331)	5.5	5.3	5.3	5.2	5.7	5.8	5.7	5.7	5.5	5.3	5.2	3.4	3.3	3.2								
16 <i>G. ochotensis</i> (725)	5.3	5.3	5.2	5.2	5.5	5.9	5.3	5.3	5.6	4.9	5.3	4.6	4.3	4.4	4.2							
17 <i>K. multispinosa</i> (1640)	5.6	5.4	5.5	5.3	5.6	6.0	5.4	5.5	5.6	4.9	5.3	4.5	4.2	4.4	4.3	2.7						
18 <i>K. notabilis</i> (1642)	5.6	5.4	5.5	5.3	5.6	5.8	5.5	5.3	5.4	4.9	5.3	4.7	4.5	4.5	4.4	2.7	1.7					
19 <i>Z. elongatus</i> (12)	5.4	5.4	5.1	5.2	5.7	5.7	5.5	5.5	5.6	5.0	5.3	5.3	5.1	5.0	5.3	5.4	5.7	5.4				
20 <i>Z. fedorovi</i> (348)	5.4	5.4	5.2	5.2	5.7	6.0	5.6	5.4	5.6	4.9	5.2	5.1	5.1	4.9	5.2	5.3	5.6	5.5	0.8			
21 <i>Z. viviparus</i> (493)	5.5	5.4	5.2	5.3	5.7	6.0	5.6	5.5	5.6	4.9	5.3	5.2	5.2	5.0	5.3	5.5	5.7	5.5	0.9	0.5		
22 <i>Z. andriashevi</i> (1171)	5.4	5.2	5.2	5.2	5.6	5.7	5.4	5.2	5.5	4.7	5.2	5.0	5.0	5.0	5.0	5.2	5.4	5.3	0.9	0.9	1.1	
23 <i>Z. americanus</i> (1340)	5.2	5.1	5.0	5.0	5.5	5.5	5.4	5.3	5.4	4.8	5.0	5.0	5.0	5.0	5.1	5.2	5.2	5.3	2.4	2.3	2.4	2.1
24 <i>Z. gillii</i> (1192)	5.8	5.6	5.6	5.7	6.2	6.3	5.8	6.0	5.9	5.4	5.6	5.6	5.6	5.5	5.4	5.6	5.8	5.8	3.5	3.7	3.8	3.5
25 <i>L. regani</i> (1323)	4.9	4.7	4.7	4.6	5.0	5.2	4.7	4.6	5.0	4.2	4.2	4.9	4.9	4.8	5.0	4.6	4.6	4.5	4.6	4.9	4.9	4.9
26 <i>N. pulcher</i> (1187)	6.0	6.0	5.8	5.8	6.3	6.6	6.0	6.0	6.2	6.0	5.7	5.7	5.6	5.8	5.6	5.8	6.2	5.9	6.0	5.7	5.7	5.7
27 <i>N. pulcher</i> (1373)	5.9	6.0	5.8	5.8	6.3	6.6	6.0	6.0	6.2	6.0	5.8	5.8	5.6	5.8	5.6	5.8	6.2	6.0	6.0	5.7	5.7	5.8
28 <i>A. lupus</i> (1384)	5.0	4.9	4.8	4.8	5.6	5.8	5.4	5.4	5.6	4.9	5.1	5.1	4.9	4.9	5.1	4.5	4.7	4.7	5.2	5.3	5.3	5.0
29 <i>A. corallinus</i> (1652)	6.9	6.9	6.8	6.8	7.0	7.3	6.8	6.8	6.9	6.7	6.5	6.5	6.5	6.2	6.4	6.2	6.3	6.2	6.8	6.8	7.0	6.7
30 <i>L. pumilus</i> (1375)	6.4	6.2	6.2	6.1	6.8	6.7	6.6	6.5	6.5	6.1	6.3	6.1	6.0	5.8	6.0	5.8	5.9	5.9	6.3	6.2	6.2	6.2
31 <i>E. praecisus</i> (704)	7.0	6.8	6.8	6.6	7.3	7.3	6.9	7.1	6.9	6.4	6.7	6.8	6.7	6.5	6.5	6.1	6.4	6.5	6.7	6.7	6.8	6.7
32 <i>E. hexagrammus</i> (1197)	7.5	7.4	7.2	7.0	7.7	7.9	7.4	7.7	7.5	7.2	7.4	7.3	7.3	7.3	7.1	6.9	7.2	7.2	7.2	7.2	7.2	7.1
33 <i>S. punctatus</i> (1117)	7.7	7.5	7.4	7.3	8.1	8.1	7.7	7.9	8.1	7.6	7.6	7.5	7.5	7.3	7.3	7.3	7.1	7.3	7.2	7.1	7.1	7.1
34 <i>S. ochriamkini</i> (1441)	7.5	7.4	7.3	7.2	7.9	7.8	7.2	7.6	7.8	7.4	7.3	7.3	7.1	7.0	7.2	6.9	6.9	7.2	7.0	6.9	6.9	6.9
35 <i>S. nozawai</i> (1430)	6.3	6.3	6.3	6.0	7.1	7.1	6.7	7.0	6.8	6.3	6.5	6.6	6.5	6.2	6.4	6.2	6.6	6.3	6.5	6.6	6.8	6.4
36 <i>S. grigorjewi</i> (1366)	6.4	6.3	6.3	6.1	7.1	7.1	6.7	7.0	6.8	6.4	6.4	6.5	6.4	6.1	6.3	6.2	6.6	6.3	6.3	6.4	6.5	6.2
37 <i>S. nevelskoi</i> (1157)	6.4	6.4	6.2	6.2	7.0	7.1	6.9	7.0	6.7	6.3	6.6	6.4	6.3	6.2	6.2	6.4	6.6	6.5	6.6	6.7	6.6	6.5
38 <i>S. nana</i> (1681)	7.0	6.8	6.8	6.6	7.4	7.3	7.1	7.2	7.2	6.7	6.9	7.0	6.9	6.9	6.6	6.6	6.9	6.7	6.8	6.8	6.8	6.4
39 <i>A. gallinus</i> (1457)	7.1	7.1	6.9	6.8	7.5	7.7	7.2	7.2	7.4	6.8	7.0	7.0	7.0	6.8	6.7	6.6	6.9	7.0	6.9	6.9	6.9	6.8
40 <i>A. insignis</i> (1482)	7.2	7.0	7.0	7.0	7.4	7.8	7.2	7.4	7.3	6.8	7.1	7.2	7.0	6.6	6.6	6.6	6.9	6.7	6.5	6.5	6.7	6.6
41 <i>A. alectrolophus</i> (318)	7.2	7.1	7.0	7.0	7.7	7.7	7.0	7.4	7.3	7.1	7.2	7.2	7.0	6.7	6.7	6.7	6.9	7.2	7.1	7.1	7.2	7.0
42 <i>P. tarasovi</i> (1686)	6.8	6.9	6.6	6.7	7.5	7.6	7.1	7.3	7.3	7.0	7.0	6.8	6.8	6.5	6.6	6.3	6.7	6.5	6.9	6.8	6.8	6.8
43 <i>C. japonicus</i> (1155)	7.9	7.6	7.8	7.4	8.2	8.2	7.7	8.1	8.0	7.3	7.9	7.3	7.3	7.3	7.3	7.1	7.1	7.0	7.3	7.3	7.2	7.2
44 <i>B. lysimus</i> (1633)	7.4	7.2	7.1	7.1	7.6	7.8	7.3	7.4	7.4	6.9	7.2	7.0	7.0	6.9	6.8	6.4	6.2	6.4	7.0	6.9	6.8	6.8
45 <i>A. mackayi</i> (1420)	6.8	6.8	6.5	6.5	7.1	7.2	6.9	7.1	7.0	6.3	6.6	6.4	6.4	6.2	6.3	6.4	6.5	6.4	6.5	6.5	6.7	6.5
46 <i>A. medius</i> (1160)	6.2	6.4	6.0	6.2	7.0	7.0	6.6	6.8	6.6	6.1	6.3	6.4	6.2	6.1	6.0	5.8	6.2	6.1	6.3	6.4	6.5	6.3
47 <i>L. longirostris</i> (954)	6.3	6.3	6.1	5.9	6.8	6.6	6.4	6.5	6.4	5.9	6.1	6.4	6.3	6.2	6.3	6.0	6.5	6.5	6.1	6.3	6.3	6.2
48 <i>X. longipterus</i> (1680)	6.4	6.3	6.2	6.1	6.7	6.7	6.3	6.4	6.3	5.8	5.9	6.1	5.8	5.5	5.8	5.7	5.8	5.9	6.1	6.1	6.4	6.1
49 <i>O. ocellatus</i> (1097)	6.7	6.6	6.5	6.6	7.2	7.0	6.8	7.1	6.9	6.5	6.8	6.7	6.5	6.5	6.4	6.3	6.6	6.7	6.3	6.3	6.2	6.2
50 <i>O. tenuis</i> (1145)	7.0	7.0	6.8	6.9	7.5	7.4	7.1	7.3	7.2	6.8	7.1	7.0	6.8	6.9	6.8	6.7	6.9	7.0	6.7	6.7	6.5	6.6
51 <i>O. zonope</i> (1151)	6.8	6.8	6.6	6.7	7.4	7.3	6.9	7.3	7.0	6.8	7.0	6.6	6.5	6.4	6.7	6.5	6.9	6.9	6.5	6.4	6.5	6.5
52 <i>A. variegata</i> (1465)	6.7	6.7	6.5	6.4	7.2	7.3	6.8	7.2	6.8	6.7	6.7	6.6	6.5	6.4	6.4	6.2	6.4	6.5	6.3	6.3	6.3	6.3
53 <i>P. dybowskii</i> (1314)	6.6	6.6	6.4	6.4	6.9	7.1	6.7	6.9	6.7	6.4	6.6	6.4	6.3	6.3	6.3	6.1	6.6	6.6	6.2	6.0	6.2	6.0
54 <i>X. atropurpureus</i> (1483)	7.0	6.9	6.8	6.9	7.4	7.5	7.1	7.4	7.1	6.9	6.9	6.6	6.5	6.2	6.3	6.7	6.5	6.9	6.7	6.7	6.9	6.6
55 <i>R. dolichogaster</i> (1458)	7.4	7.5	7.3	7.2	8.0	8.1	7.7	7.8	7.9	7.4	7.6	7.4	7.2	7.2	7.1	6.8	6.9	6.8	7.2	7.2	7.2	7.1
56 <i>P. picta</i> (1281)	7.1	7.1	6.9	6.8	7.4	7.5	6.9	7.4	7.3	6.6	7.1	6.8	6.7	6.4	6.3	6.2	6.5	6.5	6.8	6.6	6.7	6.5
57 <i>P. goodei</i> (1186)	6.6	6.6	6.5	6.5	6.9	7.1	6.8	6.8	6.7	6.3	6.3	6.4	6.4	6.0	6.2	5.9	6.1	6.0	6.3	6.2	6.3	6.2
58 <i>Z. silenus</i> (1185)	6.6	6.6	6.4	6.4	7.1	7.2	7.0	6.8	6.9	6.5	6.6	6.6	6.5	6.3	6.2	6.1	6.4	6.1	6.6	6.4	6.6	6.5
59 <i>C. bergi</i> (1466)	6.8	6.9	6.6	6.6	7.2	7.4	6.8	7.1	7.0	6.2	6.7	6.6	6.4	6.2	6.2	6.3	6.2	6.2	6.2	6.3	6.3	6.1
60 <i>C. bergi</i> (1467)	6.8	6.7	6.5	6.4	7.2	7.3	6.7	7.1	6.9	6.2	6.6	6.4	6.3	6.1	6.1	6.3	6.1	6.1	6.1	6.2	6.3	6.0
61 <i>C. bergi</i> (1468)	6.8	6.9	6.6	6.6	7.2	7.4	6.8	7.1	7.0	6.2	6.7	6.6	6.4	6.2	6.2	6.3	6.2	6.2	6.2	6.3	6.3	6.1
62 <i>D. burgeri</i> (1492)	7.3	7.3	7.3	7.3	7.8	7.9	7.2	7.5	7.5	7.3	7.1	7.3	7.2	6.9	7.1	7.3	7.5	7.6	7.3	7.2	7.3	7.2
63 <i>B. leurolepis</i> (1200)	7.6	7.7	7.5	7.4	8.3	8.3	7.9	8.0	7.9	7.1	7.8	7.5	7.5	7.4	7.6	7.1	7.5	7.4	7.7	7.7	7.8	7.5
64 <i>B. derjugini</i> (331)	7.2	7.3	7.1	7.2	8.0	8.1	7.7	7.8	7.7	6.9	7.4	7.2	7.2	7.1	7.3	6.9	7.1	7.1	7.5	7.6	7.6	7.3
65 <i>T. trachurus</i>	15.2	15.0	15.1	15.1	15.4	15.6	15.0	15.1	1													

Продолжение таблицы А.19

Вид	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44
1 <i>L. brevicaudus</i> (32)																						
2 <i>L. ravidens</i> (202)																						
3 <i>L. knipowitschi</i> (221)																						
4 <i>L. fulvus</i> (66)																						
5 <i>L. schmidtii</i> (910)																						
6 <i>L. nigrocaudatus</i> (533)																						
7 <i>B. soldatovi</i> (393)																						
8 <i>B. microcephalus</i> (538)																						
9 <i>A. hollandi</i> (861)																						
10 <i>P. albonotata</i> (615)																						
11 <i>L. endemoscotus</i> (1469)																						
12 <i>H. middendorffii</i> (1437)																						
13 <i>H. semisquamata</i> (1689)																						
14 <i>M. skopetsi</i> (14)																						
15 <i>B. ornata</i> (1331)																						
16 <i>G. ochotensis</i> (725)																						
17 <i>K. multispinosa</i> (1640)																						
18 <i>K. notabilis</i> (1642)																						
19 <i>Z. elongatus</i> (12)																						
20 <i>Z. fedorovi</i> (348)																						
21 <i>Z. viviparus</i> (493)																						
22 <i>Z. andriashevi</i> (1171)																						
23 <i>Z. americanus</i> (1340)																						
24 <i>Z. gillii</i> (1192)	3.8																					
25 <i>L. regani</i> (1323)	4.8	5.3																				
26 <i>N. pulcher</i> (1187)	5.9	6.1	6.1																			
27 <i>N. pulcher</i> (1373)	5.9	6.1	6.1	0.1																		
28 <i>A. lupus</i> (1384)	5.1	5.5	4.6	5.4	5.4																	
29 <i>A. corallinus</i> (1652)	6.7	7.1	6.4	6.6	6.6	5.9																
30 <i>L. pumilus</i> (1375)	6.2	6.4	6.1	6.1	6.2	5.5	5.7															
31 <i>E. praecisus</i> (704)	6.4	6.9	6.4	6.5	6.5	5.8	6.6	6.5														
32 <i>E. hexagrammus</i> (1197)	7.1	7.6	7.2	6.9	7.0	6.2	7.2	6.7	5.3													
33 <i>S. punctatus</i> (1117)	7.1	7.5	7.1	7.2	7.3	6.3	7.6	7.0	5.7	6.3												
34 <i>S. ochriamkini</i> (1441)	6.9	7.4	7.0	6.8	6.8	6.1	7.3	6.9	5.4	6.1	2.7											
35 <i>S. nozawai</i> (1430)	6.4	6.6	6.5	6.3	6.3	5.5	6.9	6.8	4.6	5.8	6.3	5.9										
36 <i>S. grigorjewi</i> (1366)	6.3	6.4	6.4	6.2	6.3	5.5	6.8	6.7	4.6	5.7	6.2	5.8	0.5									
37 <i>S. nevelskoi</i> (1157)	6.4	6.8	6.5	6.5	6.6	5.6	6.5	6.4	4.5	5.7	5.8	5.6	4.3	4.3								
38 <i>S. nana</i> (1681)	6.5	7.1	6.8	6.6	6.5	5.9	6.7	6.6	5.4	5.8	6.1	6.0	5.3	5.3	5.3							
39 <i>A. gallinus</i> (1457)	6.6	7.0	6.6	6.9	6.9	5.9	6.8	6.8	5.7	5.5	6.1	5.5	5.6	5.5	5.3	5.8						
40 <i>A. insignis</i> (1482)	6.6	6.8	6.6	6.8	6.8	6.2	7.0	6.7	5.9	5.7	6.2	6.0	5.4	5.3	5.7	6.1	3.7					
41 <i>A. alectrolophus</i> (318)	7.1	7.1	7.1	7.0	7.0	6.4	7.0	6.9	5.8	6.3	6.1	5.7	5.9	5.8	6.1	6.3	3.6	4.3				
42 <i>P. tarasovi</i> (1686)	6.6	7.2	6.6	6.5	6.5	5.8	6.8	6.5	5.3	5.9	6.0	5.7	5.6	5.4	5.5	5.9	5.0	5.1	5.2			
43 <i>C. japonicus</i> (1155)	6.9	7.5	7.2	7.2	7.2	6.2	7.2	6.8	5.8	6.3	6.2	6.3	5.9	5.8	5.8	6.0	5.6	6.0	6.1	6.0		
44 <i>B. lysimus</i> (1633)	6.6	7.5	6.6	6.9	6.9	5.9	6.8	6.5	5.3	6.2	6.1	5.8	5.9	6.0	5.5	5.7	5.5	6.1	6.0	5.4	4.3	
45 <i>A. mackayi</i> (1420)	6.8	6.9	6.5	6.6	6.7	5.5	6.7	6.6	5.9	6.1	6.2	6.1	5.7	5.7	5.7	6.0	6.1	6.2	6.3	6.0	6.4	5.9
46 <i>A. medius</i> (1160)	6.1	6.4	6.2	6.4	6.5	5.3	6.3	6.6	5.8	6.3	6.5	6.3	5.5	5.4	5.7	6.2	5.5	5.8	5.9	5.8	6.5	5.9
47 <i>L. longirostris</i> (954)	6.3	6.7	6.1	6.5	6.6	5.4	6.5	6.5	5.7	6.1	6.3	6.0	5.3	5.4	5.3	5.9	5.9	6.1	6.3	5.9	6.4	6.0
48 <i>X. longipterus</i> (1680)	6.1	6.4	5.9	6.0	6.0	5.1	6.1	6.2	5.6	6.2	6.2	6.2	5.2	5.3	5.3	6.1	5.8	5.6	5.9	5.6	6.2	5.9
49 <i>O. ocellatus</i> (1097)	6.3	6.9	6.3	6.8	6.8	6.1	7.2	6.7	5.5	5.9	6.3	5.9	5.9	5.8	6.0	6.2	6.1	6.1	6.3	6.1	6.8	6.3
50 <i>O. tenuis</i> (1145)	6.7	7.1	6.6	7.0	7.0	6.3	7.6	7.1	5.8	6.2	6.5	6.1	6.1	6.0	6.3	6.3	6.5	6.1	6.7	6.4	7.0	6.6
51 <i>O. zonope</i> (1151)	6.4	6.9	6.5	6.5	6.6	6.1	7.2	7.0	5.8	5.9	6.8	6.3	5.9	5.9	6.0	6.5	5.9	5.9	6.4	6.2	7.0	6.4
52 <i>A. variegata</i> (1465)	6.5	6.5	6.5	6.0	6.1	5.9	7.0	6.4	5.6	6.1	6.0	5.7	5.5	5.5	5.7	5.8	6.1	5.9	6.0	5.7	6.6	6.4
53 <i>P. dybowskii</i> (1314)	6.3	6.5	6.6	6.0	6.1	5.7	6.8	6.4	5.6	6.2	6.4	5.9	5.8	5.7	5.9	6.2	5.8	6.0	5.8	5.9	6.7	6.2
54 <i>X. atropurpureus</i> (1483)	6.4	7.3	6.4	6.8	6.9	5.8	7.3	6.9	5.2	6.2	6.4	6.1	5.4	5.3	5.4	5.7	5.9	5.7	6.2	5.7	6.3	5.7
55 <i>R. dolichogaster</i> (1458)	7.0	7.5	7.4	6.8	6.9	6.6	7.6	7.2	6.6	7.3	7.1	7.1	6.5	6.5	6.8	7.0	7.2	7.4	7.2	6.7	7.1	6.8
56 <i>P. picta</i> (1281)	6.6	7.1	6.7	6.8	6.9	6.2	7.2	6.9	6.4	6.8	7.0	6.8	6.3	6.3	6.4	6.7	6.6	6.9	6.5	6.1	6.8	6.6
57 <i>P. goodei</i> (1186)	6.3	6.6	6.2	6.8	6.9	5.7	6.6	6.6	6.4	6.8	7.1	6.7	5.9	5.9	6.0	6.4	6.8	6.5	7.0	6.4	6.6	6.2
58 <i>Z. silenus</i> (1185)	6.3	6.7	6.2	5.9	6.0	5.5	6.7	6.4	5.6	6.0	6.3	6.0	5.4	5.4	5.6	6.1	5.4	6.1	6.2	6.1	6.3	5.5
59 <i>C. bergi</i> (1466)	6.2	6.5	6.3	6.4	6.4	5.5	6.8	6.5	5.7	6.2	6.4	6.0	5.6	5.6	5.6	5.9	5.8	6.1	6.3	5.7	6.5	5.8
60 <i>C. bergi</i> (1467)	6.2	6.5	6.2	6.3	6.4	5.5	6.7	6.4	5.6	6.1	6.2	5.8	5.5	5.5	5.5	5.7	5.7	6.0	6.2	5.6	6.4	5.8
61 <i>C. bergi</i> (1468)	6.2	6.5	6.3	6.4	6.4	5.5	6.8	6.5	5.7	6.2	6.4	6.0	5.6	5.6	5.6	5.9	5.8	6.1	6.3	5.7	6.5	5.8
62 <i>D. burgeri</i> (1492)	7.6	7.7	7.2	7.0	7.1	6.7	7.7	7.3	6.5	7.2	6.8	6.9	6.9	6.8	6.6	7.0	7.0	7.1	7.0	7.2	7.3	6.9
63 <i>B. leurolepis</i> (1200)	7.6	7.9	7.4	7.4	7.5	6.6	7.4	7.1	6.3	6.8	7.0	6.8	6.4	6.3	6.3	6.8	6.4	6.8	6.6	6.7	6.8	6.8
64 <i>B. derjugini</i> (331)	7.2	7.8	7.1	7.3	7.4	6.3	7.3	7.1	6.4	6.8	7.1	6.9	6.5	6.4	6.4	6.9	6.3	6.8	6.7	6.8	6.8	6.8
65 <i>T. trachurus</i>	15.0	15.4	15.8	14.4	14.4	15.1	15.0	15.3	14.6	14.3	15.2	15.2	14.7	14.8	14.6	15.0	14.7	15.0	14.9	14.8	15.1	15.0
66 <i>E. maclovinus</i>	14.0	14.2	14.3	14.1	14.1	14.1	14.2	14.1	13.4	13.2	13.9	13.6	13.6	13.5	13.6	13.5	13.8	13.8	14.2	13.7	13.9	13.7

Продолжение таблицы А.19

Вид	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60	61	62	63	64	65
1 <i>L. brevicaudus</i> (32)																					
2 <i>L. raridens</i> (202)																					
3 <i>L. knipowitschi</i> (221)																					
4 <i>L. fulvus</i> (66)																					
5 <i>L. schmidtii</i> (910)																					
6 <i>L. nigrocaudatus</i> (533)																					
7 <i>B. soldatovi</i> (393)																					
8 <i>B. microcephalus</i> (538)																					
9 <i>A. hollandi</i> (861)																					
10 <i>P. albonotata</i> (615)																					
11 <i>L. endemoscotus</i> (1469)																					
12 <i>H. middendorffii</i> (1437)																					
13 <i>H. semisquamata</i> (1689)																					
14 <i>M. skopetsi</i> (14)																					
15 <i>B. ornata</i> (1331)																					
16 <i>G. ochotensis</i> (725)																					
17 <i>K. multispinosa</i> (1640)																					
18 <i>K. notabilis</i> (1642)																					
19 <i>Z. elongatus</i> (12)																					
20 <i>Z. fedorovi</i> (348)																					
21 <i>Z. viviparus</i> (493)																					
22 <i>Z. andriashevi</i> (1171)																					
23 <i>Z. americanus</i> (1340)																					
24 <i>Z. gillii</i> (1192)																					
25 <i>L. regani</i> (1323)																					
26 <i>N. pulcher</i> (1187)																					
27 <i>N. pulcher</i> (1373)																					
28 <i>A. lupus</i> (1384)																					
29 <i>A. corallinus</i> (1652)																					
30 <i>L. pumilus</i> (1375)																					
31 <i>E. praecisus</i> (704)																					
32 <i>E. hexagrammus</i> (1197)																					
33 <i>S. punctatus</i> (1117)																					
34 <i>S. ochriamkini</i> (1441)																					
35 <i>S. nozawai</i> (1430)																					
36 <i>S. grigorjewi</i> (1366)																					
37 <i>S. nevelskoi</i> (1157)																					
38 <i>S. nana</i> (1681)																					
39 <i>A. gallinus</i> (1457)																					
40 <i>A. insignis</i> (1482)																					
41 <i>A. alectrolophus</i> (318)																					
42 <i>P. tarasovi</i> (1686)																					
43 <i>C. japonicus</i> (1155)																					
44 <i>B. lysimus</i> (1633)																					
45 <i>A. mackayi</i> (1420)																					
46 <i>A. medius</i> (1160)	3.6																				
47 <i>L. longirostris</i> (954)	3.5	3.0																			
48 <i>X. longipterus</i> (1680)	3.9	3.8	3.7																		
49 <i>O. ocellatus</i> (1097)	6.2	5.9	5.8	5.6																	
50 <i>O. tenuis</i> (1145)	6.5	6.1	6.1	6.0	1.2																
51 <i>O. zonope</i> (1151)	5.9	6.0	5.7	5.8	2.6	2.7															
52 <i>A. variegata</i> (1465)	5.6	5.6	5.4	5.5	3.9	3.9	3.9														
53 <i>P. dybowskii</i> (1314)	5.6	5.5	5.6	5.1	3.8	4.1	3.7	3.3													
54 <i>X. atropurpureus</i> (1483)	6.0	6.0	6.1	5.6	6.3	6.3	6.2	6.3	6.2												
55 <i>R. dolichogaster</i> (1458)	6.8	6.5	6.9	6.6	6.6	6.8	6.6	6.1	6.2	6.8											
56 <i>P. picta</i> (1281)	6.2	6.0	6.2	6.2	5.8	6.2	6.1	5.4	5.6	6.7	5.2										
57 <i>P. goodei</i> (1186)	5.8	6.0	5.9	5.8	6.0	6.2	6.0	5.6	5.7	6.7	6.3	5.3									
58 <i>Z. silenus</i> (1185)	5.4	5.0	5.4	5.0	5.8	6.0	5.5	5.4	5.4	5.9	6.4	6.0	6.2								
59 <i>C. bergi</i> (1466)	5.1	5.5	5.1	5.0	6.0	6.0	5.9	5.3	5.4	6.1	6.6	6.0	5.9	4.8							
60 <i>C. bergi</i> (1467)	5.1	5.4	5.0	4.9	5.8	6.0	5.8	5.1	5.3	6.1	6.6	6.0	5.8	4.7	0.3						
61 <i>C. bergi</i> (1468)	5.1	5.5	5.1	5.0	6.0	6.0	5.9	5.3	5.4	6.1	6.6	6.0	5.9	4.8	0	0.3					
62 <i>D. burgeri</i> (1492)	6.6	7.1	6.7	6.4	6.6	6.9	6.3	6.4	6.5	6.8	6.9	7.0	7.1	6.8	6.6	6.7	6.6				
63 <i>B. leurolepis</i> (1200)	6.1	6.5	6.1	6.3	6.4	6.5	6.0	6.2	6.0	6.9	7.4	7.0	6.9	6.4	6.0	5.9	6.0	7.2			
64 <i>B. derjugini</i> (331)	6.2	6.6	6.2	6.3	6.4	6.6	6.2	6.3	6.3	6.9	7.2	6.9	6.8	6.3	6.0	5.9	6.0	7.1	1.1		
65 <i>T. trachurus</i>	14.8	14.7	14.8	14.6	14.8	14.7	14.2	14.5	14.6	14.8	15.2	14.7	15.3	14.6	14.6	14.5	14.6	14.9	14.4	14.5	
66 <i>E. maclovinus</i>	13.8	13.8	14.0	13.6	14.0	14.2	13.8	13.6	13.8	14.0	14.6	14.4	14.1	14.1	13.6	13.6	13.6	14.1	13.4	13.6	15.7

Таблица А.20. Значения р-дистанций (в %) между нуклеотидными последовательностями генов COI, цитохрома b, 16S рРНК мтДНК (ниже диагонали) и RNF213, родопсина, RAG1 яДНК (выше диагонали) таксонов подотряда Zoarcoidei. Прочерки - отсутствие данных

Вид	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
1 <i>L. brevicaudus</i> (32)		0.5	0.4	0.8	1.1	1.2	0.9	1.2	1.1	1.2	1.0	1.9	1.8	1.9	2.2	2.0	1.8	1.9
2 <i>L. raridens</i> (202)	2.4		0.5	0.7	1.0	1.1	0.8	1.1	0.9	1.1	0.9	2.0	1.8	1.9	2.1	2.0	1.8	2.0
3 <i>L. knipowitschi</i> (221)	0.5	2.5		0.6	0.9	1.0	0.7	1.1	0.8	1.0	0.8	1.6	1.5	1.6	1.8	1.7	1.6	1.7
4 <i>L. fulvus</i> (66)	3.8	3.2	3.8		0.7	0.8	0.6	0.8	0.8	1.0	0.6	1.8	1.7	1.8	1.9	1.8	1.7	1.8
5 <i>L. schmidtii</i> (910)	6.2	6.4	6.0	6.3		0.2	0.6	0.3	0.9	1.2	0.9	2.0	1.9	2.0	2.2	2.0	1.8	2.0
6 <i>L. nigrocaudatus</i> (533)	6.8	6.6	6.7	6.9	4.6		0.7	0.4	0.9	1.3	1.0	2.1	2.0	2.0	2.2	2.1	1.9	2.1
7 <i>B. soldatovi</i> (393)	4.8	4.7	4.8	5.1	5.6	6.0		0.8	0.3	1.0	0.8	2.0	1.8	1.9	2.2	1.9	1.7	1.9
8 <i>B. microcephalus</i> (538)	5.8	5.3	5.8	5.9	4.7	5.1	5.2		1.0	1.3	0.9	2.1	2.0	2.1	2.3	2.0	1.8	2.0
9 <i>A. hollandi</i> (861)	5.4	5.1	5.0	5.4	5.5	5.4	4.1	4.8		1.1	0.9	2.1	2.0	2.1	2.3	2.1	1.9	2.0
10 <i>P. albonotata</i> (615)	6.6	6.5	6.6	6.5	7.3	7.9	6.3	6.8	6.8		1.0	2.0	1.9	2.0	2.3	1.8	1.7	1.8
11 <i>L. endemoscotus</i> (1469)	5.2	4.8	5.1	5.3	5.1	5.8	4.4	4.4	4.9	6.4		1.8	1.7	1.7	1.9	1.8	1.5	1.7
12 <i>H. middendorffii</i> (1437)	9.5	9.6	9.6	8.7	9.9	10.4	9.4	10.1	9.2	9.1	9.5		0.1	0.1	0.8	1.2	1.0	1.2
13 <i>H. semisquamata</i> (1689)	9.5	9.5	9.5	8.8	9.8	10.5	9.4	10.1	9.2	8.9	9.6	1.2		0.1	0.7	1.1	0.9	1.1
14 <i>M. skopetsi</i> (14)	9.2	9.3	9.2	8.4	9.7	10.1	9.4	9.9	9.1	8.8	9.3	3.8	3.9		0.8	1.1	1.0	1.1
15 <i>B. ornata</i> (1331)	9.8	9.5	9.7	9.5	10.2	10.4	10.2	10.1	9.7	9.4	9.6	6.8	6.7	6.3		1.4	1.2	1.4
16 <i>G. ochotensis</i> (725)	9.6	9.5	9.7	9.6	10.0	10.9	9.7	9.6	10.0	8.9	9.9	9.0	8.6	8.7	7.8		0.6	0.9
17 <i>K. multispinosa</i> (1640)	10.6	10.1	10.6	9.9	10.5	11.3	10.2	10.1	10.3	9.1	10.1	8.9	8.5	8.9	8.4	5.3		0.2
18 <i>K. notabilis</i> (1642)	10.3	9.8	10.4	9.7	10.2	10.7	10.1	9.5	9.7	8.8	10.0	9.2	9.0	8.9	8.4	5.1	3.7	
19 <i>Z. elongatus</i> (12)	9.6	9.7	9.3	9.6	10.4	10.4	10.1	9.9	10.1	8.6	9.7	10.0	9.8	9.5	9.8	10.0	10.8	10.1
20 <i>Z. fedorovi</i> (348)	9.8	9.8	9.7	9.6	10.4	10.9	10.2	9.8	10.0	8.5	9.5	9.6	9.7	9.3	9.8	9.8	10.7	10.4
21 <i>Z. viviparus</i> (493)	9.9	9.8	9.7	9.8	10.4	10.9	10.3	9.8	10.2	8.4	9.8	9.8	10.0	9.6	9.8	10.2	10.9	10.4
22 <i>Z. andriashevi</i> (1171)	9.6	9.3	9.4	9.3	10.0	10.1	9.7	9.2	9.6	7.9	9.3	9.4	9.3	9.3	9.2	9.5	10.1	9.6
23 <i>Z. americanus</i> (1340)	9.6	9.3	9.5	9.3	10.2	10.2	10.1	9.8	9.9	8.4	9.3	9.6	9.7	9.7	9.7	9.8	10.0	10.1
24 <i>Z. gillii</i> (1192)	10.4	9.8	10.2	10.4	11.3	11.4	10.4	10.7	10.4	9.4	10.0	10.5	10.6	10.4	10.0	10.5	11.1	10.7
25 <i>L. regani</i> (1323)	9.0	8.4	8.8	8.4	9.2	9.7	8.6	8.3	9.1	7.5	7.7	9.4	9.5	9.2	9.4	8.7	9.0	8.7
26 <i>N. pulcher</i> (1187)	10.8	10.7	10.7	10.7	11.4	12.0	10.8	10.8	11.2	10.8	10.6	10.8	10.7	11.0	10.1	11.0	11.8	11.0
27 <i>N. pulcher</i> (1373)	10.6	10.7	10.6	10.5	11.4	12.0	10.8	10.7	11.1	10.7	10.6	10.9	10.7	11.1	10.1	10.9	11.9	11.1
28 <i>A. lupus</i> (1384)	9.0	8.7	9.0	8.8	10.2	10.6	10.0	9.7	10.1	8.9	9.5	9.9	9.7	9.5	9.6	8.5	9.3	9.1
29 <i>A. orientalis</i> (323)	9.4	9.5	9.3	9.5	9.9	10.4	10.0	10.0	10.5	8.9	9.7	9.8	9.4	9.2	9.5	8.5	9.2	9.1
30 <i>A. corallinus</i> (1652)	12.4	12.3	12.5	12.2	12.5	13.1	12.3	12.3	12.2	11.9	11.6	12.2	12.2	11.4	11.5	11.4	12.0	11.6
31 <i>L. pumilus</i> (1375)	11.3	10.9	11.2	10.9	12.0	11.8	11.7	11.4	11.3	10.9	11.5	11.6	11.4	11.1	11.1	10.9	11.4	11.3
32 <i>E. praecisus</i> (704)	12.8	12.4	12.8	12.1	13.3	13.3	12.6	13.1	12.6	11.5	12.6	12.7	12.7	12.2	11.8	11.3	11.9	12.0
33 <i>E. hexagrammus</i> (1197)	13.4	13.3	13.1	12.7	13.9	14.3	13.5	14.0	13.5	12.8	13.8	13.5	13.7	13.7	13.2	12.8	13.6	13.5
34 <i>S. punctatus</i> (1117)	12.8	12.4	12.6	12.3	13.9	13.8	13.0	13.5	13.6	12.8	13.0	13.4	13.5	12.9	12.5	12.7	12.5	12.7
35 <i>S. ochriamkini</i> (1441)	13.2	13.0	13.0	12.8	14.0	13.9	12.6	13.5	13.7	13.0	13.2	13.5	13.3	12.9	12.8	12.4	12.6	13.0
36 <i>S. nozawai</i> (1430)	11.6	11.4	11.7	11.0	13.0	13.0	12.1	12.9	12.2	11.4	12.2	12.1	12.1	11.4	11.6	11.3	12.4	11.6
37 <i>S. grigorjewi</i> (1366)	11.7	11.4	11.7	11.1	12.9	12.8	12.1	12.8	12.2	11.4	12.0	12.0	12.1	11.3	11.6	11.3	12.4	11.6
38 <i>S. nevelskoi</i> (1157)	11.9	11.9	11.7	11.7	13.0	13.2	12.9	13.0	12.3	11.5	12.6	12.0	11.9	11.6	11.1	12.0	12.4	12.0
39 <i>S. nana</i> (1681)	12.5	11.9	12.3	11.8	13.3	13.1	12.6	12.8	12.8	11.8	12.4	13.0	12.9	12.7	11.9	12.0	12.9	12.4
40 <i>A. gallinus</i> (1457)	13.2	13.1	13.0	12.7	14.0	14.6	13.4	13.3	13.5	12.4	13.1	13.4	13.4	12.9	12.2	12.3	13.3	13.2
41 <i>A. insignis</i> (1482)	13.1	12.8	13.0	12.9	13.5	14.4	13.2	13.6	13.2	12.2	13.3	13.7	13.4	12.3	12.1	12.0	13.0	12.3
42 <i>A. alectrolophus</i> (318)	13.1	12.8	13.0	12.8	14.3	14.3	12.6	13.6	13.2	12.7	13.3	13.5	13.2	12.6	12.2	12.3	13.1	13.4
43 <i>P. tarasovi</i> (1686)	12.4	12.5	12.2	12.2	13.9	13.9	12.9	13.5	13.2	12.6	13.2	12.9	12.9	12.2	12.0	11.6	12.7	12.0
44 <i>C. japonicus</i> (1155)	14.1	13.4	14.2	13.3	14.8	14.7	13.9	14.5	14.4	12.9	14.4	13.7	13.7	13.8	13.0	12.9	13.0	12.8
45 <i>B. lysimus</i> (1633)	13.4	13.1	13.2	13.1	13.8	14.2	13.4	13.4	13.5	12.4	13.3	12.9	13.0	12.8	12.2	11.6	11.6	11.8
46 <i>A. mackayi</i> (1420)	12.1	12.2	11.8	11.8	12.7	12.9	12.4	12.8	12.4	11.0	12.0	11.8	11.9	11.3	11.3	11.7	12.0	11.5
47 <i>A. medius</i> (1160)	11.5	11.9	11.3	11.6	13.2	13.1	12.5	12.7	12.2	11.3	12.0	11.9	11.7	11.4	10.6	10.6	11.8	11.3
48 <i>L. longirostris</i> (954)	11.5	11.6	11.2	11.0	12.7	12.1	11.8	11.9	11.6	10.7	11.3	11.6	11.4	11.2	11.0	10.9	12.2	11.9
49 <i>L. sagitta</i> (328)	10.4	10.5	10.2	10.9	12.0	11.5	11.2	11.1	11.4	10.4	10.8	11.0	10.8	10.5	10.6	10.1	11.2	10.9
50 <i>L. maculatus</i> (850)	11.9	11.9	11.8	11.9	12.9	13.5	12.8	13.0	12.6	11.7	11.9	12.4	12.2	12.0	11.6	11.2	12.4	12.1
51 <i>X. longipterus</i> (1680)	11.7	11.6	11.6	11.3	12.3	12.4	11.7	11.8	11.6	10.6	11.2	11.3	10.9	10.0	10.2	10.2	10.9	10.9
52 <i>O. ocellatus</i> (1097)	12.4	12.0	12.2	12.4	13.4	13.0	12.5	13.2	12.7	11.8	12.7	13.0	12.7	12.6	12.1	11.9	12.6	12.7
53 <i>O. tenuis</i> (1145)	13.0	12.8	12.8	12.8	14.0	13.7	13.1	13.6	13.2	12.2	13.2	13.4	13.1	13.3	12.9	12.6	13.2	13.4
54 <i>O. zonope</i> (1151)	12.5	12.5	12.4	12.5	13.8	13.6	12.8	13.6	12.9	12.3	13.0	12.7	12.5	12.2	12.7	12.2	13.3	13.1
55 <i>A. variegata</i> (1465)	12.5	12.4	12.3	12.0	13.8	13.9	12.8	13.6	12.6	12.3	12.8	13.2	13.0	12.7	12.2	11.7	12.5	12.6
56 <i>P. dybowskii</i> (1314)	12.0	11.9	11.8	11.7	12.7	13.0	12.3	12.6	11.9	11.3	12.2	12.0	11.8	11.7	11.7	11.1	12.4	12.2
57 <i>X. atropurpureus</i> (1483)	12.6	12.2	12.5	12.5	13.4	13.5	12.9	13.4	12.7	12.3	12.6	12.0	12.0	11.2	11.2	12.2	11.9	12.5
58 <i>R. dolichogaster</i> (1458)	13.8	14.0	14.0	13.8	15.1	15.4	14.5	14.8	14.9	13.8	14.5	14.4	14.2	14.1	13.5	13.3	13.7	13.3
59 <i>P. picta</i> (1281)	13.4	13.4	13.4	13.1	14.1	14.3	13.2	14.2	13.9	12.3	13.7	13.4	13.4	12.6	12.2	11.8	12.8	12.5
60 <i>A. flavidus</i> (1476)	12.1	12.2	12.0	11.9	14.0	13.6	12.9	13.4	13.1	12.4	12.6	12.5	12.6	12.2	11.8	11.4	12.1	12.0
61 <i>X. fucorum</i> (1477)	13.2	12.9	13.4	12.9	14.4	14.5	13.4	14.0	14.3	12.4	13.6	12.5	12.9	12.7	12.9	13.0	13.3	13.5
62 <i>P. goodei</i> (1186)	12.0	12.2	12.2	12.2	12.7	13.1	12.5	12.5	12.3	11.4	11.7	12.2	12.2	11.2	11.4	11.0	11.7	11.2
63 <i>Z. silenus</i> (1185)	12.1	12.1	12.1	12.0	13.3	13.5	13.2	12.6	12.9	11.9	12.3	12.7	12.6	11.9	11.5	11.3	12.4	11.4
64 <i>C. bergi</i> (1466)	12.4	12.5	12.2	12.1	13.3	13.6	12.5	13.0	12.8	11.1	12.3	12.3	12.0	11.6	11.2	11.8	12.0	11.8
65 <i>C. bergi</i> (1467)	12.4	12.3	12.1	11.8	13.2	13.3	12.3	12.9	12.6	11.1	12.1	12.0	11.8	11.3	11.1	11.7	11.6	11.6
66 <i>C. bergi</i> (1468)	12.4	12.5	12.2	12.1	13.3	13.6	12.5	13.0	12.8	11.1	12.3	12.3	12.0	11.6	11.2	11.8	12.0	11.8
67 <i>D. burgeri</i> (1492)	12.9	12.8	13.2	13.1	14.0	14.3	12.9	13.4</										

Продолжение таблицы А.20

	Вид	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36
1	<i>L. brevicaudus</i> (32)	2.1	2.1	2.1	2.2	1.9	2.3	1.8	2.3	2.3	1.9	—	2.7	2.7	2.4	2.9	3.7	3.1	2.3
2	<i>L. raridens</i> (202)	2.0	2.0	2.0	2.1	1.8	2.3	1.8	2.3	2.4	2.0	—	2.8	2.7	2.4	2.9	3.7	3.2	2.4
3	<i>L. knipowitschi</i> (221)	1.8	1.8	1.8	1.9	1.6	2.0	1.5	2.0	2.0	1.7	—	2.5	2.5	2.2	2.7	3.4	2.9	2.1
4	<i>L. fulvus</i> (66)	1.9	1.9	1.8	2.0	1.6	2.1	1.6	2.1	2.1	1.7	—	2.6	2.5	2.3	2.6	3.5	2.9	2.1
5	<i>L. schmidt</i> (910)	2.1	2.1	2.1	2.2	1.9	2.3	1.8	2.3	2.3	2.0	—	2.7	2.8	2.6	2.9	3.7	3.1	2.5
6	<i>L. nigrocaudatus</i> (533)	2.2	2.2	2.1	2.3	1.9	2.4	1.8	2.4	2.4	2.0	—	2.8	2.9	2.7	3.0	3.8	3.2	2.6
7	<i>B. soldatovi</i> (393)	2.0	2.0	2.0	2.1	1.7	2.3	1.8	2.2	2.3	1.9	—	2.7	2.7	2.4	2.8	3.6	3.1	2.4
8	<i>B. microcephalus</i> (538)	2.2	2.1	2.1	2.2	1.9	2.4	1.8	2.3	2.3	2.0	—	2.6	2.8	2.5	2.9	3.7	3.1	2.5
9	<i>A. hollandi</i> (861)	2.1	2.1	2.1	2.2	1.9	2.4	1.9	2.4	2.5	2.0	—	2.8	2.8	2.5	2.9	3.8	3.2	2.6
10	<i>P. albonotata</i> (615)	2.1	2.2	2.1	2.3	2.0	2.3	1.7	2.3	2.4	1.9	—	2.7	2.6	2.4	2.9	3.6	3.1	2.5
11	<i>L. endemoscotus</i> (1469)	2.0	2.0	1.9	2.1	1.7	2.2	1.5	2.0	2.0	1.8	—	2.5	2.5	2.2	2.5	3.4	2.8	2.2
12	<i>H. middendorffii</i> (1437)	1.6	1.6	1.6	1.7	1.5	1.8	1.4	1.8	1.8	1.4	—	2.2	2.0	2.2	2.5	3.0	2.5	2.3
13	<i>H. semisquamata</i> (1689)	1.5	1.5	1.5	1.6	1.4	1.7	1.3	1.7	1.7	1.2	—	2.1	1.8	2.1	2.3	2.9	2.4	2.2
14	<i>M. skopetsi</i> (14)	1.6	1.5	1.5	1.7	1.4	1.8	1.4	1.8	1.8	1.3	—	2.2	1.9	2.2	2.4	3.0	2.5	2.3
15	<i>B. ornata</i> (1331)	1.8	1.7	1.7	1.9	1.5	1.9	1.7	2.2	2.2	1.5	—	2.4	2.2	2.4	2.5	3.2	2.8	2.5
16	<i>G. ochotensis</i> (725)	1.8	1.7	1.8	1.9	1.7	1.9	1.5	1.8	1.9	1.3	—	2.1	2.0	2.1	2.4	3.1	2.6	2.3
17	<i>K. multispinosa</i> (1640)	1.7	1.6	1.7	1.7	1.5	1.8	1.2	1.8	1.9	1.1	—	2.0	1.8	2.1	2.2	3.0	2.5	2.2
18	<i>K. notabilis</i> (1642)	1.8	1.7	1.8	1.9	1.6	2.0	1.3	2.0	2.0	1.2	—	2.0	1.9	2.2	2.4	3.1	2.7	2.3
19	<i>Z. elongatus</i> (12)		0.2	0	0.3	0.6	0.9	1.7	2.2	2.3	1.7	—	2.5	2.3	2.5	2.5	3.2	2.7	2.6
20	<i>Z. fedorovi</i> (348)	1.6		0.1	0.1	0.6	0.9	1.7	2.1	2.2	1.6	—	2.5	2.3	2.4	2.4	3.1	2.7	2.5
21	<i>Z. viviparus</i> (493)	2.0	0.9		0.2	0.6	0.9	1.7	2.2	2.2	1.6	—	2.5	2.3	2.5	2.5	3.1	2.7	2.5
22	<i>Z. andriashevi</i> (1171)	1.8	1.9	2.2		0.7	1.0	1.8	2.3	2.3	1.7	—	2.6	2.4	2.5	2.5	3.2	2.8	2.6
23	<i>Z. americanus</i> (1340)	4.8	4.5	4.8	4.0		0.9	1.4	2.1	2.1	1.4	—	2.3	2.3	2.4	2.5	3.1	2.7	2.4
24	<i>Z. gillii</i> (1192)	6.8	7.3	7.5	6.7	7.7		1.9	2.5	2.6	1.8	—	2.8	2.7	2.8	2.9	3.5	3.1	2.8
25	<i>L. regani</i> (1323)	8.4	9.1	9.2	8.8	9.2	9.8		1.9	1.9	1.2	—	1.9	2.0	2.3	2.5	3.1	2.6	2.2
26	<i>N. pulcher</i> (1187)	10.8	10.3	10.2	10.3	10.9	10.7	11.5		0.1	1.7	—	2.3	2.1	2.0	2.3	3.0	2.4	2.3
27	<i>N. pulcher</i> (1373)	10.8	10.3	10.2	10.3	10.9	10.7	11.6	0.1		1.8	—	2.4	2.2	2.1	2.4	3.0	2.5	2.4
28	<i>A. lupus</i> (1384)	9.9	10.1	10.0	9.3	9.8	10.3	9.0	10.1	10.1		—	1.8	1.7	2.0	2.3	2.8	2.4	2.1
29	<i>A. orientalis</i> (323)	9.8	10.6	10.6	9.6	9.9	9.5	8.6	10.1	10.1	4.3		—	—	—	—	—	—	—
30	<i>A. corallinus</i> (1652)	12.5	12.6	12.9	12.1	12.4	12.7	12.3	12.1	12.1	11.1	11.1		1.4	2.5	2.7	3.3	2.7	2.6
31	<i>L. pumilus</i> (1375)	11.6	11.4	11.5	11.4	11.4	11.3	11.6	11.5	11.4	10.6	10.4	11.3		2.5	2.3	2.9	2.5	2.6
32	<i>E. praecisus</i> (704)	12.2	12.3	12.4	12.0	11.5	12.3	11.7	12.2	12.3	10.6	10.3	12.0	11.8		1.8	2.8	2.2	1.7
33	<i>E. hexagrammus</i> (1197)	13.2	13.4	13.4	13.0	13.0	13.8	13.4	12.9	13.0	11.3	11.4	13.1	12.5	9.9		2.7	2.3	2.4
34	<i>S. punctatus</i> (1117)	12.4	12.4	12.4	12.1	12.4	12.6	12.3	12.7	12.8	10.9	10.4	13.2	12.5	9.5	11.0		1.1	3.2
35	<i>S. ochriamkini</i> (1441)	12.5	12.4	12.4	12.3	12.4	12.9	12.7	12.4	12.4	10.8	10.5	13.4	12.8	9.5	11.1	4.8		2.7
36	<i>S. nozawai</i> (1430)	11.6	12.0	12.3	11.3	11.6	11.5	12.0	11.5	11.4	9.8	9.9	12.5	12.3	8.3	10.1	10.3	10.1	
37	<i>S. grigorjewi</i> (1366)	11.4	11.7	11.9	11.0	11.4	11.3	11.9	11.4	11.5	9.8	9.8	12.4	12.2	8.3	10.1	10.4	10.1	0.4
38	<i>S. nevelskoi</i> (1157)	12.0	12.3	12.1	11.7	11.6	12.1	12.1	12.1	12.2	10.4	10.3	11.8	11.7	8.1	10.2	9.6	9.7	8.3
39	<i>S. nana</i> (1681)	12.5	12.5	12.5	11.5	11.7	12.6	12.6	11.9	11.9	10.7	11.4	12.3	12.0	9.8	10.2	10.4	10.6	9.5
40	<i>A. gallinus</i> (1457)	12.7	12.7	12.8	12.4	12.2	12.5	12.5	12.8	12.7	10.9	11.1	12.8	12.8	10.4	9.8	10.9	10.2	9.9
41	<i>A. insignis</i> (1482)	11.7	11.9	12.2	11.9	12.2	12.2	12.2	12.6	12.5	11.6	11.0	12.8	12.4	11.0	10.4	11.1	11.3	9.5
42	<i>A. alectrolophus</i> (318)	13.1	13.1	13.4	12.9	13.1	12.8	13.3	12.8	12.8	11.9	10.7	13.0	12.9	10.6	11.5	10.9	10.5	10.8
43	<i>P. tarasovi</i> (1686)	12.8	12.6	12.6	12.4	12.1	13.0	12.5	12.1	12.1	10.8	10.9	12.6	12.3	9.8	11.1	10.8	10.6	10.2
44	<i>C. japonicus</i> (1155)	13.2	13.3	13.0	12.8	12.3	13.2	13.1	13.2	13.3	11.1	11.3	13.2	12.7	10.4	11.4	11.1	11.6	10.2
45	<i>B. lysimus</i> (1633)	12.8	12.5	12.4	12.3	12.0	13.6	12.4	12.8	12.9	11.1	11.0	12.7	12.3	9.4	11.6	10.5	10.4	10.7
46	<i>A. mackayi</i> (1420)	11.9	12.0	12.3	11.8	12.5	12.4	11.9	12.0	12.1	9.8	9.8	12.2	12.1	10.7	10.8	10.5	10.9	10.3
47	<i>A. medius</i> (1160)	11.4	11.6	12.0	11.2	11.2	11.4	11.7	11.8	11.8	9.8	9.6	11.6	12.2	10.8	11.4	11.2	11.4	10.0
48	<i>L. longirostris</i> (954)	10.8	11.0	11.1	10.6	11.3	11.7	11.3	11.6	11.7	9.6	9.8	11.8	11.7	10.3	10.4	10.3	10.3	9.4
49	<i>L. sagitta</i> (328)	10.7	10.9	11.1	10.7	11.0	11.7	10.6	11.2	11.3	8.7	8.8	11.2	11.2	10.1	10.3	9.7	9.8	9.8
50	<i>L. maculatus</i> (850)	11.4	11.7	11.9	11.7	11.9	11.7	12.0	12.1	12.2	10.9	9.7	12.6	12.5	10.8	11.0	11.4	11.5	10.0
51	<i>X. longipterus</i> (1680)	11.0	11.1	11.6	10.8	11.3	11.5	11.1	11.0	10.9	9.5	9.3	10.9	11.3	10.6	11.2	10.7	11.2	9.5
52	<i>O. ocellatus</i> (1097)	11.8	11.8	11.6	11.5	11.9	12.7	11.9	12.7	12.7	11.7	11.7	13.9	12.8	10.1	11.1	11.2	10.9	10.8
53	<i>O. tenuis</i> (1145)	12.5	12.5	12.2	12.1	12.7	13.1	12.5	13.0	13.0	12.2	12.2	14.6	13.4	10.6	11.5	11.7	11.3	11.2
54	<i>O. zonope</i> (1151)	12.1	12.1	12.1	12.0	12.1	12.6	12.3	12.1	12.2	11.8	11.7	13.7	13.3	10.7	10.8	12.5	11.8	10.9
55	<i>A. variegata</i> (1465)	12.0	12.0	12.1	11.9	12.5	12.1	12.7	11.3	11.3	11.7	11.3	13.6	12.3	10.5	11.6	10.6	10.5	10.3
56	<i>P. dybowskii</i> (1314)	11.4	11.0	11.4	10.9	11.7	11.6	12.3	10.9	10.9	10.7	10.1	12.7	11.9	10.2	11.6	11.4	10.9	10.5
57	<i>X. atropurpureus</i> (1483)	12.1	12.1	12.5	11.9	11.5	13.1	11.5	12.5	12.6	10.6	10.8	13.1	12.6	9.3	11.5	11.1	11.0	9.5
58	<i>R. dolichogaster</i> (1458)	13.8	13.8	14.0	13.5	13.6	14.2	14.6	12.8	12.9	12.9	12.6	14.7	13.9	12.6	14.0	12.9	13.4	12.4
59	<i>P. picta</i> (1281)	13.2	12.8	13.0	12.3	12.8	13.5	13.2	13.1	13.1	12.4	11.3	13.9	13.3	12.2	13.0	12.9	12.8	12.1
60	<i>A. flavidus</i> (1476)	12.4	12.5	12.8	11.9	12.2	12.5	12.3	11.8	11.8	10.8	9.9	13.0	12.4	10.7	11.8	11.3	11.4	10.9
61	<i>X. fucorum</i> (1477)	13.1	13.2	13.2	12.6	12.9	13.2	13.0	13.5	13.5	11.4	11.2	13.2	12.6	11.1	11.6	10.6	11.1	11.4
62	<i>P. goodei</i> (1186)	11.7	11.6	11.9	11.5	11.8	12.2	11.9	12.8	12.8	11.0	10.9	12.3	12.5	12.2	12.7	12.6	12.4	11.0
63	<i>Z. silen</i> (1185)	12.3	12.1	12.5	12.1	11.6	12.2	12.0	11.1	11.1	10.5	9.9	12.6	12.5	10.3	11.1	11.0	11.1	9.7
64	<i>C. bergi</i> (1466)	11.2	11.5	11.6	10.9	11.4	11.6	11.9	11.6	11.6	10.5	9.8	12.6	12.2	10.5	11.1	11.0	10.7	9.9
65	<i>C. bergi</i> (1467)	11.1	11.3	11.5	10.8	11.2	11.5	11.8	11.4	11.5	10.5	9.9	12.5	12.0	10.1	11.0	10.5	10.3	9.6
66	<i>C. bergi</i> (1468)	11.2	11.5	11.6	10.9	11.4	11.6	11.9	11.6	11.6	10.5	9.8	12.6	12.2	10.5	11.1	11.0	10.7	9.9
67	<i>D. burgeri</i> (1492)	13.4	13.3	13.3	13.1	13.9	13.9	13.5	12.7	12.8	12.3	12.0	14.4	13.5	11.7	13.1			

Продолжение таблицы А.20

	Вид	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54
1	<i>L. brevicaudus</i> (32)	2.4	2.3	2.8	2.5	2.6	2.7	2.5	3.1	2.7	2.6	2.2	2.3	—	—	2.3	2.4	2.4	2.4
2	<i>L. raridens</i> (202)	2.5	2.3	2.9	2.5	2.6	2.7	2.6	3.1	2.7	2.6	2.2	2.3	—	—	2.3	2.4	2.5	2.5
3	<i>L. knipowitschi</i> (221)	2.2	2.1	2.6	2.2	2.3	2.4	2.3	2.8	2.4	2.3	1.9	2.1	—	—	2.0	2.1	2.2	2.2
4	<i>L. fulvus</i> (66)	2.3	2.0	2.5	2.3	2.5	2.5	2.4	2.9	2.4	2.4	2.0	2.1	—	—	2.1	2.2	2.3	2.3
5	<i>L. schmidtii</i> (910)	2.6	2.3	2.9	2.4	2.7	2.6	2.6	3.1	2.7	2.7	2.3	2.3	—	—	2.3	2.4	2.5	2.4
6	<i>L. nigrocaudatus</i> (533)	2.7	2.4	2.9	2.5	2.8	2.7	2.7	3.2	2.8	2.8	2.3	2.4	—	—	2.4	2.4	2.5	2.5
7	<i>B. soldatovi</i> (393)	2.5	2.3	2.8	2.5	2.6	2.6	2.6	2.9	2.6	2.6	2.1	2.2	—	—	2.1	2.3	2.4	2.4
8	<i>B. microcephalus</i> (538)	2.5	2.3	2.9	2.5	2.7	2.7	2.6	3.2	2.7	2.7	2.2	2.3	—	—	2.3	2.4	2.5	2.5
9	<i>A. hollandi</i> (861)	2.7	2.4	2.9	2.6	2.8	2.8	2.7	3.1	2.7	2.7	2.3	2.3	—	—	2.3	2.5	2.6	2.5
10	<i>P. albonotata</i> (615)	2.6	2.3	2.8	2.5	2.6	2.8	2.6	3.0	2.6	2.6	2.1	2.3	—	—	2.2	2.5	2.6	2.5
11	<i>L. endemoscotus</i> (1469)	2.2	2.0	2.6	2.3	2.3	2.5	2.3	2.8	2.4	2.4	1.9	2.0	—	—	1.9	2.3	2.3	2.3
12	<i>H. middendorffii</i> (1437)	2.2	2.1	2.4	2.2	2.2	2.3	2.2	2.4	2.4	2.3	2.2	2.4	—	—	2.1	1.9	2.0	2.0
13	<i>H. semisquamata</i> (1689)	2.1	2.0	2.3	2.0	2.1	2.1	2.0	2.3	2.2	2.2	2.1	2.3	—	—	2.0	1.8	1.9	1.8
14	<i>M. skopetsi</i> (14)	2.1	2.1	2.3	2.1	2.2	2.2	2.1	2.4	2.3	2.3	2.1	2.4	—	—	2.0	1.9	2.0	1.9
15	<i>B. ornata</i> (1331)	2.3	2.3	2.4	2.4	2.5	2.4	2.4	2.8	2.5	2.5	2.4	2.7	—	—	2.4	2.1	2.2	2.1
16	<i>G. ochotensis</i> (725)	2.4	2.1	2.5	2.2	2.3	2.4	2.2	2.6	2.3	2.4	2.1	2.3	—	—	2.1	2.1	2.2	2.1
17	<i>K. multispinosa</i> (1640)	2.2	2.1	2.3	2.0	2.2	2.2	2.1	2.5	2.1	2.3	2.0	2.1	—	—	1.9	1.9	2.0	2.0
18	<i>K. notabilis</i> (1642)	2.3	2.2	2.4	2.2	2.3	2.4	2.3	2.6	2.2	2.4	2.1	2.3	—	—	2.0	2.1	2.1	2.1
19	<i>Z. elongatus</i> (12)	2.4	2.5	2.5	2.4	2.4	2.5	2.4	2.8	2.5	2.4	2.4	2.6	—	—	2.3	2.1	2.3	2.2
20	<i>Z. fedorovi</i> (348)	2.4	2.4	2.4	2.3	2.3	2.4	2.3	2.7	2.5	2.4	2.4	2.6	—	—	2.3	2.1	2.2	2.1
21	<i>Z. viviparus</i> (493)	2.4	2.4	2.4	2.4	2.4	2.4	2.4	2.8	2.5	2.4	2.4	2.6	—	—	2.4	2.1	2.2	2.1
22	<i>Z. andriashevi</i> (1171)	2.4	2.5	2.5	2.5	2.5	2.5	2.5	2.8	2.6	2.5	2.5	2.8	—	—	2.4	2.2	2.3	2.2
23	<i>Z. americanus</i> (1340)	2.4	2.3	2.5	2.3	2.3	2.4	2.3	2.7	2.3	2.4	2.3	2.5	—	—	2.2	2.1	2.2	2.1
24	<i>Z. gillii</i> (1192)	2.7	2.7	2.8	2.7	2.7	2.8	2.7	3.2	2.7	2.8	2.6	2.9	—	—	2.6	2.4	2.6	2.5
25	<i>L. regani</i> (1323)	2.3	2.1	2.4	2.1	2.2	2.3	2.1	2.7	2.1	2.3	2.0	2.1	—	—	1.9	2.0	2.1	2.0
26	<i>N. pulcher</i> (1187)	2.3	2.1	2.4	2.3	2.4	2.5	2.1	2.5	2.3	2.5	2.3	2.6	—	—	2.2	2.2	2.3	2.3
27	<i>N. pulcher</i> (1373)	2.3	2.2	2.4	2.4	2.5	2.6	2.2	2.6	2.4	2.6	2.4	2.6	—	—	2.3	2.3	2.4	2.3
28	<i>A. lupus</i> (1384)	2.1	1.9	2.1	2.0	2.1	2.1	2.0	2.4	1.9	2.1	1.9	2.2	—	—	1.8	1.7	1.8	1.7
29	<i>A. orientalis</i> (323)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
30	<i>A. corallinus</i> (1652)	2.6	2.4	2.4	2.3	2.5	2.3	2.3	2.6	2.3	2.5	2.3	2.5	—	—	2.4	2.1	2.2	2.2
31	<i>L. pumilus</i> (1375)	2.5	2.4	2.5	2.2	2.4	2.4	2.2	2.3	2.1	2.5	2.4	2.7	—	—	2.3	2.1	2.3	2.2
32	<i>E. praecisus</i> (704)	1.7	1.7	2.0	2.0	2.0	2.1	1.7	2.3	2.1	2.3	1.9	2.1	—	—	1.8	2.0	2.1	2.0
33	<i>E. hexagrammus</i> (1197)	2.3	2.3	2.3	2.2	2.1	2.3	1.9	2.3	1.9	2.5	2.4	2.8	—	—	2.3	2.0	2.1	2.0
34	<i>S. punctatus</i> (1117)	3.0	2.9	2.9	2.4	2.5	2.5	2.3	2.5	2.7	3.0	2.9	3.2	—	—	2.8	2.6	2.5	2.5
35	<i>S. ochriamkini</i> (1441)	2.5	2.4	2.5	1.9	2.0	2.1	1.9	2.2	2.2	2.4	2.3	2.6	—	—	2.3	2.0	2.2	2.1
36	<i>S. nozawai</i> (1430)	0.5	1.2	2.0	2.2	2.2	2.2	2.0	2.6	2.2	2.2	2.0	2.2	—	—	1.9	2.1	2.1	2.1
37	<i>S. grigorjewi</i> (1366)	—	1.2	1.9	2.1	2.0	2.0	1.8	2.5	2.2	2.0	2.0	2.3	—	—	1.9	2.0	2.0	2.0
38	<i>S. nevelskoi</i> (1157)	8.4	—	2.0	2.1	2.1	2.1	1.9	2.4	2.2	2.1	1.8	2.0	—	—	1.7	2.0	2.1	2.0
39	<i>S. nana</i> (1681)	9.6	9.6	—	2.0	2.1	2.1	1.9	2.5	2.1	2.1	2.1	2.4	—	—	2.2	2.0	2.0	2.1
40	<i>A. gallinus</i> (1457)	9.9	9.5	10.7	—	1.0	0.6	1.2	1.8	1.8	2.1	1.8	2.2	—	—	2.0	1.7	1.8	1.7
41	<i>A. insignis</i> (1482)	9.5	10.3	11.3	7.2	—	1.1	1.3	2.1	1.9	2.2	2.0	2.3	—	—	2.0	1.8	1.9	1.8
42	<i>A. alectrolophus</i> (318)	10.7	11.2	11.8	7.4	8.5	—	1.3	2.0	1.9	2.2	2.1	2.4	—	—	2.1	1.7	1.8	1.7
43	<i>P. tarasovi</i> (1686)	10.1	10.2	11.0	9.9	10.1	10.3	—	1.8	1.5	1.9	1.8	2.1	—	—	1.8	1.7	1.8	1.6
44	<i>C. japonicus</i> (1155)	10.1	10.2	10.5	10.5	10.9	11.6	11.5	—	1.4	2.4	2.4	2.6	—	—	2.1	2.2	2.2	2.2
45	<i>B. lysimus</i> (1633)	10.8	9.8	10.3	10.3	11.5	11.3	10.3	8.0	—	2.1	2.0	2.3	—	—	1.9	1.9	2.0	1.9
46	<i>A. mackayi</i> (1420)	10.4	10.4	10.9	11.2	11.5	11.7	11.3	11.7	10.8	—	0.9	1.2	—	—	1.1	1.9	2.0	2.0
47	<i>A. medius</i> (1160)	9.9	10.7	11.5	10.2	10.8	10.9	11.1	11.9	10.9	7.3	—	0.6	—	—	1.1	1.8	1.9	1.8
48	<i>L. longirostris</i> (954)	9.4	9.5	10.3	10.7	11.0	11.5	10.8	11.3	10.7	6.5	6.2	—	—	—	1.2	2.1	2.3	2.1
49	<i>L. sagitta</i> (328)	9.8	9.8	10.4	10.4	11.1	11.3	10.2	11.5	10.5	6.3	7.3	6.3	—	—	—	—	—	—
50	<i>L. maculatus</i> (850)	10.0	10.2	11.4	10.8	11.1	11.8	11.9	12.0	10.8	7.9	7.6	7.2	7.6	—	—	—	—	—
51	<i>X. longipterus</i> (1680)	9.6	9.9	11.1	10.8	10.3	10.8	10.6	11.5	10.9	7.5	7.4	6.8	7.1	8.0	—	1.8	1.9	1.8
52	<i>O. ocellatus</i> (1097)	10.7	11.2	11.7	11.9	11.6	12.2	12.0	12.8	12.1	11.8	11.3	10.6	10.4	10.7	10.5	—	0.3	0.4
53	<i>O. tenuis</i> (1145)	11.2	11.8	11.9	12.5	11.6	13.0	12.3	13.2	12.4	12.3	11.6	11.0	10.7	11.1	11.4	2.4	—	0.5
54	<i>O. zonope</i> (1151)	11.0	11.3	12.2	11.4	11.2	12.6	12.1	13.3	12.3	11.1	11.4	10.4	10.2	10.4	10.9	5.5	5.6	—
55	<i>A. variegata</i> (1465)	10.4	10.8	11.0	11.8	11.3	11.6	11.0	12.6	12.4	10.3	10.6	9.8	10.6	10.4	10.6	8.1	8.2	8.2
56	<i>P. dybowskii</i> (1314)	10.6	10.7	11.6	11.0	11.4	11.0	11.3	12.4	11.6	10.1	10.0	9.8	9.8	10.2	9.2	7.5	8.3	7.5
57	<i>X. atropurpureus</i> (1483)	9.5	9.8	10.3	11.0	10.7	11.7	10.6	11.5	10.4	11.1	11.1	10.9	10.8	11.5	10.3	11.8	11.8	11.6
58	<i>R. dolichogaster</i> (1458)	12.4	13.1	13.5	14.0	14.2	14.0	12.8	13.3	12.9	12.9	12.4	12.9	12.3	13.1	12.7	13.2	13.5	13.2
59	<i>P. picta</i> (1281)	12.2	12.3	13.1	12.9	13.5	12.5	11.9	12.7	12.6	11.9	11.6	11.8	11.6	11.8	12.0	11.8	12.6	12.4
60	<i>A. flavidus</i> (1476)	10.9	10.8	11.3	11.7	12.0	11.9	11.4	11.7	11.0	10.2	9.5	9.7	9.3	9.8	10.6	10.8	11.1	10.6
61	<i>X. fucorum</i> (1477)	11.3	10.5	11.4	10.6	11.0	11.5	10.7	11.6	11.3	11.9	11.5	11.0	10.7	11.7	11.1	12.1	12.0	12.4
62	<i>P. goodei</i> (1186)	11.0	11.4	12.2	13.0	12.2	13.4	12.2	12.0	11.8	10.6	11.4	10.7	10.3	11.7	11.0	12.0	12.2	11.9
63	<i>Z. silenus</i> (1185)	9.8	10.3	11.5	10.1	11.2	11.4	11.7	11.6	10.3	9.7	9.0	9.5	8.7	8.8	9.1	11.4	11.6	10.6
64	<i>C. bergi</i> (1466)	10.0	10.1	10.9	10.7	11.1	11.6	10.6	11.9	10.7	9.0	10.1	8.9	8.7	9.7	9.1	11.5	11.5	11.2
65	<i>C. bergi</i> (1467)	9.7	9.9	10.6	10.5	10.9	11.3	10.3	11.7	10.8	8.9	9.9	8.7	8.6	9.6	8.9	11.2	11.3	11.0
66	<i>C. bergi</i> (1468)	10.0	10.1	10.9	10.7	11.1	11.6	10.6	11.9	10.7	9.0	10.1	8.9	8.7	9.7	9.1	11.5	11.5	11.2
67	<i>D. burgeri</i> (1492)	12.6	12.3	13.1	13.4	13.8	13.2	14.0	13.6	12.9	12.1	13.4	12.0	12.3	12.2	11.9	12.6	12.9	11.8
68	<i>B. leurolepis</i> (1200)	10.9	11.0	11.8	11.2	11.8	11.4	12.0	11.9	11.9	10.2	11.4	10.1	10.8	11.4	11.0	11.2	11.3	10.3
69	<i>B. derjugini</i> (331)	11.3	11.4	12.1	11.3	11.9	11.8	12.3	12.1	12.0	10.7	11.8	10.5	10.9	11.5	11.2	11.4	11.7	10.8
70	<i>T. trachurus</i>	18.7	1																

Продолжение таблицы А.20

Вид	55	56	57	58	59	60	61	62	63	64	65	66	67	68	69	70	71
1 <i>L. brevicaudus</i> (32)	2.2	2.5	2.7	2.5	2.2	—	—	2.4	2.4	2.4	2.4	2.4	3.0	3.5	3.3	11.9	11.8
2 <i>L. raridens</i> (202)	2.3	2.6	2.7	2.5	2.2	—	—	2.4	2.4	2.4	2.4	2.4	3.0	3.5	3.4	12.0	11.8
3 <i>L. knipowitschi</i> (221)	2.0	2.3	2.5	2.2	1.9	—	—	2.1	2.1	2.1	2.1	2.1	2.8	3.2	3.1	11.7	11.5
4 <i>L. fulvus</i> (66)	2.0	2.3	2.5	2.2	2.0	—	—	2.2	2.2	2.3	2.3	2.3	2.8	3.3	3.2	11.9	11.6
5 <i>L. schmidtii</i> (910)	2.2	2.5	2.8	2.5	2.2	—	—	2.4	2.3	2.5	2.5	2.5	3.0	3.5	3.4	11.9	11.8
6 <i>L. nigrocaudatus</i> (533)	2.3	2.6	2.9	2.5	2.3	—	—	2.5	2.4	2.5	2.5	2.5	3.0	3.5	3.4	11.9	11.8
7 <i>B. soldatovi</i> (393)	2.1	2.5	2.7	2.4	2.1	—	—	2.3	2.3	2.3	2.3	2.3	2.9	3.5	3.4	11.9	11.7
8 <i>B. microcephalus</i> (538)	2.2	2.4	2.8	2.5	2.2	—	—	2.4	2.4	2.5	2.5	2.5	2.9	3.5	3.4	11.7	11.6
9 <i>A. hollandi</i> (861)	2.3	2.6	2.8	2.5	2.3	—	—	2.5	2.4	2.5	2.5	2.5	3.0	3.6	3.5	12.1	11.8
10 <i>P. albonotata</i> (615)	2.3	2.6	2.8	2.5	2.3	—	—	2.3	2.4	2.4	2.4	2.4	3.0	3.5	3.4	11.9	11.9
11 <i>L. endemoscotus</i> (1469)	2.1	2.3	2.4	2.3	2.0	—	—	2.2	2.2	2.2	2.2	2.2	2.7	3.3	3.2	11.9	11.6
12 <i>H. middendorffii</i> (1437)	1.6	2.1	2.4	2.0	1.7	—	—	2.0	2.0	2.1	2.1	2.1	2.4	3.1	3.0	12.0	11.4
13 <i>H. semisquamata</i> (1689)	1.5	2.0	2.3	1.8	1.6	—	—	1.9	1.9	2.0	2.0	2.0	2.4	3.0	2.9	11.9	11.3
14 <i>M. skopetsi</i> (14)	1.6	2.1	2.4	1.9	1.7	—	—	2.0	2.0	2.0	2.0	2.0	2.4	3.0	2.9	12.0	11.4
15 <i>B. ornata</i> (1331)	1.9	2.2	2.6	2.1	1.8	—	—	2.2	2.1	2.2	2.2	2.2	2.6	3.3	3.2	11.9	11.6
16 <i>G. ochotensis</i> (725)	1.9	2.3	2.5	1.9	1.8	—	—	2.0	2.0	2.1	2.1	2.1	2.6	3.1	2.9	11.9	11.4
17 <i>K. multispinosa</i> (1640)	1.7	2.1	2.4	1.7	1.7	—	—	1.8	1.8	1.7	1.7	1.7	2.4	3.1	3.0	11.9	11.3
18 <i>K. notabilis</i> (1642)	1.8	2.3	2.5	1.8	1.8	—	—	1.9	2.0	1.9	1.9	1.9	2.6	3.3	3.2	12.1	11.5
19 <i>Z. elongatus</i> (12)	2.0	2.3	2.6	2.1	1.9	—	—	2.1	2.2	2.3	2.3	2.3	2.7	3.5	3.4	12.2	11.7
20 <i>Z. fedorovi</i> (348)	1.9	2.2	2.5	2.0	1.8	—	—	2.1	2.1	2.2	2.2	2.2	2.6	3.4	3.3	12.2	11.6
21 <i>Z. viviparus</i> (493)	1.9	2.2	2.6	2.1	1.9	—	—	2.1	2.1	2.2	2.2	2.2	2.6	3.5	3.3	12.2	11.6
22 <i>Z. andriashevi</i> (1171)	2.0	2.3	2.6	2.2	2.0	—	—	2.2	2.2	2.3	2.3	2.3	2.7	3.5	3.4	12.3	11.6
23 <i>Z. americanus</i> (1340)	1.9	2.2	2.5	1.9	1.8	—	—	2.0	2.1	2.2	2.2	2.2	2.7	3.4	3.3	12.1	11.4
24 <i>Z. gillii</i> (1192)	2.3	2.6	2.9	2.3	2.2	—	—	2.2	2.4	2.5	2.5	2.5	3.0	3.8	3.7	12.5	12.0
25 <i>L. regani</i> (1323)	1.7	2.1	2.4	1.9	1.7	—	—	1.8	1.8	1.9	1.9	1.9	2.4	3.1	3.0	11.9	11.2
26 <i>N. pulcher</i> (1187)	2.0	2.3	2.5	2.3	2.0	—	—	2.2	2.0	2.3	2.3	2.3	2.7	3.2	3.1	12.0	11.3
27 <i>N. pulcher</i> (1373)	2.0	2.4	2.6	2.3	2.1	—	—	2.3	2.1	2.4	2.4	2.4	2.7	3.3	3.2	12.0	11.4
28 <i>A. lupus</i> (1384)	1.5	1.9	2.2	1.7	1.4	—	—	1.7	1.5	1.7	1.7	1.7	2.3	3.0	2.9	11.8	11.6
29 <i>A. orientalis</i> (323)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
30 <i>A. corallinus</i> (1652)	1.9	2.3	2.7	2.2	2.1	—	—	2.2	2.1	2.1	2.1	2.1	2.5	3.3	3.2	11.9	11.6
31 <i>L. pumilus</i> (1375)	1.9	2.3	2.6	2.3	2.1	—	—	2.1	1.9	2.2	2.2	2.2	2.6	3.4	3.3	12.2	11.5
32 <i>E. praecisus</i> (704)	1.8	2.1	2.0	1.9	1.9	—	—	2.0	2.0	2.0	2.0	2.0	2.5	2.6	2.5	11.5	10.9
33 <i>E. hexagrammus</i> (1197)	1.9	2.1	2.2	2.0	2.0	—	—	2.2	2.1	2.3	2.3	2.3	2.6	3.2	3.1	12.0	11.1
34 <i>S. punctatus</i> (1117)	2.4	2.6	2.9	2.7	2.5	—	—	2.8	2.6	2.9	2.9	2.9	2.9	3.6	3.5	12.1	11.5
35 <i>S. ochriamkini</i> (1441)	2.0	2.1	2.3	2.3	2.1	—	—	2.3	2.1	2.3	2.3	2.3	2.4	3.0	2.9	12.1	10.9
36 <i>S. nozawai</i> (1430)	1.9	2.2	2.2	2.0	1.9	—	—	1.9	2.1	2.2	2.2	2.2	2.5	2.9	2.7	11.7	11.1
37 <i>S. grigorjewi</i> (1366)	1.8	2.0	2.0	2.0	1.8	—	—	2.0	2.1	2.2	2.2	2.2	2.4	2.8	2.7	11.7	11.1
38 <i>S. nevelskoi</i> (1157)	1.7	2.1	2.1	2.0	1.8	—	—	1.8	2.1	2.1	2.1	2.1	2.3	2.7	2.6	11.9	11.0
39 <i>S. nana</i> (1681)	1.9	2.1	2.1	1.9	1.8	—	—	2.0	2.0	2.0	2.0	2.0	2.4	3.0	2.9	11.8	11.0
40 <i>A. gallinus</i> (1457)	1.7	1.7	2.0	1.9	1.8	—	—	2.0	1.9	1.9	1.9	1.9	2.1	2.6	2.5	11.8	11.1
41 <i>A. insignis</i> (1482)	1.7	1.8	1.8	2.1	1.8	—	—	2.1	2.1	2.1	2.1	2.1	1.9	2.9	2.8	11.9	10.9
42 <i>A. alectrolophus</i> (318)	1.7	1.9	2.0	2.0	1.8	—	—	2.0	2.1	2.2	2.2	2.2	2.2	2.9	2.8	11.9	11.2
43 <i>P. tarasovi</i> (1686)	1.6	1.8	1.8	1.9	1.7	—	—	1.9	1.8	1.9	1.9	1.9	2.0	2.6	2.5	11.7	10.8
44 <i>C. japonicus</i> (1155)	2.0	2.3	2.3	2.4	2.3	—	—	2.5	2.3	2.3	2.3	2.3	2.4	2.9	2.8	11.9	11.1
45 <i>B. lysimus</i> (1633)	1.8	2.1	2.1	2.0	2.0	—	—	1.8	1.9	1.9	1.9	1.9	2.2	2.9	2.8	11.9	10.8
46 <i>A. mackayi</i> (1420)	1.9	2.1	2.1	2.0	1.8	—	—	2.1	2.1	2.0	2.0	2.0	2.4	2.9	2.8	11.7	11.0
47 <i>A. medius</i> (1160)	1.8	2.0	2.2	2.0	1.6	—	—	2.0	2.0	1.9	1.9	1.9	2.3	2.8	2.6	11.7	11.2
48 <i>L. longirostris</i> (954)	2.0	2.3	2.4	2.2	2.0	—	—	2.2	2.2	2.1	2.1	2.1	2.6	3.0	2.9	11.8	11.3
49 <i>L. sagitta</i> (328)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
50 <i>L. maculatus</i> (850)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
51 <i>X. longipterus</i> (1680)	1.6	1.9	2.0	2.0	1.8	—	—	1.8	1.8	1.8	1.8	1.8	2.2	2.7	2.6	11.6	11.1
52 <i>O. ocellatus</i> (1097)	0.6	0.9	2.0	1.5	1.2	—	—	1.4	1.6	1.6	1.6	1.6	2.1	2.7	2.6	11.6	11.2
53 <i>O. tenuis</i> (1145)	0.7	0.9	2.0	1.5	1.4	—	—	1.6	1.7	1.8	1.8	1.8	2.3	2.9	2.8	11.5	11.1
54 <i>O. zonope</i> (1151)	0.7	0.9	2.0	1.5	1.3	—	—	1.5	1.6	1.7	1.7	1.7	2.1	2.8	2.6	11.5	11.1
55 <i>A. variegata</i> (1465)	—	1.0	1.9	1.4	1.2	—	—	1.4	1.4	1.6	1.6	1.6	2.0	2.6	2.5	11.5	11.0
56 <i>P. dybowskii</i> (1314)	6.3	—	2.0	1.7	1.4	—	—	1.7	1.8	1.9	1.9	1.9	2.2	2.8	2.7	11.8	11.4
57 <i>X. atropurpureus</i> (1483)	12.0	11.5	—	2.0	1.9	—	—	2.1	2.2	2.2	2.2	2.2	2.4	3.0	2.9	11.9	11.0
58 <i>R. dolichogaster</i> (1458)	12.3	12.1	13.1	—	1.2	—	—	1.4	1.8	1.8	1.8	1.8	2.3	2.9	2.8	11.7	11.2
59 <i>P. picta</i> (1281)	10.9	10.9	13.0	10.3	—	—	—	1.3	1.5	1.5	1.5	1.5	2.0	2.7	2.6	11.7	11.2
60 <i>A. flavidus</i> (1476)	10.3	9.7	11.7	10.0	8.9	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
61 <i>X. fucorum</i> (1477)	12.2	11.6	10.3	13.7	13.2	11.8	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
62 <i>P. goodei</i> (1186)	11.0	10.9	12.7	12.6	10.5	11.1	12.6	—	1.6	1.6	1.6	1.6	2.1	2.9	2.7	11.9	11.2
63 <i>Z. silenus</i> (1185)	10.6	10.1	10.7	12.4	11.9	9.3	12.4	12.2	—	1.6	1.6	1.6	2.3	2.9	2.8	11.8	11.2
64 <i>C. bergi</i> (1466)	9.9	9.9	11.1	12.8	11.9	10.9	11.5	11.4	9.0	—	0	0	2.3	2.6	2.5	11.9	11.2
65 <i>C. bergi</i> (1467)	9.6	9.6	11.1	12.7	11.9	10.5	11.4	11.2	8.8	0.6	—	0	2.3	2.6	2.5	11.9	11.2
66 <i>C. bergi</i> (1468)	9.9	9.9	11.1	12.8	11.9	10.9	11.5	11.4	9.0	0	0.6	—	2.3	2.6	2.5	11.9	11.2
67 <i>D. burgeri</i> (1492)	12.2	12.2	12.5	12.8	13.6	12.7	14.0	13.6	12.8	12.1	12.3	12.1	—	2.8	2.7	11.9	11.1
68 <i>B. leurolepis</i> (1200)	10.9	10.3	12.0	13.1	12.7	10.8	11.7	12.1	10.8	10.3	10.1	10.3	13.0	—	0.3	11.7	11.1
69 <i>B. derjugini</i> (331)	11.2	10.9	12.1	12.8	12.5	10.7	12.2	12.0	10.8	10.5	10.3	10.5	12.9	2.1	—	11.6	11.0
70 <i>T. trachurus</i>	18.5	18.2	18.6	19.8	18.6	19.1	19.2	19.7	18.3	18.1	17.9	18.1	18.9	18.0	18.1	—	13.7
71 <i>E. maclovinus</i>	16.9	16.9	17.9	18.9	18.6	18.4	18.3	17.8	17.9	16.7	16.6	16.7	18.0	16.5	16.9	18.3	—

Приложение Б. Рисунки

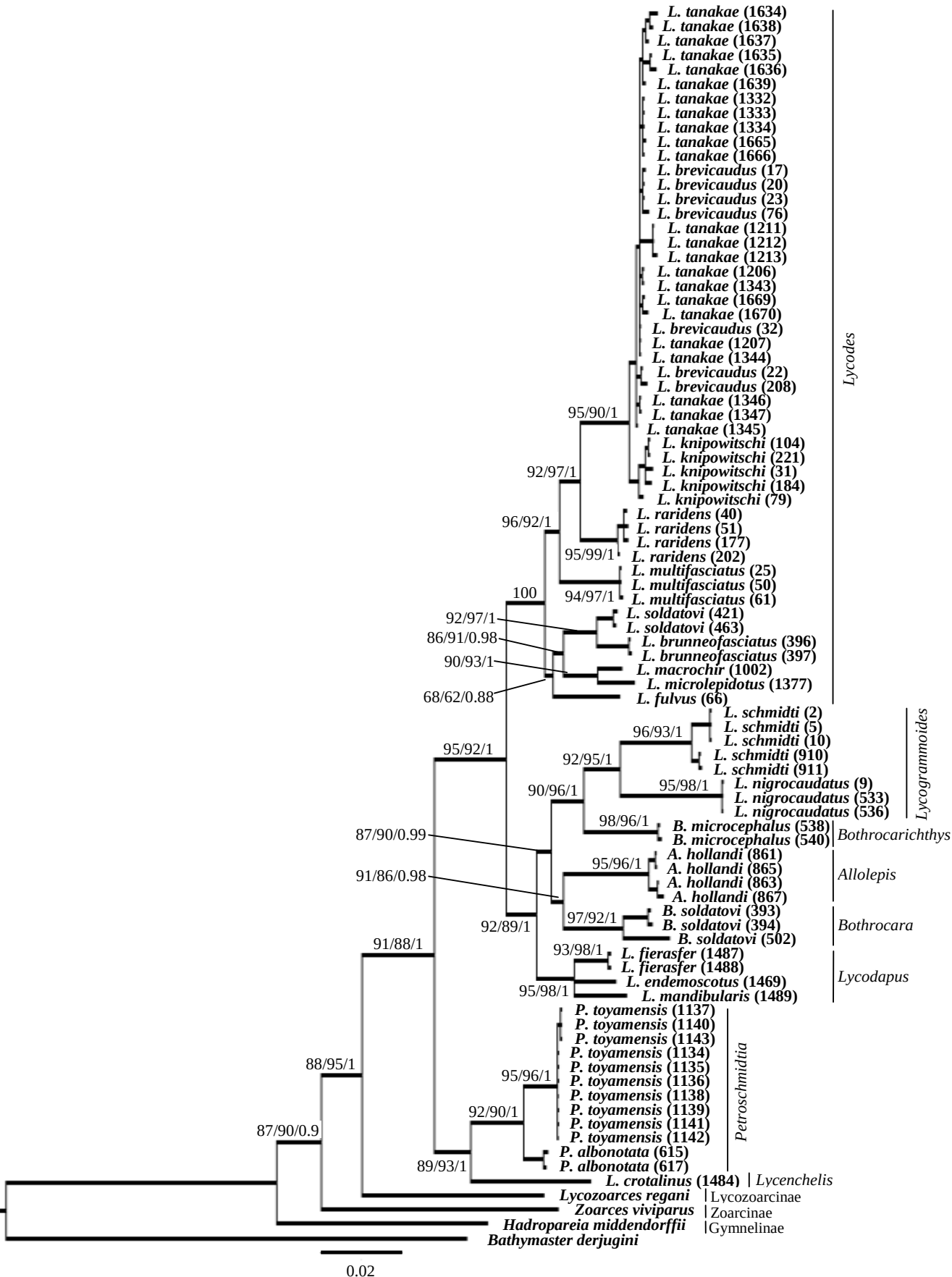


Рисунок Б.1. Филогенетическое дерево таксонов подсемейства Lycodinae семейства Zoarcidae по данным о нуклеотидных последовательностях генов COI, цитохрома b, 16S рРНК мтДНК. Приведены бутстрэп-поддержки (% от 1000 реплик) для MP- и ML-деревьев, а также оценки апостериорной вероятности для BA-дерева (MP/ML/BA). В основе реконструкции – BA-дерево

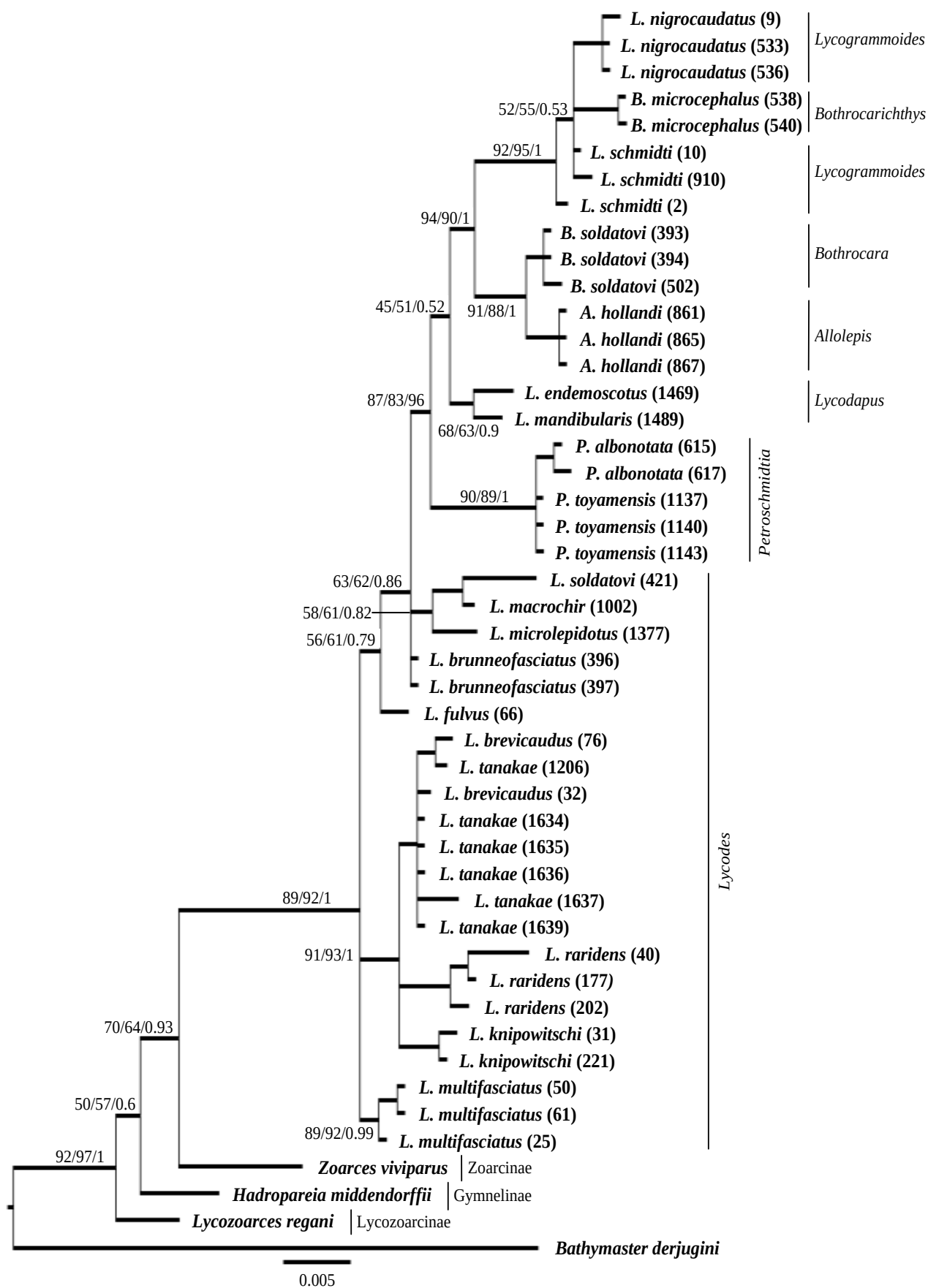


Рисунок Б.2. Филогенетическое дерево таксонов подсемейства Lycodinae семейства Zoarcidae по данным о нуклеотидных последовательностях генов RNF213, родопсина ядерной ДНК. Приведены бутстрэп-поддержки (% от 1000 реплик) для МР- и МЛ-деревьев, а также оценки апостериорной вероятности для ВА-дерева (МР/МЛ/ВА). В основе реконструкции – ВА-дерево

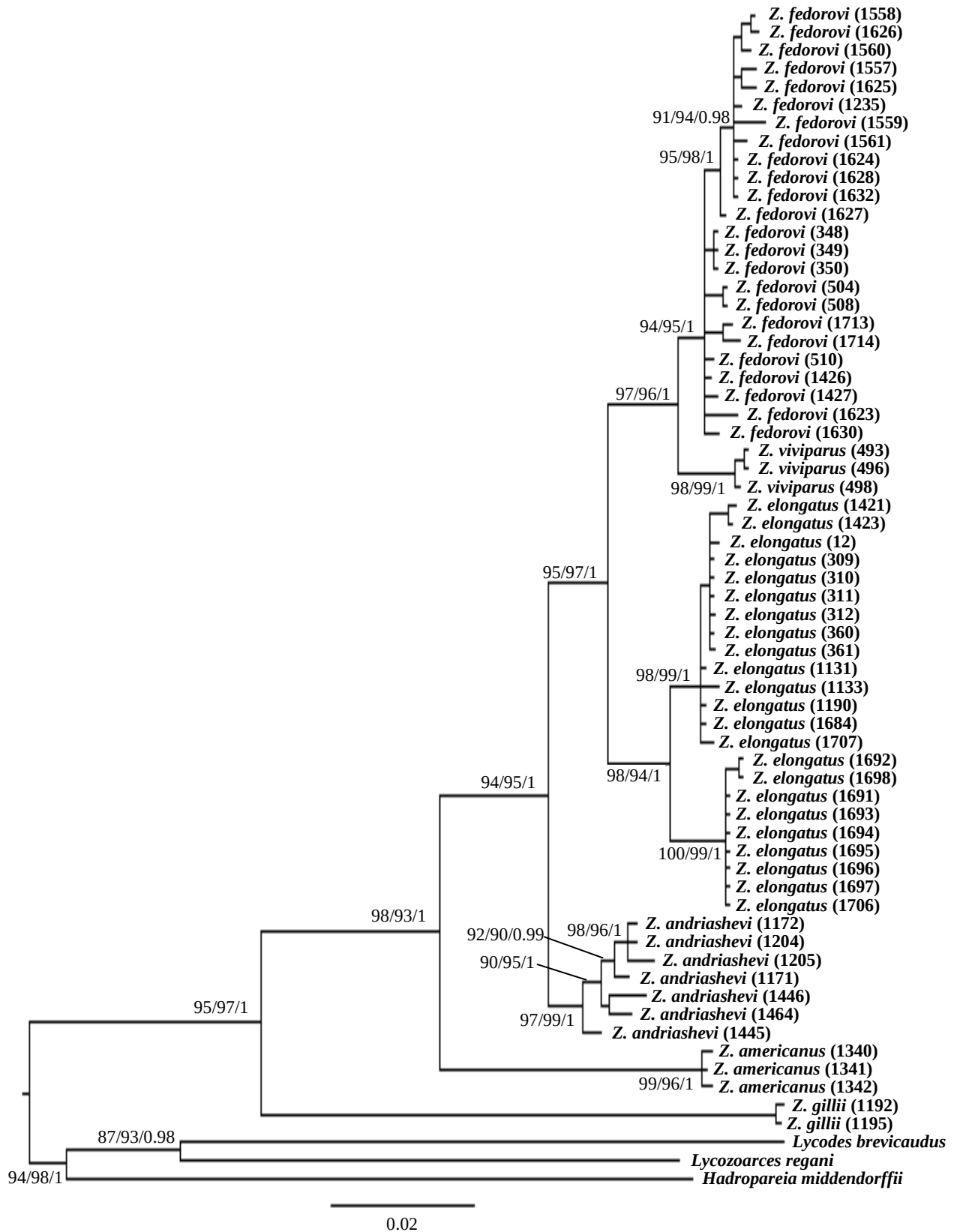


Рисунок Б.3. Филогенетическое дерево таксонов подсемейства Zoarcinae семейства Zoarcidae по данным о нуклеотидных последовательностях генов COI, цитохрома b, 16S рРНК мтДНК. Приведены бутстрэп-поддержки (% от 1000 реплик) для МР- и ML-деревьев, а также оценки апостериорной вероятности для ВА-дерева (МР/ML/ВА). В основе реконструкции – ВА-дерево

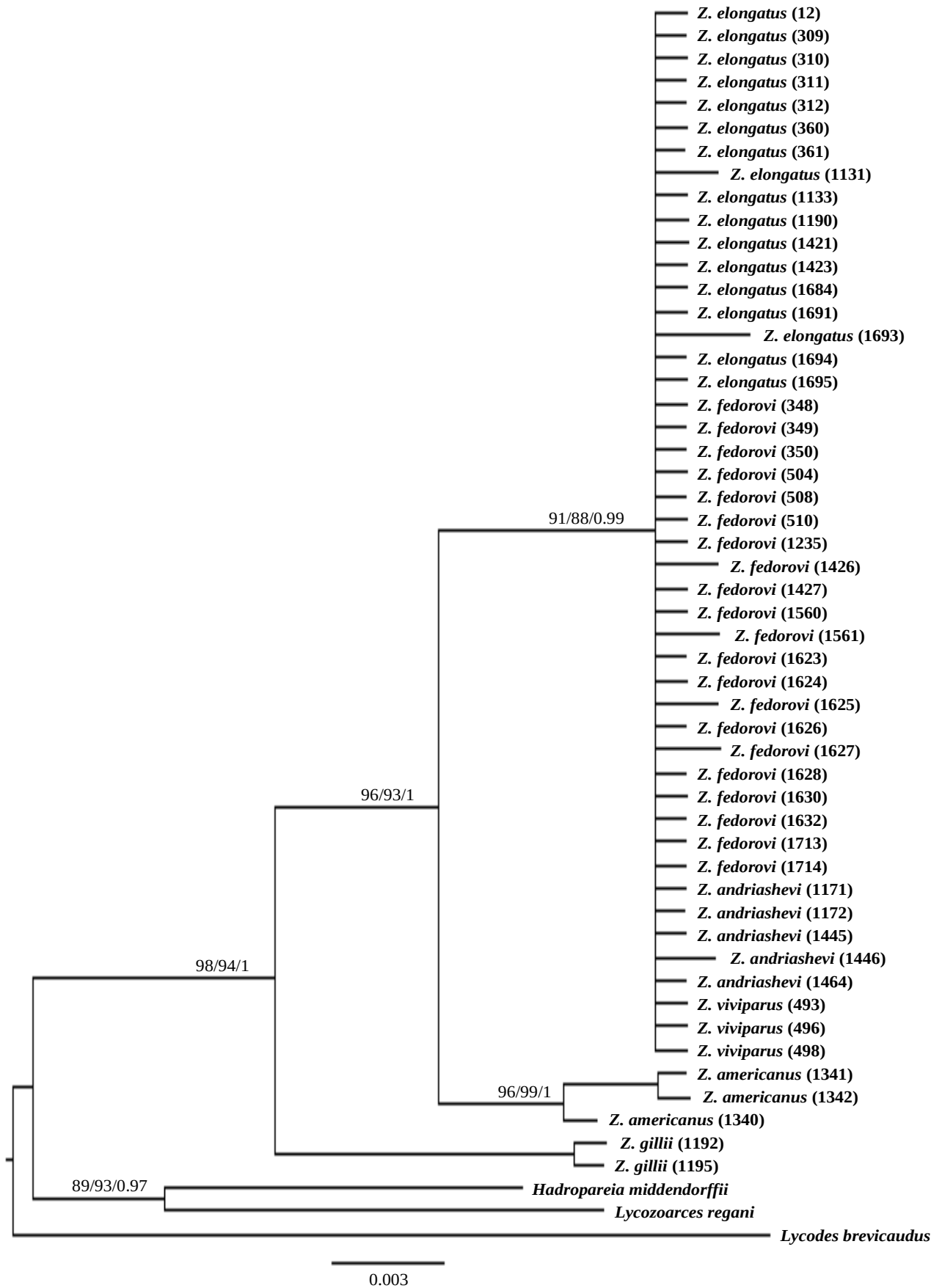


Рисунок Б.4. Филогенетическое дерево таксонов подсемейства Zoarcinae семейства Zoarcidae по данным о нуклеотидных последовательностях генов RNF213, родопсина ядерной ДНК. Приведены бутстрэп-поддержки (% от 1000 реплик) для MP- и ML-деревьев, а также оценки апостериорной вероятности для BA-дерева (MP/ML/BA). В основе реконструкции – BA-дерево

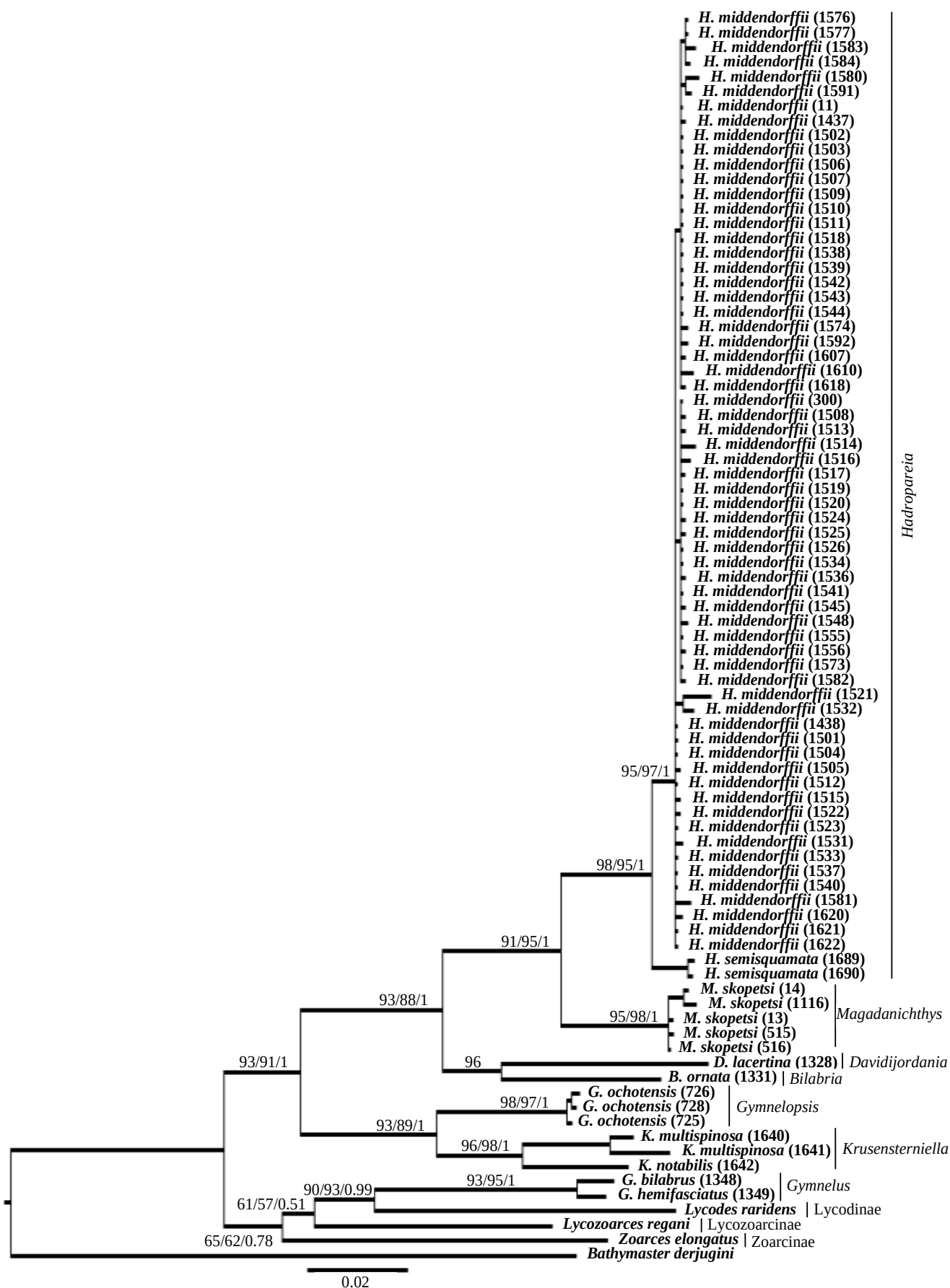


Рисунок Б.5. Филогенетическое дерево таксонов подсемейства Gymnelinae семейства Zoarcidae по данным о нуклеотидных последовательностях генов COI, цитохрома b, 16S рРНК мтДНК. Приведены бутстрэп-поддержки (% от 1000 реплик) для МР- и ML-деревьев, а также оценки апостериорной вероятности для ВА-дерева (МР/ML/ВА). В основе реконструкции – ВА-дерево

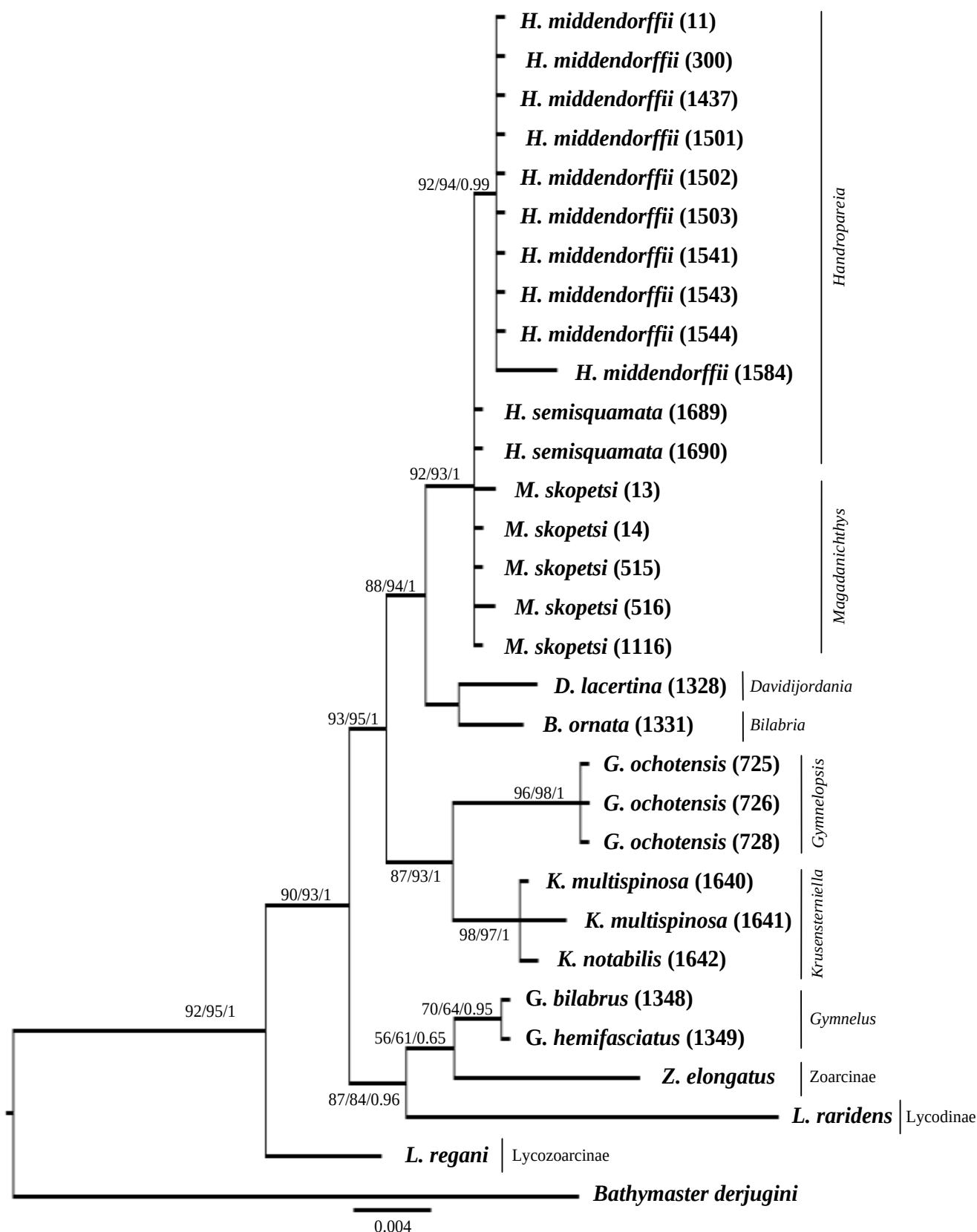


Рисунок Б.6. Филогенетическое дерево таксонов подсемейства Gymnelinae семейства Zoarcidae по данным о нуклеотидных последовательностях генов RNF213, родопсина ядерной ДНК. Приведены бутстрэп-поддержки (% от 1000 реплик) для МР- и ML-деревьев, а также оценки апостериорной вероятности для ВА-дерева (МР/ML/ВА). В основе реконструкции – ВА-дерево



Рисунок Б.7. Филогенетическое дерево таксонов семейства Zoarcidae по данным о нуклеотидных последовательностях генов COI, цитохрома b, 16S рРНК мтДНК. Приведены бутстрэп-поддержки (% от 1000 реплик) для МР- и МЛ-деревьев, а также оценки апостериорной вероятности для ВА-дерева(МР/МЛ/ВА). В основе реконструкции – ВА-дерево

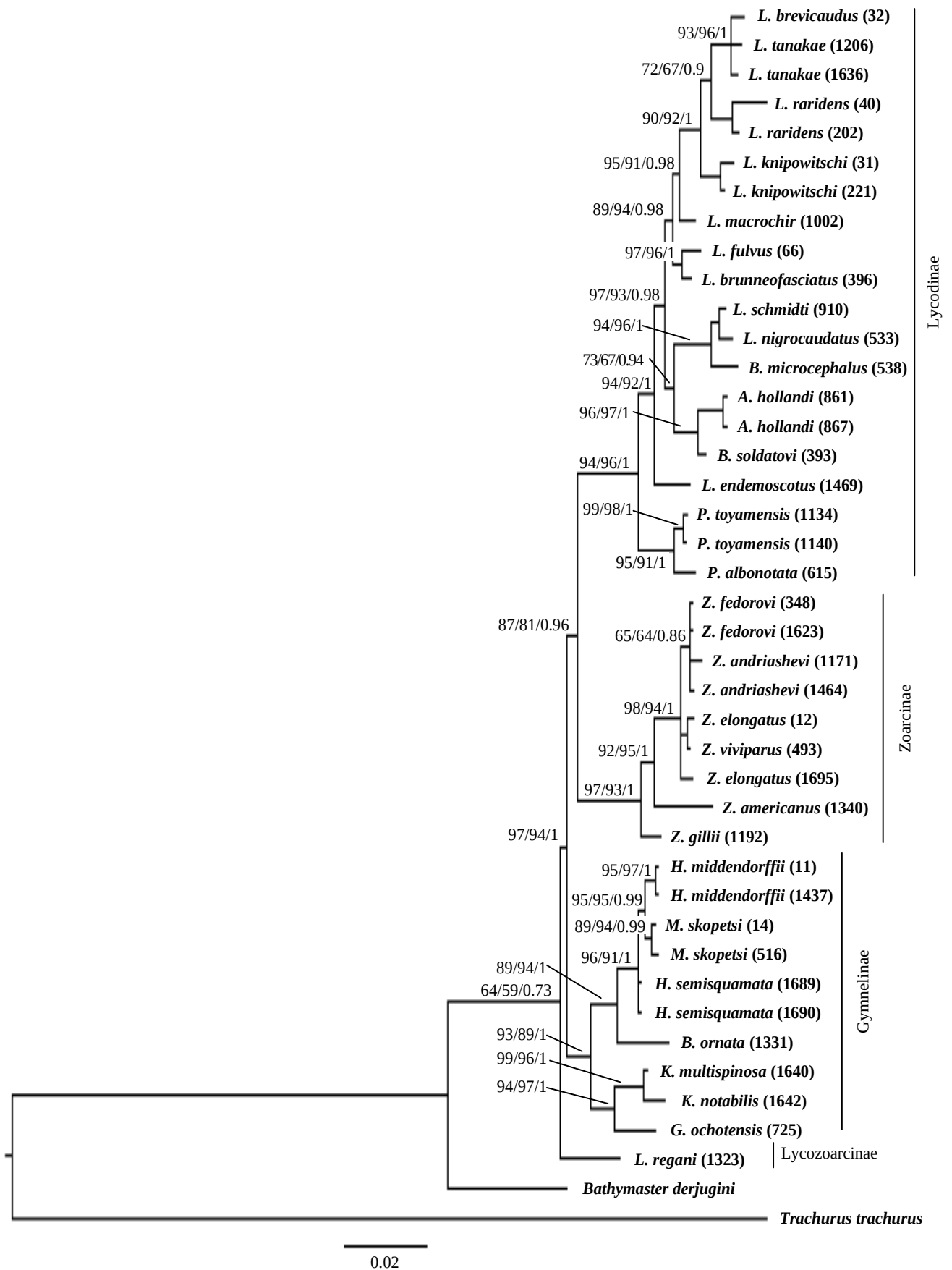


Рисунок Б.8. Филогенетическое дерево таксонов семейства Zoarcidae по данным о нуклеотидных последовательностях генов RNF213, родопсина, RAG1 ядерной ДНК. Приведены бутстрэп-поддержки (% от 1000 реплик) для МР- и ML-деревьев, а также оценки апостериорной вероятности для ВА-дерева (МР/ML/ВА). В основе реконструкции – ВА-дерево

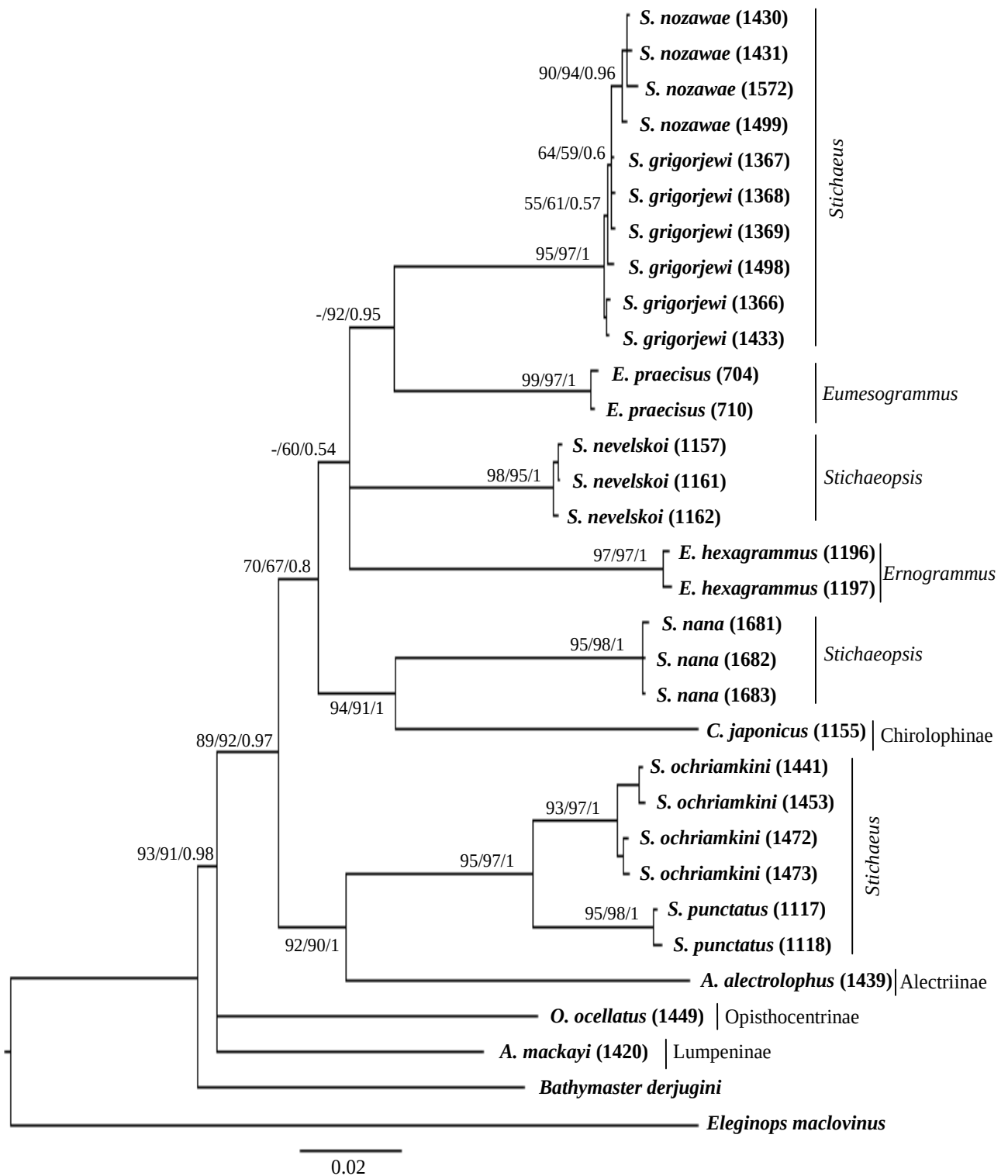


Рисунок Б.9. Филогенетическое дерево таксонов подсемейства Stichaeinae семейства Stichaeidae по данным о нуклеотидных последовательностях генов COI, цитохрома b, 16S рРНК мтДНК. Приведены бутстрэп-поддержки (% от 1000 реплик) для МР- и ML-деревьев, а также оценки апостериорной вероятности для ВА-дерева (МР/ML/ВА). В основе реконструкции – ВА-дерево. Прочерки обозначают иной порядок ветвления

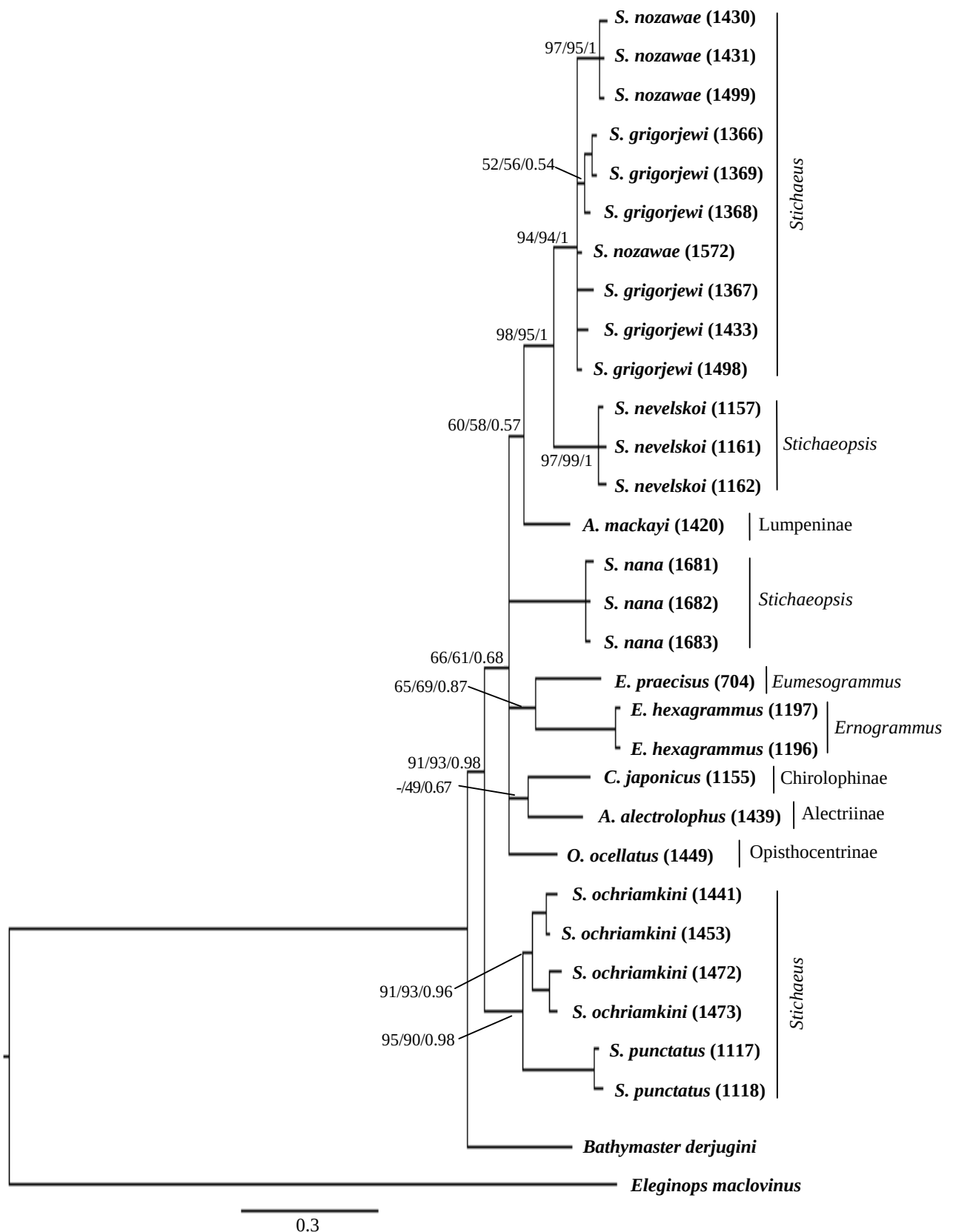


Рисунок Б.10. Филогенетическое дерево таксонов подсемейства Stichaeinae семейства Stichaeidae по данным о нуклеотидных последовательностях генов RNF213, родопсина ядерной ДНК. Приведены бутстрэп-поддержки (% от 1000 реплик) для MP- и ML-деревьев, а также оценки апостериорной вероятности для BA-дерева (MP/ML/BA). В основе реконструкции – BA-дерево. Прочерки обозначают иной порядок ветвления

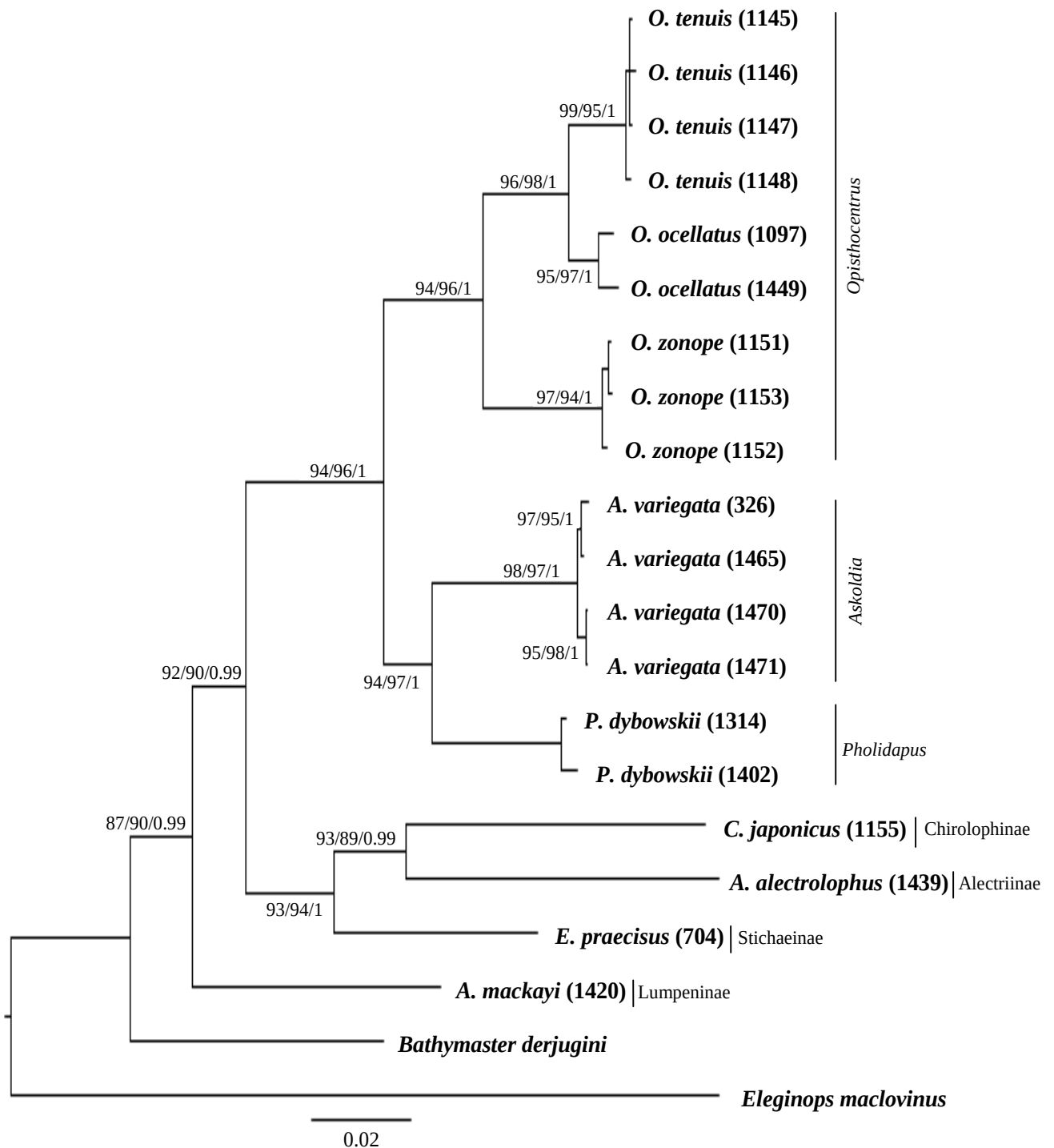


Рисунок Б.11. Филогенетическое дерево таксонов подсемейства Opisthocentrinae семейства Stichaeidae по данным о нуклеотидных последовательностях генов COI, цитохрома b, 16S рРНК мтДНК. Приведены бутстрэп-поддержки (% от 1000 реплик) для МР- и ML-деревьев, а также оценки апостериорной вероятности для ВА-дерева (МР/ML/ВА). В основе реконструкции – ВА-дерево

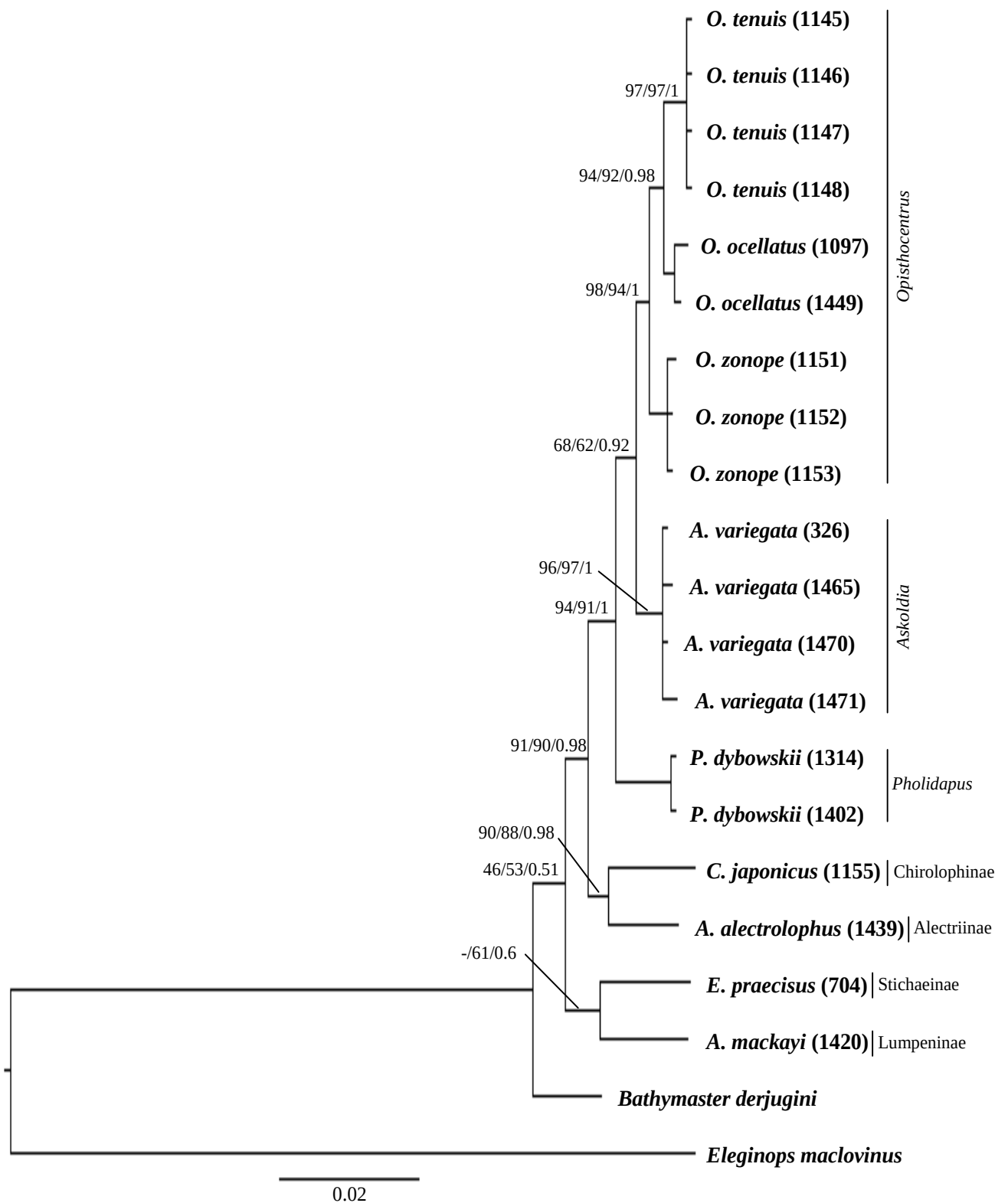


Рисунок Б.12. Филогенетическое дерево таксонов подсемейства Opisthocentrinae семейства Stichaeidae по данным о нуклеотидных последовательностях генов RNF213, родопсина ядерной ДНК. Приведены бутстрэп-поддержки (% от 1000 реплик) для МР- и МЛ-деревьев, а также оценки апостериорной вероятности для ВА-дерева (МР/МЛ/ВА). В основе реконструкции – ВА-дерево. Прочерки обозначают иной порядок ветвления

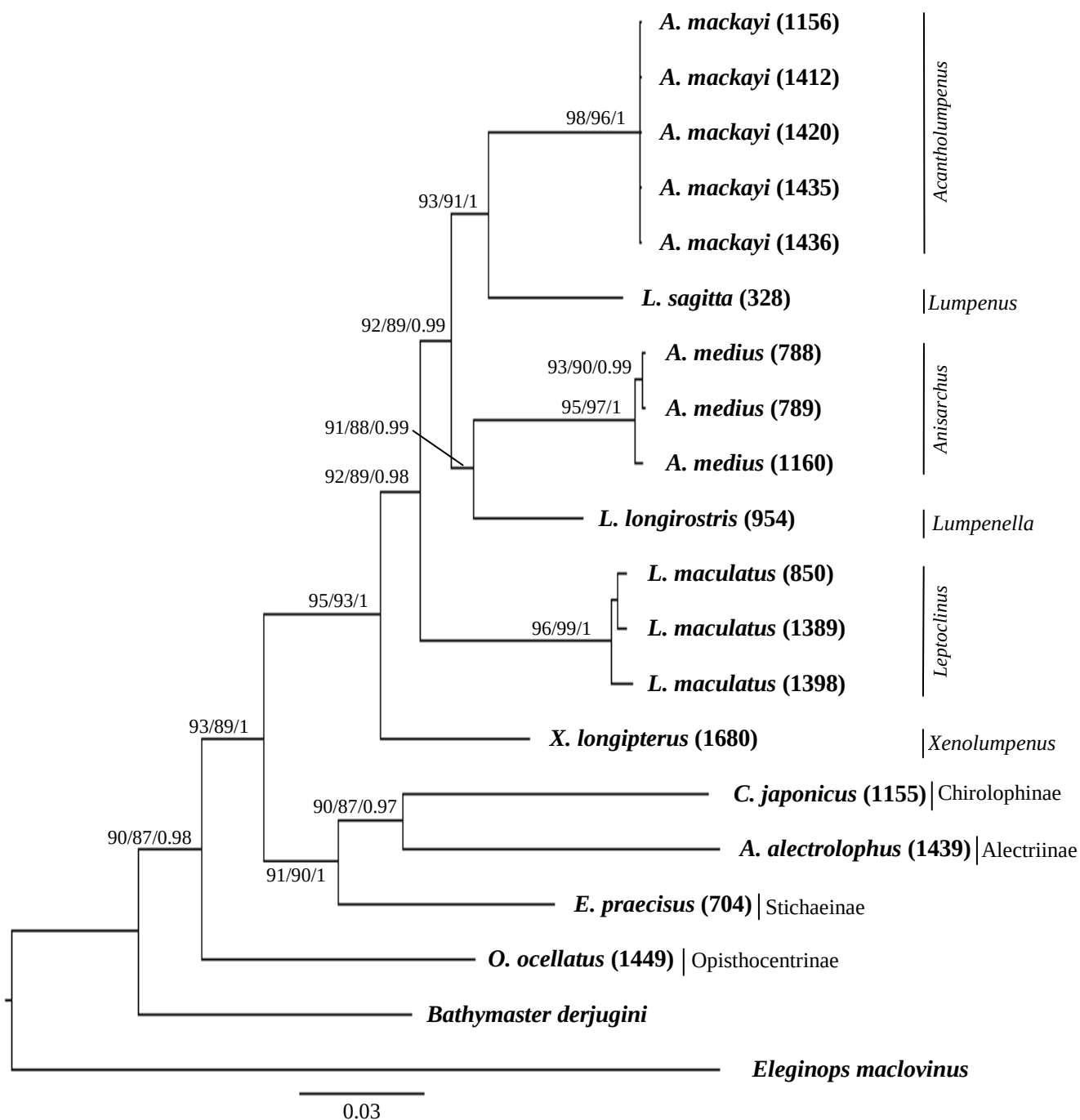


Рисунок Б.13. Филогенетическое дерево таксонов подсемейства Lumpeninae семейства Stichaeidae по данным о нуклеотидных последовательностях генов COI, цитохрома b, 16S рРНК мтДНК. Приведены бутстрэп-поддержки (% от 1000 реплик) для MP- и ML-деревьев, а также оценки апостериорной вероятности для BA-дерева (MP/ML/BA). В основе реконструкции – ВА-дерево

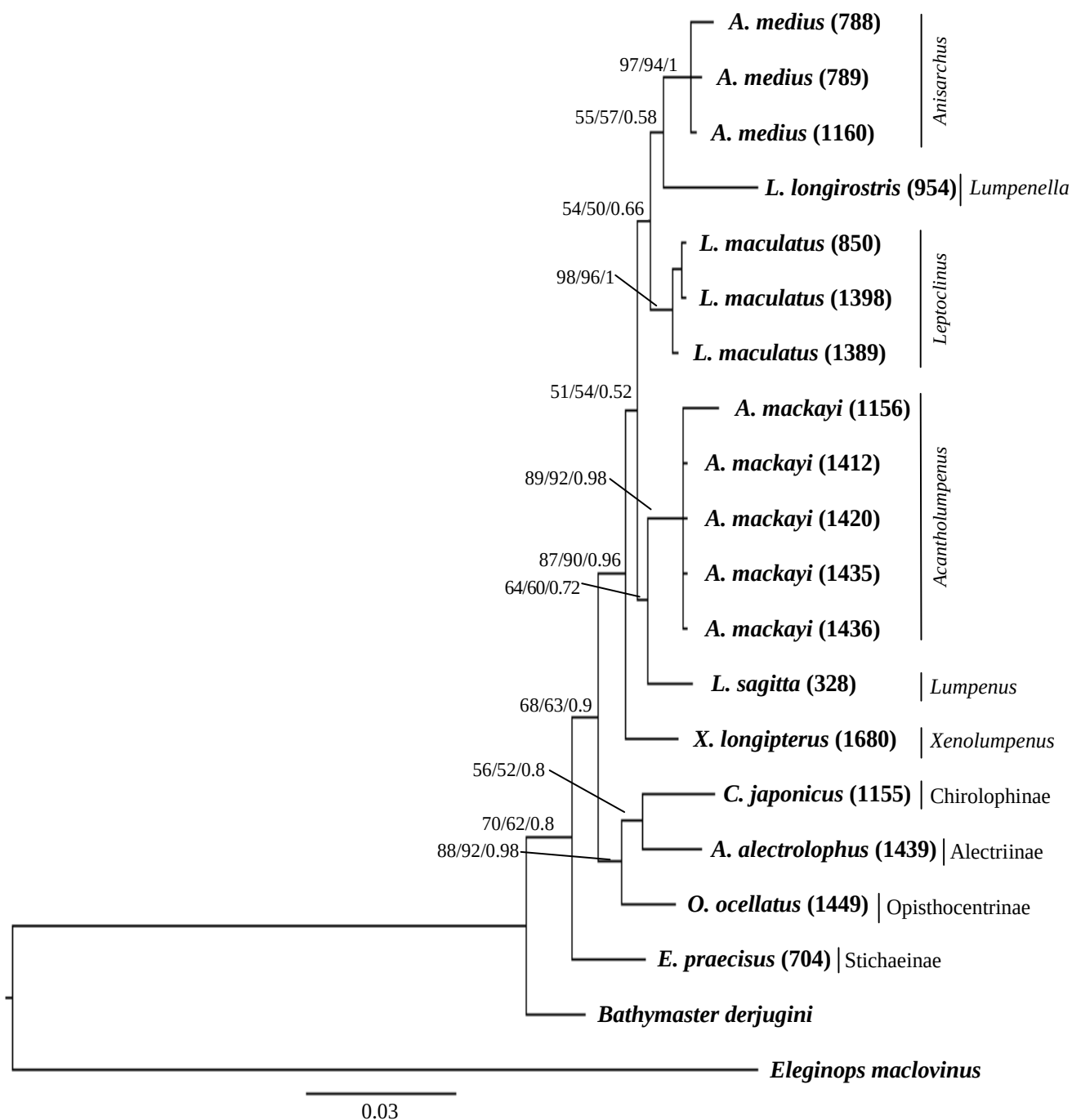


Рисунок Б.14. Филогенетическое дерево таксонов подсемейства Lumpeninae семейства Stichaeidae по данным о нуклеотидных последовательностях генов RNF213, родопсина ядерной ДНК. Приведены бутстрэп-поддержки (% от 1000 реплик) для МР- и МL-деревьев, а также оценки апостериорной вероятности для ВА-дерева (МР/МL/ВА). В основе реконструкции – ВА-дерево

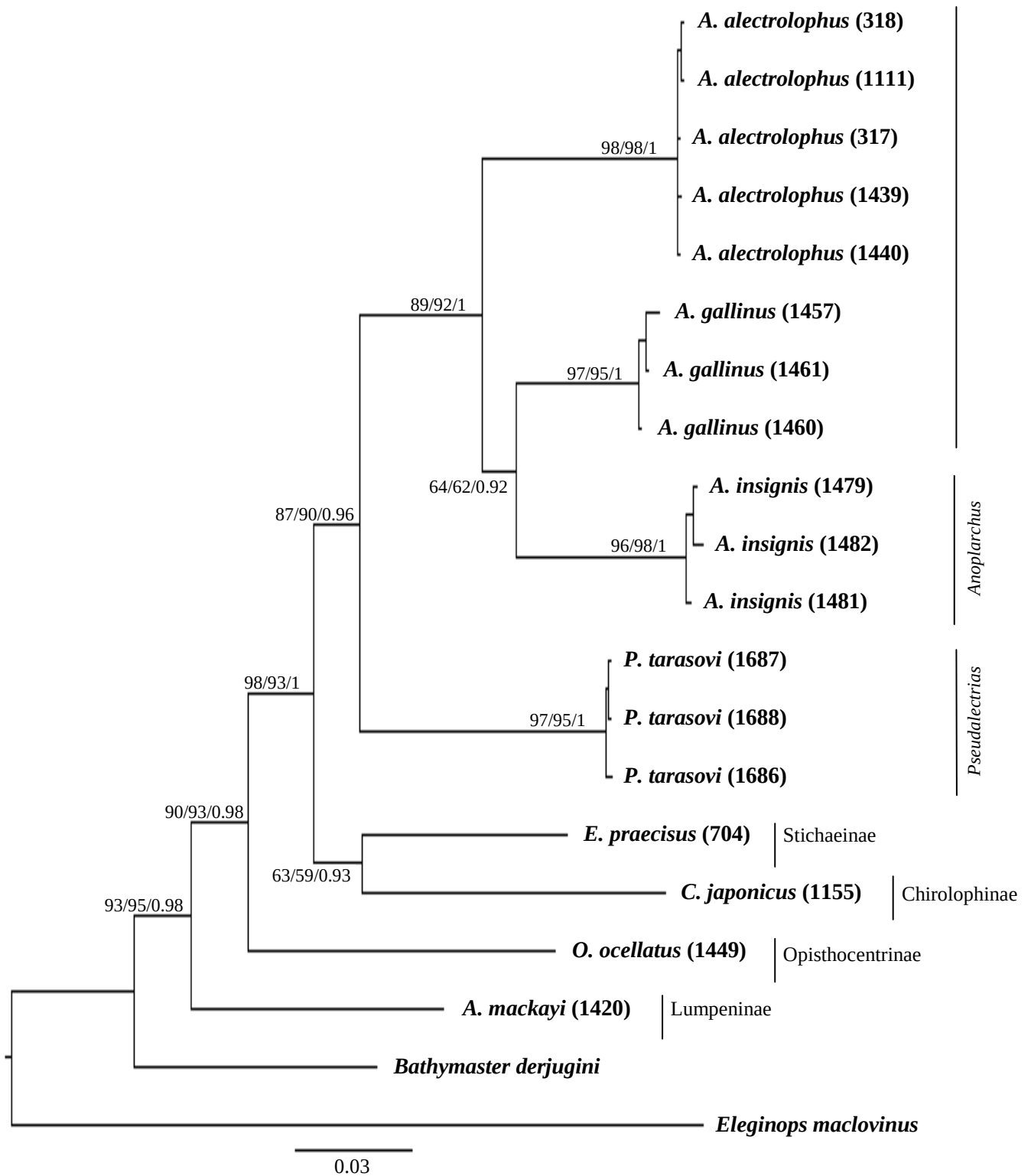


Рисунок Б.15. Филогенетическое дерево таксонов подсемейства Aletriinae семейства Stichaeidae по данным о нуклеотидных последовательностях генов COI, цитохрома b, 16S рРНК мтДНК. Приведены бутстрэп-поддержки (% от 1000 реплик) для MP- и ML-деревьев, а также оценки апостериорной вероятности для BA-дерева (MP/ML/BA). В основе реконструкции – ВА-дерево

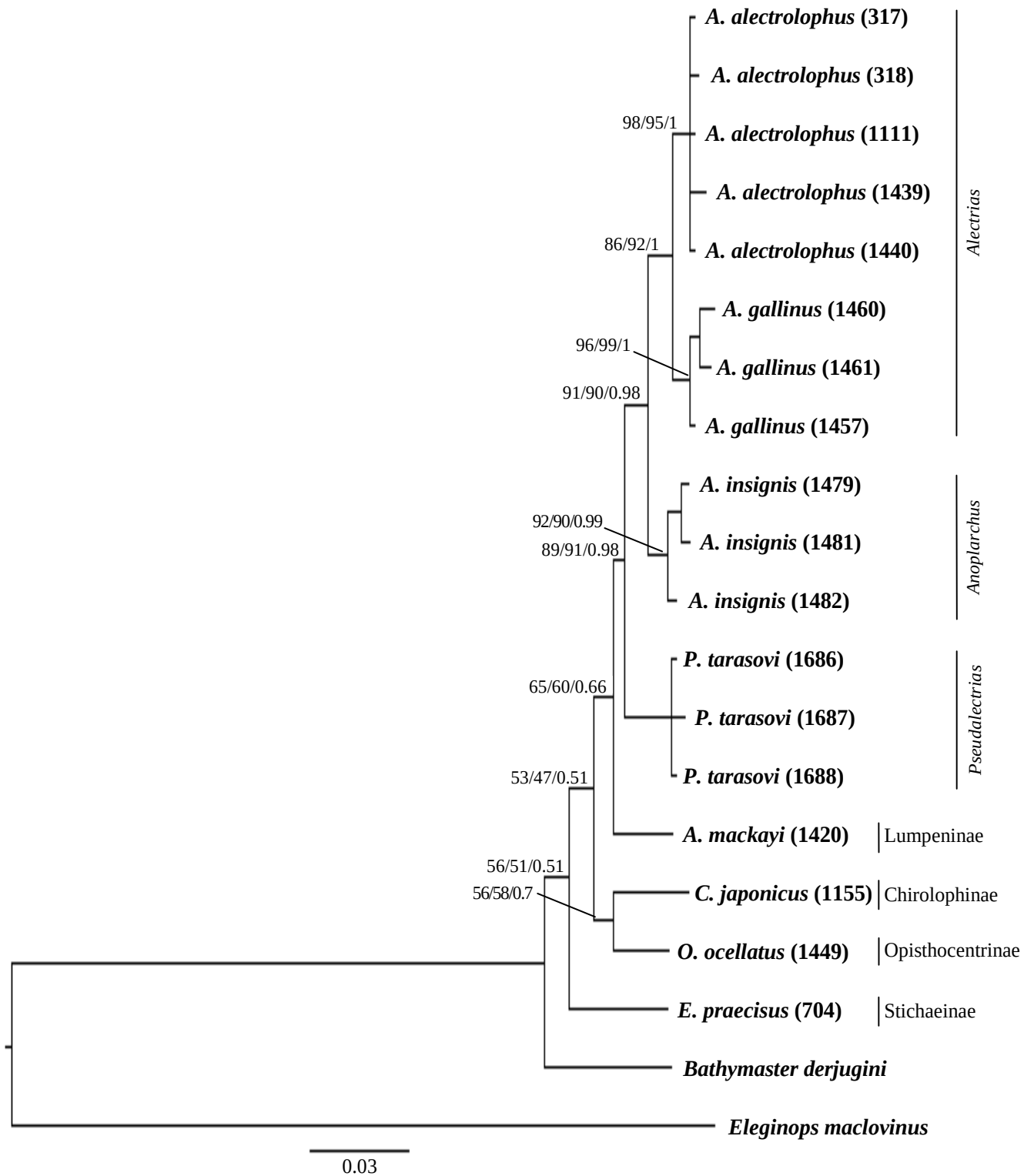


Рисунок Б.16. Филогенетическое дерево таксонов подсемейства Alectriinae семейства Stichaeidae по данным о нуклеотидных последовательностях генов RNF213, родопсина ядерной ДНК. Приведены бутстрэп-поддержки (% от 1000 реплик) для MP- и ML-деревьев, а также оценки апостериорной вероятности для BA-дерева (MP/ML/BA). В основе реконструкции – BA-дерево

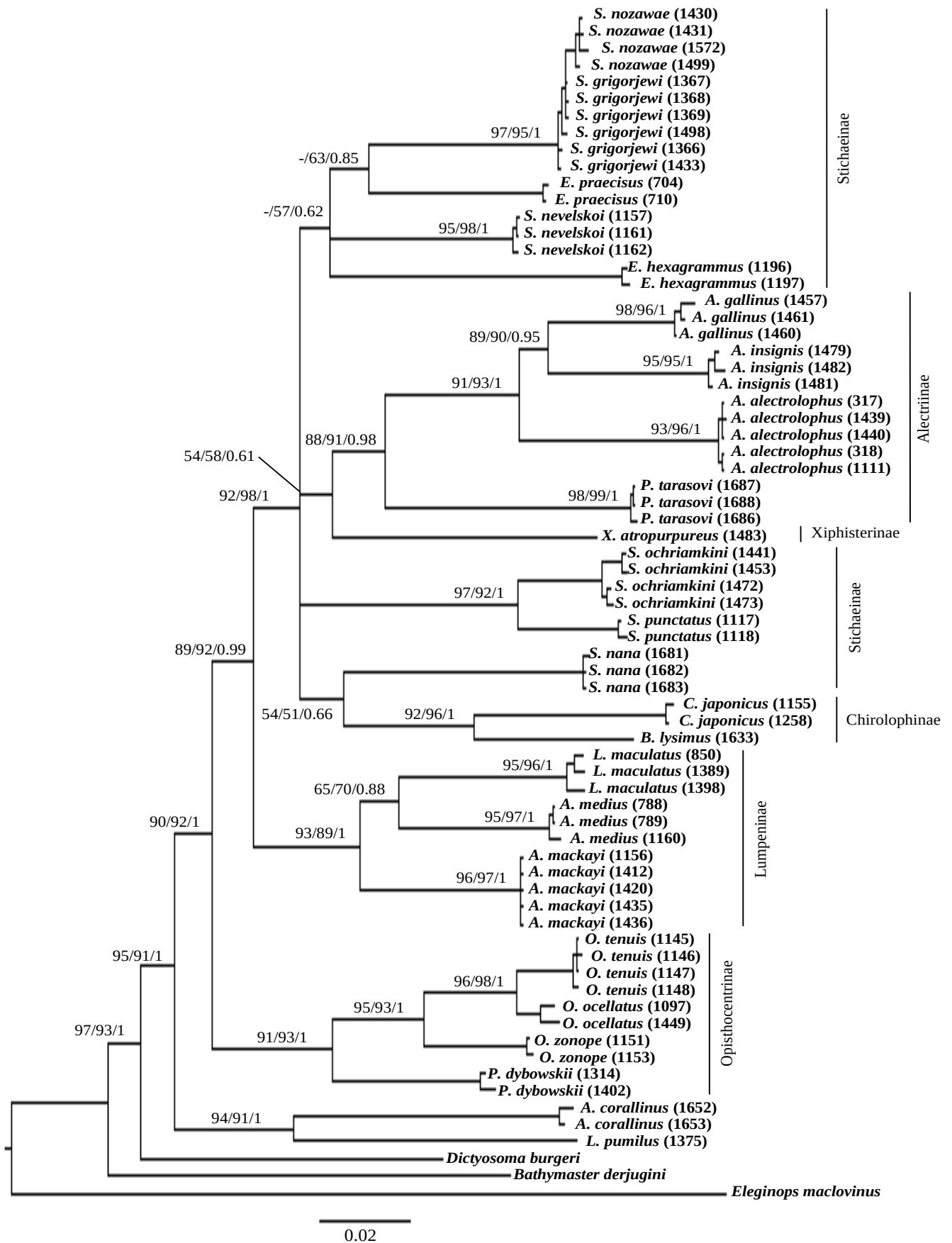


Рисунок Б.17. Филогенетическое дерево таксонов семейства Stichaeidae по данным о нуклеотидных последовательностях генов COI, цитохрома b, 16S рРНК мтДНК. Приведены бутстрэп-поддержки (% от 1000 реплик) для МР- и ML-деревьев, а также оценки апостериорной вероятности для ВА-дерева (МР/ML/ВА). В основе реконструкции – ВА-дерево. Прочерки обозначают иной порядок ветвления

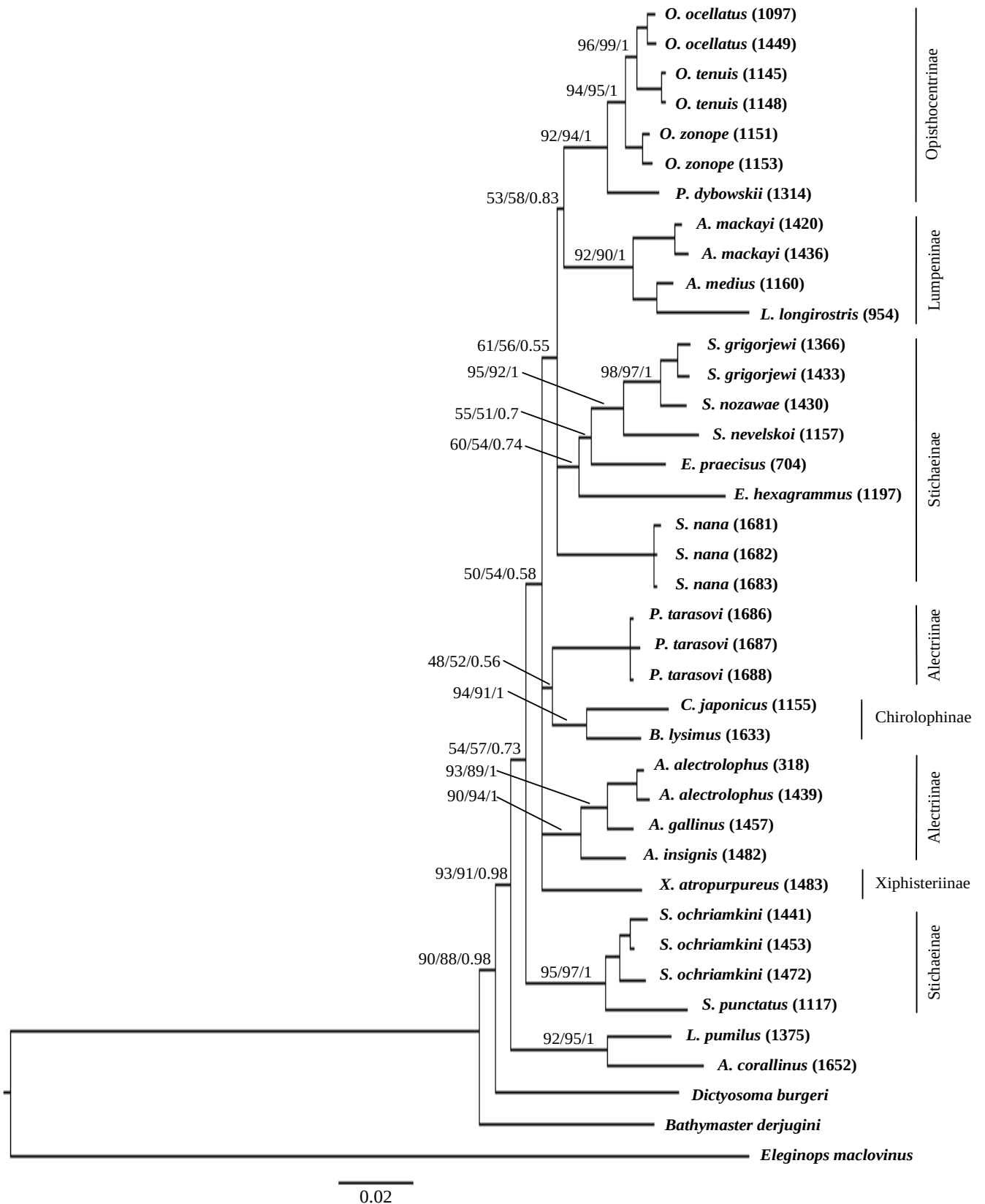


Рисунок Б.18. Филогенетическое дерево таксонов семейства Stichaeidae по данным о нуклеотидных последовательностях генов RNF213, родопсина, RAG1 ядерной ДНК. Приведены бутстрэп-поддержки (% от 1000 реплик) для МР- и ML-деревьев, а также оценки апостериорной вероятности для ВА-дерева (МР/ML/ВА). В основе реконструкции – ВА-дерево

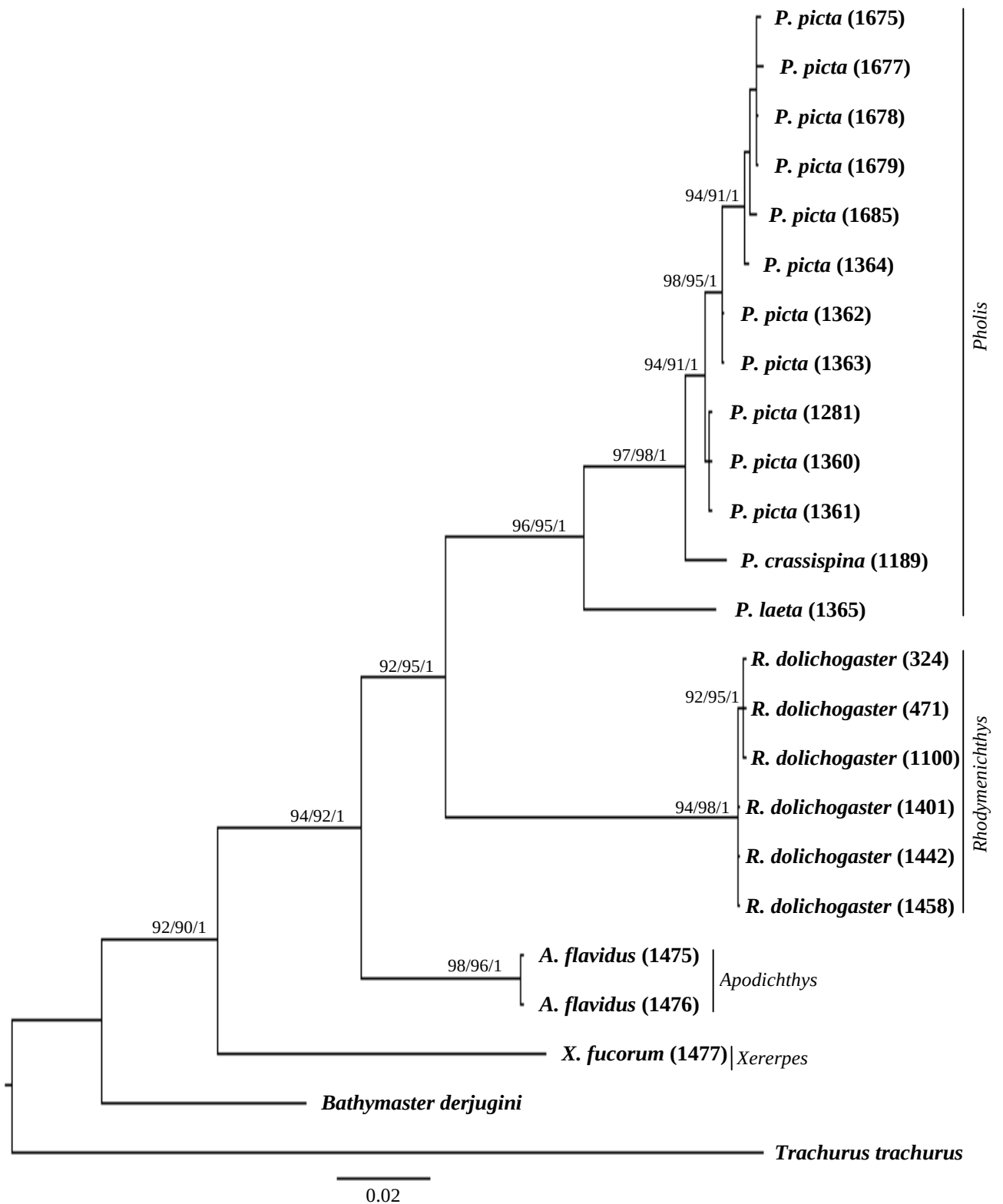


Рисунок Б.19. Филогенетическое дерево таксонов семейства Pholidae по данным о нуклеотидных последовательностях генов COI, цитохрома b, 16S рРНК мтДНК. Приведены бутстрэп-поддержки (% от 1000 реплик) для МР- и ML-деревьев, а также оценки апостериорной вероятности для ВА-дерева (МР/ML/ВА). В основе реконструкции – ВА-дерево

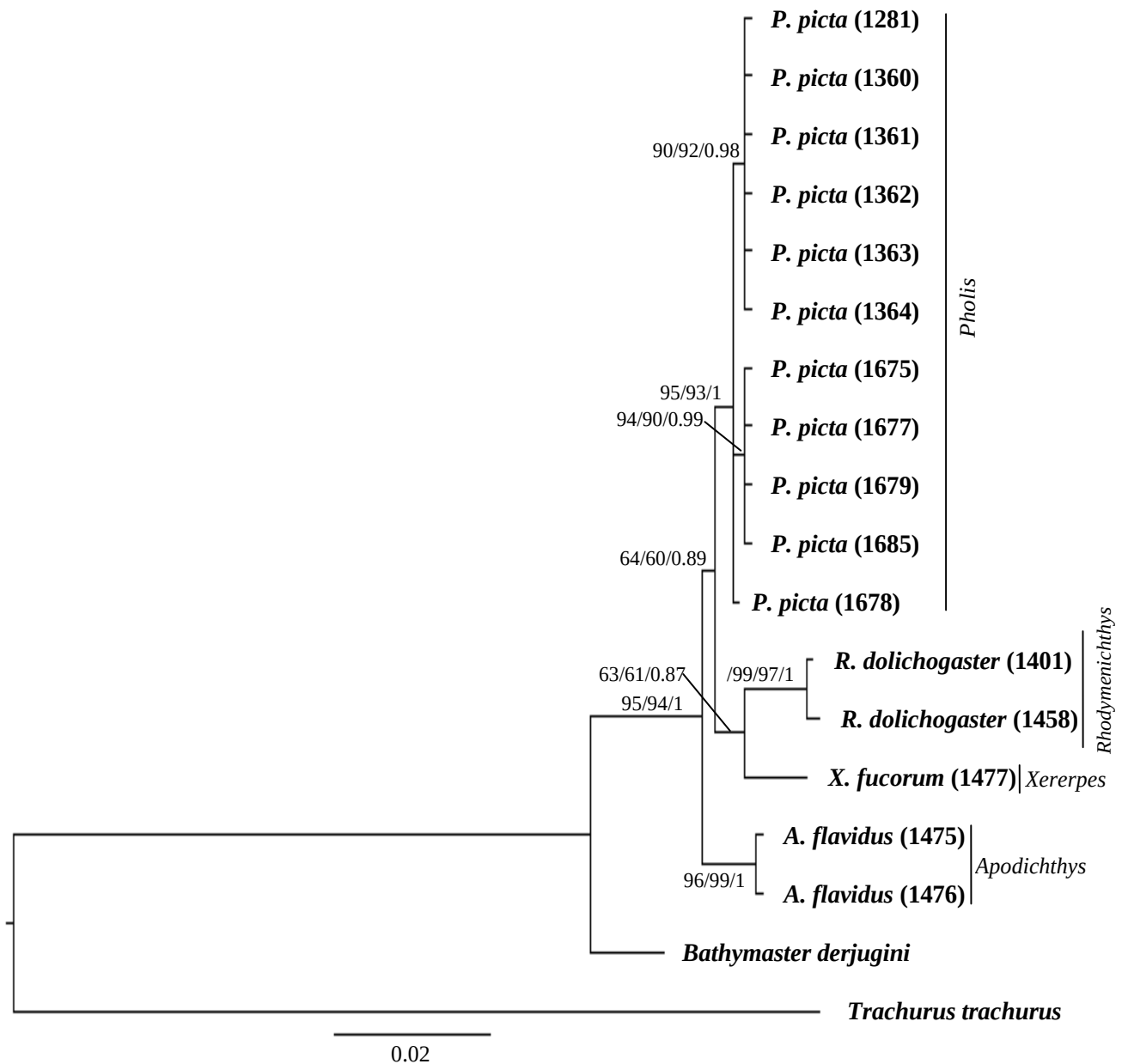


Рисунок Б.20. Филогенетическое дерево таксонов семейства Pholidae по данным о нуклеотидных последовательностях генов RNF213, родопсина ядерной ДНК. Приведены бутстрэп-поддержки (% от 1000 реплик) для МР- и ML-деревьев, а также оценки апостериорной вероятности для ВА-дерева (МР/ML/ВА). В основе реконструкции – ВА-дерево

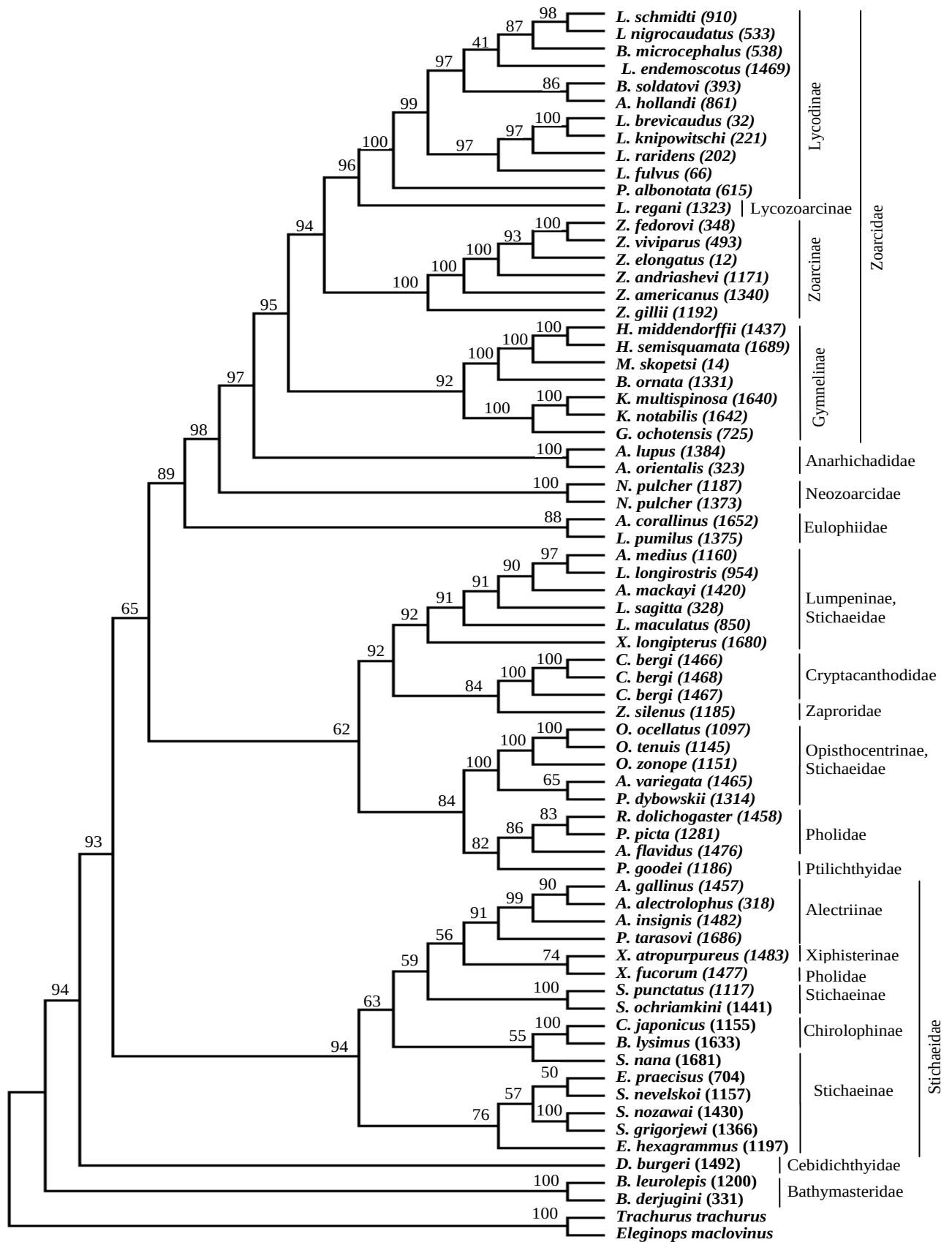


Рисунок Б.21. МР-дерево таксонов подотряда Zoarcoidei по данным о нуклеотидных последовательностях генов COI, цитохрома b, 16S рРНК мтДНК. Приведены бутстрэп-поддержки

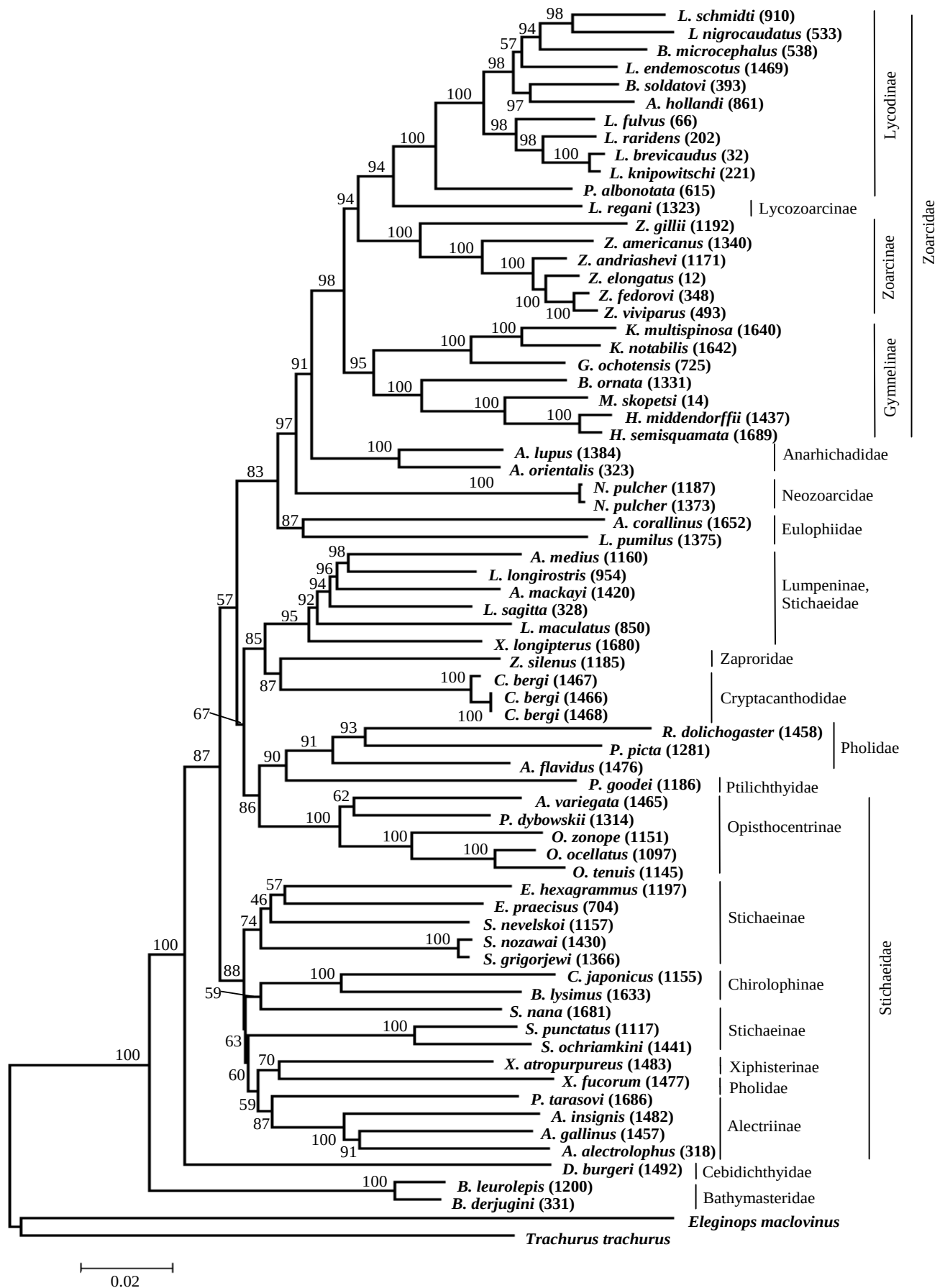


Рисунок Б.22. ML-дерево таксонов подотряда Zoarcoidei по данным о нуклеотидных последовательностях генов COI, цитохрома b, 16S рРНК мтДНК. Приведены бутстрэп-поддержки

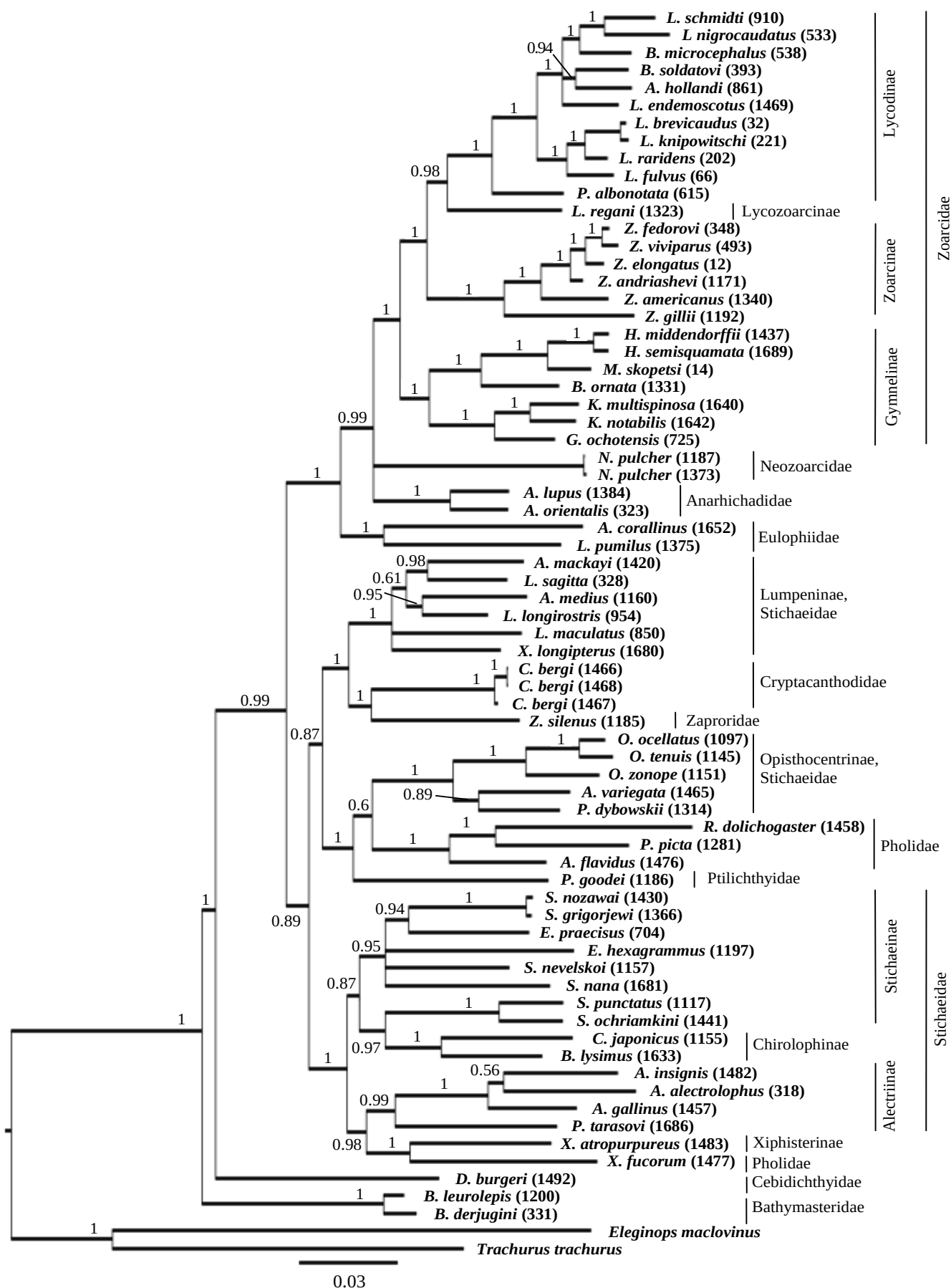


Рисунок Б.23. ВА-дерево таксонов подотряда Zoarcoidei по данным о нуклеотидных последовательностях генов COI, цитохрома b, 16S рРНК мтДНК. Приведены оценки апостериорной вероятности

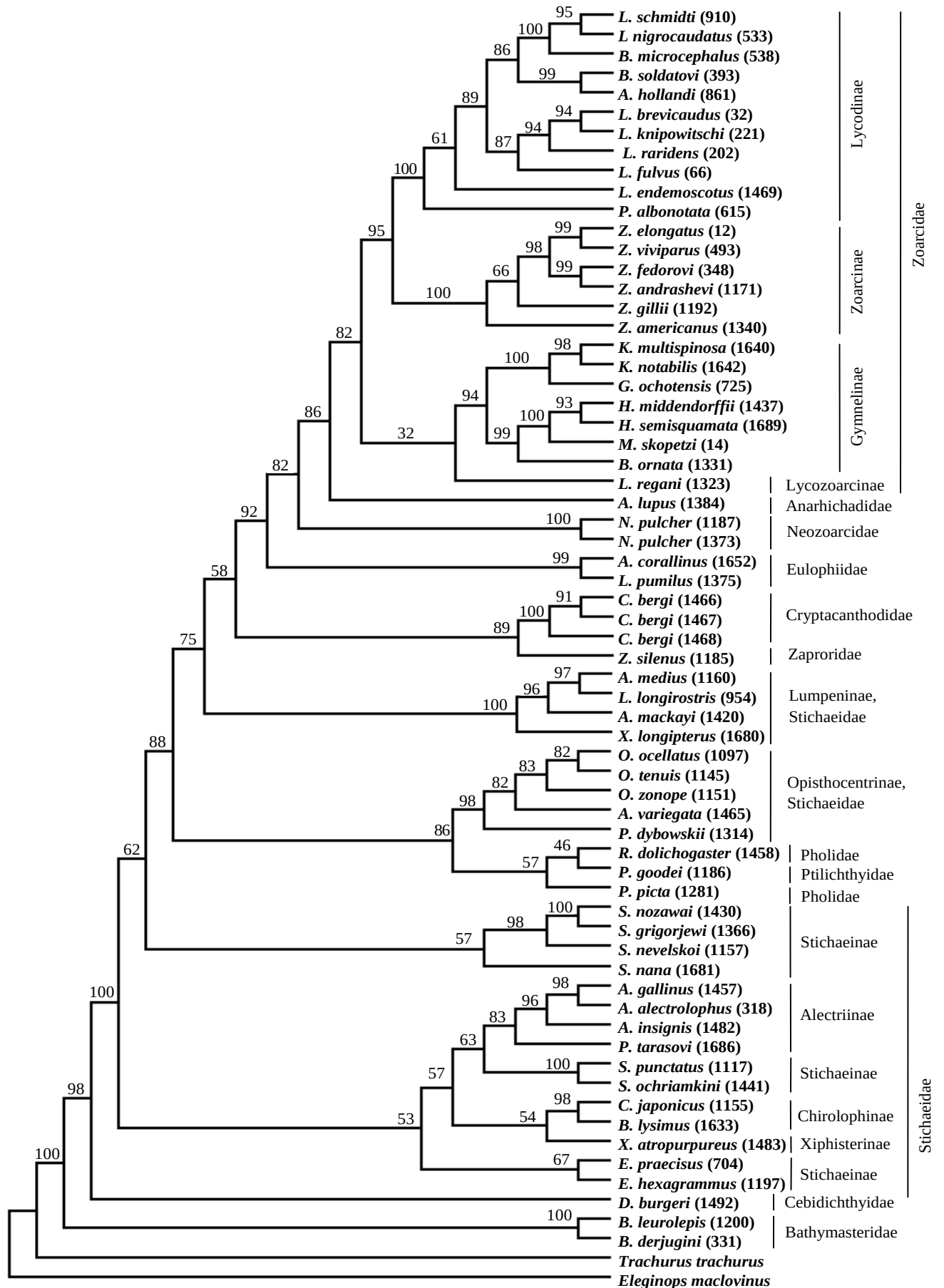


Рис. Б.24. МР-дерево таксонов подотряда Zoarcoidei по данным о нуклеотидных последовательностях генов RNF213, родопсина, RAG1 ядерной ДНК. Приведены бутстрэп-поддержки

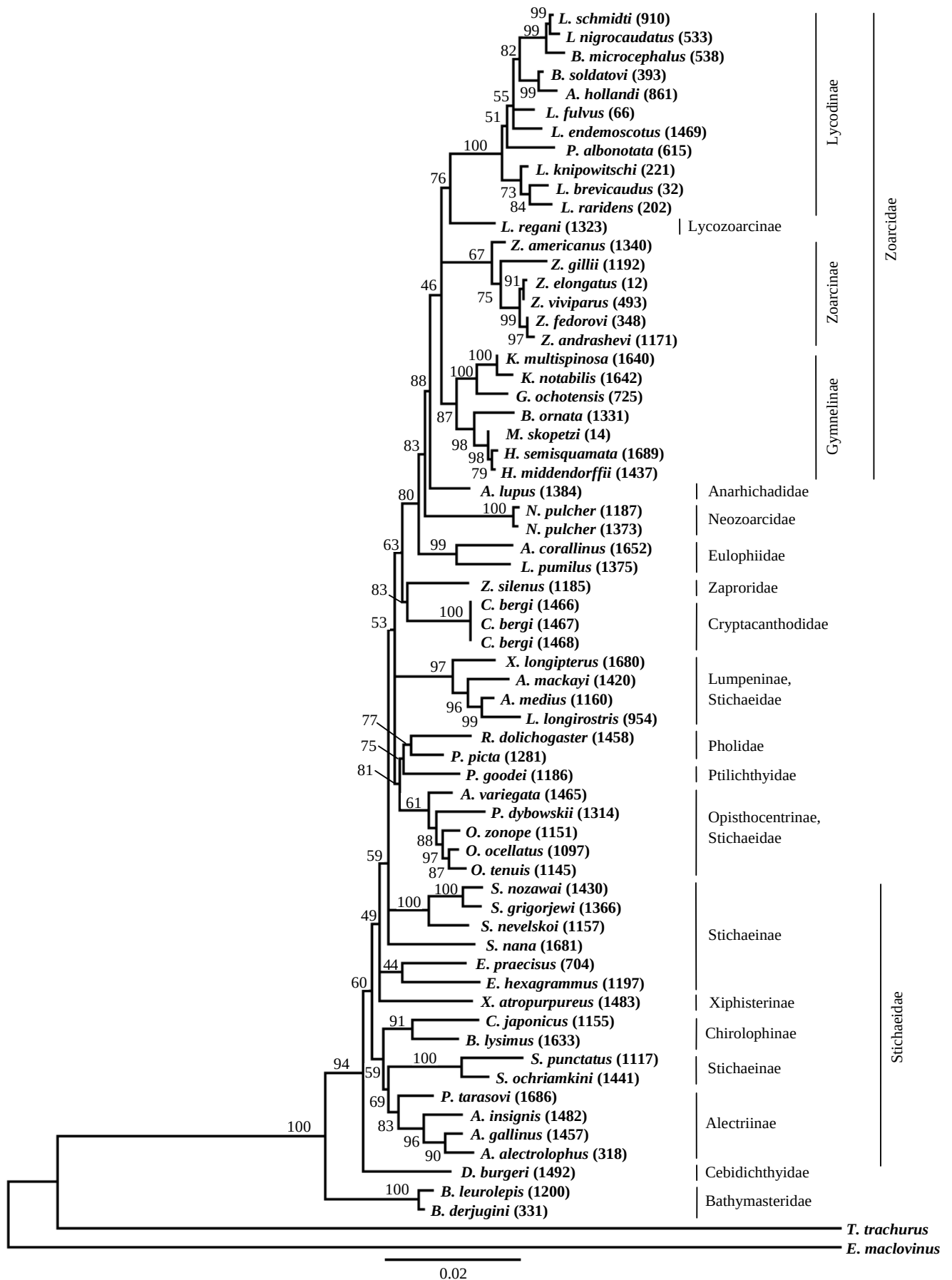


Рис. Б.25. ML-дерево таксонов подотряда Zoarcoidei по данным о нуклеотидных последовательностях генов RNF213, родопсина, RAG1 ядерной ДНК. Приведены бутстрэп-поддержки

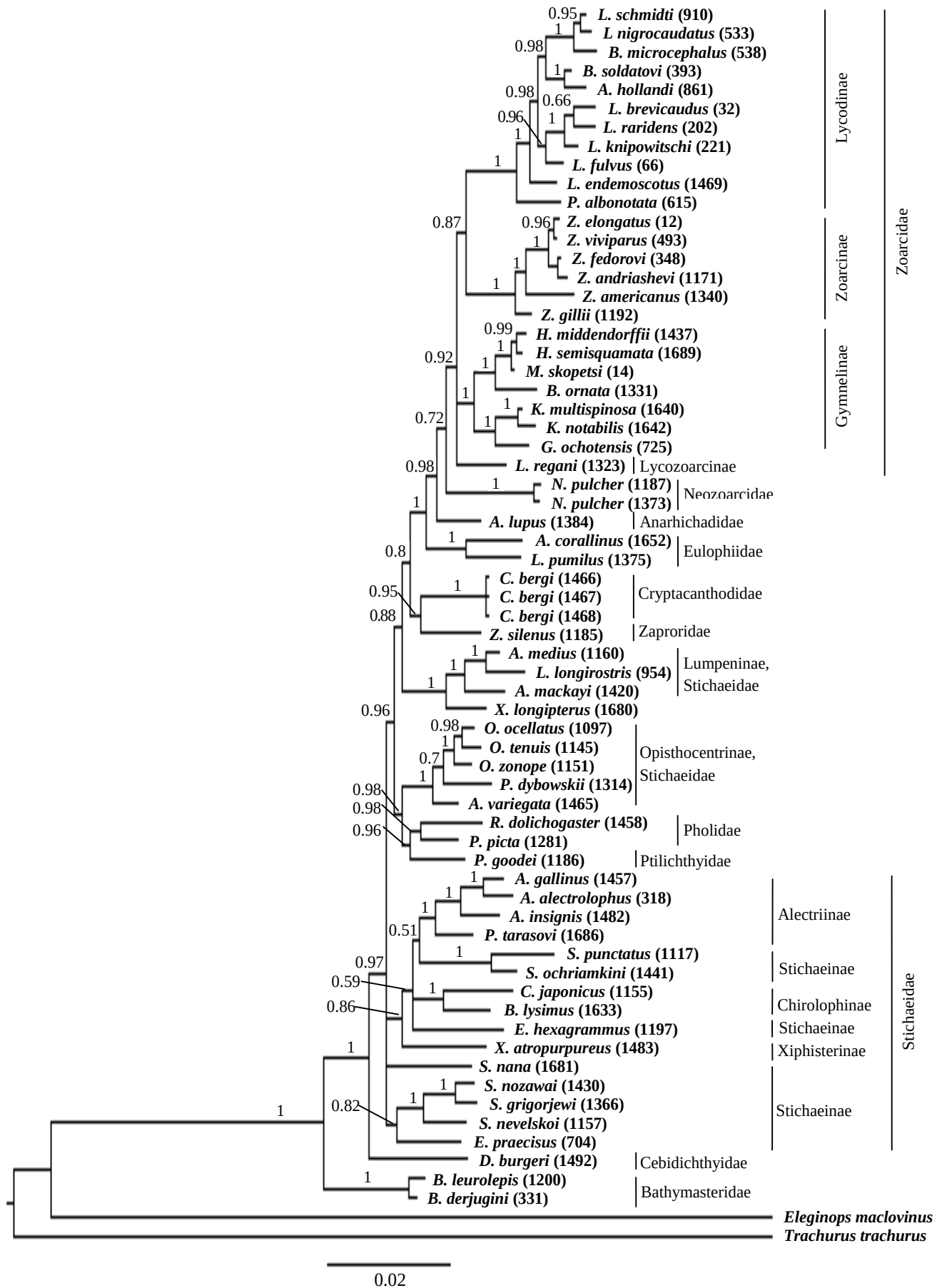


Рис. Б.26. ВА-дерево таксонов подотряда Zoarcoidei по данным о нуклеотидных последовательностях генов RNF213, родопсина, RAG1 ядерной ДНК. Приведены оценки апостериорной вероятности