

УДК 597.554.3.591.4

## ПРОБЛЕМЫ ТАКСОНОМИИ И ДИАГНОСТИКИ ПЕСКАРЕЙ РОДА *GOBIO* (CYPRINIDAE) УРАЛА, СИБИРИ, КАЗАХСТАНА И БАССЕЙНА РЕКИ АМУР

© 2021 г. А. Л. Мартынова<sup>1</sup>, Е. Д. Васильева<sup>2</sup>, \*

<sup>1</sup>Гимназия № 1 им. Н.Т. Антошкина, Кумертау, Республика Башкортостан, Россия

<sup>2</sup>Зоологический музей Московского государственного университета, Москва, Россия

\*E-mail: vas\_katerina@mail.ru

Поступила в редакцию 31.08.2020 г.

После доработки 21.12.2020 г.

Принята к публикации 22.12.2020 г.

На основе анализа морфологической изменчивости пескарей из шести популяций в бассейне р. Урал и сравнения полученных данных с морфологическими особенностями пескарей бассейнов рек Волга, Нура, Амур и рек Сибири пескари Урала отнесены к виду *Gobio volgensis*. Для этого вида представлен уточнённый и расширенный диагноз. Для сибирского пескаря *G. sibiricus* обозначен лектотип из пробы синтипов из Минусинской протоки Енисея. На основе анализа собственных данных и сведений литературы сделан вывод о необходимости молекулярно-генетических исследований локальных популяций пескарей в бассейне р. Кама, прежде всего, р. Чусовая; специальные генетические и морфологические исследования необходимы также для видовой идентификации пескарей из р. Нура.

**Ключевые слова:** *Gobio volgensis*, *G. sibiricus*, морфология, видовая идентификация, видовой диагноз, лектотип.

**DOI:** 10.31857/S004287522105012X

Филогенетические исследования, основанные на изменчивости последовательностей митохондриального гена цитохрома *b* (Yang et al., 2006) и совокупности четырёх локусов митохондриальных и ядерного генов (Tang et al., 2011), подтвердили монофилию подсемейства Gobioninae – мелких карповых (Cyprinidae) пресноводных рыб Евразии, называемых пескарями и характеризующихся высоким морфологическим и экологическим разнообразием. В составе подсемейства выделены три монофилетические группы: группа *Hemibarbus–Squalidus*, триба Sargocheilichthyini и триба Gobionini; последняя триба представлена двумя филетическими линиями, в одну из которых вошли виды монофилетических родов *Gobio* Cuvier, 1816 и *Romanogobio* Bănărescu, 1961 (Tang et al., 2011). Наибольшим видовым разнообразием среди пескарей характеризуется род *Gobio*, в котором в настоящее время признают 48 валидных видов (Fricke et al., 2020).

Типовой вид рода – обыкновенный пескарь *G. gobio* (Linnaeus, 1758) – ранее считался высоко полиморфным и широко распространённым видом с ареалом, протянувшимся от Пиренейского п-ова до Дальнего Востока (Берг, 1949а; Насека, 1998) или до сибирских рек Лена и Колыма (Bănărescu et al., 1999; Богущкая, Насека, 2004). При этом разные авторы различали от 10 (Берг,

1949а) до 19 (Bănărescu, Nalbant, 1973) подвидов и локальных внутривидовых форм *G. gobio*, многим из которых в дальнейшем был автоматически присвоен видовой статус вследствие использования филогенетической концепции вида в практической систематике рыб (Kottelat, 1997). Кроме этого, в начале XXI в. был описан ряд новых видов из разных водоёмов Европы (Васильева и др., 2004, 2005; Doadrio, Madeira, 2004; Kottelat, Persat, 2005; Mendel et al., 2008), Малой Азии (Naseka et al., 2006; Turan et al., 2012, 2016, 2017, 2018) и из Китая (Fricke et al., 2020). Видовая самостоятельность некоторых из восстановленных и вновь описанных таксонов была подтверждена генетическими исследованиями (Doadrio, Madeira, 2004; Yang et al., 2006; Mendel et al., 2008; Tang et al., 2011; Takács et al., 2014; Aksu, Bektaş, 2019; Sheraliev et al., 2020; Zangl et al., 2020).

В то же время локальные популяции пескарей Сибири, Казахстана и бассейна Амура остаются плохо изученными, с дискуссионным таксономическим статусом или с необоснованной таксономической интерпретацией, основанной на предшествующих данных литературы. Прежде всего, это касается пескарей из р. Нура и других рек Центрального Казахстана, которых Берг (1949а) включал в подвид *G. gobio lepidolaemus* Kessler, 1872, а последующие авторы относят к сибирскому пескарю, рассматриваемому то в каче-

стве вида (или подвида) *G. cynocephalus* Dybowski, 1869 (Волгин, Упадышев, 1982; Тагаев, Жапарова, 2018), то вида *G. sibiricus* Nikolsky, 1936 (Kottelat, 2006; Тагаев, Жапарова, 2019; Sheraliev et al., 2020). Генетические исследования по пескарям из бассейна Нуры, рек Сибири и р. Урал не проводились, а морфологические описания либо скудны, либо вовсе отсутствуют, как в случае пескарей Уральского бассейна.

Цель настоящей работы – оценить видовой статус пескарей бассейна р. Урал на основе исследования морфологической изменчивости локальных популяций и анализа доступных данных (собственных и литературных) по пескарям рек Сибири и бассейнов Волги, Нуры и Амура.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Отлов рыб проводили летом 2019 г. в шести реках бассейна р. Урал. В качестве орудий лова использовали сеть Киналева с площадью раскрытия 0.75 м<sup>2</sup> из безузловой дели с ячейей 5 мм. В каждой пробе отбирали материал для генетического анализа, фиксируя отрезанные грудные плавники в 96°-ном этиловом спирте; для последующих морфологических исследований рыб фиксировали 4%-ным раствором формальдегида, а затем, после отмывки водой, пробы переводили в 70%-ный раствор спирта. Все материалы поступили на хранение в коллекцию Зоологического музея МГУ (ЗММУ). Номера и описания проб даны ниже.

Р-24338 – 26 экз., р. Большой Кизил (приток р. Урал), отмель в 2 км выше по течению от с. Кизильское, Челябинская обл., 52°44'53" с.ш. 58°51'45" в.д. Р-24339 – 21 экз., р. Урал, отмели в 2 км от устья р. Б. Кизил, с. Кизильское, Челябинская обл., 52°44'24" с.ш. 58°55'20" в.д. Р-24340 – 27 экз., р. Сакмара (приток р. Урал), стремнина в 1.5 км ниже по течению от моста у с. Юлдыбаево, Зилаирский район, Республика Башкортостан, 52°20'42" с.ш. 57°51'03" в.д. Р-24341 – 22 экз., р. Миндяк (приток р. Урал), в 1 км выше по течению от д. Галиахмерово, Учалинский район, Республика Башкортостан, 54°00'55" с.ш. 58°51'31" в.д. Р-24342 – 28 экз., р. Большой Юшатырь (приток р. Салмыш, впадающей в р. Сакмара), пережат в 1.2 км ниже по течению от с. Новокалтаево, Куяр-газинский район, Республика Башкортостан, 52°23'50" с.ш. 55°37'34" в.д. Р-24344 – 19 экз., р. Большой Ик (приток р. Сакмара), отмель перед мостом у с. Назаркино, Кугарчинский район, Республика Башкортостан, 52°44'24" с.ш. 58°55'20" в.д.

Помимо проб из бассейна р. Урал, 11–24.07.2019 г. были собраны, а затем изучены две пробы из бассейна Волги и одна проба из бассейна Оби: ЗММУ Р-24336 – 18 экз., р. Белая (приток Камы, бассейн Волги), окрестности с. Арский камень, Белорецкий район, Республи-

ка Башкортостан, 53°51'41" с.ш. 58°16'07" в.д.; Р-24337 – 17 экз., р. Дёма (приток р. Белая, бассейн Камы), окрестности с. Чирыштамак, Миякинский район, Республика Башкортостан, 53°39'50" с.ш. 54°32'36" в.д.; Р-24343 – 11 экз., р. Уй (приток р. Тобол, бассейн Оби), окрестности с. Тунгатарово, Учалинский район, Республика Башкортостан, 54°36'15" с.ш. 59°43'33" в.д.

Во всех пробах анализировали морфологические признаки, обычно используемые в исследованиях по таксономии и морфологической изменчивости пескарей рода *Gobio* (Bănărescu et al., 1999; Васильева и др., 2004; Kottelat, Persat, 2005; Kottelat, Freyhof, 2007). Все измерения выполнены одним оператором электронным штангенциркулем с точностью до 0.1 мм по схеме “от точки до точки”. На основе полученных измерений рассчитаны 35 морфометрических индексов.

Статистическая обработка данных выполнена с применением пакетов программ STATISTICA (Version 10) и Microsoft Excel 2010. Сравнение признаков по уровню изменчивости осуществляли на основе коэффициента вариации (CV). Величину различий между всеми анализируемыми популяциями оценивали на основе значений коэффициента различий CD (Майр и др., 1956). Для оценки размерной изменчивости пропорций тела использовали коэффициент корреляции Пирсона (*r*) между признаком и стандартной длиной тела (SL). Все расчёты проводили в статистической среде R (Кабаков, 2014; Мастицкий, Шитиков, 2015).

Отдельные морфологические признаки, представлявшие значимыми для идентификации видов, анализировали на следующих материалах из коллекции ЗММУ.

*Gobio gobio* s. stricto: Р-5775 – 1 экз., Ладожское озеро; Р-9423 – 1 экз., р. Темза, Великобритания; Р-23331 – 5 экз., р. Скавинка у Радзишов, Польша.

*G. volgensis* Vasil'eva, Mendel, Vasil'ev, Lusk et Lusková, 2008: Р-21861 – голотип, Московская область, р. Москва (бассейн Волги) у г. Старая Руза; Р-21865 – 4 экз., паратипы, Московская область, р. Москва (бассейн Волги) у г. Звенигород; Р-21910 – 4 экз., паратипы, Московская область, р. Москва (бассейн Волги) у г. Звенигород.

*G. gobio sibiricus*: Р-1593 – 31 экз., синтипы, р. Нура, у впадения в оз. Джаныбек, Акмолинская область, Казахстан; Р-1626 – 17 экз., синтипы, Минусинская протока, Енисей, Красноярский край.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

### Морфологическая характеристика пескарей бассейна р. Урал

Согласно полученным результатам теста Шапиро–Уилка распределения значений пластиче-

ских признаков во всех девяти выборках пескарей (бассейны Урала, Волги и Оби) не отличались от нормального ( $p < 0.05$ ). Наряду с этим число особей в изучаемых выборках и случайный способ их формирования позволяют считать все выборки репрезентативными. Значения пластических индексов для каждой выборки представлены в табл. 1. В пределах каждой выборки наибольшая изменчивость у пескарей бассейна р. Урал выявлена по относительной длине усика (величины  $CV$  варьируют в диапазоне 6.9–15.2) и индексу диаметра глаза (в %  $io$ ) ( $CV$  7.9–10.4); наименьшая изменчивость наблюдалась по индексам, определяющим положение спинного, анального и брюшных плавников ( $CV$  1.1–4.6).

Размерная изменчивость выявлена в общей сложности для восьми пластических признаков. Достоверная ( $p < 0.05$ ) положительная корреляция с длиной тела ( $SL$ ) наблюдалась в выборке из р. Урал в районе с. Кизильское по признакам  $hc/c$ ,  $ao/c$  и  $wc/c$  ( $r$  = соответственно 0.51, 0.71 и 0.62) и в выборке из р. Большой Юшатырь по индексу  $lb/c$  ( $r$  = 0.38), а отрицательная для индексов  $H/SL$ ,  $h/SL$ ,  $hD/SL$ ,  $ID/SL$  в выборке из р. Сакмара ( $r$  = –0.58, –0.54, –0.38, –0.41), по индексу  $aD/SL$  в выборках из рек Сакмара ( $r$  = –0.53) и Большой Ик ( $r$  = –0.61), по индексу  $P-V/SL$  в выборке из р. Миндяк ( $r$  = –0.46), по индексам  $hA/SL$  и  $c/SL$  в выборках из рек Сакмара ( $r$  = –0.64, –0.41) и Большой Кизил ( $r$  = –0.57, –0.39), по индексу  $IA/SL$  в выборках из рек Большой Кизил ( $r$  = –0.56) и Большой Юшатырь ( $r$  = –0.41) и по индексу  $o/SL$  в выборках из рек Большой Кизил ( $r$  = –0.47), Большой Юшатырь ( $r$  = –0.42), Сакмара ( $r$  = –0.55) и Урал ( $r$  = 0.53). Как правило, крупные пескари отличаются от мелких меньшим горизонтальным диаметром глаза и более низким и коротким анальным плавником; анальное отверстие у них смещено ближе к основанию брюшных плавников.

При попарном сравнении выборок пескаря из разных рек достоверные различия (по  $t_{95}$ ) чаще всего наблюдались по максимальной высоте тела ( $H/SL$ ), горизонтальному диаметру глаза ( $o/SL$ ,  $o/c$ ,  $o/io$ ), высоте головы ( $hc/c$ ,  $Hc/c$ ), положению анального отверстия ( $V-an/SL$ ,  $V-an/V-A$ ) и толщине хвостового стебля ( $w/SL$ ,  $w/h$ ). Как правило, различия между популяциями невелики:  $CD$  редко достигал величины 1.28, соответствующей формально подвидовому уровню. Обычно относительно высокие значения  $CD$  наблюдались между выборками, различавшимися по размерному составу особей, и могли быть обусловлены размерной изменчивостью характеристик. Так, при сравнении по высоте тела более мелких пескарей из выборки из р. Урал с более крупными из рек Миндяк и Сакмара величина  $CD$  составляла соответственно 1.30 и 1.60; аналогично пескари из двух последних выборок отличались от других более мелких и самых низкотелых пескарей из

р. Большой Ик:  $CD$  соответственно 2.00 и 2.19; при сравнении пескарей из р. Большой Ик с пескарями из р. Большой Юшатырь  $CD$  = 1.72. В свою очередь, пескари из р. Большой Юшатырь, имевшие самые высокие средние значения высоты головы ( $hc/c$  и  $Hc/c$ ), существенно отличались от пескарей из р. Большой Кизил с самыми низкими значениями высоты головы ( $CD$  = 1.80, 1.55); по индексу  $Hc/c$  существенные различия выявлены также между пескарями из рек Большой Юшатырь и Сакмара ( $CD$  = 1.29), а по индексу  $hc/c$  – между пескарями из рек Большой Кизил и Урал ( $CD$  = 1.34). По величине диаметра глаза ( $o/c$ ) существенные различия выявлены между пескарями из р. Большой Ик (с самым высоким средним значением индекса, соответствующим мелким размерам особей) и самыми крупными пескарями из р. Сакмара ( $CD$  = 1.45). Пескари из р. Большой Кизил, имевшие минимальную среднюю величину ширины головы, существенно отличались от пескарей из рек Большой Юшатырь ( $CD$  = 2.91), Миндяк (1.81), Сакмара (1.43) и Урал (1.54).

Выборки пескарей из рек Урал (у с. Кизильское) и Большой Кизил наиболее сходны между собой по пластическим признакам, что можно объяснить близостью мест лова (9 км по руслам рек) и сходством выборок по размерному составу особей. Очевидно, подобием размерного состава обусловлено наблюдаемое сходство по пластическим признакам между самыми удалёнными друг от друга (1570 км) выборками наиболее крупных пескарей из рек Сакмара и Миндяк. Из меристических признаков небольшие достоверные различия выявлены в отдельных случаях по числу ветвистых лучей в грудном плавнике и чешуй в боковой линии. С учётом выявленной изменчивости морфологических признаков в разных выборках составлено представленное ниже описание пескарей бассейна р. Урал.

$D$  III 7(8),  $A$  II (5)6(7),  $P$  I 13–16(17),  $V$  I 6–8; // 39–43, чаще 41. Между началом спинного плавника и боковой линией у изученных особей  $\frac{1}{2}5$ – $\frac{1}{2}6$  рядов чешуй, между основанием брюшных плавников и боковой линией –  $4$ – $\frac{1}{2}4$ , на хвостовом стебле –  $\frac{1}{2}2$ / $1/2\frac{1}{2}$ ; вокруг хвостового стебля 12 рядов чешуй. Тело вальковатое, хвостовой стебель удлинённый, тонкий (рис. 1). Антедорсальное расстояние больше постдорсального. Нижняя часть брюха, от головы до анального отверстия, уплощённая. Наибольшая высота тела чаще превосходит высоту хвостового стебля в 2.0–2.6 (в среднем 2.37) раза; нередко встречаются особи, у которых высота тела больше длины хвостового стебля. Основание спинного плавника в 1.4–2.0 (1.7) раза меньше его высоты; основание анального плавника в 1.6–2.4 (1.9) раза меньше его высоты. Края спинного и анального плавников слабо вогнутые. Парные плавники относительно короткие: грудные плавники не достигают осно-

Таблица 1. Морфометрические характеристики пескарей рода *Gobio* из рек бассейнов Урала, Волги и Оби

Признак	Бассейн Урала							Бассейн Волги			Бассейн Оби
	Большой Ик (n = 19)	Большой Кизил (n = 26)	Большой Юшатырь (n = 28)	Миньяк (n = 22)	Сакмара (n = 27)	Урал (n = 21)	Белая (n = 18)	Дёма (n = 17)	Уй (n = 11)		
<i>TL</i> , мм	95.4–119.1 105.5 ± 1.29	92.0–124.7 105.2 ± 1.76	94.3–123.7 103.5 ± 1.28	106.3–139.0 116.2 ± 1.58	100.8–137.4 123.8 ± 1.70	86.3–114.4 100.8 ± 1.57	100.7–135.8 111.1 ± 1.79	88.7–128.4 115.5 ± 2.74	99.1–126.2 109.0 ± 2.47		
<i>SL</i> , мм	77.8–98.0 87.8 ± 1.12	77.7–105.2 88.7 ± 1.53	76.0–101.7 86.0 ± 1.10	88.1–117.5 97.4 ± 1.45	86.5–117.4 104.0 ± 1.54	72.7–100.1 85.7 ± 1.48	85.0–114.5 93.0 ± 1.56	73.1–107.6 96.4 ± 2.35	81.4–104.8 90.6 ± 2.16		
В % <i>SL</i>											
<i>H</i>	15.0–17.4 16.2 ± 0.16	15.7–19.5 17.8 ± 0.18	17.1–20.6 18.7 ± 0.14	17.7–20.0 18.9 ± 0.14	17.7–21.3 19.6 ± 0.17	16.3–18.8 17.2 ± 0.14	17.9–19.7 18.9 ± 0.12	17.4–19.5 18.5 ± 0.14	18.9–20.7 20.0 ± 0.21		
<i>h</i>	6.6–8.1 7.4 ± 0.10	7.3–8.1 7.7 ± 0.05	7.0–8.4 7.7 ± 0.07	7.0–8.5 7.7 ± 0.08	7.3–8.8 7.9 ± 0.07	7.2–8.2 7.6 ± 0.06	7.6–8.4 8.0 ± 0.06	7.8–8.8 8.2 ± 0.06	9.0–9.8 9.4 ± 0.08		
<i>lpc</i>	16.5–19.7 18.0 ± 0.21	15.8–22.1 19.2 ± 0.35	16.9–22.2 19.4 ± 0.22	17.1–22.2 19.5 ± 0.30	17.0–22.3 19.9 ± 0.28	17.3–20.8 19.1 ± 0.23	19.2–22.7 20.6 ± 0.23	17.5–23.1 20.3 ± 0.37	17.9–20.1 19.3 ± 0.21		
<i>aD</i>	46.6–51.3 48.6 ± 0.30	44.4–51.5 48.3 ± 0.33	45.3–50.6 47.9 ± 0.25	47.1–52.6 49.3 ± 0.28	45.6–52.6 48.9 ± 0.32	43.2–49.8 47.0 ± 0.38	46.8–50.3 48.7 ± 0.22	47.2–49.4 48.6 ± 0.17	45.5–49.5 48.1 ± 0.34		
<i>pD</i>	34.0–38.8 36.3 ± 0.30	33.9–40.4 37.5 ± 0.34	36.5–41.1 38.5 ± 0.25	34.9–41.0 38.2 ± 0.32	35.8–42.0 38.8 ± 0.32	36.0–40.6 37.8 ± 0.27	37.5–40.9 39.3 ± 0.26	36.0–40.2 38.0 ± 0.36	37.3–40.7 38.9 ± 0.35		
<i>aV</i>	47.4–53.0 50.5 ± 0.35	46.5–52.7 49.9 ± 0.34	48.5–53.0 51.4 ± 0.20	48.2–53.4 51.0 ± 0.29	47.6–56.3 51.5 ± 0.41	48.0–52.9 50.6 ± 0.33	47.6–52.3 50.3 ± 0.31	46.9–52.1 49.7 ± 0.33	49.2–52.2 50.8 ± 0.31		
<i>aA</i>	66.6–72.9 69.8 ± 0.44	65.4–74.8 69.9 ± 0.51	67.5–73.1 70.8 ± 0.28	69.6–72.5 71.5 ± 0.16	67.3–74.5 70.8 ± 0.40	66.1–72.5 69.7 ± 0.39	69.6–72.2 70.8 ± 0.16	69.6–71.7 70.7 ± 0.15	70.0–71.9 70.9 ± 0.20		
<i>P-V</i>	24.1–26.5 25.3 ± 0.16	23.0–27.8 25.6 ± 0.22	22.2–26.2 24.7 ± 0.18	23.7–27.5 26.0 ± 0.20	23.2–29.0 26.1 ± 0.34	22.4–27.6 25.0 ± 0.29	24.3–26.8 25.5 ± 0.17	22.2–25.9 24.2 ± 0.28	23.3–27.1 25.4 ± 0.33		
<i>V-A</i>	19.8–23.4 21.0 ± 0.21	18.6–23.6 21.2 ± 0.29	18.7–22.8 20.5 ± 0.21	20.4–22.8 21.7 ± 0.14	18.7–22.6 20.5 ± 0.19	19.8–23.2 21.5 ± 0.19	19.8–22.6 21.4 ± 0.19	19.4–23.0 21.3 ± 0.26	19.8–22.9 21.2 ± 0.26		
<i>IP</i>	18.1–21.0 19.5 ± 0.21	16.9–20.8 19.1 ± 0.20	16.9–22.0 19.3 ± 0.24	16.7–20.9 18.4 ± 0.24	16.5–20.8 18.7 ± 0.22	17.3–20.6 18.8 ± 0.18	17.1–19.6 18.6 ± 0.18	17.5–20.3 18.6 ± 0.20	17.9–21.8 20.1 ± 0.39		
<i>IV</i>	14.3–16.3 15.3 ± 0.12	13.6–16.0 14.9 ± 0.14	13.6–16.3 14.9 ± 0.13	13.6–15.8 14.9 ± 0.13	13.6–16.4 15.0 ± 0.15	13.6–15.9 14.5 ± 0.15	13.3–15.8 14.8 ± 0.15	13.8–15.9 14.9 ± 0.15	15.5–17.7 16.6 ± 0.22		
<i>hD</i>	19.1–21.9 20.3 ± 0.16	18.5–21.3 20.1 ± 0.15	19.3–23.2 21.3 ± 0.18	19.6–22.9 20.9 ± 0.19	19.1–22.9 20.7 ± 0.20	19.5–22.0 20.6 ± 0.16	19.6–22.6 20.9 ± 0.18	20.2–23.4 21.4 ± 0.20	20.9–23.0 22.1 ± 0.25		



Таблица 1. Продолжение

Признак	Бассейн Урала							Бассейн Волги			Бассейн Оби
	Большой Ик (n = 19)	Большой Кизил (n = 26)	Большой Юшатырь (n = 28)	Миндяк (n = 22)	Сакмара (n = 27)	Урал (n = 21)	Белая (n = 18)	Дёма (n = 17)	Уй (n = 11)		
<i>ID</i>	10.4–13.5 11.9 ± 0.18	10.9–14.0 12.0 ± 0.16	11.4–14.3 12.8 ± 0.14	11.0–14.0 12.8 ± 0.16	11.1–14.5 12.7 ± 0.16	11.0–14.0 12.5 ± 0.17	11.5–13.6 12.6 ± 0.14	12.5–13.7 13.2 ± 0.08	12.4–13.9 13.2 ± 0.19		
<i>hA</i>	14.4–17.6 16.1 ± 0.19	13.3–17.0 15.2 ± 0.18	13.4–18.1 15.9 ± 0.21	13.8–16.5 15.2 ± 0.15	13.8–17.2 15.5 ± 0.17	14.5–17.4 15.7 ± 0.16	13.9–16.6 15.3 ± 0.19	14.3–16.4 15.3 ± 0.16	15.8–18.1 17.0 ± 0.22		
<i>IA</i>	6.9–9.2 7.9 ± 0.14	6.3–9.6 7.6 ± 0.18	7.7–9.9 8.6 ± 0.10	7.5–9.4 8.2 ± 0.11	6.7–9.4 8.0 ± 0.12	7.5–9.0 8.2 ± 0.09	7.1–9.0 8.0 ± 0.12	7.3–8.7 8.1 ± 0.10	7.5–9.2 8.4 ± 0.14		
<i>V-an</i>	10.4–14.8 12.3 ± 0.25	10.8–14.3 12.6 ± 0.19	10.8–14.0 12.2 ± 0.15	10.6–14.1 12.2 ± 0.18	9.4–13.5 10.8 ± 0.19	10.9–14.0 12.9 ± 0.17	11.0–13.3 12.2 ± 0.16	10.6–13.9 12.2 ± 0.27	10.0–12.7 10.9 ± 0.22		
<i>w</i>	6.4–8.1 7.2 ± 0.11	6.0–8.5 7.1 ± 0.12	7.1–9.1 7.9 ± 0.09	7.1–9.2 8.1 ± 0.11	7.0–9.1 8.0 ± 0.10	6.8–8.2 7.4 ± 0.09	8.0–9.3 8.5 ± 0.10	7.3–9.1 8.2 ± 0.13	8.1–9.6 8.7 ± 0.16		
<i>c</i>	25.5–29.2 27.1 ± 0.24	25.0–28.0 26.4 ± 0.15	26.4–29.3 27.8 ± 0.15	25.0–28.8 26.6 ± 0.22	25.9–30.7 28.1 ± 0.22	25.2–28.0 26.6 ± 0.17	25.5–28.3 26.9 ± 0.17	25.6–27.8 26.8 ± 0.15	26.6–28.1 27.3 ± 0.16		
<i>o</i>	5.5–6.7 6.1 ± 0.09	4.5–6.2 5.5 ± 0.09	5.4–6.6 6.0 ± 0.07	4.4–6.4 5.3 ± 0.10	4.7–6.0 5.2 ± 0.07	5.3–6.0 5.6 ± 0.04	5.2–6.1 5.7 ± 0.07	5.3–6.3 5.9 ± 0.06	4.8–5.7 5.3 ± 0.08		
Индексы, %											
<i>hD/ID</i>	150.5–198.9 170.4 ± 2.49	146.4–189.2 168.0 ± 2.05	151.0–182.0 166.3 ± 1.57	149.6–180.8 164.0 ± 1.75	146.4–181.1 163.7 ± 1.52	153.6–182.2 165.3 ± 1.91	152.9–178.4 166.0 ± 1.59	153.7–170.9 163.2 ± 1.13	157.0–179.8 167.1 ± 1.91		
<i>hA/IA</i>	177.0–223.9 203.8 ± 3.22	162.8–234.0 201.1 ± 4.28	166.7–211.8 185.1 ± 2.13	167.9–204.3 185.4 ± 2.30	171.7–238.7 195.2 ± 3.28	172.4–208.1 191.1 ± 1.87	165.9–228.3 192.0 ± 3.99	169.3–209.1 189.0 ± 2.36	184.3–230.0 203.3 ± 4.30		
<i>IV/V-A</i>	65.5–78.4 73.3 ± 0.83	58.3–81.9 70.6 ± 1.17	63.9–83.9 72.6 ± 0.97	61.5–74.8 68.6 ± 0.78	66.5–81.5 73.0 ± 0.78	59.8–74.0 67.4 ± 0.80	60.4–74.5 69.2 ± 0.94	64.4–81.0 70.2 ± 1.02	68.8–85.1 78.4 ± 1.37		
<i>V-an/V-A</i>	51.1–65.4 58.5 ± 0.85	52.8–66.5 59.7 ± 0.70	53.3–66.7 59.4 ± 0.60	49.3–62.7 56.2 ± 0.68	44.1–68.5 52.6 ± 1.04	54.3–64.7 59.9 ± 0.66	53.6–62.8 57.2 ± 0.58	52.4–62.8 57.2 ± 0.77	48.4–55.4 51.6 ± 0.64		
<i>IP/P-V</i>	70.1–86.7 77.3 ± 1.12	65.3–84.1 74.8 ± 1.01	64.7–93.3 78.2 ± 1.24	60.6–84.1 70.9 ± 1.17	62.7–85.7 71.9 ± 1.27	65.6–84.2 75.4 ± 1.14	65.0–79.5 72.8 ± 0.97	67.6–86.5 77.1 ± 1.45	66.7–93.5 79.5 ± 2.46		
<i>w/h</i>	85.5–107.5 98.5 ± 1.44	77.8–107.9 92.4 ± 1.53	94.2–114.9 101.6 ± 0.92	94.6–120.0 106.2 ± 1.60	89.5–115.8 101.5 ± 1.24	83.8–108.3 96.3 ± 1.17	97.5–118.1 106.2 ± 1.54	88.9–109.1 99.7 ± 1.51	85.0–98.8 92.7 ± 1.50		

Таблица 1. Окончание

Признак	Бассейн Урала					Бассейн Волги		Бассейн Оби	
	Большой Ик ( <i>n</i> = 19)	Большой Кизил ( <i>n</i> = 26)	Большой Юшатырь ( <i>n</i> = 28)	Миндяк ( <i>n</i> = 22)	Сакмара ( <i>n</i> = 27)	Урал ( <i>n</i> = 21)	Белая ( <i>n</i> = 18)		Дёма ( <i>n</i> = 17)
<i>h</i>	24.7–30.0 27.2 ± 0.30	26.4–30.9 29.2 ± 0.22	25.1–29.4 27.9 ± 0.23	25.6–31.4 28.8 ± 0.29	25.9–31.6 28.2 ± 0.28	25.6–31.5 28.7 ± 0.31	28.1–31.9 29.8 ± 0.25	28.3–32.0 30.6 ± 0.28	31.9–36.6 34.5 ± 0.44
<i>Hc</i>	49.5–59.0 54.8 ± 0.64	46.2–57.7 51.2 ± 0.56	53.9–62.8 58.8 ± 0.39	52.2–58.8 54.3 ± 0.38	49.3–57.7 53.4 ± 0.42	52.4–59.6 56.1 ± 0.52	53.2–59.0 55.6 ± 0.36	52.2–59.2 55.6 ± 0.57	54.4–62.3 59.0 ± 0.75
<i>hc</i>	42.0–55.9 49.3 ± 0.90	39.1–48.6 44.2 ± 0.48	49.4–57.8 52.8 ± 0.43	43.5–53.1 47.0 ± 0.58	40.8–51.3 47.1 ± 0.58	45.6–53.1 50.2 ± 0.43	45.6–53.7 49.0 ± 0.52	44.5–55.6 50.2 ± 0.79	45.2–55.1 50.3 ± 0.86
<i>ao</i>	44.8–55.2 48.9 ± 0.79	43.5–53.1 47.0 ± 0.48	41.8–50.8 45.8 ± 0.39	44.6–51.0 47.9 ± 0.41	40.8–53.4 46.2 ± 0.54	43.7–50.0 46.3 ± 0.39	39.9–47.7 44.3 ± 0.55	43.0–48.4 46.3 ± 0.38	41.8–46.0 43.9 ± 0.39
<i>o</i>	19.7–24.5 22.4 ± 0.31	17.2–24.5 20.9 ± 0.34	19.7–24.1 21.6 ± 0.23	17.1–22.5 19.8 ± 0.34	16.9–21.5 18.7 ± 0.23	19.4–23.8 21.2 ± 0.27	19.6–23.4 21.2 ± 0.30	19.6–23.5 21.8 ± 0.26	17.5–21.0 19.5 ± 0.33
<i>po</i>	36.8–43.2 39.5 ± 0.41	34.6–43.3 39.1 ± 0.44	38.2–43.5 41.1 ± 0.27	36.9–41.5 39.2 ± 0.26	36.2–44.0 39.6 ± 0.37	37.1–45.4 40.4 ± 0.44	36.2–43.9 40.5 ± 0.57	37.5–44.0 40.8 ± 0.50	39.7–45.2 42.5 ± 0.49
<i>ws</i>	47.2–62.8 56.5 ± 0.98	43.6–54.5 48.9 ± 0.49	57.3–66.7 62.9 ± 0.44	53.4–61.6 57.5 ± 0.48	50.4–64.9 58.1 ± 0.76	52.0–64.0 57.6 ± 0.69	55.9–62.3 59.4 ± 0.49	55.9–65.2 61.0 ± 0.62	56.7–70.6 64.1 ± 1.42
<i>io</i>	19.8–27.6 22.9 ± 0.43	20.6–25.5 22.9 ± 0.25	21.2–27.4 24.1 ± 0.29	20.1–25.8 23.4 ± 0.33	22.3–26.0 23.8 ± 0.20	19.9–26.9 22.8 ± 0.37	24.3–27.7 25.9 ± 0.26	22.6–27.8 25.2 ± 0.33	25.5–29.9 27.9 ± 0.45
<i>lb</i>	18.7–26.6 23.1 ± 0.63	15.3–28.5 22.0 ± 0.66	17.6–26.3 21.3 ± 0.48	16.5–27.9 22.6 ± 0.64	14.9–24.8 20.1 ± 0.44	16.4–21.7 19.0 ± 0.29	16.0–27.5 21.0 ± 0.72	20.6–27.7 23.4 ± 0.56	19.8–33.2 24.2 ± 1.07
<i>o/io</i>	83.1–113.7 98.4 ± 2.32	75.8–112.2 91.6 ± 1.75	77.3–107.8 90.0 ± 1.50	69.6–105.7 85.0 ± 1.89	69.0–94.9 78.6 ± 1.19	78.9–112.2 93.4 ± 1.77	73.1–90.2 82.2 ± 1.12	76.9–96.6 86.9 ± 1.39	63.7–79.4 70.0 ± 1.41

Индекс, %

**Примечание.** Здесь и в табл. 2: над чертой – пределы варьирования признака, под чертой – среднее значение и его ошибка, *n* – число особей. Обозначения признаков: *TL* – общая длина тела, *SL* – стандартная длина тела, *H* – наибольшая высота тела у начала спинного плавника, *h* – высота хвостового стебля, *l<sub>pc</sub>* – длина хвостового стебля; *aD*, *pD*, *aV*, *aA*, *P*–*V*, *V*–*A* – антедорсальное, постдорсальное, антеанальное, пектоанальное, вентроанальное расстояние; *P*, *IV* – длина грудного и брюшного плавника, *hD*, *hA* – высота спинного и анального плавника, *ID*, *IA* – длина основания спинного и анального плавника, *V*–*an* – расстояние от основания брюшных плавников до анального отверстия, *w* – толщина хвостового стебля у последнего луча анального плавника, *s* – длина головы, *o* – горизонтальный диаметр глаза, *Hc* – наибольшая высота головы, *hc* – высота головы на уровне середины глаза, *ao* – длина рыла, *po* – заглазничное расстояние, *ws* – ширина головы, *io* – ширина лба, *lb* – длина усика.



Рис. 1. Внешний вид пескаря рода *Gobio* из р. Большой Юшатырь (бассейн р. Урал).

вания брюшных плавников; брюшные плавники не доходят до основания анального плавника, но достигают анального отверстия. Нижний край последней брюшной аксиллярной чешуйки соединяется с основанием брюшных плавников мембраной, достигающей, как правило, далее  $2/3$  длины чешуйки (рис. 2а), в единичных случаях практически до её заднего конца. Анальное отверстие у большинства особей расположено ближе к основанию анального плавника, чем к основанию брюшных плавников. Однако у наиболее крупных особей анальное отверстие иногда располагается ближе к основанию брюшных плавников.

Голова небольшая, её длина, как правило, составляет  $< 1/3 SL$ ; длина рыла больше заглазничного расстояния. Рот нижний; профиль рыла впереди ноздрей круто опускается вниз. Нижняя губа прервана посередине, по бокам утолщена и расширена; задняя часть каждой половины нижней губы отделена от передней небольшой выемкой (рис. 2б). Усики относительно короткие, редко доходят до середины глаза. Глаз большой, его горизонтальный диаметр нередко превышает ширину лба. Горло и грудь впереди линии, соединяющей задние концы оснований грудных плавников, без чешуи.

Прижизненная окраска у пескарей бассейна Урала в целом светлая: тело выше боковой линии светло-бурого цвета, брюхо белое. Вдоль боковой линии проходит ряд округлых, нередко соединяющихся друг с другом, чёрных пятен; у отдельных особей пятна слабо выражены. На спинном и хвостовом плавниках чёрные крапинки. Грудные плавники со слабым оранжевым оттенком. Индивидуальная изменчивость выражена в окраске спины (более тёмная или светлее), а также в характере тёмных пятен вдоль линии бока: крупные или мелкие, одиночные или сливающиеся в полосу, яркие или бледные. Число пятен варьирует от 7 до 13, чаще встречается 9–10 пятен.

### Сравнительный анализ пескарей из системы Урала и популяций бассейнов Волги, Амура и рек Сибири и Казахстана

Следует отметить, что в настоящей работе мы проводили сравнение пескарей Урала с пескаря-

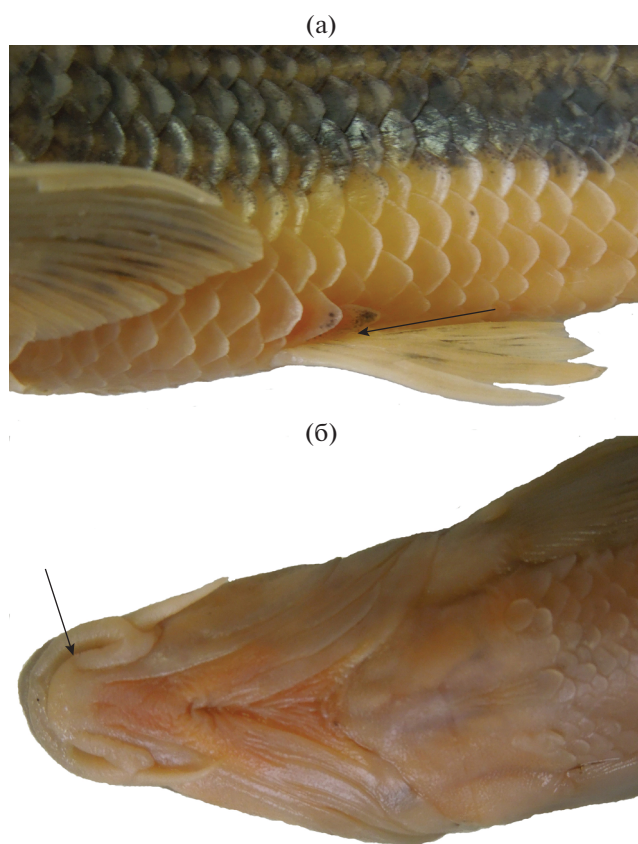
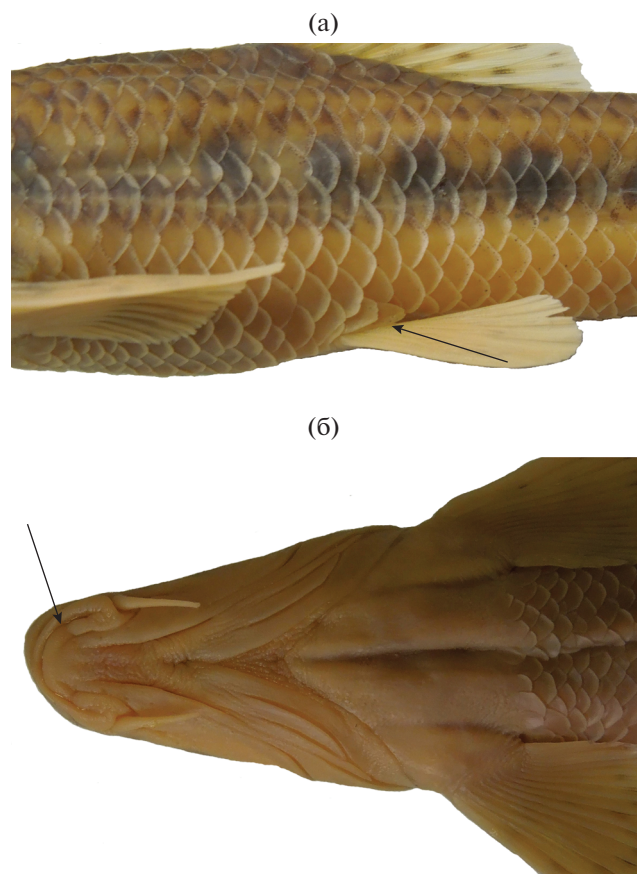


Рис. 2. Пескарь рода *Gobio* из р. Сакмара (приток р. Урал): а – аксиллярные брюшные чешуйки ((→) – мембрана, соединяющая чешуйку с основанием брюшных плавников), б – нижняя губа ((→) – выемка) и чешуйный покров на груди и на горле.



**Рис. 3.** Голотип *Gobio volgensis*, ЗММУ Р-21861: а – аксиллярные брюшные чешуйки ((→) – мембрана, соединяющая чешуйку с основанием брюшных плавников), б – нижняя губа ((→) – выемка) и чешуйчатый покров на груди и на горле.

ми рода *Gobio* из указанных бассейнов, ранее относимых к обыкновенному или сибирскому пескарям; маркакольский пескарь *G. acutipinnatus* Menshikov, 1939 из Восточного Казахстана, большеголовый пескарь *G. macrocephalus* Mori, 1930, обитающий на Дальнем Востоке, амурский *G. soldatovi* Berg, 1914 и описанный из бассейна р. Лена *G. gobio tungussicus* Borisov, 1928, которого в настоящее время либо сводят в синонимы *G. soldatovi* (Богущая, Насека, 2004; Bogutskaya et al., 2008; Froese, Pauly, 2019), либо считают самостоятельным видом *G. tungussicus* (Dyldin et al., 2020; Fricke et al., 2020), в работе не рассматриваются.

По всем внешним морфологическим признакам пескари р. Урал наиболее сходны с пескарями из бассейна Волги, откуда был описан новый вид *G. volgensis*, и соответствуют его опубликованному диагнозу (Mendel et al., 2008). Среди морфометрических характеристик не выявлено ни одного индекса, по которому бы все выборки пескарей из системы Урала существенно отличались от волжских пескарей (табл. 1). Только по шести признакам

при сравнении некоторых выборок  $CD > 1.28$ : по наибольшей высоте тела самые низкотелые пескари из р. Большой Ик отличаются существенно от обеих волжских выборок ( $CD = 2.26, 1.77$ ), а пескари из р. Урал – от выборки из р. Белая ( $CD = 1.49$ ), по длине хвостового стебля – выборка из р. Большой Ик от выборки из р. Белая ( $CD = 1.35$ ), по толщине хвостового стебля – выборка из р. Белая от уральских пескарей из рек Большой Ик, Большой Кизил и Урал ( $CD = 1.42, 1.38, 1.40$ ), по индексу  $h/c$  – выборки из рек Дёма и Большой Ик ( $CD = 1.37$ ), по ширине головы – выборка из р. Большой Кизил от обеих волжских ( $CD = 2.30, 2.39$ ) и по числу чешуй в боковой линии – выборки из рек Большой Кизил и Дёма ( $CD = 1.60$ ).

Помимо сходства по морфометрическим характеристикам, у типовых экземпляров волжского пескаря, как и у пескарей Урала, между началом спинного плавника и боковой линией  $\frac{1}{2}5\text{--}\frac{1}{2}6$  рядов чешуй, между основанием брюшных плавников и боковой линией –  $\frac{1}{2}4$ , на хвостовом стебле –  $\frac{1}{2}2/1/2\frac{1}{2}$ ; вокруг хвостового стебля 12 рядов чешуй; края спинного и анального плавников слабо вогнутые; нижний край последней брюшной аксиллярной чешуйки соединяется с основанием брюшных плавников мембраной, достигающей  $\sim \frac{2}{3}$  длины чешуйки (рис. 3а); нижняя губа по бокам утолщена и расширена; задняя часть каждой половины нижней губы отделена от передней небольшой выемкой (рис. 3б). У изученных нами особей из выборки волжского пескаря из р. Дёма (Р-24337) между началом спинного плавника и боковой линией  $\frac{1}{2}6$  рядов чешуй, между основанием брюшных плавников и боковой линией – 4, на хвостовом стебле –  $\frac{1}{2}2/1/2\frac{1}{2}$ ; соединительная мембрана достигает  $\sim \frac{3}{4}$  длины аксиллярной чешуйки, а по остальным характеристикам они не отличаются от типовых экземпляров *G. volgensis* и пескарей р. Урал. По форме нижней губы все изученные пескари Волги и Урала четко дифференцируются от обыкновенного пескаря *G. gobio*, у которого задние части нижней губы узкие и не отделяются выемкой (рис. 4а).

Исследованная популяция обского пескаря из р. Уй (Р-24Т343) существенно отличается от всех выборок пескарей из бассейнов Урала и Волги по высоте хвостового стебля: по индексу  $h/SL$  во всех попарных сравнениях наблюдается хиатус (табл. 1),  $CD$  варьирует от 2.30 (с выборкой из р. Дёма) до 3.46 (с выборкой из р. Большой Кизил), по индексу  $h/c$  хиатус наблюдается со всеми уральскими выборками, с волжскими перекрывание незначительное,  $CD$  варьирует от 1.51 (с выборкой из р. Дёма) до 2.65 (с выборкой из р. Большой Ик). В меньшей степени выражены различия между обскими пескарями и уральскими и волжскими по длине парных плавников ( $IP/SL, IV/SL, IP/P-V, IV/V-A$ ) высоте анального плавника, расстоянию между брюшными плавниками и аналь-



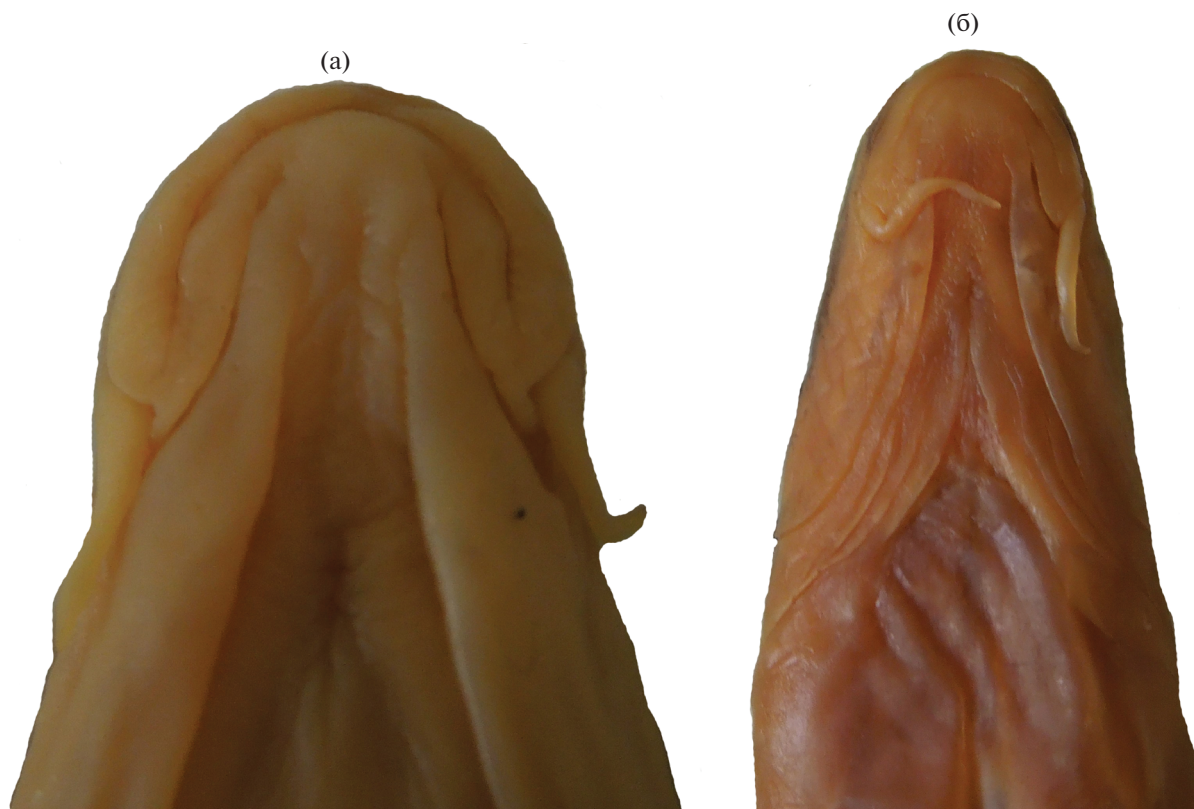


Рис. 4. Форма нижней губы у *Gobio gobicus* из р. Темза, ЗММУ P-9423 (а) и одного из синтипов *G. gobicus sibiricus* из р. Нура, P-1593 (б).

ным отверстием ( $V-an/SL$ ,  $V-an/V-A$ ), соотношению толщины и высоты хвостового стебля и горизонтального диаметра глаза и межглазничного расстояния. Существенные различия наблюдаются по индексу  $o/io$  с волжскими и уральскими выборками, кроме выборок из рек Миндяк и Сакмара ( $CD = 1.29-1.92$ ), по индексу  $io/c$  со всеми уральскими выборками кроме р. Большой Юшатырь ( $CD = 1.49-1.80$ ), по индексу  $IV/SL$  с выборками из рек Миндяк, Урал и Белая ( $CD = 1.33, 1.50, 1.34$ ), по индексам  $V-an/SL$  и  $IV/V-A$  с выборкой из р. Урал ( $CD = 1.28$  и  $1.34$ ), по индексу  $w/SL$  – с выборками из рек Большой Ик, Большой Кизил, Урал ( $CD = 1.44-1.49$ ), по индексу  $V-an/V-A$  – с выборками из рек Большой Кизил, Большой Юшатырь, Урал ( $CD = 1.42-1.61$ ), по индексам  $Hc/c$  и  $wc/c$  – с выборкой из р. Большой Кизил ( $CD = 1.46$  и  $2.11$ ) и по числу лучей в грудном плавнике – с выборками из рек Сакмара и Белая ( $CD = 1.54$  и  $1.91$ ).

У изученных особей из обской выборки между началом спинного плавника и боковой линией  $\frac{1}{2}5-6$  рядов чешуй, между основанием брюшных плавников и боковой линией – 4, на хвостовом стебле –  $(3)\frac{1}{2}2/1/2\frac{1}{2}$ , вокруг хвостового стебля 12(14) рядов чешуй; соединительная мембрана на аксиллярной чешуйке развита в разной степени: у

одной особи заметна только в начальной части, у другой – по всей её длине, но у большинства достигает примерно до  $\frac{2}{3}$  длины чешуйки; чешуя на горле у большинства особей доходит лишь до заднего края основания грудных плавников, но иногда (20%) – до переднего края основания плавников; по форме нижней губы пескари из р. Уй не отличаются от уральских и волжских.

У изученных синтипов *G. gobicus sibiricus* из Минусинской протоки р. Енисей (P-1626) величина индекса  $h/c$  от 35.5 до 36.9%; между началом спинного плавника и боковой линией  $(\frac{1}{2}5)\frac{1}{2}6$  рядов чешуй, между основанием брюшных плавников и боковой линией –  $\frac{1}{2}3-4$ , на хвостовом стебле –  $\frac{1}{2}2/1/2\frac{1}{2}(3\frac{1}{2})$ , вокруг хвостового стебля 12(13) рядов чешуй; соединительная мембрана на аксиллярной чешуйке достигает от  $\frac{2}{3}$  её длины до конца чешуйки; чешуя на горле доходит лишь до заднего края основания грудных плавников; на нижней губе слабая выемка между задней и передней частью, по-видимому, из-за того, что в результате длительного хранения рыбы заметно подсохли. Синтипы этого же таксона из р. Нура в Казахстане (P-1593) отличаются преобладанием  $\frac{1}{2}5$  рядов чешуй между началом спинного плавника и боковой линией,  $\frac{1}{2}3$  рядов между основанием брюшных плавников и боковой ли-

нией и отсутствием выраженной выемки на нижней губе (рис. 46); в пробе попадаются особи, у которых чешуя на горле доходит до переднего края основания грудных плавников.

Сравнение результатов настоящей работы с немногочисленными данными литературы свидетельствует о том, что пескарей бассейна Урала и Волги можно дифференцировать от пескарей из рек Сибири, Казахстана и бассейна Амура по соотношению высоты хвостового стебля и длины головы (индекс  $h/c$ ); по всем остальным морфометрическим характеристикам разделение групп популяций невозможно. При этом следует заметить, что отношение высоты хвостового стебля к длине головы в качестве диагностического признака использовалось только для европейских видов рода *Gobio* (Kottelat, Freyhof, 2007); в настоящей работе мы по литературным данным вычисляли индекс  $h/c$  на основе средних выборочных значений индексов  $h/SL$  и  $c/SL$  (табл. 2). В число сибирских популяций мы включили и пескарей из верхнего течения р. Лена и её притока р. Анга, которые по морфологическим признакам (число чешуй в боковой линии 41–45, длина брюшных плавников 11.9–15.9 ( $14.2 \pm 0.16$ )%  $SL$ , наибольшая высота тела 15.1–21.0 ( $18.4 \pm 0.24$ )%  $SL$ ) (Богданов, Петухов, 2017) отличаются от ленского пескаря *G. gobio tungussicus*, характеризующегося наличием 32–39 чешуй в боковой линии, брюшными плавниками, доходящими до анального отверстия, и наибольшей высотой тела 18.7–25.5%  $SL$  (Берг, 1949а; Калашников, 1978).

Согласно полученным данным, у пескарей из бассейна Урала и Волги величина индекса  $h/c < 30\%$  (исключение составляет только выборка из р. Чусовая в бассейне Камы), тогда как у пескарей из рек Сибири, Казахстана и бассейна Амура  $h/c > 30\%$  (табл. 2).

## ОБСУЖДЕНИЕ

Проведённые исследования убедительно свидетельствуют в пользу конспецифичности пескарей рода *Gobio* из бассейнов Волги и Урала и их обособленности от популяций Сибири, Казахстана и бассейна Амура. В этой связи следует заметить, что ещё Берг (1949б. С. 1259) включал Волгу и Урал в Волжский участок Понто-Каспийско-Аральской провинции Средиземноморской подобласти Голарктической зоогеографической области и отмечал, что фауна р. Урал “не представляет заметных отличий от Волги”. Как указывал Чибилёв (1987), верховья многих рек рассматриваемых бассейнов очень близки друг к другу, а в горной части на Волго-Уральском междуречье существуют озёра, имевшие ещё недавно сток в оба бассейна, известны здесь и бифуркации верховьев – раздвоения русел. Таким образом, по результатам настоящей работы ареал вида *G. volgen-*

*sis* следует расширить за счёт включения в него наряду с бассейном Волги также и бассейн Урала. Составленный на основании полученных данных уточнённый и расширенный диагноз вида представлен ниже.

### *Gobio volgensis* Vasil'eva, Mendel, Vasil'ev, Lusk et Lusková in Mendel et al., 2008

Д и а г н о з.  $D$  (II) III 7–8;  $A$  II (III) (5)6–7;  $V$  I (II) 6–8;  $P$  I 13–16(17);  $II$  39–43, чаще 41–42. Между началом спинного плавника и боковой линией у изученных особей  $\frac{1}{2}5$ – $\frac{1}{2}6$  рядов чешуй, между основанием брюшных плавников и боковой линией –  $4$ – $\frac{1}{4}4$ , на хвостовом стебле –  $\frac{1}{2}2/1/2\frac{1}{2}$ ; вокруг хвостового стебля 12 рядов чешуй; эпителиальные гребни на спинных чешуях отсутствуют. Антедорсальное расстояние больше постдорсального; анальное отверстие у большинства особей расположено ближе к основанию анального плавника, чем к основанию брюшных плавников; наибольшая высота тела чаще превосходит высоту хвостового стебля в 2.0–2.6 раза; высота хвостового стебля составляет  $< 30\%$   $c$ ; парные плавники относительно короткие: грудные плавники не достигают основания брюшных плавников, их средняя длина составляет от 70.9 до 84.8% величины пектоцентрального расстояния; брюшные плавники не доходят до основания анального плавника; края спинного и анального плавников слабо вогнутые; нижний край последней брюшной аксиллярной чешуйки соединяется с основанием брюшных плавников мембраной, достигающей, как правило, далее  $\frac{2}{3}$  длины чешуйки, в единичных случаях – практически до её заднего конца. Голова небольшая, её длина обычно  $< 1/3SL$ ; длина рыла больше заглазничного расстояния; усики умеренно длинные: обычно заходят за передний край глаза, но редко доходят до его середины; длина усиков варьирует от 14.9 до 28%  $c$ ; глаз большой, его горизонтальный диаметр нередко превышает ширину лба; горло и грудь впереди линии, соединяющей задние концы оснований грудных плавников без чешуи; нижняя губа прервана посередине, по бокам утолщена и расширена; задняя часть каждой половины нижней губы отделена от передней небольшой выемкой; вдоль боковой линии проходит ряд округлых, нередко соединяющихся друг с другом чёрных пятен; на спинном и хвостовом плавниках чёрные крапинки;  $2n = 50$  (24 мета, 24 субмета, 2 субтело-ахроцентрических хромосом),  $NF = 98$ .

*G. volgensis* был описан как новый вид, морфологически сходный с видом *G. gobio* s. stricto, исходя из выявленных между ними генетических различий (Mendel et al., 2008); высокий уровень генетической дивергенции был выявлен также между *G. volgensis*, *G. gobio* и *G. cynocephalus*, представленным пробой из р. Зeya в бассейне Амура.

**Таблица 2.** Некоторые морфометрические признаки пескарей рода *Gobio* из разных речных бассейнов по данным литературы

Бассейн	Локалитет	n, экз.	SL, мм	Индекс, %			Источник информации
				h/SL	c/SL	h/c	
Обь	р. Сосьва	25	$\frac{-}{96.8}$	$\frac{8.1-9.3}{8.8 \pm 0.06}$	$\frac{24.0-27.0}{25.6 \pm 0.16}$	34.4	Зиновьев, Богданов, 2017
	Пруды Барабинской ГРЭС	10	$\frac{-}{91.9 \pm 8.40}$	$\frac{-}{9.4 \pm 0.18}$	$\frac{-}{26.7 \pm 0.42}$	35.2	Волгин, Упадышев, 1982
Енисей	р. Шушь	21	$\frac{74.5-113.2}{93.7 \pm 3.54}$	$\frac{6.5-8.4}{7.3 \pm 0.14}$	$\frac{19.7-22.3}{20.9 \pm 0.20}$	34.9	Петрова, 2013а
	р. Енисей	26	$\frac{-}{96.3 \pm 2.00}$	$\frac{-}{8.9 \pm 0.08}$	$\frac{-}{25.6 \pm 0.23}$	34.8	Гундризер, 1975 – цит. по: Волгин, Упадышев, 1982
Лена	реки Лена, Анга	28	$\frac{49.2-105.0}{93.5 \pm 3.92}$	$\frac{7.5-9.9}{8.6 \pm 0.10}$	$\frac{24.1-28.7}{26.1 \pm 0.18}$	33.0	Богданов, Петухов, 2017
Нура	р. Нура	38	$\frac{-}{8.9 \pm 0.12}$	$\frac{-}{8.9 \pm 0.12}$	$\frac{-}{24.3 \pm 0.17}$	36.5	Никольский, 1936
	р. Нура	8	$\frac{-}{9.4 \pm 0.12}$	$\frac{-}{9.4 \pm 0.12}$	$\frac{-}{27.6 \pm 0.22}$	34.0	Митрофанов, 1988
	р. Шерубай-Нура	23	$\frac{-}{9.0 \pm 0.44}$	$\frac{-}{9.0 \pm 0.44}$	$\frac{-}{29.2 \pm 1.06}$	30.8	Беккожаева, Мамилов, 2015
Оз. Карасор	р. Каркаралы	22	$\frac{89-108}{99.3 \pm 1.00}$	$\frac{9.4-10.9}{10.1 \pm 0.10}$	$\frac{24.5-27.7}{26.2 \pm 0.19}$	38.6	Тагаев, Жапарова, 2019
		21	$\frac{58.0-115.6}{74.7 \pm 4.30}$	$\frac{7.4-11.8}{8.3 \pm 0.37}$	$\frac{25.6-30.5}{27.4 \pm 0.42}$	30.3	Петрова, 2013б
Амур	р. Шилка	50	$\frac{76-160}{100.8 \pm 2.56}$	$\frac{6.1-10.5}{8.0 \pm 0.12}$	$\frac{20.6-27.5}{23.9 \pm 0.23}$	33.5	Карасев, 1987
	р. Онон	40	$\frac{76-115}{90.4 \pm 1.40}$	$\frac{6.1-11.6}{8.4 \pm 0.18}$	$\frac{20.9-27.5}{24.7 \pm 0.26}$	34.0	То же
	р. Ингода	30	$\frac{85-146}{114.3 \pm 2.79}$	$\frac{7.3-8.7}{8.0 \pm 0.07}$	$\frac{20.0-23.4}{22.3 \pm 0.13}$	35.9	»
	р. Ингода	68	$\frac{60-130}{-}$	$\frac{7-10}{8.3}$	$\frac{22-27}{24.6}$	33.7	Никольский, 1956
Кама	р. Межевая Утка	46	$\frac{-}{94.0}$	$\frac{6.9-8.6}{7.5 \pm 0.01}$	$\frac{24.0-27.12}{5.9 \pm 0.13}$	29.0	Зиновьев, Пушкин, 2015 – цит. по: Зиновьев, Богданов, 2017
	р. Чусовая	49	$\frac{-}{95.3}$	$\frac{6.7-9.2}{8.0 \pm 0.08}$	$\frac{22.7-27.1}{24.8 \pm 0.14}$	32.3	Костарев, 2003
Волга	р. Сура	14	$\frac{-}{7.8 \pm 0.09}$	$\frac{7.0-8.2}{7.8 \pm 0.09}$	$\frac{26.1-28.82}{7.5 \pm 0.21}$	28.4	Ручин, Насека, 2003

Последующий анализ полиморфизма митохондриального гена *COI* подтвердил видовую самостоятельность *G. volgensis*, *G. gobio* s. stricto (объединяются в одну кладу) и группы популяций, определяемых как *G. sibiricus* из Оби, Иртыша и Балхаша (Sheraliev et al., 2020). Более того, был подтвержден высокий уровень генетической дивергенции амурского пескаря *G. cynocephalus* s.

stricto как сестринской группы объединённой клады, формирующейся всеми остальными исследованными видами рода (Sheraliev et al., 2020. Fig. 4, где гаплотип амурского пескаря ошибочно указан как *Gobio conocephalus*).

Подтверждение самостоятельного видового статуса *G. gobio*, *G. volgensis*, *G. sibiricus* и *G. cynocephalus* генетическими методами опережает раз-

витие системы их морфологических диагностических признаков. В настоящей работе впервые показано, что форма нижней губы позволяет идентифицировать виды *G. volgensis* и *G. gobio*: задние части нижней губы узкие и не отделяются выемкой от передней части у *G. gobio* и утолщённые и расширенные задние части губы, отделённые выемкой, — у *G. volgensis*. По соотношению высоты хвостового стебля и длины головы *G. volgensis* дифференцируется от сибирских и амурских пескарей: <30% у первого вида и >30% у пескарей Сибири и Амура.

Однако, по данным литературы (Костарев, 2003), в бассейне Камы мы обнаружили выборку пескарей, по соотношению средней высоты хвостового стебля и средней длины головы сходную с пескарями Сибири и отличающуюся от других волжских популяций (табл. 2). Река Чусовая (левый приток Камы), в которой была собрана указанная выборка, берёт начало на восточных склонах Уральского хребта, пересекает его и затем протекает по его западным склонам. По мнению Зиновьева и Богданова (2017), это допускает наличие в ней рыб сибирского происхождения. Костарев (1973, 2003), изучавший разные участки р. Чусовая (почти от истоков до Чусовского залива), считал, что фауна рыб в ней состоит из видов трёх групп различного генезиса: типичных представителей понто-каспийского или предгорного комплексов (большинство видов), рыб с переходными или промежуточными признаками между европейскими и сибирскими таксонами и рыб сибирского происхождения, к которым он относил пескаря. Берг (1949б) приводил сведения о соединении бассейна Камы с бассейнами северных рек — Северной Двины и Печоры. Стоком рек бассейна Печоры в Каму по соединявшимся речным долинам в эпоху скандинавского равнинного оледенения он объяснял наличие тайменя *Hucho taimen* (Pallas, 1773) в Каме и в верхней Печоре. В то же время он отмечал, что верхняя Печора связана с Обью через отдельные притоки Илыча (бассейн Печоры) и Сосьвы (бассейн Оби) (Берг, 1949б).

Сведения о морфологии пескарей из р. Чусовая крайне скудны, однако рыбы в этой выборке заметно отличаются от *G. gobio* s. stricto из рек Рейн и Рона (Kottelat, Persat, 2005) несколько меньшей длиной головы (22.7–27.1 против 26.6–28.6% *SL* у рыб сходных размеров), более коротким антедорсальным расстоянием (44.2–49.6 против 48.2–51.3% *SL*) и отношением длины хвостового стебля к его высоте (2.82 против 2.0–2.7). Рассчитанное нами соотношение средней высоты хвостового стебля к средней длине головы пескарей из р. Чусовая (32.3%) укладывается в диапазон значений в диагнозе обыкновенного пескаря (30–34%) (Kottelat, Freyhof, 2007). Очевидно, что для выяснения видовой принадлежности пескарей из р. Чусовая необходимы специальные ис-

следования, прежде всего молекулярно-генетические, тем более что выборка пескарей из притока р. Чусовая — Межевая Утка — по морфометрическим характеристикам (Зиновьев, Богданов, 2017) не отличается от других популяций бассейна Волги.

Подвид *G. gobio sibiricus* был описан на основе двух выборок, особи которых являются синтипами данного таксона: проба из Минусинской протоки р. Енисей (P-1626) и проба из р. Нура (P-1593). Енисейская проба по всем морфологическим характеристикам сходна с выборкой из р. Уй в бассейне Оби. В то же время синтипы *G. gobio sibiricus* из р. Нура отличаются от пескарей из бассейнов Енисея и Оби формой нижней губы, преобладанием  $\frac{1}{5}$  рядов чешуй между началом спинного плавника и боковой линией, а также  $\frac{1}{3}$  рядов чешуй между основанием брюшных плавников и боковой линией. Как отмечал Берг (1949б. С. 1263), р. Нура, впадающая в бессточное оз. Кургальджин и имеющая временные соединения с Ишимом (приток Иртыша), населена сибирскими рыбами с небольшой примесью форм, свойственных бассейну Аральского моря: “туркестанский пескарь *Gobio gobio lepidolaemus* и колюшка *Pungitius platygaster aralensis*”. Соответственно он считал, что подвид *G. gobio sibiricus* был основан на смешанном по происхождению материале и включал название таксона, основанное на енисейских пескарях, в синонимы *G. gobio cynocephalus*, а название, основанное на материале из р. Нура, — в синонимию *G. gobio lepidolaemus* (Берг, 1949а). Бэнэреску и Налбант (Bănărescu, Nalbant, 1973) считали, что особи из Нуры являются переходной формой между *G. g. sibiricus* и *G. g. lepidolaemus*, но относили их к первому подвиду.

Выявленные нами различия между пескарями из Енисея и Нуры свидетельствуют в пользу заключения о том, что они относятся к разным видам. Поэтому в настоящей работе для фиксации названия *G. sibiricus* для популяций пескарей Енисея и других рек Сибири, как это было принято в предшествующих публикациях (Bănărescu, Nalbant, 1973; Kottelat, 2006; Парин и др., 2014), ниже дано обозначение лектотипа из числа синтипов в выборке из бассейна Енисея (P-1626).

#### ***Gobio sibiricus* Nikolsky, 1936 — сибирский пескарь**

Лектотип — ЗММУ P-24392, Енисей, Минусинская протока (Российская Федерация, Красноярский край, Минусинский район), 09–10.06.1902 г., коллектор П. Сушкин (рис. 5а).

*TL* 106 мм, *SL* 88.5 мм, *D* II 7½, *A* II 5, *V* I 8, *I* 42; между началом спинного плавника и боковой линией  $\frac{1}{6}$  рядов чешуй, между основанием брюшных плавников и боковой линией — 4, на хвостовом стебле —  $\frac{1}{2}$ 2/1/2½; вокруг хвостового стебля 13 рядов чешуй; эпителиальные гребни на спинных





**Рис. 5.** Лектотип *Gobio sibiricus*, P-24392 (а), его аксиллярные брюшные чешуйки (→) – мембрана, соединяющая чешуйку с основанием брюшных плавников (б) и форма нижней губы (→) – выемка (в).

чешуях отсутствуют. Антедорсальное расстояние (47.7% *SL*) больше постдорсального (38.6% *SL*); анальное отверстие расположено ближе к основанию анального плавника, чем к основанию брюшных плавников; высота хвостового стебля (9.4% *SL*) составляет 36.4% длины головы и 48.3% длины хвостового стебля (19.4% *SL*). Грудные плавники

не достигают основания брюшных плавников; брюшные плавники не доходят до основания анального плавника; края спинного и анального плавников слабо вогнутые; нижний край последней брюшной аксиллярной чешуйки соединяется с основанием брюшных плавников мембраной, достигающей далее 3/4 длины чешуйки (рис. 5б).

Голова небольшая, её длина 25.8% *SL*; длина рыла (41.7% *c*) чуть меньше заглазничного расстояния (42.5% *c*); усики заходят за передний край глаза (их длина 25.9% *c*); горизонтальный диаметр глаза (22.4% *c*) меньше ширины лба (26.3% *c*); горло и грудь впереди линии, соединяющей задние концы оснований грудных плавников без чешуи; задняя часть каждой половины нижней губы отделена от передней небольшой выемкой (рис. 5в); на спинном и хвостовом плавниках ряды чёрных крапинок; тёмные пятна вдоль боковой линии плохо заметны. В результате хранения экземпляр сильно пересушен, как и остальные рыбы в пробе Р-1626.

После выделения лектотипа остальные 16 экз. пробы Р-1626 (Васильева, 2019) получают статус паралектотипов; особи из пробы Р-1593 из р. Нура перестают быть синтипам; типовым местонахождением таксона становится Минусинская протока Енисея.

В число диагностических признаков *G. sibiricus* на данный момент следует включить форму нижней губы, по которой, как отмечено выше, этот вид отличается от *G. gobio* (задняя часть губы отделена от передней небольшой выемкой у первого вида, отсутствующей у второго), и соотношение высоты хвостового стебля и длины головы, позволяющее дифференцировать сибирского (>30%) и волжского (<30%) пескарей. Берг (1949а) для дифференциации сибирского и обыкновенного пескаря использовал длину хвостового стебля (21–22 против 24–25% *SL*). Однако эти характеристики базировались на смешанном в видовом отношении материале, поскольку в понимании Берга сибирский пескарь (подвид *G. gobio synocephalus*) объединял пескарей из бассейна Амура и рек Сибири, а обыкновенный пескарь – собственно *G. gobio s. stricto*, ряд описанных в последние годы европейских видов и волжского пескаря. Согласно современным данным, длина хвостового стебля у *G. gobio s. stricto* варьирует от 18.8 до 24.0% *SL* (Kottelat, Persat, 2005), а у пескарей из рек Сибири – от 12.6 до 27.7% *SL* (Волгин, Упадышев, 1982; Петрова, 2013а; Богданов, Петухов, 2017; Зиновьев, Богданов, 2017; настоящая работа). Таким образом, длину хвостового стебля нельзя использовать для дифференциации сибирского и обыкновенного пескарей. Никольский (1956) считал сибирского и амурского пескарей разными подвидами *G. gobio* и дифференцировал их на основе числа чешуй в боковой линии: в среднем 42.1 у пескаря из Енисея и 45.2 у пескаря из Амура. Однако в последующих исследованиях выявлена значительная изменчивость признака в популяциях обоих видов: диапазон варьирования числа чешуй у сибирского пескаря 39–42, а средних значений – 40.8–41.8 (Волгин, Упадышев, 1982; Петрова, 2013а; настоящая работа), у амурского пескаря – соответственно 37–50 и 40.8–45.2 (Карасев, 1987; Петрова, 2013б). По-

этому число чешуй в боковой линии также не подходит для идентификации сибирского пескаря. В силу скудности опубликованных морфологических описаний для разработки диагнозов этого вида и амурского пескаря необходимы дальнейшие исследования с учётом изменчивости их локальных популяций.

Таксономическое положение пескарей из р. Нура остаётся неясным. Их конспецифичность с туркестанским пескарем представляется сомнительной, поскольку одним из важных диагностических признаков этого вида является “горло обыкновенно сплошь покрытое чешуёй от межжаберного промежутка до основания грудных плавников” (Берг, 1949а. С. 639. Рис. 393), в то время как у пескарей из р. Нура горло обычно голое. Кроме этого, по данным Берга (1949а), у туркестанского пескаря усики длинные, обыкновенно доходят до вертикали заднего края глаза, а у изученных нами пескарей из пробы Р-1593 в случайной выборке 10 экз. *SL* 80.0–102 мм усик обычно (70%) доходил не далее чем до середины глаза и только в одном случае (10%) оканчивался чуть впереди его заднего края. По данным Берга (1949а), хвостовой стебель у туркестанского пескаря высокий и короткий, его длина превышает высоту в 1.8–2.2 раза, а у пескарей из р. Нура варьирует в более широком диапазоне – 1.6–2.4 раза (Никольский, 1936; Беккожаева, Мамилов, 2015; настоящая работа). Поэтому для видовой идентификации пескарей из р. Нура необходимы специальные генетические и морфологические исследования.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают глубокую благодарность Л.Е. Мартынову за помощь в организации и проведении экспедиций для сбора материала, а также анонимным рецензентам за анализ работы и полезные замечания.

#### ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Таксономические исследования рыб проведены Е.Д.Васильевой в рамках государственного задания МГУ № 121032300105-0.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Беккожаева Д.К., Мамилов Н.Ш. 2015. Морфобиологическая характеристика и современное состояние сибирского пескаря *Gobio synocephalus* Dybowski, 1869 из реки Шерубай-Нура // Вестн. КазНУ. Сер. экол. № 2/2 (44). С. 494–498.
- Берг Л.С. 1949а. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Ч. 2. М.; Л.: Изд-во АН СССР. С. 469–926.
- Берг Л.С. 1949б. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Ч. 3. М.; Л.: Изд-во АН СССР. С. 929–1382.

- Богданов Б.Э., Петухов С.Ю. 2017. Морфобиологическая характеристика сибирского пескаря *Gobio synocephalus* верхнего течения реки Лены // Гидробиол. журн. Т. 53. № 2. С. 55–61.
- Богуцкая Н.Г., Насека А. М. 2004. Каталог бесчелюстных и рыб пресных и солоноватых вод России с номенклатурными и таксономическими комментариями. М.: Т-во науч. изд. КМК, 389 с.
- Васильева Е.Д. 2019. Типовые экземпляры рыб в Зоологическом музее имени М.В. Ломоносова // Зоол. исслед. № 21. 168 с.
- Васильева Е.Д., Васильев В.П., Куга Т.И. 2004. К таксономии пескарей рода *Gobio* (Gobioninae, Cyprinidae) Европы: новый вид пескаря *Gobio kubanicus* sp. nova из бассейна реки Кубань // Вопр. ихтиологии. Т. 44. № 6. С. 766–782.
- Васильева Е.Д., Васильев В.П., Болтачев А.Р. 2005. Таксономические отношения пескарей (*Gobio*, Gobioninae, Cyprinidae) Крымского полуострова // Там же. Т. 45. № 6. С. 768–781.
- Волгин М.В., Унадышев Е.Э. 1982. Сибирский пескарь в прудах-охладителях Барабинской ГРЭС // Изв. СО АН СССР. Вып. 1. С. 103–106.
- Зиновьев Е.А., Богданов В.Д. 2017. О возможности наличия сибирских форм рыб в бассейне Камы // Фауна Урала и Сибири. № 2. С. 62–68.
- Кабаков Р. 2014. R в действии. Анализ и визуализация данных в программе R. М.: ДМК Пресс, 588 с.
- Калашников Ю.Е. 1978. Рыбы бассейна реки Витим. Новосибирск: Наука, 191 с.
- Карасев Г.Л. 1987. Рыбы Забайкалья. Новосибирск: Наука, 296 с.
- Костарев Г.Ф. 1973. О генезисе ихтиофауны р. Чусовой // Вопр. ихтиологии. Т. 13. Вып. 4. С. 611–617.
- Костарев Г.Ф. 2003. О наличии сибирских форм рыб в р. Чусовой // Биология и экология рыб Прикамья. Вып. 1. С. 77–85.
- Майр Э., Линсли Э., Юзингер Р. 1956. Методы и принципы зоологической систематики. М.: Иностран. лит-ра, 352 с.
- Мастыцкий С.Э., Шитиков В.К. 2015. Статистический анализ и визуализация данных с помощью R. М.: ДМК Пресс, 496 с.
- Митрофанов В.П. 1988. Род *Gobio* Cuvier, 1817 — пескарь // Рыбы Казахстана. Т. 3. Алма-Ата: Наука. С. 5–23.
- Насека А. М. 1998. Подсемейство Gobioninae // Аннотированный каталог круглоротых и рыб континентальных вод России. М.: Наука. С. 81–87.
- Никольский Г.В. 1936. Материалы к познанию географической изменчивости пескарей *Gobio gobio* (L.) Северо-восточного Казахстана и Западной Сибири // Тр. ЗИН АН СССР. Т. 3. С. 457–473.
- Никольский Г.В. 1956. Рыбы бассейна Амура. Итоги Амурской ихтиологической экспедиции 1945–1949 гг. М.: Изд-во АН СССР, 551 с.
- Парин Н.В., Евсеенко С.А., Васильева Е.Д. 2014. Рыбы морей России: аннотированный каталог. М.: Т-во науч. изд. КМК, 733 с.
- Петрова А.В. 2013а. Морфологическая характеристика пескарей р. Шушь (басс. р. Енисей) // Матер. IX Всерос. науч.-тех. конф. студентов, аспирантов и молодых ученых “Молодежь и наука” Красноярск: Сиб. федерал. ун-т. (<http://conf.sfu-kras.ru/sites/mn2013/section093.html>)
- Петрова А.В. 2013б. Морфологическая характеристика пескаря *Gobio synocephalus* Dybowski, 1869 (Cyprinidae: Gobioninae) бассейна реки Зея // Амур. зоол. журн. Т. 4. С. 460–463.
- Ручин А.Б., Насека А.М. 2003. Морфологическая характеристика двух симпатрично обитающих пескарей из реки Суры (Мордовия) // Вопр. ихтиологии. Т. 43. № 3. С. 334–337.
- Тагаев Д.А., Жапарова А.Т. 2018. Пескари рода *Gobio* (Pisces: Cyprinidae) Центрального и Восточного Казахстана: история описания, систематика и современное состояние изученности // Вестн. Евраз. нац. ун-та им. Л.Н. Гумилева. Сер. биол. науки. № 3 (124). С. 90–96. <https://doi.org/10.32523/2616-7034-2018-124-3-90-96>
- Тагаев Д.А., Жапарова А.Т. 2019. Изменчивость пластических признаков сибирского пескаря (*Gobio sibiricus* Nikolskii, 1936) из р. Каркаралы (Центральный Казахстан) // Вестн. Карагандин. ун-та. Сер. биология, медицина, география. № 2 (94). С. 86–92.
- Чибилёв А.А. 1987. Река Урал. Историко-географические и экологические очерки о бассейне реки Урала. Л.: Гидромедиоиздат, 166 с.
- Aksu I., Bektaş Y. 2019. Mitochondrial phylogeny and biogeography of the genus *Gobio* (Teleostei: Cyprinidae) in Turkey // Zool. Middle East. V. 65. № 2. P. 128–141. <https://doi.org/10.1080/09397140.2019.1586126>
- Bănărescu P., Nalbant T.T. 1973. Pisces, Teleostei. Cyprinidae (Gobioninae) // Das Tierreich. Lief. V. 93. P. 1–304.
- Bănărescu P.M., Šorić V.M., Economidis P.S. 1999. *Gobio gobio* (Linnaeus, 1758) // The freshwater fishes of Europe. V. 5. Cyprinidae 2 / Ed. Bănărescu P.M. Wiebelsheim: Aula-Verlag. P. 81–134.
- Bogutskaya N.G., Naseka A.M., Shedko S.V. et al. 2008. The fishes of the Amur River: updated check-list and zoogeography // Ichthyol. Explor. Freshwat. V. 19. № 4. P. 301–366.
- Doadrio I., Madeira M.J. 2004. A new species of the genus *Gobio* Cuvier, 1816 (Actynopterigii, Cyprinidae) from the Iberian Peninsula and southwestern France // Graellsia. V. 60. № 1. P. 107–116. <https://doi.org/10.3989/graellsia.2004.v60.i1.197>
- Dyldin Yu.V., Hanel L., Fricke R. et al. 2020. Fish diversity in freshwater and brackish water ecosystems of Russia and adjacent waters // Publ. Seto Mar. Biol. Lab. V. 45. P. 47–116.
- Fricke R., Eschmeyer W.N., Van der Laan R. (eds.). 2020. Eschmeyer’s catalog of fishes: genera, species, references. (<http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>. Version 08/2020)
- Froese R., Pauly D. (Eds.). 2019. FishBase. ([www.fishbase.org](http://www.fishbase.org). Version 12/2019).
- Kottelat M. 1997. European freshwater fishes. An heuristic checklist of the freshwater fishes of Europe (exclusive of former USSR), with an introduction for non-systematists and comments on nomenclature and conservation // Biologia, Bratislava. V. 52. Suppl. 5. P. 1–271.
- Kottelat M. 2006. Fishes of Mongolia. A check-list of the fishes known to occur in Mongolia with comments on systematics and nomenclature. Washington: The World Bank, 103 p.

- Kottelat M., Freyhof J. 2007. Handbook of European freshwater fishes. Cornol, Switzerland; Berlin: Kottelat and Freyhof, 646 p.
- Kottelat M., Persat H. 2005. The genus *Gobio* in France, with redescription of *G. gobio* and description of two new species (Teleostei: Cyprinidae) // *Cybum*. V. 29. № 3. P. 211–234.
- Mendel J., Lusk S., Vasil'eva E.D. et al. 2008. Molecular phylogeny of the genus *Gobio* Cuvier, 1816 (Cyprinidae, Pisces) and its contribution to taxonomy // *Mol. Phylogen. Evol.* V. 47. № 3. P. 1061–1075.  
<https://doi.org/10.1016/j.ympev.2008.03.005>
- Naseka A.M., Erk'akan F., Küçük F. 2006. A description of two new species of the genus *Gobio* from Central Anatolia (Turkey) (Teleostei: Cyprinidae) // *Zoosystemat. Rossica*. V. 15. № 1. P. 185–194.
- Sheraliev B., Allayarov S., Peng Z. 2020. First records of *Gobio nigrescens* and *Gobio sibiricus* (Cypriniformes: Gobionidae) from the Amu Darya River basin, Uzbekistan // *J. Appl. Ichthyol.* V. 36. № 2. P. 235–239.  
<https://doi.org/10.1111/jai.14019>
- Takács P., Bihari P., Erős T. et al. 2014. Genetic heterogeneity reveals on-going speciation and cryptic taxonomic diversity of stream-dwelling gudgeons (Teleostei, Cyprinidae) in the Middle Danubian hydrosystem (Hungary) // *PLoS ONE*. V. 9. № 5. Article e97278.  
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0097278>.
- Tang K.L., Agnew M.K., Chen W.-J. et al. 2011. Phylogeny of the gudgeons (Teleostei: Cyprinidae: Gobioninae) // *Mol. Phyl. Evol.* V. 61. P. 103–124.  
<https://doi.org/10.1016/j.ympev.2011.05.022>
- Turan D., Ekmekçi F.G., Luskova V., Mendel J. 2012. Description of a new species of genus *Gobio* from Turkey (Teleostei: Cyprinidae) // *Zootaxa*. V. 3257. № 1. P. 56–65.  
<https://doi.org/10.11646/zootaxa.3257.1.4>
- Turan D., Japoshvili B., Aksu İ., Bektaş Y. 2016. Description of two new species of the genus *Gobio* (Teleostei: Cyprinidae) from the Black Sea coast of Turkey // *Zool. Middle East*. V. 62. № 2. P. 112–124.  
<https://doi.org/10.1080/09397140.2016.1182779>
- Turan D., Kaya C., Bayçelebi E. et al. 2017. *Gobio baliki*, a new gudgeon from Turkey (Teleostei: Cyprinidae) // *Zootaxa*. V. 4350. № 2. P. 284–290.  
<https://doi.org/10.11646/zootaxa.4350.2.4>
- Turan D., Kaya C., Bayçelebi E. et al. 2018. Description of *Gobio fahrettini*, a new gudgeon from Lake Ilgın basin, Central Anatolia (Teleostei: Gobionidae) // *Ichthyol. Explor. Freshw.* V. 28. № 4. P. 365–373.  
<https://doi.org/10.23788/IEF-1073>
- Yang J., He Sh., Freyhof J. et al. 2006. The phylogenetic relationships of the Gobioninae (Teleostei: Cyprinidae) inferred from mitochondrial cytochrome *b* gene sequences // *Hydrobiologia*. V. 553. P. 255–266.  
<https://doi.org/10.1007/s10750-005-1301-3>
- Zangl L., Daill D., Gessl W. et al. 2020. Austrian gudgeons of the genus *Gobio* (Teleostei: Gobionidae): a mixture of divergent lineages // *J. Zool. Systemat. Evol. Res.* V. 58. P. 327–340.  
<https://doi.org/10.1111/jzs.12340>