

БИОЛОГИЯ, МОРФОЛОГИЯ
И СИСТЕМАТИКА ГИДРОБИОНТОВ

УДК 597.554.3-14:597.1/.5:597-115

СТРУКТУРА ФЕНЕТИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ И СИСТЕМАТИКА
ЯЗЕЙ *Leuciscus idus* (Cypriniformes, Cyprinidae) ВОДОЕМОВ
РОССИИ И СОПРЕДЕЛЬНЫХ СТРАН

© 2023 г. А. В. Кожара^{a, b, *}, А. С. Маврин^a, Е. Е. Слынько^{a, c}, А. Н. Мироновский^d

^aИнститут биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина Российской академии наук,
пос. Борок, Некоузский р-н, Ярославская обл., Россия

^bЛаборатория AquaBioSafe, Тюменский государственный университет, Тюмень, Россия

^cРоссийский биотехнологический университет, Москва, Россия

^dИнститут проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук, Москва, Россия

*e-mail: akozhara@mail.ru

Поступила в редакцию 26.09.2022 г.

После доработки 16.01.2023 г.

Принята к публикации 27.03.2023 г.

Методами популяционной морфологии изучена структура фенетического разнообразия язя *Leuciscus idus* (L.) на территории Российской Федерации и некоторых сопредельных стран. Используются собственные коллекционные и литературные данные по счетным признакам внешней морфологии и осевого скелета, а также формуле глоточных зубов. Основные признаки, вносящие вклад в межпопуляционную дифференциацию – число чешуй в боковой линии, общее число позвонков и число позвонков в отделах позвоночника. Показано, что тесная положительная корреляция первых двух признаков с географической широтой мест обитания связана, в первую очередь, не с прямым воздействием физических факторов, функционально зависящих от широты, а со спецификой формообразования в речных бассейнах и проникновением на север эволюционно более продвинутых форм. Полученные результаты обсуждаются в свете эволюционных тенденций в подсемействе ельцовых и позволяют поставить вопрос о таксономической ревизии этого вида в его современном объеме и выделении туркестанского язя *L. idus oxianus* в качестве самостоятельного вида.

Ключевые слова: пресноводные рыбы, Cyprinidae, Leuciscinae, меристические признаки, внутривидовая изменчивость, структура вида, систематика, формообразование, эволюция

DOI: 10.31857/S0320965223040149, **EDN:** RZXJXB

ВВЕДЕНИЕ

Язь *Leuciscus idus* (L., 1758) – широко распространенный массовый вид подсемейства ельцовых (Leuciscinae) семейства карповых (Cyprinidae). Его природный ареал простирается от бассейнов низовья р. Луары и р. Сены на восток до бассейна р. Лены включительно (Берг, 1949; Атлас..., 2003; Kottelat, Freyhof, 2007). В южной Европе язь отсутствует, в понто-каспийском бассейне распространен от р. Дуная до р. Эмбы, ис-

ключая реки и озера Кавказа. В Азии обитает в реках и озерах ледовитоморского бассейна и, кроме того, в бессточных водоемах Казахстана и Средней Азии, включая бассейн Аральского моря и реки, исторически к нему принадлежащие (Сарысу, Чу). Эта сравнительно крупная бентопелагическая рыба – типичный лимнофил, обитатель равнинных рек и умеренно эвтрофированных озер. Встречается также в распресненных частях акваторий внутренних морей, где местами склонен к факультативной анадромии (Атлас..., 2003; Kottelat, Freyhof, 2007; Rohtla et al., 2020). В ряде речных бассейнов, в особенности за Уралом, имеет промысловое значение.

В составе вида *L. idus* выделяют два подвида: обыкновенный язь *L. idus idus* (L.) и туркестанский язь *L. idus oxianus* (Kessler, 1877), обитающий в бассейне Аральского моря и бывших притоков р. Сырдарьи рек Сарысу и Чу. Основным отличительный признак последнего – более крупная чешуя

Сокращения: СФР – структура фенетического разнообразия; A – число ветвистых лучей в анальном плавнике; D – число ветвистых лучей в спинном плавнике; D_{ph1} – число глоточных зубов первого ряда; D_{ph2} – число глоточных зубов второго ряда; ll – число перфорированных чешуй в боковой линии; $sp.br.$ – число тычинок на первой жаберной дуге; V_a – число грудных позвонков (вместе с веберовскими); V_i – число переходных позвонков; (V_{a+i}) – число туловищных позвонков; V_c – число хвостовых позвонков (включая преуральные); V_t – общее число позвонков; L – географическая широта.

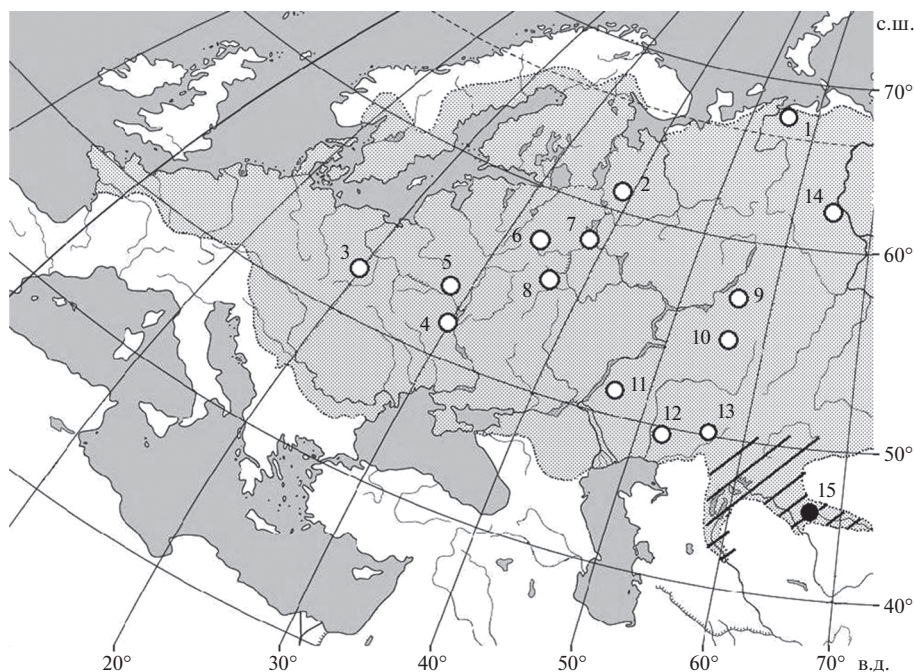


Рис. 1. Ареал язя (дан пунктирной линией с заливкой) по совокупности литературных данных и места сбора материала (1–15, описание в табл. 1). Штриховкой выделен ареал туркестанского язя. ○ — обыкновенный язь, ● — туркестанский язь.

(// обычно 52–55 против 55–61 у типичной формы) (Никольский, 1940; Берг, 1949). Внутривидовая изменчивость язя почти не изучена. Масштабного популяционно-морфологического исследования этого вида до сих пор не проводили. Все выполненные к настоящему моменту работы носят локальный либо региональный характер, затрагивая лишь отдельные речные бассейны (Козьмин, 1958; Шапошникова, 1964; Мовчан, Смирнов, 1981; Митрофанов и др., 1987; Промоторова, 2019).

Одна из причин, препятствовавшая анализу СФР язя во всем ареале или в значительной его части, — ограниченный набор легкодоступных для изучения морфологических признаков, которые традиционно сводили к нескольким наружным счетным признакам и набору промеров, отнесенных к длине тела и длине головы. Число позвонков, не говоря уже о распределении позвонков по отделам позвоночника, использовали значительно реже. Другая причина заключается в невозможности сопоставить данные разных авторов, которые нередко применяют разные методики подсчетов, не указывая, какие именно.

Цель работы — проанализировать СФР язя в пределах России и сопредельных стран по более широкому набору признаков, выявить основные тенденции его географической и экологической изменчивости и оценить их значение для систематики данного полиморфного вида.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Материалом для исследования послужили полевые сборы язя в период с 1980 по 2021 гг. из водоемов Российской Федерации, Казахстана, Украины, Белоруссии и Польши (табл. 1, рис. 1). Обработано 15 выборок язя из РФ, Польши, Украины, Белоруссии и Казахстана. Всего 374 экз. Материал взят из бассейнов рек Висла, Днепр, Онега, Волга, Обь и бессточных водоемов Казахстана в широтном диапазоне от 44.3° с.ш. до 68.3° с.ш. Взрослых особей отлавливали ставными сетями, неводами различной длины и удочкой. Анализировали счетные признаки — наружные и остеологические. После выполнения измерений и подсчетов на свежем материале и последующей обработки рыб горячей водой кости черепа и осевые скелеты очищали от мягких тканей, тщательно промывали в теплой воде и высушивали. Оценивали следующие наружные и остеологические признаки: число ветвистых лучей в спинном плавнике, число ветвистых лучей в анальном плавнике, число перфорированных чешуй в боковой линии, число жаберных тычинок на первой жаберной дуге, число грудных позвонков, число переходных позвонков, число туловищных позвонков, число хвостовых позвонков, общее число позвонков, а также число глоточных зубов первого и второго ряда.

Два последних ветвистых луча в плавниках, опирающиеся на один птеригофтор, считали за один луч. Наружные счетные признаки подсчи-

Таблица 1. Статистические характеристики изменчивости наружных счетных признаков и признаков осевого скелета обыкновенного язя

Номер	Водный объект	Год	<i>n</i>	L° с.ш.	<i>D</i>	<i>A</i>	<i>II</i>	V_a	V_i	V_c	V_t
1	р. Печора, дельта	2003	13	68.3	8.00 ± 0.00 8	10.33 ± 0.21 10-11	58.17 ± 0.40 57-59	22.85 ± 0.19 18-20	3.31 ± 0.13 3-4	20.23 ± 0.20 16-18	46.31 ± 0.21 45-47
2	оз. Воже	2003	33	60.5	8.00 ± 0.00 8	9.88 ± 0.07 9-11	58.09 ± 0.26 53-60	22.61 ± 0.12 17-20	3.33 ± 0.10 2-4	20.33 ± 0.12 15-19	46.27 ± 0.13 45-48
3	Реки Срыва Права и Джевичка (бассейн р. Висла, Польша)	1997	11	52.0	8.00 ± 0.0 8	9.90 ± 0.18 9-11	56.92 ± 0.84 51-60	21.91 ± 0.09 17-18	3.45 ± 0.16 3-4	20.09 ± 0.09 17-18	45.45 ± 0.21 45-47
4	Киевское вдхр. (Украина)	1988	10	50.7	8.00 ± 0.00 8	9.90 ± 0.10 9-10	57.36 ± 0.28 56-59	22.00 ± 0.21 17-19	2.80 ± 0.29 2-5	21.10 ± 0.18 17-19	45.90 ± 0.10 45-46
5	р. Припять у г. Мозыря (Белоруссия)	1991	12	52.1	—	—	—	22.33 ± 0.14 18-19	3.00 ± 0.12 2-4	20.33 ± 0.14 17-18	45.67 ± 0.14 45-46
6	оз. Селигер	1990	17	57.2	8.00 ± 0.00 8	10.00 ± 0.09 9-11	57.13 ± 0.63 53-64	22.65 ± 0.12 18-19	2.88 ± 0.12 2-4	20.47 ± 0.15 17-19	46.00 ± 0.12 45-47
7	Рыбинское вдхр.	1980– 1989	53	58.1	8.00 ± 0.03 7-9	9.98 ± 0.07 9-12	57.60 ± 0.23 54-61	22.32 ± 0.09 17-20	3.13 ± 0.11 1-5	20.23 ± 0.09 16-19	45.66 ± 0.09 44-47
8	Можайское вдхр.	1989	26	55.5	7.92 ± 0.05 7-8	9.96 ± 0.04 9-10	56.42 ± 0.38 53-60	22.27 ± 0.15 17-20	2.73 ± 0.12 2-4	20.38 ± 0.10 17-18	45.38 ± 0.12 44-46
9	Воткинское вдхр.	1990	45	57.3	8.00 ± 0.00 8	10.09 ± 0.07 9-11	—	22.18 ± 0.07 17-19	2.60 ± 0.08 2-4	20.80 ± 0.09 16-19	45.60 ± 0.09 44-47
10	р. Уфа	1990	20	54.8	8.00 ± 0.00 8	10.05 ± 0.09 9-11	—	22.50 ± 0.15 17-20	2.80 ± 0.14 2-4	20.45 ± 0.11 17-18	45.75 ± 0.12 45-47
11	Волгоградское вдхр. у пос. Луговая Пролейка	1990	38	49.3	8.11 ± 0.05 8-9	10.17 ± 0.10 9-12	57.46 ± 0.30 54-61	22.05 ± 0.10 17-19	2.50 ± 0.08 2-3	20.97 ± 0.10 17-19	45.50 ± 0.10 44-47
12	р. Урал, низовье	1984– 1991	10	49.0	8.00 ± 0.00 8	10.20 ± 0.13 10-11	57.10 ± 0.64 53-61	21.70 ± 0.15 17-18	3.10 ± 0.10 3-4	20.20 ± 0.13 17-18	45.00 ± 0.15 44-46
13	р. Сагиз (Казахстан)	1989	58	47.9	8.00 ± 0.00 8	9.98 ± 0.05 9-11	56.64 ± 0.24 52-60	22.00 ± 0.07 17-19	3.19 ± 0.07 2-4	19.66 ± 0.08 16-18	44.83 ± 0.09 43-46
14	р. Обь ниже пос. Приобье	2021	17	62.8	8.00 ± 0.00 8	10.06 ± 0.10 9-11	57.94 ± 0.56 54-67	22.41 ± 0.15 17-19	3.35 ± 0.17 2-5	19.82 ± 0.13 16-18	45.59 ± 0.15 45-47
15	р. Чу (Казахстан)	2018	11	44.3	8.00 ± 0.00 8	9.64 ± 0.20 9-11	53.36 ± 0.28 51-56	20.55 ± 0.16 16-17	3.55 ± 0.16 3-4	19.27 ± 0.14 16-17	43.36 ± 0.15 43-44

Примечание. *n* — число рыб, над чертой — выборочные средние и стандартные ошибки, под чертой — пределы колебаний, “—” — данные отсутствуют.

тивали операторы: А.Н. Касьянов (№ 1, 2, 4–13, см. табл. 1) и А.В. Кожара (№ 3, 14, 15). Грудными позвонками названы позвонки, несущие ребра и короткие парапофизы, сочлененные с телом позвонка, в отличие от переходных позвонков, расположенных в задней части туловищного отдела и несущих удлиненные парапофизы, сросшиеся с телами позвонков (Яковлев и др., 1981; Яковлев, Изюмов, 1982). Для грудных позвонков эти авторы использовали термин “собственно туловищные”. На наш взгляд, термин “грудные” предпочтительнее, так как он не требует уточнения, выделяющего эти позвонки из всего множества туловищных (rресcaudal), к которому относятся и грудные, и переходные позвонки.

Координаты мест лова определяли при помощи картографического сервиса Яндекс. В случае составных выборок, взятых из нескольких географически близких мест лова, использовали усредненные значения широты. Статистическую обработку данных, включая расчет средних и ошибок выборочных распределений, корреляционный и регрессионный анализ, выполняли в программном пакете Statistica 6.0. Проверку распределений на нормальность осуществляли при помощи критерия Колмогорова–Смирнова в модификации Лиллиефорса. Сравнение выборок проводили по t -критерию Стьюдента, а в случае значимых ($p < 0.05$) отклонений от нормальности – по критерию Манна–Уитни. Для визуализации СФР использовали двумерные графики.

Для сравнения использовали также литературные данные. Средние значения признаков D , A , II , It , V_{a+i} и V_c , язя, полученные нами, сопоставляли со значениями, взятыми из публикаций. Сравнение носило в основном качественный характер и затрагивало, главным образом, диапазоны изменчивости каждого из признаков по литературным данным.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Статистические характеристики исследованных признаков язя представлены в табл. 1. Выборочные средние D , по нашим данным, колеблются от 7.92 ± 0.05 (Можайское водохранилище) до 8.11 ± 0.05 (Волгоградское водохранилище), незначительно отклоняясь от целого числа. При этом в большинстве случаев в выборках представлен единственный численный вариант – 8. В анальном плавнике разброс значений числа ветвистых лучей выше, чем в спинном, – от 9.64 ± 0.20 (р. Чу, Казахстан) до 10.33 ± 0.21 (р. Печора), но и в этом случае прослеживается явное тяготение к ближайшему целому – 10. Подавляющее большинство выборочных средних по этому признаку сосредоточено в сравнительно узком интервале 9.88–10.20, и только выборки из рек Чу и Печоры располагаются несколько особняком,

хотя их отличия от большинства остальных статистически незначимы.

Колебания выборочных средних D и A в целом вполне сопоставимы с диапазонами величин, содержащихся в опубликованных работах по язю водоемов Евразии, если не принимать во внимание возможные опечатки или же явные расхождения в методике подсчета. Например, в некоторых публикациях (Меньшиков, 1929; Карасев, 1987; Митрофанов и др., 1987) число ветвистых лучей в спинном и анальном плавниках по сравнению с видовой нормой увеличено на единицу (9 и 11 соответственно), что, по-видимому, указывает на учет двух последних лучей, опирающихся на один птеригиофор, как самостоятельных счетных элементов. В других случаях (Шапошникова, 1964; Промоторова, 2019) D и/или A увеличены на число, близкое к 0.5. С высокой вероятностью можно предположить, что авторы следовали рекомендации Правдина (1939), поддерживаемой и современными европейскими систематиками (Kottelat, Freyhof, 2007), обозначать такие два луча на одном общем птеригиофоре как $1\frac{1}{2}$ и включали дробную часть в итоговое выборочное среднее. Жесткая канализованность значений обоих признаков, отмеченная нами и зафиксированная в подавляющем числе публикаций, делает крайне маловероятными альтернативные трактовки.

Туркестанского язя, как следует из сказанного выше, в этой ситуации нужно рассматривать отдельно. Кесслер (1877) ошибочно описал язей, полученных им из разных участков бассейна р. Амударья как два разных вида: *Squalius oxianus* (2 экз.) и *Idus oxianus* (3 экз.) (см. обсуждение синонимии у Берга (1905)). Для *Squalius oxianus* Кесслер указывает единственное значение $A = 9$ (т.е. по 9 ветвистых лучей у обеих рыб), а для *Idus oxianus* – варианты 9–10, т.е. у одной из трех рыб 9 лучей, а у двух – 10, либо наоборот. Берг (1912) дополнительно приводит счетные признаки для 17 экз. *L. idus oxianus* из музейных коллекций. Объединяя все эти данные, получаем по 22 экз. (с учетом указанных выше вариантов) A от 9.68 ± 0.12 до 9.73 ± 0.12 . Если же ограничиться только бассейнами рек Амударья и Сырдарья, исключив 4 экз. из верховьев р. Сарысу на крайнем северо-востоке ареала туркестанского язя, то получим для оставшихся 18 рыб A от 9.55 ± 0.12 до 9.61 ± 0.12 . Это даже меньше, чем по нашим данным, и указывает на несколько более низкие значения A у *L. idus oxianus*, чем у типичной формы. Однако И.А. Пивнев (1963) для 44 язей из р. Чу, отловленных в 1958 г. близ пос. Фурмановка (ныне Мойынкум), приводит значение $A = 9.98 \pm 0.05$, что требует проверки на дополнительном материале.

Наибольший интерес представляет географическая изменчивость числа чешуй в боковой линии язя, поскольку именно по этому признаку

выявлена существенная внутривидовая подразделенность и выделен подвид туркестанский язь *L. idus oxianus*. У туркестанского язя из р. Чу $lI = 53.36 \pm 0.20$, что вполне соответствует диагнозу этого подвида. В остальных исследованных нами выборках это значение колеблется от 56.42 ± 0.38 (Можайское водохранилище) до 58.17 ± 0.4 (р. Печора). Соответствующий диапазон для массива литературных данных по типичному язю значительно шире, его нижняя граница достигает 54.6 для р. Чаган, притока р. Урал (Шапошникова, 1964), верхняя – 60.4 для низовьев р. Иртыш (Шерышова, Ефимов, 2014).

Важная особенность lI , как и других полимерных признаков, связанных с сегментацией тела рыб, – зависимость от географической широты, обусловленная, как считается, влиянием температуры, с которой связан темп индивидуального развития рыб (Hubbs, 1922; Татарко, 1968; Кожара и др., 1996; Смирнов и др., 2006; Левин, 2011). В связи с этим необходимо рассмотреть различия исследованных выборок с учетом L . Зависимость lI язя от L показана на рис. 2а. Из графика видно, что в выборках обыкновенного язя число чешуй медленно возрастает с юга на север при визуальном линейном характере связи ($lI = 0.062L + 53.91$; $r = 0.703$, $p < 0.016$). При столь пологом градиенте увеличение/уменьшение lI всего на единицу соответствует смещению вдоль меридиана на 16° . Туркестанский язь занимает обособленное положение, располагаясь значительно ниже (на три с лишним единицы) линии регрессии, рассчитанной для обыкновенного язя.

Сходная картина выявляется и при анализе широтной зависимости общего числа позвонков (рис. 2б). Выборки типичного язя образуют облако, вытянутое вдоль оси абсцисс с небольшим уклоном в сторону низких широт ($Vt = 0.050L + 42.86$; $r = 0.701$, $p < 0.005$). Колебания Vt в этой группе варьируют от 44.83 ± 0.09 (р. Сагиз) до 46.31 ± 0.21 (р. Печора). Как и в случае числа чешуй в боковой линии, язь из р. Чу с его $Vt = 43.36 \pm 0.15$ стоит особняком, почти на два позвонка отклоняясь от значения, предсказанного регрессией для типичного язя на этой широте. Данные по Vt типичного язя в целом также согласуются с литературными. Как исключение следует указать значения 42.7 ± 0.36 для р. Дуная у г. Вилково (Мовчан, Смирнов, 1981), 43.62 ± 0.15 для бассейна р. Виллой (Кириллов, 1972) и 47.0 ± 0.21 в Кременчугском водохранилище (Бруенко и др., 1974). Эти значения резко отличаются от полученных нами и объясняются, по-видимому, иной методикой подсчета и/или разного рода ошибками при подготовке и наборе статей. Остальные известные нам данные варьируют в диапазоне от 44.9 (43–46) в р. Чаган (Шапошникова, 1964) до 46.2 ± 0.56 в нижнем течении р. Иртыш (Промоторова, 2019), весьма близком к найденному нами.

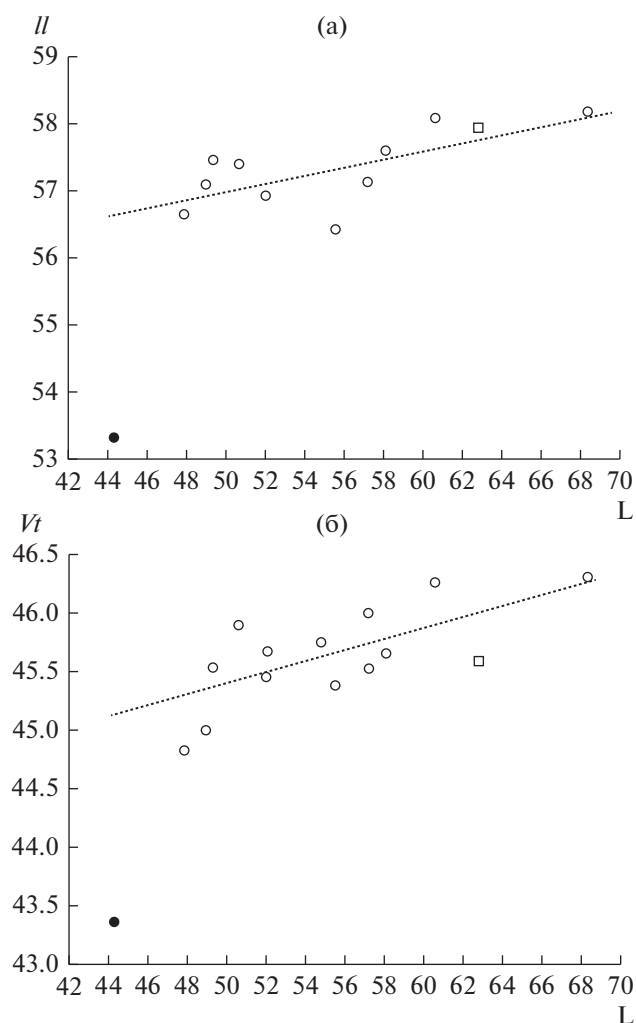


Рис. 2. Число чешуй в боковой линии (а) и число позвонков (б) в выборках язя в зависимости от географической широты. \circ – обыкновенный язь (Европа и Казахстан), \square – обыкновенный язь (бассейн р. Оби), \bullet – туркестанский язь. Пунктирной линией дана прямая регрессии.

Литературные данные по числу позвонков у туркестанского язя чрезвычайно скудны. Выборочные средние по этому признаку не приводятся ни в одном из источников. И.А. Пивнев (1963), ссылаясь на работу В.И. Ерещенко (1956), указывает в сводной таблице для язя из р. Сарысу значение 40.84, тогда как сам В.И. Ерещенко в упомянутой статье дает лишь пределы варьирования признака (39–43) и модальные варианты (40–41). Для р. Чу И.А. Пивнев также указывает лишь диапазон варьирования признака (40–43). Никольский (1940) для низовьев Амударьи и Сырдарьи вовсе не приводит значений Vt Кесслер (1877) для одного из трех экземпляров туркестанского язя, описанных им под названием *Idus oxianus*, указывает 43 (20 + 23) позвонка, что ближе всего к нашим данным (табл. 1).

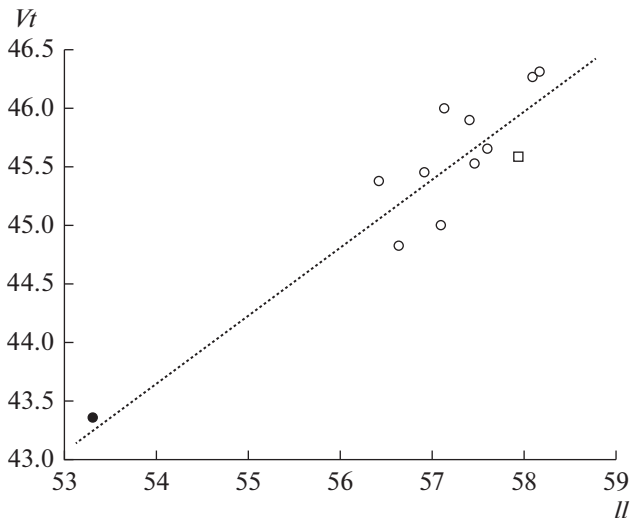


Рис. 3. Распределение выборок язя по сочетанию числа чешуй в боковой линии и числа позвонков. Обозначения, как на рис. 2.

Таким образом, туркестанский язь резко отличается от типичного не только более низким числом чешуй в боковой линии, но и малым числом позвонков. Распределения индивидуальных значений по этому признаку почти не перекрываются. Это проявляется еще нагляднее при совместном рассмотрении язей по признакам l и It (рис. 3). В выборках обыкновенного язя эти признаки связаны между собой линейной положительной зависимостью ($It = 0.596l + 11.47$; $r = 0.726$; $p = 0.011$), которая, как отмечено выше, в какой-то мере опосредована положительной связью каждого из них с географической широтой. Связь эта, однако, лишь частично объясняет представленную зависимость (частный коэффициент корреляции l и It при фиксированном L статистически значим: $r = 0.431$; $p = 0.025$). Интересно, что значения выборки туркестанского язя из р. Чу располагаются почти на регрессионной прямой, построенной для типичной формы, отклонение составляет лишь +0.11 позвонка, что даже меньше ошибки среднего (0.15).

Анализ распределения It по отделам позвоночника демонстрирует однородность СФР язя в пределах бассейнов Балтийского моря, Днепра и Волги. Соответствующие выборки образуют в пространстве признаков $V_{a+i} - V_c$ довольно компактный фенон в виде узкого эллипса, вытянутого под тупым углом к оси абсцисс (рис. 4). Внутри этого эллипса соседствуют выборки из разных речных бассейнов, например, Волгоградского и Киевского водохранилищ. Вместе с тем, следует отметить обособленное положение выборок из ледовитоморского бассейна, прежде всего, си-

бирских, для которых характерно сочетание низких V_c и весьма высоких V_{a+i} .

Наряду с модальной формулой глоточных зубов (3.5–5.3) у язей нами найдено большое количество других вариантов, из которых далеко не все отмечены в литературе. В основном изменчивости подвержен второй, внутренний ряд зубов. Их число колеблется от одного до четырех, не обнаруживая направленной асимметрии. Вкупе с изменчивостью в главном ряду это порождает множество билатеральных сочетаний (2.5–5.3, 3.5–5.2, 2.5–5.2, 3.5–5.4, 2.5–4.2, 2.5–4.3, 1.5–5.2, 2.6–5.3 и др.), которые в силу своей редкости не поддаются статистической оценке при сравнении небольших выборок. Доля таких редких фенотипов в выборках обыкновенного язя варьирует в широких пределах – от 5% (Можайское водохранилище и р. Сагиз) до 45% (оз. Воже), составляя в целом по всему изученному материалу 23%. В выборке туркестанского язя доля таких вариантов еще выше (55%), что подтверждает наблюдение Берга (1949) о более высоком разнообразии зубной формулы у этого подвида.

Для язей характерна свойственная всем ельцовым преимущественно левосторонняя асимметрия глоточных зубов первого ряда. В целом для типичной формы доля асимметричных вариантов 5–4 и 6–5 невелика (4%), хотя в отдельных выборках, как в Волгоградском и Воткинском водо-

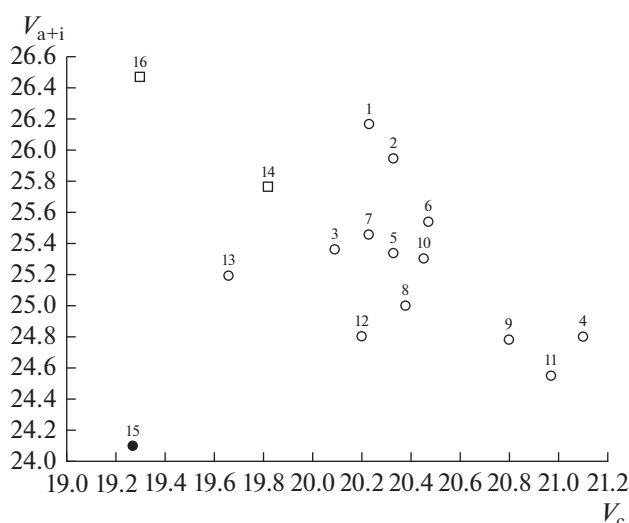


Рис. 4. Распределение выборок язя по сочетанию числа туловищных (V_{a+i}) и хвостовых (V_c) позвонков. 1 – р. Печора, 2 – оз. Воже, 3 – притоки р. Вислы, 4 – Киевское водохранилище, 5 – р. Припять, 6 – оз. Селигер, 7 – Рыбинское водохранилище, 8 – Можайское водохранилище, 9 – Воткинское водохранилище, 10 – р. Уфа, 11 – Волгоградское водохранилище, 12 – р. Урал, 13 – р. Сагиз, 14 – р. Обь, 15 – р. Чу, 16 – оз. Чаны. Значения признаков для язя бассейна оз. Чаны рассчитаны по данным (Ядренкина и др., 2005). Обозначения, как на рис. 2.

хранилищах, она достигает 11 и 15% соответственно.

Число жаберных тычинок оценено нами только у язей из р. Оби (11.75 ± 0.16 , 11–13) и р. Чу (12.08 ± 0.15 , 11–13). Последнее значительно выше, чем указывает для р. Чу И.А. Пивнев (1963) (10.62 ± 0.14 , 9–14). Известные нам из литературы значения *sp.br.* для бассейна р. Обь колеблются от 11.04 ± 0.09 (Меньшиков, 1948, цит. по: Козьмин, 1958) до 11.85 ± 0.13 (Бочкарев, 2009).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Представленные данные демонстрируют, что в СФР полиморфного вида *Leuciscus idus* выделяются всего два заведомо дискретных фенона, соответствующие изолированным группам популяций. Это популяции в бассейне Аральского моря вкуче с его бывшими притоками, который авторы назвали палеоаральским (туркестанский язь), и всего остального ареала (типичная форма). Соответственно, основное событие формообразования внутри этой линии – разделение предков туркестанского и обыкновенного язя.

Основной вклад в географическую подразделенность вида *L. idus* вносят меристические признаки, связанные с сегментацией тела – общее число позвонков и число чешуй в боковой линии. При этом степень различий столь велика (четыре–пять чешуй и два позвонка), что палеоаральские популяции, безусловно, заслуживают видового статуса по сочетанию уже только этих двух признаков. Несмотря на описанную выше положительную связь числа счетных элементов у

обыкновенного язя с географической широтой (рис. 2), соответствующие регрессии объясняют лишь очень небольшую долю наблюдаемых различий между обитающим южнее туркестанским язем и типичной формой. Особенно наглядно это проявляется в зоне непосредственного контакта двух форм в центральном Казахстане, где соседствуют бассейны рек Сарысу и Нура, берущих начало на одном водоразделе на $\sim 49^\circ$ с.ш. Если у язей из р. Сарысу отмечены средние значения V_i 54.52 (Ерещенко, 1956) и 54.1 (Никольский, 1940), то у язей из р. Нура это значение достигает 58.4 (Никольский, 1940). По числу позвонков пока нет данных по язам из р. Нура, однако значения V_i в выборках из южной части ареала обыкновенного язя вкуче с их ошибками (табл. 1) дают представление о разрыве между туркестанским и обыкновенным язем по этому признаку. У язя из бассейна оз. Чаны (54.8° с.ш.) V_i по четырем выборкам – $45.72\text{--}45.80 \pm (0.08\text{--}0.12)$ (Ядренкина и др., 2005).

Показательно, что и в бассейне р. Оби, и в бассейне р. Волги число позвонков, как и чешуй в боковой линии, у язя не меняется с юга на север на протяжении многих сотен километров. Достаточно сопоставить оз. Селигер и Рыбинское водохранилище в верховьях р. Волги (V_i 46.00 ± 0.12 и 45.66 ± 0.09 соответственно (табл. 1)) и Волгоградское водохранилище в ее нижнем течении (45.50 ± 0.10). В низовье р. Оби (62.8° с.ш.) V_i по нашим данным, составляет 45.59 ± 0.15 , что даже меньше, чем в оз. Чаны (Ядренкина и др., 2005, см. выше). Сходная картина наблюдается и по числу чешуй. Если у язя низовья р. Оби V_i по на-

шим данным, 57.94 ± 0.56 , то для выборки из р. Оби у г. Новосибирска Бочкарев (2009) приводит значение 58.95 ± 0.57 , что на единицу больше, несмотря на значительно более южное положение места сбора.

Все это позволяет предположить, что наблюдаемая нами статистически значимая корреляция II и Vt с широтой у типичного язя в значительной степени объясняется межбассейновыми различиями популяций, связанными с историей их происхождения и диверсификации, т.е. популяционно-генетической гетерогенностью исследуемого материала, а не условиями обитания на разных широтах. Более высокие значения этих признаков в выборках из ледовитоморского бассейна, очевидно, отражают специфику формообразования в этой популяционной системе, а не прямое влияние температуры. Сходную ситуацию с II и Vt , когда обе широтные клины демонстрировали преимущественно ступенчатую структуру, наблюдали у красноперки *Scardinius erythrophthalmus* (L.) (Кожара и др., 2020).

Аналогичный вывод справедлив и в отношении сравнительно низких II и Vt в выборках из бассейнов рек Урал и Эмба (табл. 1) на юге ареала типичной формы. Шапошникова (1964), подробно исследовавшая язей р. Урала и его притоков, отмечает еще более низкие, чем по нашим данным, значения числа чешуй (наиболее частые — 54–56, средние — от 54.6 до 55.9), что уже ближе к туркестанскому язю. Тем не менее, Шапошникова полагает, что эти цифры следует трактовать с осторожностью из-за возможной зависимости II от локальных условий обитания рыб и оставляет вопрос о таксономическом положении уральского язя открытым.

Ниже дана предварительная оценка статуса сибирского язя. По совокупности наших и литературных данных, среднее число чешуй в боковой линии у язей бассейнов Балтики и Понто-Каспия, как правило, <58, тогда как для язей Сибири характерны значения 58–60. За пределами Сибири средние $II \geq 59$ встречаются исключительно в бассейне рек Печоры и Северной Двины. Тенденцию к более высоким II у язей европейского Севера и Сибири отмечали и ранее (Козьмин, 1958). Тем не менее, этот автор констатирует значительную морфологическую однородность и устойчивость обыкновенного язя в ареале и, в частности, возражает Гундризеру (1955), который считал обоснованным выделение в особый подвид западносибирского язя. Вторая особенность язей Сибири, заслуживающая дальнейшего изучения, — распределение позвонков по отделам позвоночника. Язи из р. Оби и оз. Чаны, расположенного в Обь-Иртышском междуречье, выделяются относительно коротким хвостовым отделом позвоночника (рис. 4). Кроме того, сибирские выборки

отличает более высокое число переходных позвонков, особенно в оз. Чаны. Решение этого вопроса требует изучения дополнительного материала. Более подробно особенности СФР обыкновенного язя, не связанные с широтой, авторы намерены обсудить в отдельной работе, где будут, в частности, рассмотрены новые данные по язям Сибири и Казахстана.

Практика систематики показывает, что именно различия в числе позвонков и их распределения по отделам позвоночника во многих случаях становятся решающими при пересмотре систематического положения подвидов и фенетически своеобразных популяций рыб. При этом нередко отмечают параллельные различия по числу чешуй в боковой линии, которые положительно коррелируют с различиями в числе позвонков. У рыб подсемейства ельцовых в последние десятилетия видовой ранг присваивается все большему числу ранее описанных внутривидовых форм. Так, к самостоятельному виду *Leuciscus tumensis* в последнее время стали относить туменского язя из рек бассейна Японского моря, которого традиционно считали подвидом амурского язя *L. waleckii* (Dybowski) (Колпаков, 2016). Для этой формы Берг (1949) указывает 45–51 (чаще 48) чешуй в боковой линии и 41–42 позвонка, тогда как для амурского язя характерны II и Vt 52–54 и 44–46 соответственно. Н.Г. Богуцкая и А.М. Насека (2004), предположившие возможный видовой статус туменского язя, вероятнее всего, имели в виду именно эти различия. Низкие значения II и Vt в юго-восточных популяциях красноперки *Scardinius erythrophthalmus* (L.), обитающих от низовьев р. Волга до аральского бассейна (II 39–40 против 41–42 у обыкновенной красноперки и Vt 37–38 против 39–40), позволили отнести юго-восточную красноперку к самостоятельному виду (Кожара и др., 2020). Аналогичный вывод на основании анализа тех же признаков сделан в отношении подвида закавказской густеры *Blicca bjoerkna transcaucasica*, которую следует считать отдельным видом *Blicca transcaucasica* (Кожара, 2010). Значительную роль признаки осевого скелета и боковой линии сыграли и в ревизии быстрянок вида *Alburnoides bipunctatus* (Bloch), в составе которого выделено сразу несколько видов, ранее считавшихся подвидами (Bogutskaya, Coad, 2009).

Из приведенных выше примеров следует, что более южная форма, независимо от ее статуса, во всех известных нам случаях отличается от более северной типичной формы меньшими значениями II и Vt , причем величину этих различий невозможно объяснить тривиальной зависимостью числа метамерных структур от географической широты. По-видимому, в основе наблюдаемого паттерна формообразования сразу в нескольких родах лежит эволюционная история подсемейства ельцовых (Leuciscinae). Авторы разделяют

мнение Н.Г. Богуцкой (1990) о преобладающей роли радиации в формообразовании в рамках этого подсемейства. В ходе дивергенции более специализированных форм от генерализованного ельцепоподобного предка происходило их укрупнение и параллельно увеличение числа счетных элементов, связанных с сегментацией тела — чешуй в боковой линии, позвонков и отчасти лучей в анальном плавнике. А.В. Кожара (2005), исследовавший этот вопрос более детально, пришел к выводу, что примитивное состояние для *Vt* у предковой формы *Leuciscinae* составляет <40 позвонков (нижний порог оценки ~35 позвонков), что значительно ниже, чем у большинства рецентных представителей подсемейства. Что касается обыкновенного язя, его *Vt* — одно из самых высоких в пределах рода *Leuciscus*. Н.Г. Богуцкая (Bogutskaya, 1994) указывает для этого рода верхний предел 46 позвонков, однако у язя довольно обычно значение и 47 позвонков, а в оз. Воже (табл. 1) отмечен даже вариант 48. Таким образом, разнообразные специализации у ельцовых и повышенные значения *Vt* вкуче с *II* можно рассматривать как синапоморфии, а взаимосвязь этих двух признаков (рис. 3) — как графическое изображение вероятной морфоклины. Соответственно, южные популяции ряда видов, как правило, имеющие подвидовой ранг и отличающиеся от типичной формы более низкими значениями этих признаков, фиксируют их плезиоморфное состояние. Туркестанского язя в рамках этих представлений следует рассматривать как архаичную реликтовую форму. Более подробное описание этого вида и оценка его места в системе рода *Leuciscus* — предмет дальнейших исследований.

До настоящего времени, кажется, никем не оспаривалась точка зрения Берга (1912), поддержанная Никольским (1931), согласно которой язь проник в палеоаральский бассейн из водоемов Сибири. Примитивные состояния признаков *II* и *Vt*, удержавшиеся у туркестанского язя, вопреки этому мнению, указывают на автохтонность этой формы. Можно ожидать взаимопроникновения представителей обеих форм в водные объекты у границы их ареалов, прежде всего, в бассейнах рек Тургай и Нура, и их гибридизации, в первую очередь, вследствие интенсивного гидростроительства в ходе минувшего столетия. Не исключено, что такое взаимодействие происходило и в прошлые эпохи. Маловероятно, однако, что проникновение с юга оказало существенное влияние на язей бассейна р. Иртыш, которых, без сомнения, следует отнести к типичной форме.

Выводы. Популяции туркестанского язя следует относить к самостоятельному виду *Leuciscus oxianus* (Kessler, 1877), который авторы считают эволюционно более примитивным по сравнению с типичной формой. Этот вид характеризуется наиболее частыми значениями *II* 52–55 (против 56–59 у

обыкновенного язя) и *Vt* 43–44 (против 45–47). Статус популяций язя бассейнов Урала, Эмбы и, возможно, Иргиз-Тургайской речной системы требует уточнения. Ареал вида *Leuciscus idus* ограничен восточной и северной Европой и Сибирью. Специфика сибирских популяций нуждается в дополнительном изучении.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы глубоко признательны [А.Н. Касьянову] и Т.В. Горошковой (Институт биологии внутренних вод РАН) за неоценимый вклад в сбор и обработку материала для настоящей статьи, а также Мирославу Пшибильскому (Лодзкий университет) за предоставление выборки язя из притоков р. Висла.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена при финансовой поддержке Правительства Тюменской обл. в рамках проекта Западно-Сибирского межрегионального научно-образовательного центра № 89-ДОН (2), а также в рамках разделов государственных заданий Института проблем экологии и эволюции РАН (№ 0109-2018-0076, АААА-А18-118042490059-5, № FFER-2021-0006) и Института биологии внутренних вод РАН (№ 121051100109-1 и 121051100104-6).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Атлас пресноводных рыб России. 2003. Т. 1. М.: Наука.
- Берг Л.С. 1905. Рыбы Туркестана. Спб: Типография И. Гольдберга.
- Берг Л.С. 1912. Фауна России и сопредельных стран. Рыбы (Marsipobranchii и Pisces). Т. 3. Вып. 1. СПб: Изд-во Импер. акад. наук.
- Берг Л.С. 1949. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Т. 2. М.: Изд-во АН СССР.
- Богуцкая Н.Г. 1990. Морфологические основы системы карповых рыб подсемейства ельцовых (*Leuciscinae*, Cyprinidae). Сообщение 2 // Вопр. ихтиологии. Т. 30. № 6. С. 920.
- Богуцкая Н.Г., Насека А.М. 2004. Каталог бесчелюстных и рыб пресных и солоноватых вод России с номенклатурными и таксономическими комментариями. М.: Тов-во науч. изд. КМК.
- Бочкарев Н.А. 2009. Морфологическая характеристика язя (*Leuciscus idus*) из оз. Чаны и приплотинного участка р. Обь // Рыбоводство и рыбн. хоз-во. № 4. С. 4.
- Бруенко В.П., Мовчан Ю.В., Смирнов А.И. 1974. Морфо-экологическая характеристика язя [*Leuciscus idus* (Linnè)] Кременчугского водохранилища // Гидробиол. журн. Т. 10. № 5. С. 70.
- Гундризер А.Н. 1955. Язь Западной Сибири: диссертация на соискание ученой степени кандидата биологических наук. Томск: Томск. гос. ун-т им. В. В. Куйбышева.

- Ерещенко В.И. 1956. Ихтиофауна бассейна реки Сары-Су // Сб. работ по ихтиологии и гидробиологии. Алма-Ата: АН КазССР. № 1. С. 94.
- Карасев Г.Л. 1987. Рыбы Забайкалья. Новосибирск: Наука.
- Кесслер К.Ф. 1877. Рыбы, водящиеся и встречающиеся в Арало-каспийско-понтийской ихтиологической области // Тр. Арало-Каспийской экспедиции. Вып. 4. Прил. к Тр. Санкт-Петербург. общ-ва естествоиспыт. Санкт-Петербург.
- Кириллов Ф.Н. 1972. Рыбы Якутии. М.: Наука.
- Кожара А.В., Изюмов Ю.Г., Касьянов А.Н. 1996. Общая и географическая изменчивость числа позвонков у некоторых пресноводных рыб // Вопр. ихтиологии. Т. 36. № 2. С. 179.
- Кожара А.В. 2005. Особенности строения осевого скелета в некоторых группах родов ельцовых рыб (Cyprinidae, Leuciscinae) // Вопр. ихтиологии. Т. 45. № 5. С. 594.
- Кожара А.В. 2010. О таксономическом статусе армянской густеры *Blicca bjoerkna derjavini* (Dadikyan, 1970) // Экология оз. Севан в период повышения его уровня. Результаты исследований Российско-Армянской биологической экспедиции по гидро-экологическому обследованию оз. Севан (Армения) (2005–2009 гг.). Махачкала: Наука ДНЦ. С. 243.
- Кожара А.В., Маврин А.С., Мироновский А.Н. 2020. Структура фенетического разнообразия и систематика красноперки *Scardinius erythrophthalmus* (L.) (Cypriniformes, Cyprinidae) водоемов России и сопредельных стран // Биология внутр. вод. № 6. С. 538. <https://doi.org/10.31857/S0320965220060121>
- Козьмин Ю.А. 1958. К морфологии язя Средней Камы // Изв. ЕНИ при Пермском гос. ун-те. Т. 14. № 2. С. 59.
- Колпаков Н.В. 2016. Продукция рыб в эстуариях Приморья // Изв. ТИНРО. Т. 184. С. 3. <https://doi.org/10.26428/1606-9919-2016-184-3-22>
- Левин Б.А. 2011. Об онтогенетических причинах и механизмах изменчивости числа чешуй у рыб // Онтогенез. Т. 42. № 3. С. 220.
- Меньшиков М.И. 1929. Рыбы реки Камы и ее долины в окрестностях города Перми // Изв. Биол. науч.-исслед. ин-та и биолог. станции при Пермском гос. ун-те. Т. 6. № 8. С. 377.
- Меньшиков М.И. 1948. Рыбы бассейна Оби. Дис. ... докт. биол. наук. Пермь: Пермск. гос. ун-т.
- Митрофанов В.П., Дукравец Г.М., Сидорова А.Ф., Солонинова Л.Н. и др. 1987. Рыбы Казахстана. Карповые. Т. 2. Алма-Ата: Наука Казахской ССР.
- Мовчан Ю.В., Смирнов А.И. 1981. Коропові // Фауна України. Т. 8. Риби. Вип. 2. Ч. 1. Київ: Наукова думка.
- Никольский Г.В. 1931. Рыбы среднего и нижнего течения р. Чу. // Ежегодник Зоологического музея АН СССР. Т. XXXII. С. 227.
- Никольский Г.В. 1940. Рыбы Аральского моря. М.: Красный пролетарий.
- Пивнев И.А. 1963. Материалы по биометрии и биологии туркестанского язя и киргизского ельца из басс. р. Чу // Ихтиологический сборник. Фрунзе: Киргизский гос. ун-т. С. 65.
- Правдин И.Ф. 1939. Руководство по изучению рыб. Л.: ЛГУ.
- Промоторова Е.Ю. 2019. Экология карповых рыб бассейна нижнего Иртыша. Тамбов: ООО “Консалтинговая компания Юком”.
- Смирнов С.В., Дзержинский К.Ф., Левин Б.А. 2006. О зависимости числа чешуй в боковой линии у африканского усача *Barbus intermedius* (Cyprinidae) от скорости онтогенеза: данные эксперимента // Вопр. ихтиологии. Т. 46. № 1. С. 134.
- Татарко К.И. 1968. Влияние температуры на меристические признаки рыб // Вопр. ихтиологии. Т. 8. № 3(50). С. 425.
- Шапошникова Г.Х. 1964. Биология и распределение рыб в реках уральского типа. М.: Наука.
- Шерышова А.В., Ефимов С.Б. 2014. О внутривидовой структуре язя *Leuciscus idus* (L., 1758) нижней Оби и нижнего Иртыша // Вест. рыбхоз. науки. Т. 1. № 3. С. 70.
- Ядренкина Е.Н., Интересова Е.А., Ядренкин А.В., Хакимов Р.М. 2005. К вопросу о пространственной дифференциации популяций карповых рыб оз. Чаны (Западная Сибирь). Особенности изменчивости остеометрических признаков речной и озерной групп язя *Leuciscus idus* и плотвы *Rutilus rutilus* (сем. Cyprinidae) // Сиб. экол. журн. Т. 2. С. 293.
- Яковлев В.Н., Изюмов Ю.Г., Касьянов А.Н. 1981. Фенетический метод исследования популяций карповых рыб // Биол. науки. № 2. С. 98.
- Яковлев В.Н., Изюмов Ю.Г. 1982. Морфологическая изменчивость и внутривидовая структура волжского леща // Экология водных организмов верхневолжских водохранилищ. Л.: Наука. С. 171.
- Bogutskaya N.G. 1994. A description of *Leuciscus lepidus* (Heckel, 1843) with comments on *Leuciscus* and leuciscinae – aspinine relationships (Pisces: Cyprinidae) // Ann. Naturhist. Mus. Wien. V. 96 B. P. 599.
- Bogutskaya N.G., Coad B.W. 2009. A review of vertebral and fin-ray counts in the genus *Alburnoides* (Teleostei: Cyprinidae) with a description of six new species // Zoosystematica Rossica. № 18(1). P. 126.
- Hubbs C.L. 1922. Variations in the number of vertebrae and other meristic characters of fishes correlated with the temperature of water during development // The American Naturalist. V. 56. № 645. P. 360.
- Kottelat M., Freyhof J. 2007. Handbook of European freshwater fishes. Berlin: Publications Kottelat, Cornol and Freyhof.
- Rohtla M., Vilizzi L., Kováč V., Almeida D. et al. 2020. Review and Meta-Analysis of the Environmental Biology and Potential Invasiveness of a Poorly-Studied Cyprinid, the Ide *Leuciscus idus* // Reviews in Fisheries Science & Aquaculture. V. 29. № 4. P. 512. <https://doi.org/10.1080/23308249.2020.1822280>

Patterns of Phenetic Diversity and Taxonomy of the Ide *Leuciscus idus* (Cypriniformes, Cyprinidae) from Water Bodies of Russia and Adjacent Countries

A. V. Kozhara^{1, 2, *}, A. S. Mavrin¹, E. E. Slynko^{1, 3}, and A. N. Mironovsky⁴

¹*Papanin Institute for Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences, Borok, Nekouzskii raion, Yaroslavl oblast, Russia*

²*AquaBioSafe Laboratory, University of Tyumen, Tyumen, Russia*

³*Russian Biotechnological University, Moscow, Russia*

⁴*Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia*

*e-mail: akozhara@mail.ru

Using the methods of population morphology, we studied the structure of phenetic diversity of the ide *Leuciscus idus* (L.) from the water bodies of the Russian Federation and some neighboring countries. We analysed our own collection and literature data on meristic characters of external morphology, axial skeleton, as well as the pharyngeal teeth formula. The main features contributing to population differentiation were the number of lateral line scales, total vertebrae count, caudal and pre-caudal vertebrae ratio. It was shown that the strong positive relationships of the first two features with the geographical latitude of fish habitats is associated, first of all, not with the direct influence of physical factors functionally dependent on latitude, but with particular (sub)speciation processes in river basins and dispersal of evolutionarily derived forms to the north. The results obtained are discussed in terms of evolutionary trends in the subfamily Leuciscinae and call for a taxonomic revision of the *L. idus* species in its current volume with elevation of the former subspecies *L. idus oxianus* to a species rank.

Keywords: freshwater fish, Cyprinidae, Leuciscinae, meristic characters, intraspecific variations, species structure, systematics, speciation, evolution