

**РАЗМЕРНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ МОРФОМЕТРИЧЕСКИХ  
ПРИЗНАКОВ И ЕЕ ЗНАЧЕНИЕ В СИСТЕМАТИКЕ КАРПОВЫХ РЫБ  
(CYPRINIDAE, PISCES)**

**С.Х. ПИПОЯН**

*Центр научных этнокультурных исследований «Этнос», 375010, Ереван*

Изучена размерная изменчивость 36 морфометрических признаков 18 видов и подвидов карповых рыб Армении. Установлено, что многие из этих признаков часто подвержены размерной (возрастной) изменчивости и зачастую без учета ее закономерностей не могут служить надежным критерием для установления диагноза таксона или межпопуляционных различий.

Ուսումնասիրված է Հայաստանի բնաշխարհի 18 տեսակ և ենթատեսակ ծածանազգի ձկների 36 ձևաչափական հատկանիշի չափային փոփոխականությունը: Բացահայտվել է, որ այդ հատկանիշներից շատերը ենթակա են չափային (տարիքային) փոփոխականության և առանց վերջինիս օրինաչափությունները հաշվի առնելու՝ չեն կարող հուսալի չափանիշ ծառայել կարգաբանական միավորների ախտորոշման կամ միջպոպուլյացիոն տարբերությունների հայտնաբերման համար:

Measure changeability of 36 morphometric features of 18 species and subspecies of Armenian cyprinid fishes is studied. Most of the mentioned features are often apt to changes in their measures and cannot be considered as a reliable criteria for discovering the diagnosis and interpopulation differences of taxons, without taking into account the changeability regularities.

*Карповые — размерная изменчивость — морфометрические признаки*

За последние десятилетия в систематике различных групп позвоночных животных применяются многие методы исследований, среди которых основными можно считать карпологиический [3], биохимический (электрофоретическое разделение белков, ферментов, определение их аминокислотной последовательности [9, 12], иммунологический [11], молекулярные - гибридизация ДНК, анализ рибосомальной, митохондриальной и ядерной ДНК [13]. В то же время в систематике рыб с успехом используется также изучение сейсмочувствительной системы, краниологический и остеологический методы исследования [2, 15].

Однако наиболее приемлемой для карповых рыб *Cyprinidae* на сегодняшний день считается система, разработанная на основании морфометрических признаков [1, 8]. Особое значение при этом придается комплексу меристических признаков - количеству чешуй в боковой линии, лучей в анальном и спинном плавниках, а также количеству позвонков, тычинок на первой жаберной дуге, количеству рядов глоточных зубов и их числу в рядах. В отдельных случаях таксономическое значение придается и

некоторым пластическим признакам – соотношению длины головы, наибольшей высоте тела, длине и высоте хвостового стебля.

Основной недостаток этой системы состоит в том, что многие из перечисленных морфометрических признаков часто подвержены размерной (возрастной) и половой изменчивости. Следовательно, они не могут служить надежным критерием для установления диагноза таксонов или использоваться при выявлении видовых, подвидовых или популяционных различий без учета размерной или половой изменчивости этих признаков.

Для выявления закономерностей размерной изменчивости и возможности их использования при установлении таксономических единиц или межпопуляционных различий нами изучены особенности этой изменчивости у карповых рыб водоемов Армении.

**Материал и методика.** Материал собран из различных естественных и искусственных водоемов Армении в 1988–2004 гг. Всего обработано 3127 экз. рыб следующих видов: чернобровка *Acanthalburnus microlepis* – 156, закавказская уклейка *Alburnus alburnus hohenackeri* – 185, куринская уклейка *Alburnus filippi* – 120, жерех *Alypius aspius* – 60, усач-чанари *Barbus capito* – 62, куринский усач *Barbus lucerna cyri* – 182, севанский усач *Barbus goktschalcus* – 90, закавказская густера *Blicca bjoerkna transcaucasica* – 224, серебряный карась *Carassius auratus gibelio* – 485, куринский подуст *Chondrostoma oxyrinchum cyri* – 63, пескарь *Gobio gobio* – 210, верховка *Leucaspius delineatus* – 180, восточный голавль *Leuciscus cephalus orientalis* – 120, амурский чебачок *Pseudorasbora parva* – 240, горчак *Rhodeus sericeus unarvus* – 150, армянская плотва *Rutilus rutilus shelkovnikovi* – 210, куринская храмуля *Capoeta capoeta capoeta* – 60, севанская храмуля *Capoeta capoeta sevangi* – 330.

Для выявления влияния размерной изменчивости на морфометрические признаки нами изучены закономерности изменчивости данного морфометрического признака на двух и более выборках каждого вида. В состав каждой выборки входило не менее 30 экз. По возможности было соблюдено равное соотношение самцов и самок в сравниваемых выборках. Материал собран и обработан общепринятыми и ихтиологами морфометрическими и статистическими методами [7, 8].

**Результаты и обсуждение.** Количество чешуи в боковой линии (*H*). Данный признак в комплексе с количеством лучей в спинном и анальном плавниках принимается как наиболее важный при определении таксонов карповых рыб [1]. Однако *H* у многих видов подвержен большой размерной изменчивости. Так, нами обнаружено достоверное увеличение *H* с увеличением размеров тела у следующих видов: чернобровки, усача-чанари, куринского и севанского усачей, пескаря, амурского чебачка, армянской плотвы, севанской храмули. Причем, чем меньше средняя длина тела первой размерной группы и больше разница в размерах сравниваемых выборок, тем достовернее и больше разница в *H*. Причина этого явления – процесс полного формирования системы органов боковой линии при достижении рыб определенного размера (возраста). Следовательно, в старших размерных группах *H* должна быть больше, чем в младших (мальков, сеголегов), что наблюдается у изученных нами видов рыб.

Учитывая диагностическое значение *H* для многих видов карповых рыб, а также важность этого признака при определении межпопуляционных различий, мы рекомендуем сравнивать выборки как можно крупных и половозрелых рыб. Минимальные размеры тела (SL) карповых рыб Армении, по которым допустимо проведение сравнительного анализа по *H*, игнорируя

влияние размерной изменчивости, следующие (см): чернобровка — 14-15, закавказская уклейка — 7-8, курильская уклейка — 9-10, жерех — 25-30, усач-чанари — 28-30, курильский усач — 15-17, закавказская густера — 11-12, серебряный карась — 18-20, курильский подуст — 14-15, пескарь — 12-13, верховка — 6-7, восточный голавль — 18-20, амурский чебачок — 4-5 для самок, 6-7 для самцов, горчак — 5-6, армянская плотва — 14-15, курильская храмуля — 30-35, севанская храмуля — 25-30. Следует указать, что эти размеры в большинстве случаев удовлетворяют требованиям для описания и сравнительного анализа также других морфометрических признаков.

При сравнении отдельных выборок для установления межпопуляционных различий необходимо учитывать не только средние значения, но и групповую равноразмерность особей, составляющих данную выборку. Нельзя забывать и о возможном влиянии полового диморфизма морфометрических признаков на полученные результаты, что можно устранить при сравнении однополоых выборок или выборок, состоящих из равного количества самцов и самок, находящихся на одинаковых стадиях зрелости.

Так как на практике вышеупомянутые рекомендации нелегко соблюдать, при сравнительном анализе необходимо учитывать возможное влияние размерной изменчивости морфометрических признаков и применять соответствующую коррекцию полученных результатов.

Иногда можно наблюдать, что мелкая размерная группа имеет больше чешуи в боковой линии, чем крупная. В большинстве случаев это результат случайных флуктуаций значений признака в пределах нормы реакции или межпопуляционных различий при сравнении выборок из различных водоемов, что в наших исследованиях встречается довольно редко. Для исключения возможных ошибок необходимо изучить размерную изменчивость данного признака на выборках из одной популяции или, что лучше, из одного водоема и желательно вне нерестового периода.

Соблюдая вышеприведенные замечания и рекомендации, // можно использовать как важный диагностический признак при определении того или иного таксона или популяции.

Количество чешуи над и под боковой линией ( $II_1$  и  $II_2$ ). Эти морфометрические признаки достаточно стабильны и в большинстве случаев не удается обнаружить достоверных различий по ним у разных размерных групп. В наших исследованиях увеличение  $II_1$  и  $II_2$  обнаружено только у севанского усача, что, возможно, связано с увеличением наибольшей высоты тела с возрастом и формированием новых чешуи. В то же время обнаружена положительная корреляция между наибольшей высотой тела и  $II_1$  у серебряного карася [5].

$II_1$  и  $II_2$  могли бы служить довольно значимым диагностическим признаком при определении внутривидовых группировок или таксонов, если бы все исследователи придерживались единой формы подсчета чешуи. Правдин [8] допускает, что подсчет  $II_1$  можно производить от боковой линии до верхней части тела или до основания спинного плавника. То же самое он предлагает для подсчета  $II_2$  — от боковой линии до самой нижней точки чешуйного покрова на боку или до основания переднего луча брюшного

плавника. Такое допущение приводит к тому, что отдельные исследователи по-разному подсчитывают  $II_1$  и  $II_2$ . Нередко в литературе приводятся дробные числа, что свидетельствует о подсчете количества чешуй до верхней или нижней частей тела, где половина чешуи находится на другой стороне тела. Некоторые же авторы придерживаются другой методики и подсчитывают только количество чешуй на боках до основания спинного и брюшного плавников. В таком положении сравнительный анализ этих признаков по литературным источникам, где обычно не указывается метод подсчета чешуи, часто даст неверное представление о реально существующих различиях.

Во избежание подобных несоответствий мы предлагаем при подсчете чешуи на боках тела карповых рыб придерживаться единой методики и учитывать только чешуи от боковой линии до оснований спинного и брюшного плавников.

Количество чешуй по боку хвостового стебля ( $II_3$ ) в большинстве случаев положительно коррелирует с размером тела и длиной хвостового стебля. Значение признака увеличивается с увеличением длины тела, что обнаружено у чернобрюшки, куринского усача, армянской плотвы, севанской храмули и др. Это явление в большей мере связано с увеличением длины хвостового стебля (армянская плотва, севанская храмули), а также образованием новых чешуй у основания хвостового плавника. Последнее чаще обнаруживается при сравнении выборок, состоящих из молодежи и крупных половозрелых рыб. В тех случаях, когда сравниваются отдельные выборки, разница средней длины тела которых сравнительно небольшая, достоверные различия по  $II_3$  обычно не наблюдаются (восточный голавль, нескарь, закавказский и куринский уклейки и др.) Однако наблюдаются и исключения из этого правила. Так, у отдельных выборок армянской плотвы со средней длиной тела 47.6, 90.1 и 116.0 мм уже наблюдаются достоверные различия по  $II_3$ . Здесь, возможно, проявляются особенности развития чешуйного покрова и изменчивости морфометрических признаков, характерные для данного вида.

В целом  $II_3$  зависит от размерной изменчивости, и поэтому мы не рекомендуем придавать ему большого значения при сравнительном анализе неоднородных выборок изученных нами рыб.

Количеству лучей в спинном ( $D$ ) и анальном ( $A$ ) плавниках обычно придается большое таксономическое значение. Эти два признака обычно не подвержены размерной изменчивости. В наших исследованиях только в однородных выборках закавказской уклейки и серебряного карася Армашского и Масисского прудовых хозяйств наблюдается некоторое различие в числе лучей в  $D$ , а у закавказской уклейки и в  $A$ , что, возможно, является результатом случайной флуктуации значений признака в пределах нормы реакции.

При подсчете лучей  $D$  и  $A$  исследователи иногда пользуются разными методами. В ранних публикациях последние 2 ветвистых луча  $A$  рассматриваются как один [4], а в более поздних публикациях они рассматриваются как самостоятельные [10, 14]. Обычно о методике подсчета лучей сообщается исследователем в каждой научной работе. Однако нередко встречаются работы, где методика подсчета не указывается и приходится

догадываться об этом по результатам исследования. В таких случаях необходимо с осторожностью подходить к заключению о наличии различий между отдельными популяциями по данным признакам и тем более делать выводы о таксономическом положении данной популяции.

В целом *D* наиболее стабильно в пределах вида или подвида, а *A* иногда подвержено клинальной изменчивости, что обнаружено у закавказской густеры [6]. Тем не менее эти два признака, как и количество чешуи в боковой линии наиболее информативны в морфометрических исследованиях и могут с успехом использоваться как диагностические признаки при установлении систематических единиц подвидового или видового ранга карповых рыб.

**Количество лучей в грудных (*P*) и брюшных (*V*) плавниках.** Эти признаки также стабильны и не зависят от размерной изменчивости. При подвидовых или межпопуляционных морфометрических сравнениях они мало пригодны из-за своей стабильности: различия по этим признакам обычно выявляются на видовом или даже родовом уровнях. Кроме этого, точный подсчет лучей этих плавников затруднителен, так как последние вставистые лучи *P* и верхние *V* обычно мелки, тесно расположены и на практике нередки случаи ошибочных подсчетов.

Учитывая вышесказанное, мы предлагаем придавать значение *P* и *V* при установлении таксономических единиц только в совокупности с другими диагностическими признаками.

**Число жаберных тычинок на первой жаберной дуге (*sp.br*).** У изученных нами карповых рыб *sp.br* в большинстве случаев подвержено размерной изменчивости и обычно положительно коррелирует с увеличением длины тела, что наблюдается у куринской уклейки, краснотубого жереха, усача-чанари, куринского усача, куринского подуста, серебряного карася, севанской храмули. Эта закономерность нарушается только у обыкновенного пескаря, у которого наблюдается обратное явление — с размерами тела число тычинок уменьшается.

Трудность использования *sp.br* в сравнительных работах заключается в том, что жаберные тычинки, находящиеся на конечных частях жаберной дуги, обычно мелки или недоразвиты и могут оставаться незамеченными исследователем, что умаляет значение признака для выявления таксономических различий.

**Число позвонков (*Vert*).** В наших исследованиях не обнаружено зависимости *Vert* от размерной изменчивости. Единственное исключение составила закавказская уклейка, у которой число туловищных позвонков несколько возрастает вместе с размерами тела.

Известно, что число позвонков значительно варьирует в зависимости от температуры, химического состава воды [8] и высоты обитания [4] в период образования позвонков. Это обстоятельство несколько умаляет значение *Vert* в таксономии, и обнаружение достоверных различий по этому признаку нельзя считать достаточным для выделения той или иной популяции в отдельный таксон. Однако *Vert* до недавнего времени использовали при определении "инфранодидовых сущностей" (раса, морфа

и др.) [8].

В последнее время в систематике рыб большое внимание уделяется не только общему *Vert*, но и соотношению туловищных, хвостовых и переходных позвонков. Последнее с успехом применяется при уточнении таксономического положения отдельных видов из подсемейства *Gobioninae* [14].

Поскольку *Vert* в пределах вида относительно стабилен, их количество и соотношение могут служить важным морфометрическим признаком вместе с числом лучей *D*, *A* и *I* при определении таксономической единицы.

### ПЛАСТИЧЕСКИЕ ПРИЗНАКИ

**Длина рыла (*ao*).** Этот признак у изученных нами рыб обычно зависит как от размеров тела, так и от изменения длины головы. При этом наблюдаются различные закономерности размерной изменчивости *ao*. Так, с увеличением размеров тела она относительно увеличивается у куринской уклейки, уменьшается у серебряного карася, кавказского голавля, севанской храмули, не меняется у закавказской уклейки, севанского усача, куринского подуста, пескаря, амурского чебачка, армянской плотвы. В то же время относительно к длине головы рыло обычно увеличивается, что наблюдается у большинства видов — чернобровки, куринской и закавказской уклейки, севанского усача, куринского подуста, пескаря, амурского чебачка, армянской плотвы, севанской храмули, и лишь у жереха относительная *ao* несколько уменьшается.

Обобщая вышесказанное, можно заключить, что в целом относительная *ao* сильно подчержена размерной изменчивости и при сравнении неоднородных по размеру тела выборок отдельных популяций это необходимо иметь в виду. Как диагностический признак *ao* малоприменна, и, кроме отдельных случаев, мы не рекомендуем использовать ее при таксономических работах.

**Диаметр глаза (*o*).** Относительный *o* у изученных нами карповых рыб Армении (чернобровка, куринский и закавказская уклейки, жерех, усач-чанари, куринский усач, куринский подуст, пескарь, кавказский голавль, амурский чебачок, армянская плотва, серебряный карась, севанская храмуля) закономерно уменьшается с увеличением длины тела и головы: у крупных рыб глаза всегда относительно меньше, чем у мелких. Эта закономерность делает непригодным использование данного признака при сравнениях разноразмерных выборок. В то же время при сравнении однородных выборок можно получить интересные межпопуляционные различия, т. к. *o* положительно коррелирует с прозрачностью воды: обитающие в мутной воде рыбы имеют более крупные глаза, что обнаружено у серебряного карася [5].

**Заглазничное расстояние головы (*o-op*)** относительно к длине тела у изученных нами видов в основном не меняется. Только у куринской уклейки этот признак увеличивается, а у серебряного карася и севанского усача — уменьшается. В то же время у многих рыб (чернобровка, куринский усач, закавказская уклейка, усач-чанари, куринский подуст, пескарь, кавказский голавль, амурский чебачок, армянская плотва, севанская храмуля) относительная *o-op* увеличивается по отношению к длине головы.

Известно, что *o-op* тесно связано с особенностями питания: чем оно

больше, тем выше всасывательная сила ротового аппарата, и рыбы переходят на питание бентосом и детритом или более крупными объектами питания. Это наблюдается у многих видов изученных нами рыб, которые из планктонофагов становятся бентософагами (усачи, чернобровка), детритофагами (севанская храмуля), хищниками (голавль) или имеют смешанный тип питания (уклейки, плотва, амурский чебачок).

Учитывая размерную изменчивость *о-ор* и ее зависимость от биологических особенностей рыб, мы не рекомендуем использовать ее в таксономических работах. Однако этот признак может использоваться при межпопуляционных сравнениях, особенно при выявлении биологических и экологических особенностей рыб.

**Длина усиков (*сiу*).** Этот признак имеет явно выраженную размерную изменчивость: с размерами тела относительная длина усиков становится короче (усачи, пескарь, севанская храмуля).

Известно, что иногда при определении отдельных таксонов рода *Gobio cиr* придает диагностическую ценность [1], что, на наш взгляд, может привести к неправильным выводам. При выделении отдельных таксонов необходимо учитывать возможное влияние размерной изменчивости этого признака.

**Длина головы (*lс*).** Относительная длина головы с увеличением длины тела обычно уменьшается, что более или менее явственно выражено у всех изученных нами видов рыб.

Между тем *lс* часто используется как диагностический признак при выделении отдельных подвидовых таксонов или как отличительный признак при установлении экологических или биологических единиц (раса, морфа и др.). В то же время этот признак рассматривается как важный элемент при определении быстрорастущего и туторослого карасей [5]. У быстрорастущего карася голова относительно меньше, чем у туторослого. По нашим данным, серебряный карась из оз. Севан, отличаясь от других популяций водоемов Армении более высокими темпами линейного и весового роста при хорошей обеспеченности кормовой базы, имеет более крупную голову (в среднем 26,0 % от длины тела), чем туторослые караси водоемов Масисского района (25,2 %).

Учитывая выраженную размерную изменчивость этого признака, мы при таксономических работах не рекомендуем использовать *lс* как диагностический.

**Высота головы у затылка (*hс*).** Размерная изменчивость этого признака довольно противоречива: если по отношению к длине тела относительная *hс* у большинства изученных видов не меняется или меняется незначительно (закавказская уклейка, жерех, куринский усач, пескарь, кавказский голавль, амурский чебачок, армянская плотва), то по отношению к *lс* почти у всех видов наблюдаются достоверные различия между размерными группами. Так, этот признак относительно к *lс* увеличивается у закавказской уклейки, жереха, усачей, пескаря, кавказского голавля, амурского чебачка, армянской плотвы, севанской храмули, и в то же время у куринского подуста остается неизменной. Одновременно наблюдаются интересные закономерности изменения *hс* у чернобровки и куринской уклейки: у этих видов исследуемый признак сначала уменьшается, а потом увеличивается, однако никогда не

достигает таких высоких значений, как у самой мелкой размерной группы.

В целом, *hc* не является надежным диагностическим признаком и использовать его для выявления таксономических различий, по нашему мнению, нецелесообразно.

**Ширина лба (*l<sub>0</sub>*)** также имеет противоречивый характер размерной изменчивости: у одних видов она относительно к длине тела несколько уменьшается (куринская уклейка, усач-чапари, куриносский подуст, армянская плотва); у вторых – увеличивается (жерех, севанский усач, севанская храмуля); у третьих – остается неизменной (закавказская уклейка, чернобровка, пескарь, амурский чебачок). Однако такие закономерности изменчивости в большинстве случаев не соответствуют изменчивости *l<sub>0</sub>* по отношению к *l<sub>с</sub>* у тех же видов и только у чернобровки, закавказской уклейки, жереха и севанской храмули они совпадают.

Кроме размерной изменчивости, *l<sub>0</sub>* зависит от условий среды обитания. Так, наиболее широкий лоб обычно характерен для особей серебряного карася, обитающих в малопотоковых водоемах Армении – оз. Севан, прудовые хозяйства, а более узкий лоб – для обитателей рек и каналов Араратской равнины [5].

Учитывая вышесказанное, мы предполагаем, что *l<sub>0</sub>* ненадежный диагностический признак для определения таксономических единиц без учета размерной изменчивости данного признака и среды.

**Наибольшая высота тела (*H*)**. Относительная *H* с увеличением длины тела увеличивается, что характерно почти для всех изученных нами видов чернобровки, куриносской, закавказской уклейки, жереха, куриносского подуста, пескаря, кавказского голавля, амурского чебачка, армянской плотвы, серебряного карася, севанской храмули.

*H* наряду с относительной *l<sub>с</sub>* часто используется как диагностический признак при выделении отдельных подвидовых таксонов или как отличительный признак при установлении экологических или биологических единиц (раса, морфа и др.) [1]. Нередки случаи описания высокотелых (*morpha elata*) и низкотелых, удлинённых (*morpha elongata*) морф у рыб [8]. Между тем наибольшая высота тела в большей мере зависит от сезона года и времени суток. В период размножения, в связи с развитием половых продуктов, брюшко, следовательно и *H*, намного увеличиваются. В период интенсивного питания рыбы более упитанные, а зимой, к концу спячки они истощены и т.д. Каждый вид рыб имеет суточную пищевую активность и их кишечник наполняется в определенные часы дня, вздувая брюшко. С другой стороны, вздутое или слишком ослабленное брюшко (при гельминтозах или плохо законсервированном материале), в свою очередь затрудняют точное установление *H*.

Учитывая выраженную размерную изменчивость этого признака и его зависимость от других факторов, мы при таксономических работах не рекомендуем использовать *H* как диагностический признак. Однако при соблюдении определенных правил этот признак может быть полезным при межпопуляционных или, в особых случаях, межвидовых сравнениях.

**Наименьшая высота тела или высота хвостового стебля (*h*)**. Обнаружены

два варианта размерной изменчивости этого признака: с увеличением длины тела он остается неизменным у чернобровки, куринской уклейки, усача-чанари, куринского подуста, севанской храмули, жереха, кавказского голашля, армянской плотвы и увеличивается у закавказской уклейки, пескаря, амурского чебачка, серебряного караса.

$h$  часто используют как диагностический признак при выделении и определении видов рода *Gobio* [1]. Однако у представителя именно этого рода — пескаря нами обнаружена размерная изменчивость высоты хвостового стебля, что ставит под вопрос целесообразность использования этого признака при систематике рода *Gobio*.

У других карповых рыб  $h$  зависит и от внешних условий среды. У популяций, обитающих в стоячих водоемах, хвостовой стебель обычно выше, чем у обитающих в проточных водоемах — реках, каналах и др. Поэтому  $h$  с учетом размерной изменчивости может служить при выявлении межпопуляционных различий.

**Антедорсальное расстояние ( $aD$ ).** Обнаружены два варианта размерной изменчивости этого признака: с увеличением длины тела  $aD$  не меняется у чернобровки, куринской, закавказской уклейки, пескаря, серебряного караса, амурского чебачка, армянской плотвы и становится короче у усача-чанари, севанского усача, кавказского голашля, севанской храмули. В последнем варианте изменение его означает, что с увеличением размеров тела основание спинного плавника несколько продвигается вперед. Вследствие этого возможны изменения взаимного расположения спинного и брюшных плавников, которым часто придается диагностическое значение. Однако анализ размерной изменчивости антевентрального расстояния (см. ниже) выявил те же закономерности размерной изменчивости, что характерно и для  $aD$ .

Таким образом,  $aD$  с одновременным использованием антевентрального расстояния может служить важным диагностическим признаком у изученных нами и, возможно, других видов карповых рыб.

**Постдорсальное расстояние ( $pD$ ).** В большинстве случаев относительная длина этого признака увеличивается с размерами тела, что обнаружено у чернобровки, куринской и закавказской уклейки, усача-чанари, куринского подуста, пескаря, кавказского голашля, самок амурского чебачка, армянской плотвы, севанской храмули. В то же время  $pD$  не меняется у жереха и севанского усача и несколько укорачивается у самцов амурского чебачка. Последний случай особо интересен, указывает на размерную изменчивость этого морфометрического признака в зависимости от пола рыб. Обнаружение такого явления заставляет по-новому смотреть на состав сравниваемых выборок: необходимо для изучения брать не только равноразмерных особей, но и равное количество особей обоих полов. При межпопуляционных исследованиях еще лучшие результаты дадут сравнение отдельных выборок, состоящих только из особей одинакового пола.

Увеличение постдорсального расстояния предполагает и увеличение длины хвостового стебля ( $lpc$ ). Парное сравнение размерной изменчивости этих двух признаков выявило, что если у закавказской уклейки, куринского подуста, пескаря, кавказского голашля, армянской плотвы, севанской храмули

$pD$  и  $lpc$  сохраняют одинаковую тенденцию к увеличению, то у закавказской уклейки, усача-чанари, амурского чебачка длина хвостового стебля не зависит от размерной изменчивости. В то же время у севанского усача длина хвостового стебля увеличивается, несмотря на стабильность  $pD$ .

Известно, что  $lpc$  наряду с  $h$  играет немаловажную роль в диагностике пескарей [1, 14]. Обнаруженная нами зависимость этих признаков у пескаря водоемов Армении от размерной изменчивости делает необходимым пересмотр диагностики пескарей, основанной на соотношении  $lpc$  и  $h$ .

**Антепекторальное расстояние ( $aP$ ).** Размерная изменчивость этого признака тесно связана с длиной головы и в основном повторяет закономерности ее изменчивости — уменьшается с увеличением размеров тела.

Этому признаку обычно не придается диагностического значения, и Правдин [27] не включил его в схему промеров карповых рыб. Однако при полном описании новых таксонов измерение  $aP$  мы считаем необходимым.

**Антевентральное расстояние ( $aV$ ).** Обнаружены два основных варианта размерной изменчивости этого признака: с увеличением длины тела оно не меняется у чернобровки, куринской и закавказской уклейки, пескаря, амурского чебачка, армянской плотвы и становится короче у усача-чанари, севанского усача, кавказского голавля, севанской храмули. В данном случае изменение  $aV$  означает, что с увеличением размеров тела основание брюшных плавников несколько продвигается вперед, что может быть связано с увеличением  $H$ .

Правдин [8] считает, что  $aV$  для карповых рыб для диагностики брать необязательно. Однако, как уже отмечалось выше, этот признак, положительно коррелируя с  $aD$ , может служить значимым диагностическим признаком, и его измерение мы считаем не только желательным, но и обязательным.

**Антеанальное расстояние ( $aA$ ).** Обнаружено три варианта размерной изменчивости этого признака: с увеличением длины тела  $aA$  увеличивается у куринской и закавказской уклейки, уменьшается у жерева, севанского усача, севанской храмули и не меняется у чернобровки, усача-чанари, куринского подуста, пескаря, кавказского голавля.

Правдин [8], как и в предыдущем случае, не придает особого значения этому признаку. Однако у тех видов, у которых этот признак не зависит от размерной изменчивости, антеанальное расстояние может использоваться при межпопуляционных или таксономических сравнениях, так как показывает расположение анального плавника, и его измерение мы также считаем обязательным.

**Длина основания спинного плавника ( $ID$ ).** Длина этого признака по отношению к длине тела у многих видов не подвержена размерной изменчивости, что обнаружено у чернобровки, закавказской уклейки, усача-чанари, севанского усача, жерева, куринского подуста, пескаря, кавказского голавля, самок амурского чебачка, армянской плотвы, севанской храмули. Небольшие различия в сторону увеличения длины этого признака обнаружены у куринской уклейки, серебряного карася и самцов амурского чебачка.

Малозменчивость  $ID$  положительно коррелирует с количеством лучей в спинном плавнике, которое, как нами отмечалось выше, наиболее стабильно в пределах вида или подвида. Исключение составляет серебряный карась

водосмов Араратской равнины, у которого обнаружено увеличение количества ветвистых лучей спинного плавника с увеличением размеров тела [5], что в свою очередь отражается на  $ID$ .

Учитывая вышесказанное, относительную длину основания спинного плавника можно использовать в таксономических исследованиях.

**Высота спинного плавника ( $hD$ ).** Этот признак является одним из переменных в отношении размерной изменчивости и с увеличением размеров тела уменьшается у усача-чанари, севанского усача, жереха, куринского подуста, пескаря, кавказского голавля, армянской плотвы, севанской храмули, серебряного карася. Размерная изменчивость этого признака не обнаружена у амурского чебачка и закавказской уклейки. В то же время обнаружена гипересная особенность изменчивости  $hD$  у черnobровки и куринской уклейки. Для полного выяснения особенностей размерной изменчивости их морфометрических признаков были изучены несколько размерных групп — от мальков до половозрелых крупных рыб. В результате выяснилось, что  $hD$  сначала увеличивается до определенных размеров тела (у черnobровки до 90.0 мм, у куринской уклейки — 70.0 мм), а потом несколько снижается. Возможно, это явление характерно и для других видов рыб.

Обобщая вышесказанное, мы предлагаем не использовать  $hD$  как диагностический признак, а при межпопуляционных сравнениях учитывать влияние размерной изменчивости на этот признак.

**Длина основания анального плавника ( $LA$ ).** Обнаружены три варианта размерной изменчивости этого признака: с увеличением длины тела  $LA$  укорачивается у куринской уклейки, серебряного карася, кавказского голавля, амурского чебачка, армянской плотвы, севанской храмули, не меняется у черnobровки, закавказской уклейки, усача-чанари, севанского усача, пескаря и несколько удлиняется у жереха. Обнаруженные различия в размерных группах часто незначительные (куринская уклейка, жерех, кавказский голавль, амурский чебачок, армянская плотва), что указывает на относительную независимость длины основания анального плавника от размерной изменчивости. С другой стороны, длина  $LA$  скоррелирована с  $A$  и чем больше лучей, тем длиннее основание анального плавника.

Тем не менее, в таксономических исследованиях этот признак необходимо использовать с осторожностью, а при изучении межпопуляционных различий им можно пользоваться с учетом размерной изменчивости.

**Высота анального плавника ( $hA$ ).** Размерная изменчивость этого признака имеет те же закономерности изменчивости, что и  $hD$ , только с двумя исключениями: у севанского усача и храмули относительная  $hA$  остается неизменной. Видимо, последнее связано с биологическими особенностями этих видов, у которых анальный плавник играет немаловажную роль во время нереста.

$hA$  мы не рекомендуем использовать в систематике большинства карповых рыб, однако при изучении видов *Barbus* и *Capoeta* он может играть определенную роль.

**Длина грудных плавников ( $IP$ ).** Один из морфометрических признаков

карповых рыб, сильно зависящих как от размерной изменчивости, так и полового диморфизма. У большинства видов с увеличением размеров тела относительная *IP* укорачивается, что наблюдается у жереха, усача-чанари, куринского усача, куринского подуста, пескаря, серебряного карася, кавказского голавля, самок амурского чебачка, армянской плотвы, севанской храмули. У самцов амурского чебачка и закавказской уклейки *IP* не меняется из-за возможного влияния полового диморфизма — у самцов грудные плавники длиннее. В то же время у чернобровки и куринской уклейки наблюдаются те же закономерности, что и при относительной высоте спинного и анального плавников: до определенного размера *IP* увеличивается, а после — укорачивается.

Учитывая подверженность *IP* размерной изменчивости и половому диморфизму, мы не рекомендуем использовать этот признак при сравнительных изучениях без учета вышесказанного.

**Длина брюшных плавников (*IV*).** Как и предыдущий признак, сильно зависит от влияния размерной изменчивости и полового диморфизма и имеет тенденцию к укорачиванию с увеличением размеров у жереха, усача-чанари, куринского усача, пескаря, серебряного карася, кавказского голавля, севанской храмули. В то же время у чернобровки, куринской и закавказской уклейки, самцов амурского чебачка и армянской плотвы *IV* несколько увеличивается, что также связано с половым диморфизмом: у перечисленных видов самцы имеют более длинные брюшные плавники. И только у куринского подуста этот признак не подвержен размерной изменчивости.

Учитывая подверженность *IV* размерной изменчивости и половому диморфизму, мы также не рекомендуем использовать этот признак при сравнительных изучениях.

**Пектоцентрально-анальное расстояние (*PI*).** Размерная изменчивость этого признака довольно противоречива: у одних видов он остается неизменным (куринская и закавказская уклейки, усач-чанари, серебряный карась, самцы амурского чебачка, севанская храмуля), у других увеличивается (куринский подуст, пескарь, кавказский голавль, самки амурского чебачка, армянская плотва), у третьих — сначала увеличивается, потом укорачивается и снова увеличивается (чернобровка, жерех).

*PI* также зависит от полового диморфизма, что наряду с противоречивой размерной изменчивостью делает его ненадежным диагностическим признаком.

**Вентроанальное расстояние (*VA*).** В отличие от предыдущего признака, *VA* в большинстве случаев имеет тенденцию к увеличению, что наблюдается у чернобровки, куринской и закавказской уклейки, куринского подуста, пескаря, серебряного карася, кавказского голавля, амурского чебачка, армянской плотвы, севанской храмули и только у жереха и усача-чанари оно не меняется, а у севанского усача даже уменьшается. Этот признак также подвержен влиянию полового диморфизма, особенно у самок и период размножения.

Учитывая вышесказанное, мы считаем, что *VA* мало пригодно как диагностический признак.

**Длины верхней, нижней донастей и средних лучей хвостового плавника**

у всех изученных нами видов с ростом рыбы относительно уменьшаются, исключает использование этих морфометрических признаков как статистических.

Таким образом, многие морфометрические признаки карповых рыб часто подвержены размерной (возрастной) изменчивости и зачастую учета последней не могут служить надежным критерием для установления таксонов или межпопуляционных различий. К таким признакам принадлежат  $II$ ,  $II_s$ ,  $sp.br$ , а также многие пластические признаки —  $ao$ ,  $cir$ ,  $lc$ ,  $H$ ,  $h$ ,  $lpc$ ,  $aP$ ,  $aD$ ,  $aV$ ,  $aA$ ,  $IP$ ,  $IV$ ,  $PV$ ,  $VA$ ,  $C$ . Следовательно, установление таких различий по этим признакам отдельных выборок с различными длинами значениями длины тела еще не может служить основанием для биометрических суждений. Вместе с тем отдельные морфометрические признаки, на которых влияние размерной изменчивости не обнаружено или выражено в меньшей степени ( $II_s$ ,  $II_s$ ,  $D$ ,  $V$ ,  $P$ ,  $A$ ,  $Verf$ ), можно с большим успехом использовать при выделении межпопуляционных различий или таксонов.

### ЛИТЕРАТУРА

- Берг Л.С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. 4-е изд. М.-Л. Изд-во АН СССР. Ч. 2, 469-925, 1949.
- Богущая Н.Г. Вопросы ихтиологии. 28, 3, 367-382, 1988.
- Васильев В.П. Эволюционная кариология рыб. М. "Наука", 1985. 300.
- Вайцян М.Г. Рыбы Армении. АН АрмССР. 245. Ереван, 1986.
- Пипоян С.Х. Автореф. канд. дисс. Ереван, 22. 1993.
- Пипоян С.Х., Саакян М.О. Доклады НАН Армении. 4. 375-381, 1999.
- Плахинский Н.А. Математические методы в биологии. Изд-во МГУ, 263, М., 1978.
- Правдин И.Ф. Руководство по изучению рыб. Пищ. пром-сть, 376. М., 1966.
- Степанян Н.Э. Автореф. канд. дисс. Ереван, 2002.
- Bogutskaya N.G. Mitt. Hamburg. Zool. Mus Inst. Bd. 94. 161-186. 1997.
- Cadle J., Dessauer H., Gans C. et al. Biol. J. of the Linn. Soc. 40, 293-320, 1990.
- Durand J.D., Unlu E., Doadrio I., Pipoyan S., Tempelton A.R. The Royal Society. Lond. B(2000) 267, 1687-1697. 2000.
- Hedges S.B., Poling L.L. Science, 283. 998-1001, 1999.
- Naseka A.M. Publ. Espec. Inst. Esp. Oceanogr. Vol. 21. P. 149-167, 1996.
- Salmanov A.V., Dorofeyeva E.A. Proceedings of the Zoological Institute, 287, 149-195. 2001.

Поступило 13.1.2006