

УДК 597.5

С. Х. Пипоян, М. О. Саакян

**О таксономическом статусе густеры *Blicca bjoerkna* (L.)
(Cyprinidae, Pisces) водоемов Араратской равнины**

(Представлено академиком НАН Армении К.Г. Карагезяном 15/1 1999)

На основании сравнения морфометрических признаков густеры р. Мецамор закавказской *Blicca bjoerkna transcaucasica* и "европейской" *B. bjoerkna* густерами, а также утверждения об обособленности распространения этой рыбы М.Г. Дадикян (1) выделил густеру р. Мецамор в отдельный подвид, назвав его армянской густерой *Blicca bjoerkna derjavini*.

Учитывая широкое распространение густеры за пределами р. Мецамор, мы провели повторное изучение этой рыбы в пределах Араратской равнины с целью уточнения ее таксономического статуса.

Материал для настоящей работы собран в феврале 1996 г. из каналов окрестностей с. Андраникаван Масисского р-на (нижнее течение р. Раздан) (n=73), феврале, октябре и ноябре 1996 г., из нижнего течения р. Мецамор у с. Ранчпар Масисского района (n=60), декабре 1997 г. и январе, марте и августе 1998 г. из каналов окрестностей с. Овташат (Меймандар) Масисского р-на (n=58) (система р. Мецамор). Кроме того, изучена выборка из р. Мецамор в окрестностях с. Зейвы (n=24), собранная А.Б. Шелковниковым 30.08.1925 г. и хранящаяся в коллекции Зоологического музея Института зоологии НАН РА.

При сборе и обработке материала использованы принятые в ихтиологии методы исследования (2,3). Последние 2 ветвистых луча спинного и анального плавников принимались за один. Для выявления расположения каналов сейсмодатчикной системы и подсчета их пор у 44 особей (20 самцов и 24 самки) пользовались ранее описанным методом (4). При обозначении каналов сейсмодатчикной системы следовали терминологии, которую использовала Богуцкая (5): надглазничный канал (*canalis supraorbitalis*) – CSO, подглазничный канал (*c. infraorbitalis*) – CIO, подкрышечно-нижнечелюстной канал (*c. praeorbitomandibularis*) – CPM, надвисочный канал (*c. supratemporalis*) – CST. Часть канала, проходящая глубоко в кости, на рис. 1 обозначена точками. Статистическую обработку проводили с помощью стандартных методов ($M \pm m, t_{st}$). Для

оценки взаимосвязей выборок по совокупностям признаков использовали показатель дивергенции D^2 (6). Сходство в распределениях меристических признаков оценивали с помощью показателя сходства Животовского (7). В качестве меры подвидового различия использовали "коэффициент различия" CD Майра (8). Дендрограмма построена односвязным (single linkage) методом.

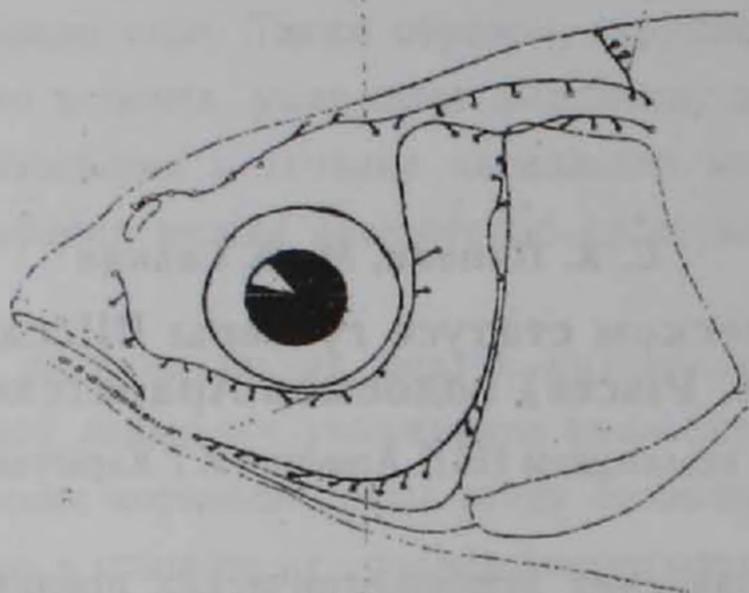


Рис.1. Схема расположения сейсмодатчиков на голове густеры водоемов Араратской равнины:

1 – CSO, 2 – CIO, 3 – CPM, 4 – CST (объяснения в тексте).

У густеры водоемов Араратской равнины в боковой линии 37-46(47,49) чешуй, $M = 42,8 \pm 0,15$ ($n=167$); над боковой линией 7-8(9) чешуй, $M = 7,8 \pm 0,03$ ($n=167$), под ней – 4-6, $M = 5,0 \pm 0,03$ ($n=167$), на хвостовом стебле (5) 6-10, $M = 7,4 \pm 0,08$ ($n=167$). D (II) III(6) 7-8, $M = 7,9 \pm 0,03$ ($n=191$), A III-IV 16-20, $M = 18,1 \pm 0,08$ ($n=191$), P I 14-16, $M = 14,5 \pm 0,05$ ($n=153$); V II 7-8, $M = 7,8 \pm 0,03$ ($n=150$). На первой жаберной дуге 12-19 (20-23) тычинок, $M = 14,9 \pm 0,12$ ($n=165$). Глоточные зубы двурядные. Обнаружены 5 вариантов формул глоточных зубов ($n=89$), которые распределяются следующим образом: 2.5-5.2 (0,51), 1.5-5.1 (0,37), 1.5-5.2 (0,09), 2.5-5.1 (по 0,02), 2.5-4.2 (0,01) (в скобках дана частота встречаемости данного варианта). Позвонков 36-40, $M = 38,4 \pm 0,06$ ($n=123$), из которых 19-21 туловищные, включая 4 позвонка Веберова аппарата, $M = 20,2 \pm 0,05$, а 17-20 – хвостовые, $M = 18,5 \pm 0,06$. Обнаружено 7 вариантов соотношения туловищных и хвостовых позвонков, которые распределяются следующим образом ($n=89$): 20+19 (0,36), 20+18 (0,29), 21+18 (0,20), 21+19 (0,08), 19+18 (0,03), 21+17 (0,02), 19+19 (0,01).

Расположение сейсмодатчиков на голове густеры водоемов Араратской равнины типично для *Blicca bjoergkna* (5), однако, в отличие от последнего, у всех изученных особей CSO соединяется с CST (рис.1). В CSO отмечено 10-15 пор, чаще 13 и 14 (0,32 и 0,25 соответственно) (здесь и ниже число пор включает входное и выходное отверстия канала). В CIO (18) 19-22 (23) пор, чаще 19, 20 и 21 (0,34, 0,27 и 0,22 соответственно). В CPM отмечено

но (16) 17-21 пор, чаще 18 и 19 (0,36 и 0,30 соответственно). В CST 5-7 (8,9) пор, чаще 6 (0,60).

Кишечник примерно равен длине тела: 61,1 до 135,0% ($M = 99,2 \pm 1,07$) ($n=133$).

Форма и окраска тела и плавников в целом соответствуют описаниям густеры Барачем⁽⁹⁾ и Дадикяном⁽¹⁾. Следует добавить, что у особей из окрестностей с.Андраникаван края всех плавников темно-серые, а остальная часть – серая или оранжево-серая. У большинства особей из р.Мецамор плавники серые кроме брюшных, которые желтоватые или прозрачные с оранжевым основанием. Радужина глаз серебристая или золотистая, в верхней части – темная. Верхний край спинного плавника косо срезанный или, реже, слегка вогнутый. Киль между брюшными плавниками и анальным отверстием у 89,5% особей ($n=33$) не покрыт чешуей, у остальных – покрыт.

В водоемах Араратской равнины соотношение полов густеры в целом близко к 1:1, с небольшим преобладанием самок (55,6%, $n=33$). Половой диморфизм слабо выражен, хотя наблюдаются достоверные различия между выборками самцов и самок по некоторым морфометрическим признакам: у самцов более длинные грудные, брюшные и хвостовые плавники, низкое тело, длинное основание анального плавника, короткие антеанальное, пектоцентральное и вентроанальное расстояния. Большинство этих различий следует считать результатом размерной изменчивости морфометрических признаков, так как в изученных выборках самцы были несколько мельче.

Как нами указывалось выше, М.Г.Дадикян при выделении густеры р.Мецамор в отдельный подвид основывался на сравнении средних значений морфометрических признаков и обособленности распространения этой рыбы. Однако большинство средних значений и пределы варьирования морфометрических, в частности меристических, признаков у густеры р.Мецамор в отдельные годы отличаются друг от друга ((^{1,9,10}), данные по сборам А.Б.Шелковникова и наши данные), что, по-видимому, является результатом случайных флуктуаций значений признака в пределах нормы реакции. Кроме того, густера в пределах Араратской равнины как ранее, так и в настоящее время распространена намного шире. Так, густера была поймана К.А.Сатуниным в р.Аракс у Джульфы 12.06.1911г. (⁹) и каналах окрестностей с.Ерасх Араратского р-на в 80-х гг. (личное сообщение Э.А.Тиграняна). Нами же эта рыба кроме р.Мецамор обнаружена также и в нижнем течении р.Раздан. Таким образом, густера фактически распространена по всему среднему и нижнему течению р.Аракс.

Рассмотрим сравнение М.Г.Дадикяна⁽¹⁾ морфометрических признаков армянской густеры с закавказской густерой. Здесь методологически было неверно сравнивать выборки, состоящие из рыб с разными размерами тела. Поскольку в выборке р.Мецамор преобладали более крупные особи, то обнаруженные различия между многими признаками можно интерпретировать как

результат размерных изменений. С другой стороны, использованная формула "дифференциации рядов" (переименованный критерий Стьюдента) имеет ряд недостатков (6). В этих случаях для оценки подвидов более эффективно использование "показателя подвидового различия" $CD \geq 1,28$ (8). При сравнении вышеуказанных выборок по этому показателю нами обнаружены различия только по трем признакам – наибольшей высоте тела, пектоцентральному расстоянию и заглазничному расстоянию головы, где CD равнялся 1,44, 1,28 и 1,95 соответственно. Однако, по нашим данным, первые два из этих признаков подвержены размерной изменчивости, и обнаруженные различия следует рассматривать как результат этой изменчивости, а различие третьего признака можно объяснить сезонной и многолетней изменчивостью. Кроме того, большая часть изменчивости экстерьерных индексов связана с прямым воздействием среды (11-13).

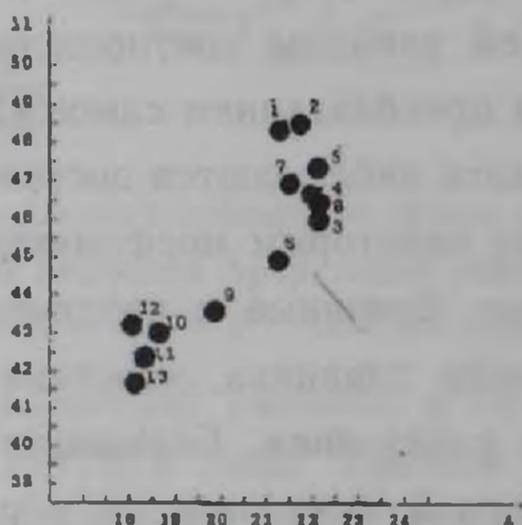


Рис.2. Диаграмма разброса средних значений по числу ветвистых лучей в анальном плавнике (А) и чешуй в боковой линии (II) выборок густеры.

Цифрами обозначены выборки: 1 – Сямозеро (18); 2 – Псковско-Чудский водоем (18); 3 – Зап. Двина (16); 4 – бассейн Днепра (16); 5 – оз.Ильмен (19); 6 – Поемное оз.против Харькина (19); 7 – пойма р.Урал (19); 8 – дельта Волги (18); 9 – р.Алазань (17); 10 – р.Мецамор (9); 11 – р.Мецамор (1); 12 – р.Мецамор и каналы в окрестностях с.Андраникаван (наши данные); 13 – р.Мецамор (наши данные по сборам А.Б.Шелковникова).

Опыт выделения внутривидовых группировок показал, что разные признаки неодинаково полезны в исследованиях структуры фенотипического разнообразия видов и часто эту структуру с неожиданной полнотой удается представить по результатам рассмотрения всего одного-двух признаков (14). Так, выделению Л.С.Бергом закавказской густеры в отдельный подвид способствовали, кроме географического распространения, всего два признака – меньшее число ветвистых лучей в анальном плавнике и чешуй в боковой линии (15). В качестве подтверждения этого укажем, что число ветвистых лучей в анальном плавнике более четко характеризует фенетические отношения выборок густеры р.Мецамор (наши данные) и бассейна Днепра (16) при показателе сходства популяций $r=0,135$, тогда как этот показатель для числа ветвистых лучей в спинном плавнике и позвонков равен 0,809 и 0,471 соответственно.

Сказанное иллюстрируется на диаграмме разброса средних значений числа ветвистых лучей анального плавника и чешуй боковой линии европейских и закавказских популяций густеры (рис.2), а также при вычислении матрицы дивергенций по этим двум признакам и построенной по ней дендрограмме (рис.3), где европейские популяции выделяются в отдельную плеяду, а закавказские – в другую. Полученные результаты хорошо согласуются с практикой внутривидовой систематики густеры, когда кроме географического распространения определяющее значение между подвидами придается числу ветвистых лучей анального плавника и чешуй в боковой линии (15,17). Именно по этим признакам отсутствуют подвиговые различия между армянской (1) и закавказской густерами (17): для ветвистых лучей анального плавника $CD=0,78$ (по нашим данным – 0,76), для чешуй боковой линии $CD=0,40$ (по нашим данным – 0,13). Уместно отметить, что в работах (1,18) имеется опечатка по среднему числу ветвистых лучей анального плавника (вместо 49,43 должно быть 42,43).

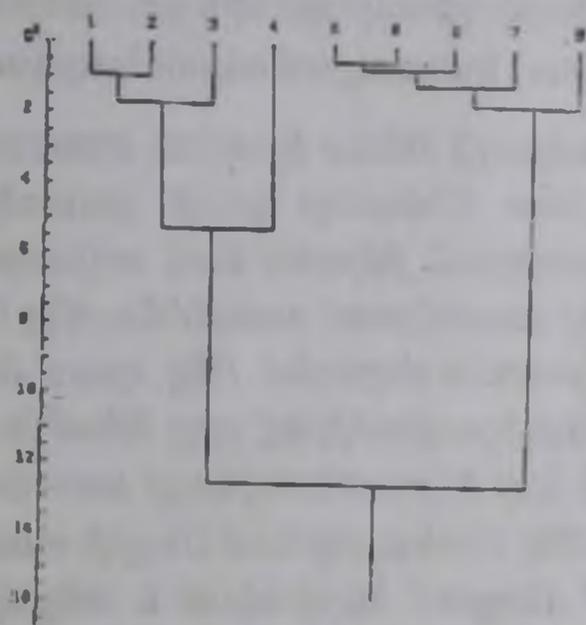


Рис.3. Дендрограмма сходства, характеризующая фенетические отношения выборок густеры по количеству ветвистых лучей в анальном плавнике и чешуй в боковой линии. Цифрами обозначены выборки: 1 – р.Мецамор и каналы в окрестностях с.Андраникаван (наши данные); 2 – р.Мецамор (1); 3 – р.Мецамор (9); 4 – р.Алазань (17); 5 – бассейн Днепра (16); 6 – Зап. Двина (16); 7 – Псковско-Чудский водоем (18); 8 – дельта Волги (18); 9 – Куйбышевское водохранилище (20).

Обобщая вышесказанное, можно заключить, что при выделении внутривидовых структур густеры, наряду с географическим распространением, достаточно рассмотреть результаты сравнений числа ветвистых лучей в анальном плавнике и, в меньшей степени, чешуй в боковой линии, так как этот признак зависит от размерной изменчивости.

Таким образом, анализируя наши и литературные данные по морфометрическим признакам и распространению закавказских густер, мы пришли к выводу, что нет реальных различий между армянской и закавказской подвидами этой рыбы, и армянскую густеру *Blicca bjoerkna derjavini* Dadikyan, 1970 следует считать младшим синонимом закавказской густеры *Blicca bjoerkna transcaucasica* Berg.

В конце остановимся на особенностях расположения сейсмодатчиков каналов густеры Араратской равнины. По Богуцкой (5) CSO у *Blicca bjoerkna* подходит, как правило, к CST и загибается вниз, не соединяясь с этим каналом. Однако у изученных нами рыб CSO хотя и слегка загибается, но вместе с тем соединяется с CST (рис.1). Такое соединение обнаружил и Хензель (цит. по (5)) у 2 из 10 изученных им особей густеры. Обнаруженное нами различие у отдельных подвигов густеры может расширить представления о таксономическом значении строения и расположения сейсмодатчиков каналов у подвигов карповых рыб.

Армянский государственный педагогический институт
Институт молекулярной биологии НАН Армении

Ս. Խ. ՊԻՊՅԱՆ, Մ. Օ. ՍԱՀԱԿՅԱՆ

Արարատյան հարթավայրի ջրամբարների գուստերայի *Blicca bjoerkna* (L.)
(Cyprinidae, Pisces) կարգաբանական կարգավիճակի մասին

Անդրկովկասյան գուստերայի *Blicca bjoerkna transcaucasica* և կրոպակյան գուստերայի *Blicca bjoerkna* հետ Մեծամոր գետի գուստերայի մորֆոստրիկական հատկանիշների համեմատության, ինչպես նաև աշխարհագրական մեկուսացման հիման վրա Մեծամոր գետի գուստերան առանձնացվել է որպես առանձին՝ հայկական ենթատեսակ *Blicca bjoerkna derjavini*: Ընդ որում նոր կարգաբանական միավորը որոշվել էր Ստյոպենտի t-չափանիշով, որը նման հարցերում ունի մի շարք թերություններ, այն դեպքում, երբ ենթատեսակների առանձնացման գործում առավել հաջող հավասարում է իրենից ներկայացնում Մայրի «տարբերության գործակիցը»: Այս գործակիցի կիրառման դեպքում հայկական և անդրկովկասյան գուստերաների միջև հայտնաբերվում են միայն ոչ էական տարբերություններ, որոնք մի շարք պատճառներով չեն կարող կարևոր լինել գուստերաների կարգաբանական վիճակի որոշման համար:

Միևնույն ժամանակ, Եվրոպայի և Անդրկովկասի ջրամբարներում տարածված գուստերայի 10 պոպուլյացիաների նմանության և տարբերության վերլուծությունը՝ կատարված տարամիտման և Ժիվոտովսկու մի քանի պոպուլյացիաների նմանության չափանիշների միջոցով, թույլ տվեց վերհանել երկու հատկանիշ՝ հետանցքային լողակի ճյուղավորված ճառագայթների և կողագծի թեփուկների քանակները, որոնք հստակ բնութագրում են առանձին ենթատեսակների ֆենետիկական հարաբերությունները: Հենց այս հատկանիշներով էլ էական տարբերություններ չեն հայտնաբերված անդրկովկասյան և հայկական գուստերաների միջև, որը Արաքսի միջին և ստորին հոսանքներում գուստերայի տարածվածության փաստի հետ միասին թույլ են տալիս հայկական գուստերային դիտել որպես անդրկովկասյան գուստերայի կրտսեր հոմանիշ:

ЛИТЕРАТУРА – ԳՐԱԿԱՆՈՒԹՅՈՒՆ

¹ М.Г.Дадикян, Вопр. ихтиологии, т.10, вып.4 (63), с.740-742 (1970). ² Н.И.Чугунова, Рыб. х-во, №12, с.11-13, 1955. ³ И.Ф.Правдин, Руководство по изучению рыб, Пищевая промышленность, М., 1966. ⁴ С.Х.Липоян, Вопр. ихтиологии, т.38, вып.4, с.479-484 (1988). ⁵ Н.Г.Богуцкая, Вопр. ихтиологии, т.28, вып.3, с.367-382 (1988).

⁶ В.Л. Андреев, Ю.С. Решетников, *Вопр. ихтиологии*, т.17, вып.5 (106), с.862-878 (1977). ⁷ Л.А. Животовский, *Журн. Общ. Биол.*, т.10, вып.4, с.587-603 (1979). ⁸ Э. Майр, *Принципы зоологической систематики*, М., Мир, 1971. ⁹ Г.П. Барач, *Рыбы Армении*, Тр. Севанской гидробиол. станции, Л., Изд. АН СССР, с.5-77, 1940. ¹⁰ А.Н. Державин, *Изв. бакинской ихтиологической станции*, т.2, вып.1, с.161-184 (1926). ¹¹ С.Х. Липоян, *Исследование морфологических и биологических особенностей серебряного карася *Carassius auratus gibelio* (Bloch, 1783) в различных водоемах Армении* Автореф. Канд. Дис., Ереван, 1993. ¹² В.В. Барсуков, в сб.: *Морфология и экология позвоночных*, Л., Наука, с.30-46, 1971. ¹³ В.С. Кирпичников, *Генетические основы селекции рыб*, Л., Наука, 1979. ¹⁴ М.В. Мина, *Микроэволюция рыб: эволюционные аспекты фенетического разнообразия*, М., Наука, 1986. ¹⁵ Л.С. Берг, *Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран*, ч.2, М.-Л., 1949. ¹⁶ П.И. Жуков, *Рыбы Белоруссии*, Минск, Наука и техника, 1965. ¹⁷ Ю.А. Абдурахманов, *Рыбы пресных вод Азербайджана*, Баку, Изд. АН АзССР, 1962. ¹⁸ М.Г. Дадикян, *Рыбы Армении*, Ереван, Изд. АН АрмССР, 1986. ¹⁹ Л.Н. Тряпицына, *Зоол. журн.*, т.58, вып.3, с.378-385 (1979). ²⁰ Г.Х. Шапошникова, *Биология и распределение рыб в реках уральского типа*, М., Наука, 1964.