

## ВАРИАБЕЛЬНОСТЬ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ БЫСТРЯНОК РОДА *Alburnoides* (Pisces, Leuciscidae) ИЗ ВОДОТОКОВ ЮГА РОССИИ

© 2024 г. Р. Е. Белогурова<sup>a, b, \*</sup>, Е. П. Карпова<sup>a, b</sup>

<sup>a</sup>Институт биологии южных морей им. А. О. Ковалевского Российской академии наук, Севастополь, Россия

<sup>b</sup>Научно-исследовательский центр пресноводной и солоноватоводной гидробиологии, Херсон, Россия

\*e-mail: prishchepa.raisa@yandex.ru

Поступила в редакцию 28.03.2023 г.

После доработки 04.06.2023 г.

Принята к публикации 23.06.2023 г.

Рассмотрена изменчивость морфологических признаков быстрянок рода *Alburnoides* Jeitteles, 1861 из водотоков юга России (пяти рек Крымского полуострова и двух рек Краснодарского края). Установлено, что у быстрянок в пределах исследуемых районов размеры тела в среднем от  $60.1 \pm 1.45$  мм у особей из р. Гостагайка (Краснодарский край) до  $88.2 \pm 1.87$  мм у рыб из р. Ангара (Крымский п-ов). С помощью критерия Манна–Уитни между выборками зарегистрированы статистически достоверные различия по большинству пластических признаков, по меристическим признакам они отсутствуют. В исследуемых регионах отмечена неоднородность структуры быстрянок рода *Alburnoides*: по результатам кластерного анализа для совокупности всех изученных признаков наибольшее сходство выявлено у выборок из крымских рек, географически близких друг к другу (Черная, Бельбек, Кача, Альма), группировка из р. Ангара примыкает к ним на более высоком уровне дивергенции. Отдельную группу образуют выборки из рек Краснодарского края. Полученные данные согласуются с литературными сведениями о формировании фауны рыб в реках Крыма, установленные четкие различия быстрянок из рек юга России требуют более детального исследования.

**Ключевые слова:** быстрянки, *Alburnoides*, пластические и меристические признаки, изменчивость, водотоки, Крымский п-ов, Краснодарский край

DOI: 10.31857/S0320965224030034, EDN: ZPWTNC

### ВВЕДЕНИЕ

Широкая изменчивость внутри рода *Alburnoides* Jeitteles, 1861 позволила выделить много видов и подвидов, распространенных в водных объектах Европы; таксономию быстрянок до сих пор активно исследуют, что свидетельствует о недостаточной изученности этого рода (Jouladeh et al., 2016; Levin et al., 2018). На основании анализа некоторых меристических признаков установлено, что в бассейнах рек Днестр, Южный Буг, Днепр, Волга, Дон и реках северного побережья Азовского моря встречается русская быстрянка *A. rossicus* Berg, 1924, в реках Кубани отмечают *A. kubanicus* Berg, 1932, в реках Крыма выделен эндемичный вид — быстрянка крымская *A. maculatus* (Kessler, 1859) (Bogutskaya, Coad, 2009). Много видов описано из рек Турции, относящихся к бассейнам Эгейского, Черного и Мраморного морей. Молекулярно-генетические исследования позволили установить диверсификацию рода *Alburnoides*

из внутренних водотоков Турции в период Миоцена (Vektas et al., 2019).

Традиционно быстрянок из водотоков Крымского п-ова и Кавказа относили к подвиду южная быстрянка *Alburnoides bipunctatus fasciatus* (Nordmann, 1840) (Мовчан, Смирнов, 1983; Мовчан, 2011), однако в работе (Fricke et al., 2023) для быстрянок Крыма и бассейна Черного моря в качестве валидных указаны названия *A. maculatus*, а для рыб из рек Краснодарского края — *A. kubanicus* Bănărescu 1964. Поэтому вопрос о таксономическом статусе быстрянок водотоков Крыма и Краснодарского края остается дискуссионным.

Для изучения изменчивости быстрянок используют как традиционные морфологические, так и молекулярно-генетические методы. Известны исследования, касающиеся оценки изменчивости представителей рода *Alburnoides* на различных участках ареала: реках России, Беларуси,

Чехии (Лужняк, 2002; Жердева и др., 2013; Ручин, 2013). Внутривидовая структура быстрянок в малых реках юга России изучена слабо. Более 40 лет назад при исследовании полового диморфизма южной быстрянки (*A. bipunctatus fasciatus* согласно номенклатуре авторов) из р. Альма было установлено, что между самками и самцами имеются достоверные различия лишь по 4 признакам из 25 (Мовчан, Смирнов, 1983). Известны некоторые морфометрические характеристики южной быстрянки из рек Краснодарского края (Аше, Пезуапсе и Шахе) (Лужняк, 2002). С помощью ДНК-штрихкодирования исследованы и подтверждены четыре валидных вида быстрянок из водотоков Кавказа (Levin et al., 2018).

Для объяснения происхождения быстрянок рода *Alburnoides* в реках Крымского п-ова предложены две гипотезы: крымская быстрянка *A. maculatus* (приведена номенклатура согласно последним таксономическим сводкам) — аборигенный вид для рек западной части северного макросклона Крымских гор (Кесслер, 1860), или же подвид (согласно некоторым источникам, *A. bipunctatus fasciatus* или *A. bipunctatus rossicus*) проник в р. Салгир и его притоки (северо-восточный макросклон) с началом работы Северо-Крымского канала в Крыму (Мирошниченко, 2003; Карпова, 2017). В связи с этим, исследования с применением и морфологического, и молекулярно-генетического подходов перспективны для уточнения филогеографии быстрянок во внутренних водоемах Крымского п-ова.

Различные формы антропогенного воздействия за последние 70 лет привели к существенной перестройке в составе рыбных сообществ малых рек юга России, что определяет актуальность их мониторинга (Карпова, 2017). Ихтиоцены горных рек Крымского п-ова из-за особенностей гидрологических и биотопических условий характеризуются высоким уровнем доминирования отдельных видов рыб и низким видовым богатством (Карпова, 2020). Такие особенности предполагают уязвимость экосистем и отдельных видов перед экстремальными воздействиями. Быстрянки — одни из доминирующих по численности рыб в крымских реках: на отдельных участках рек их доля превышает 50% общего числа рыб, особенно их численность увеличивается в период экстремальных паводковых сбросов вод (Карпова, 2020). Из-за массовости и почти повсеместного распространения быстрянки играют важную экологическую роль, поскольку являются основным консументом в сообществах и ценообразующим видом.

Учитывая обособленность водотоков юга России, специфичность условий обитания и недостаточную изученность представителей рода *Alburnoides*, а также их спорный таксономический статус, цель настоящей работы — изучить изменчивость морфологических признаков быстрянок

из некоторых рек Крымского п-ова и Краснодарского края.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Материал для работы собирали в ходе экспедиционных исследований Института биологии южных морей им. А.О. Ковалевского водотоков Крымского п-ова и Краснодарского края в летний период с 2014 по 2019 гг. Пробы рыб получены из рек западной части северного макросклона Крымских гор: р. Бельбек, р-н с. Аромат (44.571446 с.ш., 33.944931 в.д.), р. Черная, р-н с. Хмельницкое (44.542730 с.ш., 33.662462 в.д.), р. Кача, р-н с. Машино (44.694687 с.ш., 33.923103 в.д.), р. Альма, р-н с. Почтовое (44.867272 с.ш., 33.860501 в.д.) и р. Ангара — левобережное притока р. Салгир, район с. Перевальное (44.839587 с.ш., 34.317046 в.д.), а также рек Гостагайка, р-н ст. Гостагаевской (45.030361 с.ш., 37.492861 в.д.) и Вулан, р-н с. Архипо-Осиповка (44.402892 с.ш., 38.541311 в.д.) в Краснодарском крае (рис. 1).

Быстрянок отлавливали с помощью мальковой волокуши (размер ячеи 6.5 мм) методом гона, а также креветочным саксом с диаметром входного отверстия 1 м<sup>2</sup> (размер ячеи 6.5 мм). Пробы фиксировали 4%-ным формалином. Для морфометрического анализа использовали 29 пластических и 4 меристических признака. Измерения проводили по общепринятой схеме с помощью штангенциркуля с точностью до 0.1 мм (Правдин, 1966). При дальнейшей обработке результаты измерений представляли в виде индексов — в процентах от длины тела (*SL*), промеры на голове — в процентах от длины головы (*HL*). Всего обработано 247 экз. рыб. Учитывая, что половой диморфизм по пластическим признакам быстрянок слабо выражен (Мовчан, Смирнов, 1983), для анализа использовали зрелых рыб обоих полов сходного возраста (от 2+ до 3). Возраст рыб определяли по чешуе под бинокулярным микроскопом (Правдин, 1966). Для оценки различий между выборками с небольшим количеством экземпляров использован непараметрический критерий Манна–Уитни при уровне значимости  $p \leq 0.05$ . Изменчивость признаков в каждой выборке оценивали с помощью коэффициента вариации (*var*), представляющего стандартное отклонение, выраженное в процентах от величины средней арифметической. Считали, что индексы признаков варьировали слабо при  $var < 10\%$ , средне — при  $var 11–25\%$  (Лакин, 1990). Для оценки расхождения по комплексам изученных признаков между рыбами различных районов использовали показатель дивергенции Кульбака–Лейблера (*D*) (Андреев, Решетников, 1977). Применены методы одномерного и многомерного статистического анализа (дискриминантный и кластерный



Рис. 1. Карта-схема отбора ихтиологических проб в исследованных реках юга России. Здесь и на рис. 2, 3, Blb — р. Бельбек, Chr — р. Черная, Kch — р. Кача, Alm — р. Альма, Ang — р. Ангара, Vul — р. Вулан, Gst — р. Гостагайка.

анализы), выполненные в программном пакете Statistica v. 10.0 (Халафян, 2007).

### РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Результаты морфометрического анализа быстрянок из семи исследуемых рек представлены в табл. 1. Быстрянки из рек Краснодарского края (Вулан и Гостагайка) отличались наименьшими средними размерами стандартной длины ( $SL$  61.0 и 60.1 мм соответственно) по сравнению с выборками из крымских рек (Кача, Бельбек, Альма Черная и р. Ангара). В этих реках не зарегистрированы рыбы с максимальным значением  $SL > 81$  мм. Наиболее крупными были быстрянки из р. Ангара (до 115.8 мм).

Индексы пластических признаков внутри выборок быстрянок варьировали незначительно. В выборках из рек Альма и Ангара (Крымский п-ов), а также Вулан (Краснодарский край) зафиксированы наименьшие показатели коэффициента вариации для признаков на теле и на голове (<10%).

Наибольшей изменчивостью (>10%) среди промеров быстрянок характеризовался признак  $io$  (ширина лба), варьировавший у рыб из рек Бельбек, Кача, Черная и Гостагайка.

Меристические признаки быстрянок в исследуемых выборках варьировали слабо, наибольшей вариабельностью отличались показатели числа ветвистых лучей в анальном плавнике (<7%).

По результатам сравнения с помощью непараметрического критерия Манна–Уитни, индексы пластических признаков быстрянок из семи рек юга России достоверно различались между собой. В табл. 2 представлено количество признаков, по которым обнаружены достоверные различия.

По меристическим признакам достоверные различия не выявлены.

### ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Размерные и массовые характеристики особей в популяциях рыб связаны с их обеспеченностью пищей, условиями обитания, а также наследственностью (Никольский, 1971). При этом, особенности внешней морфологии определяются условиями обитания в водных объектах, а также промышленной нагрузкой на популяцию. Рыбы малых рек юга России не относятся к промысловым, однако они более уязвимы при антропогенных и экстремальных природных воздействиях (Карпова, 2020).

По сравнению с рыбами из других исследуемых водотоков юга России, у быстрянок из р. Ангара зафиксированы более крупные размеры тела. Очевидно, такие результаты получены из-за репрезентативности данной выборки. Не исключено, что эта река отличается лучшими трофическими условиями для быстрянок, поскольку в работе исследованы рыбы сходного возраста. Средние размеры рыб из рек Вулан и Гостагайка оказались достоверно меньше, чем из крымских рек (Кача, Бельбек, Альма, Черная и Ангара), что косвенно свидетельствует о бедности кормовой базы, и, возможно, менее благоприятных экологических условиях.

Как показало сравнение индексов признаков рыб с помощью непараметрического критерия Манна–Уитни, по большинству пластических признаков различия наблюдаются между быстрянками из кавказской р. Гостагайка и крымских рек Ангара, Кача и Черная (17, 16 и 15 признаков соответственно). По признакам головы рыб особи из Крымской р. Ангара и из

Таблица 1. Морфометрические признаки быстриянок рода *Alburnoides* из исследованных рек

Признак, мм	Blb (n = 45)	Chr (n = 32)	Kch (n = 33)	Alm (n = 33)	Ang (n = 60)	Vul (n = 19)	Gst (n = 25)
<i>SL</i>	<u>53.8–106.3</u> 78.6 ± 2.32	<u>58.1–107.9</u> 77.8 ± 2.53	<u>47.0–102.7</u> 79.1 ± 2.19	<u>64.5–105.9</u> 80.2 ± 1.37	<u>65.4–115.8</u> 88.2 ± 1.87	<u>48.5–80.5</u> 61.0 ± 1.76	<u>51.4–77.9</u> 60.1 ± 1.45
<b>Пластические признаки, % <i>SL</i></b>							
<i>H</i>	<u>22.7–30.1</u> 26.8 ± 0.27	<u>22.7–30.3</u> 26.4 ± 0.37	<u>22.1–29.2</u> 26.2 ± 0.31	<u>27.3–29.8</u> 27.3 ± 0.24	<u>24.1–33.5</u> 28.9 ± 0.24	<u>23.0–27.4</u> 25.0 ± 0.27	<u>21.7–25.2</u> 23.3 ± 0.18
<i>h</i>	<u>8.7–11.4</u> 10.1 ± 0.09	<u>9.2–11.7</u> 10.5 ± 0.12	<u>8.4–12.0</u> 10.0 ± 0.13	<u>9.2–11.1</u> 10.4 ± 0.08	<u>9.2–12.1</u> 10.6 ± 0.08	<u>9.1–10.7</u> 9.9 ± 0.10	<u>7.6–9.5</u> 8.7 ± 0.11
<i>iH</i>	<u>9.8–15.3</u> 13.3 ± 0.14	<u>11.4–18.1</u> 14.0 ± 0.24	<u>10.7–14.8</u> 12.9 ± 0.16	<u>11.1–15.2</u> 12.9 ± 0.21	<u>11.2–18.2</u> 13.5 ± 0.16	<u>10.6–13.7</u> 11.9 ± 0.18	<u>10.2–12.2</u> 11.1 ± 0.12
<i>aD</i>	<u>48.5–55.1</u> 53.1 ± 0.20	<u>50.0–54.8</u> 53.0 ± 0.20	<u>49.3–53.8</u> 51.8 ± 0.21	<u>42.3–56.0</u> 51.7 ± 0.43	<u>47.8–55.8</u> 52.3 ± 0.18	<u>51.2–55.3</u> 53.5 ± 0.28	<u>49.5–53.5</u> 51.5 ± 0.25
<i>pD</i>	<u>20.25–38.3</u> 36.1 ± 0.39	<u>33.5–38.2</u> 36.0 ± 0.21	<u>33.1–47.7</u> 36.9 ± 0.40	<u>33.3–38.8</u> 36.2 ± 0.24	<u>32.9–42.3</u> 38.3 ± 0.20	<u>32.5–39.9</u> 35.4 ± 0.36	<u>34.2–39.2</u> 37.1 ± 0.25
<i>aV</i>	<u>45.2–48.8</u> 47.3 ± 0.13	<u>25.0–48.2</u> 46.3 ± 0.70	<u>44.1–53.5</u> 47.3 ± 0.34	<u>45.3–48.8</u> 46.7 ± 0.17	<u>43.1–52.1</u> 46.8 ± 0.19	<u>43.4–49.9</u> 47.2 ± 0.42	<u>26.2–48.2</u> 45.3 ± 0.86
<i>aA</i>	<u>63.8–68.5</u> 66.1 ± 0.19	<u>52.9–68.8</u> 64.9 ± 0.45	<u>49.7–70.6</u> 64.5 ± 0.60	<u>53.9–67.7</u> 64.4 ± 0.42	<u>35.1–73.8</u> 64.9 ± 0.58	<u>59.3–69.3</u> 65.1 ± 0.54	<u>60.5–67.1</u> 63.2 ± 0.28
<i>PV</i>	<u>19.1–25.3</u> 23.1 ± 0.19	<u>19.1–25.1</u> 23.7 ± 0.19	<u>18.8–27.5</u> 23.3 ± 0.31	<u>15.4–25.9</u> 23.0 ± 0.32	<u>19.2–26.7</u> 23.2 ± 0.22	<u>20.0–26.3</u> 22.8 ± 0.38	<u>20.2–23.5</u> 21.8 ± 0.19
<i>VA</i>	<u>16.8–22.9</u> 19.5 ± 0.18	<u>16.2–22.6</u> 18.9 ± 0.22	<b><u>15.8–26.8</u></b> <b>19.0 ± 0.38</b>	<u>16.1–22.1</u> 19.3 ± 0.22	<u>16.1–22.0</u> 19.3 ± 0.19	<u>15.9–21.7</u> 18.1 ± 0.33	<u>15.3–22.3</u> 17.6 ± 0.33
<i>pl</i>	<u>16.9–22.6</u> 20.8 ± 0.17	<u>17.4–22.8</u> 20.7 ± 0.22	<u>17.3–22.7</u> 20.2 ± 0.27	<u>16.4–22.0</u> 19.8 ± 0.24	<u>18.8–24.8</u> 21.2 ± 0.15	<u>17.8–22.6</u> 19.6 ± 0.27	<u>18.1–22.3</u> 20.4 ± 0.24
<i>lD</i>	<u>12.6–16.1</u> 13.9 ± 0.12	<u>12.1–15.7</u> 13.9 ± 0.16	<u>13.0–16.7</u> 14.8 ± 0.15	<u>11.7–15.8</u> 14.1 ± 0.17	<u>11.4–15.6</u> 13.8 ± 0.12	<u>11.4–15.2</u> 12.9 ± 0.22	<u>10.5–17.2</u> 13.6 ± 0.25
<i>hD</i>	<u>22.0–27.0</u> 24.7 ± 0.20	<u>20.9–25.5</u> 23.5 ± 0.21	<u>19.5–25.6</u> 22.6 ± 0.27	<u>20.8–26.9</u> 24.0 ± 0.27	<u>19.9–25.4</u> 22.2 ± 0.12	<u>20.2–25.7</u> 22.6 ± 0.30	<u>16.0–28.2</u> 25.2 ± 0.48
<i>lA</i>	<u>13.9–19.0</u> 16.7 ± 0.15	<u>14.6–19.6</u> 17.1 ± 0.26	<u>14.3–19.9</u> 17.5 ± 0.26	<u>16.1–21.7</u> 17.8 ± 0.23	<u>14.5–20.0</u> 17.0 ± 0.16	<u>15.2–20.8</u> 17.8 ± 0.37	<u>16.0–22.3</u> 18.5 ± 0.25
<i>hA</i>	<u>14.8–20.8</u> 18.2 ± 0.21	<u>15.6–18.6</u> 17.2 ± 0.17	<u>15.3–19.2</u> 17.3 ± 0.21	<u>15.2–19.7</u> 17.8 ± 0.23	<u>14.6–18.3</u> 16.4 ± 0.11	<u>13.1–18.7</u> 16.5 ± 0.30	<u>16.0–20.7</u> 18.0 ± 0.23
<i>lP</i>	<u>17.9–23.0</u> 20.4 ± 0.18	<u>16.9–21.3</u> 18.9 ± 0.16	<u>16.5–20.2</u> 19.1 ± 0.13	<u>17.3–22.4</u> 20.0 ± 0.21	<u>15.7–20.6</u> 18.1 ± 0.14	<u>17.8–21.7</u> 19.4 ± 0.26	<u>17.8–23.5</u> 20.6 ± 0.24
<i>lV</i>	<u>14.2–19.7</u> 16.6 ± 0.18	<u>14.2–17.5</u> 15.4 ± 0.16	<u>13.7–17.7</u> 15.7 ± 0.15	<u>13.8–21.3</u> 16.6 ± 0.24	<u>13.1–18.6</u> 14.8 ± 0.11	<u>14.3–17.3</u> 15.8 ± 0.23	<u>14.9–18.0</u> 16.2 ± 0.17
<i>lCн</i>	<u>19.5–25.3</u> 22.1 ± 0.19	<u>19.0–25.2</u> 22.1 ± 0.26	<u>18.9–24.0</u> 21.5 ± 0.26	<u>20.8–25.8</u> 23.6 ± 0.23	<u>14.2–22.2</u> 20.0 ± 0.16	<u>21.2–25.5</u> 23.3 ± 0.26	<u>20.0–26.0</u> 22.8 ± 0.32
<i>lCв</i>	<u>18.3–24.9</u> 21.2 ± 0.22	<u>19.5–24.6</u> 22.1 ± 0.21	<u>18.1–23.1</u> 21.1 ± 0.22	<u>20.2–25.4</u> 22.8 ± 0.22	<u>17.1–21.8</u> 19.5 ± 0.15	<u>19.1–25.2</u> 22.4 ± 0.31	<u>17.0–26.1</u> 22.0 ± 0.35
<i>HL</i>	<u>22.2–26.9</u> 24.9 ± 0.15	<u>22.7–26.1</u> 24.3 ± 0.14	<u>21.0–26.3</u> 24.0 ± 0.20	<u>22.2–26.0</u> 24.1 ± 0.16	<u>20.0–25.0</u> 23.2 ± 0.12	<u>23.2–26.0</u> 24.8 ± 0.18	<u>24.1–27.8</u> 25.6 ± 0.20
<b>Пластические признаки, % <i>HL</i></b>							
<i>hc</i>	<u>67.4–84.1</u> 76.4 ± 0.48	<u>67.5–83.9</u> 75.4 ± 0.74	<u>65.1–90.2</u> 74.5 ± 0.90	<u>65.7–85.1</u> 74.7 ± 0.81	<u>70.6–97.3</u> 78.7 ± 0.60	<u>72.2–83.1</u> 76.1 ± 0.67	<u>62.9–79.3</u> 69.3 ± 0.82
<i>hcI</i>	<u>51.7–78.8</u> 58.1 ± 0.71	<b><u>28.7–61.9</u></b> <b>53.4 ± 1.05</b>	<u>49.7–64.8</u> 56.2 ± 0.66	<u>47.0–64.7</u> 54.4 ± 0.54	<u>52.0–70.4</u> 60.4 ± 0.48	<u>53.8–62.9</u> 57.7 ± 0.61	<u>48.0–61.4</u> 54.2 ± 0.64
<i>r</i>	<u>24.1–31.8</u> 28.8 ± 0.25	<u>25.1–33.3</u> 28.4 ± 0.35	<u>25.9–35.3</u> 29.7 ± 0.34	<u>25.4–33.1</u> 28.8 ± 0.34	<u>25.6–34.1</u> 29.5 ± 0.20	<u>25.0–31.0</u> 29.1 ± 0.31	<u>23.2–33.1</u> 27.0 ± 0.43
<i>o</i>	<u>24.6–34.8</u> 29.0 ± 0.35	<b><u>25.8–45.0</u></b> <b>30.6 ± 0.6</b>	<u>22.4–34.0</u> 27.9 ± 0.45	<u>24.3–29.0</u> 26.8 ± 0.21	<u>22.0–31.1</u> 26.1 ± 0.26	<u>27.8–34.7</u> 31.7 ± 0.47	<u>27.1–35.0</u> 31.1 ± 0.36
<i>po</i>	<u>39.3–50.9</u> 45.4 ± 0.39	<u>24.0–50.2</u> 44.8 ± 0.79	<u>39.2–55.6</u> 45.6 ± 0.58	<u>42.4–52.1</u> 47.2 ± 0.37	<u>40.4–57.4</u> 47.6 ± 0.33	<u>37.2–48.8</u> 43.6 ± 0.69	<u>39.8–50.5</u> 45.0 ± 0.56

Признак, мм	Blb (n = 45)	Chr (n = 32)	Kch (n = 33)	Alm (n = 33)	Ang (n = 60)	Vul (n = 19)	Gst (n = 25)
<i>io</i>	<b>15.6–31.8</b> 24.5 ± 0.45	<b>16.2–33.9</b> 24.7 ± 0.87	<b>12.6–29.9</b> 23.3 ± 0.58	23.3–30.3 26.2 ± 0.28	25.0–33.8 28.4 ± 0.27	24.4–31.3 27.5 ± 0.42	<b>11.5–23.0</b> 18.2 ± 0.62
<i>mx</i>	27.8–36.4 32.7 ± 0.28	29.7–43.9 32.6 ± 0.44	24.8–37.7 32.9 ± 0.44	27.3–36.0 32.0 ± 0.37	27.5–37.2 31.7 ± 0.22	28.9–37.7 33.9 ± 0.46	27.0–39.3 32.1 ± 0.58
<i>mn</i>	36.4–46.9 41.0 ± 0.35	34.4–45.3 40.9 ± 0.50	36.9–47.5 41.5 ± 0.41	32.3–44.0 39.4 ± 0.39	33.3–43.4 38.9 ± 0.28	37.5–48.3 42.1 ± 0.69	35.9–46.2 41.4 ± 0.53
<b>Меристические признаки</b>							
<i>D</i>	7.0–9.0 8.0 ± 0.04	7.0–9.0 7.97 ± 0.10	7.0–9.0 8.0 ± 0.09	8.0–10.0 8.5 ± 0.11	7.0–9.0 8.0 ± 0.03	9.0–10.0 9.9 ± 0.07	7.0–9.0 8.0 ± 0.06
<i>A</i>	11.0–13.0 12.2 ± 0.06	11.0–13.0 12.0 ± 0.11	10.0–13.0 12.1 ± 0.11	12.0–14.0 12.8 ± 0.15	10.0–14.0 12.3 ± 0.09	14.0–16.0 15.0 ± 0.17	12.0–16.0 13.9 ± 0.19
<i>l.l.1</i>	43.0–54.0 49.2 ± 0.42	42.0–50.0 47.1 ± 0.3	38.0–53.0 48.6 ± 0.53	45.0–53.0 49.2 ± 0.31	46.0–53.0 49.2 ± 0.25	45.0–52.0 46.9 ± 0.40	47.0–54.0 51.0 ± 0.36
<i>l.l.2</i>	44.0–54.0 50.0 ± 0.38	44.0–52.0 47.3 ± 0.33	39.0–54.0 49.1 ± 0.52	45.0–55.0 49.8 ± 0.39	46.0–53.0 49.7 ± 0.24	44.0–51.0 46.6 ± 0.37	48.0–55.0 52.0 ± 0.37

Примечание. *n* — объем выборки, экз. Над чертой даны предельные значения признаков, под чертой — среднее ± стандартная ошибка среднего. Жирным шрифтом отмечены индексы признаков, варибельность (var) которых >10%.

Blb — р. Бельбек, Chr — р. Черная, Kch — р. Кача, Alm — р. Альма, Ang — р. Ангара, Vul — р. Вулан, Gst — р. Гостагайка. *H* — наибольшая высота тела, *h* — высота хвостового стебля, *iH* — ширина тела, *aD* — антедорсальное расстояние, *pD* — постдорсальное расстояние, *aV* — антевентральное расстояние, *aA* — антеанальное расстояние, *PV* — пектовентральное расстояние, *VA* — вентро-анальное расстояние, *pl* — длина хвостового стебля, *ID* — длина спинного плавника, *hD* — высота спинного плавника, *lA* — длина анального плавника, *hA* — высота анального плавника, *lP* — длина грудного плавника, *lV* — длина брюшного плавника, *lC* — длина хвостового плавника (верхней и нижней лопастей), *c* — длина головы; *hc* — высота головы, *hcI* — высота головы через середину глаза, *r* — длина рыла, *o* — горизонтальный диаметр глаза, *po* — заглазничное расстояние, *io* — ширина лба, *mx* — длина верхней челюсти, *mn* — длина нижней челюсти; *D* — число лучей в спинном плавнике, *A* — число лучей в анальном плавнике, *l.l.1* — число чешуй в боковой линии на левой стороне тела, *l.l.2* — число чешуй в боковой линии на правой стороне тела.

**Таблица 2.** Результаты оценки различий пластических признаков между выборками быстрянок рода *Alburnoides* из исследованных рек

Реки	Blb	Chr	Kch	Alm	Ang	Vul	Gst
Blb	—	2	1	4	5	4	4
Chr	8	—	3	3	7	3	3
Kch	9	6	—	3	7	2	3
Alm	10	11	8	—	4	5	6
Ang	13	10	11	12	—	5	7
Vul	14	11	8	11	14	—	5
Gst	12	15	16	13	17	14	—

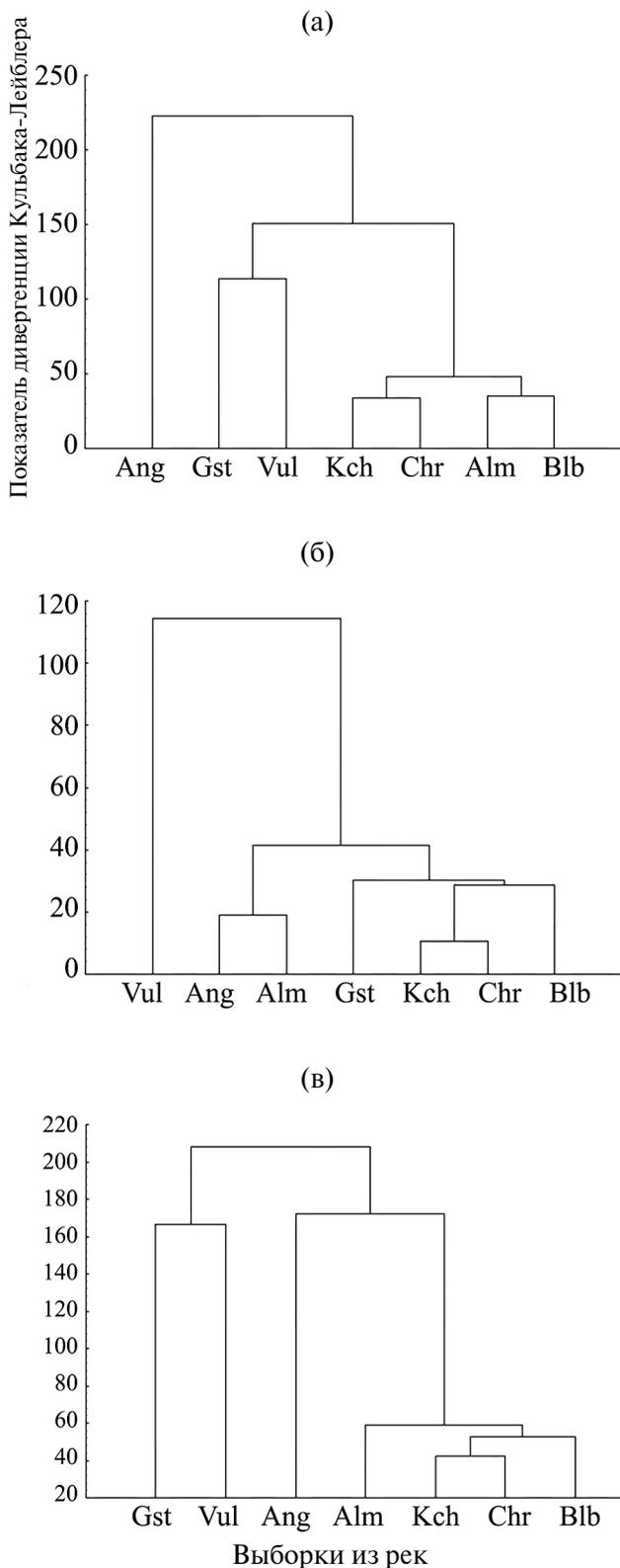
Примечание. Различия при уровне достоверности  $p \leq 0.05$ . Под диагональю указано количество достоверно различающихся признаков на теле рыб, над диагональю — на голове. Обозначения, как в табл. 1.

р. Гостагайка отличаются от таковых рек Черная и Кача (по 7 признакам из 8 измеренных). Очевидно, это связано с размерами рыб из рек Кавказа — в среднем их стандартная длина на 2 см меньше, чем из других рек. Для нивелирования влияния фактора размерной изменчивости используют приведение натуральных величин к индексам по отношению к длине тела и головы. Вероятно, условия для роста и нагула рыб в реках Кавказа гораздо беднее, чем в крымских реках. Между выборками из рек Вулан и Гостагайка также отмечены различия по большому числу признаков (14 на теле

и 5 на голове), что связано с географической удаленностью исследуемых водотоков.

Различия по наименьшему количеству признаков зафиксированы между рыбами из рек Бельбек, Кача и Черная, вероятно, из-за значительного сходства условий при географической близости указанных водотоков. Таким образом, выявлены некоторые отличия выборки из р. Ангара и кавказских рек от выборки из остальных исследованных рек Крыма.

Степень сходства быстрянок из семи рек юга России по изученным признакам представле-



**Рис. 2.** Результаты кластерного анализа пластических (а), меристических (б) и всего комплекса признаков (в) (использован метод unweighted pair group clustering) быстрянок в исследованных реках.

на на дендрограммах (рис. 2а–2в), построенных с помощью кластерного анализа по показателям дивергенции Кульбака-Лейблера ( $D$ ) в разных вариантах объединения признаков. Так, при анализе пластических признаков быстрянок (рис. 2а) на низшем уровне дивергенции ( $D = 30$ ) образуются две независимые группы рыб из рек северного макросклона Крымских гор — Кача и Черная, а также Альма и Бельбек, которые объединяются в кластер на уровне дивергенции  $\sim 50$ . Отдельную группу образуют рыбы из рек Краснодарского края (Вулан и Гостагайка) на уровне дивергенции 110. К образовавшимся группам примыкает выборка из р. Ангара (северо-восточный макросклон Крымских гор).

Совершенно по-другому выборки рыб группируются при анализе меристических признаков (рис. 2б). Так, особи из реки Гостагайка (Краснодарского края) объединяются в группу с такими из рек Кача, Черная и Бельбек, к ним примыкает группа из рек Ангара и Альма. Отдельно к образовавшемуся кластеру присоединяется выборка из р. Вулан.

Наиболее наглядно результаты сравнения отражены на дендрограмме, построенной для комплекса пластических и меристических признаков (рис. 2в). Группы выборок из рек западного макросклона, географически близких друг к другу, объединяются в один кластер на уровне дивергенции  $\sim 60$ . Выборка из р. Ангара северо-восточного макросклона крымских гор примыкает к ней на уровне дивергенции 170. Отдельную группу образуют выборки из рек Краснодарского края на уровне дивергенции 165. Полученные результаты согласуются с данными о формировании фауны рыб в реках Крыма (Черная, Бельбек, Кача и Альма): быстрянок (именно южную, *A. bipunctatus fasciatus*) здесь отмечали еще со времен исследований К.И. Габлица в конце XVIII в. (Цееб, 1929). Позднее в качестве ареала этого вида была указана и р. Салгир, что связывают с началом функционирования Северо-Крымского канала (Мирошниченко, 2003). Изначально быстрянок из р. Салгир относили к подвиду быстрянка русская *A. bipunctatus rossicus*, что подтверждает ее иное происхождение, поскольку условия обитания в реках Крыма сходны и не могли привести к существенным отличиям (Карпова, 2017).

В настоящее время однозначные и надежные ключи для определения видов быстрянок отсутствуют — опубликованные диагностические признаки основываются на средних значениях меристических признаков (число лучей в плавниках, позвонков, глоточных зубов) (табл. 3). Между несколькими видами рода *Alburnoides* по данным признакам наблюдается перекрытие. Очевидно, видовую принадлежность рыб определяют, исходя из нативного ареала: для рек побережья Кавказа — *A. fasciatus*, Краснодарского края —

Таблица 3. Диагностические признаки быстрянок рода *Alburnoides*, известных для водотоков юга России

Признак	<i>A. bipunctatus</i>	<i>A. fasciatus</i>	<i>A. rossicus</i>	<i>A. maculatus</i>	<i>A. kubanicus</i>
<i>D</i>	7–9	8	8	8	8
<i>A</i>	12–16	12–15	14–17	11–14	13–16

Примечание. *D* — число лучей в спинном плавнике, *A* — число лучей в анальном плавнике. Собственные данные для крымских и краснодарских выборок приведены в табл. 2. Виды даны (по: Bogutskaya, Coad, 2009)

*A. kubanicus*, Крым — *A. maculatus*. Как показали результаты нашего исследования, меристические признаки не всегда надежны для видовой идентификации, поскольку для разных видов они могут перекрываться. Так, в анальном плавнике у быстрянок из пяти крымских рек отмечено 10–14 лучей, что укладывается в ряд 11–14, приведенный в литературе для *A. maculatus* (табл. 3). В выборках быстрянок из Краснодарского края в р. Вулан зарегистрировано 14–16, в р. Гостагайка — 12–16 лучей в анальном плавнике, что перекрывается как с видом *A. bipunctatus* (12–16 лучей), так и с остальными — *A. fasciatus* (12–15), *A. rossicus* (14–17), *A. kubanicus* (13–16). Исходя из опубликованных диагностических признаков, быстрянки из крымских рек по числу лучей в анальном плавнике могут быть отнесены к группе *A. maculatus*, а рыбы из рек Гостагайка и Вулан — как к *A. kubanicus*, так и к любой другой, представленной в табл. 3. Поэтому более четкая видовая идентификация возможна с применением интегративного подхода.

Результаты дискриминантного анализа показали разделение выборок по комплексу пластических признаков. Получено от 88 до 99% статистически достоверных при  $p \leq 0.05$  классификаций особей по районам вылова. Исследуемые признаки в вы-

борках образуют облака точек в пространстве двух канонических осей (рис. 3). Согласно имеющимся данным, представители рода *Alburnoides* из рек Крыма и Краснодарского края по первой оси дифференцированы минимум на три группы. Первую образуют рыбы из р. Ангара, вторую — из рек западной части северного макросклона Крымских гор, к третьей группе можно отнести рыб из рек Краснодарского края, в то же время, по р. Вулан идет перекрытие с группой из крымских рек. По второй оси от остальных группировок слабо отделяется выборка из р. Черная.

Анализ корреляций исследуемых признаков быстрянок со значениями канонических переменных выявил, что разделение выборок по двум осям обеспечивается некоторыми индексами промеров тела рыб (табл. 4) при показателях коэффициента корреляции между признаками и значениями координат по второй канонической оси  $>0.50$ . Наибольший вклад в дискриминацию по первой канонической оси при коэффициентах корреляции  $>0.60$  обеспечивают следующие признаки: наибольшая высота *H*, высота хвостового стебля *h*, длина верхней и нижней лопастей хвостового плавника *ICн* и *ICв*, длина головы *с*, горизонтальный диаметр глаза *о*, ширина лба *io*.

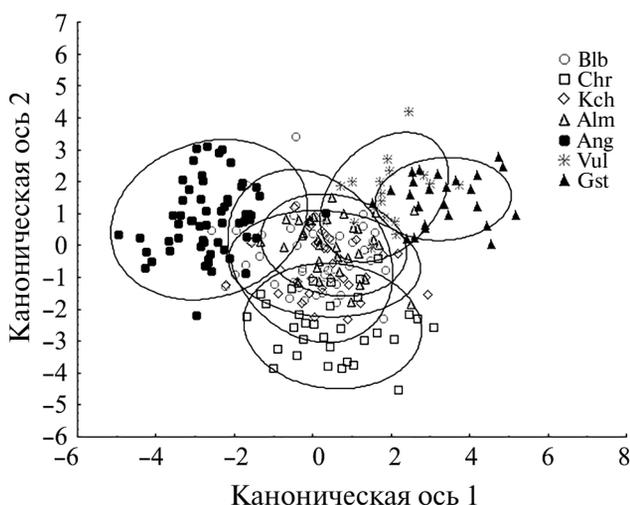


Рис. 3. Диаграмма рассеяния канонических оценок совокупности индексов пластических признаков быстрянок из семи рек юга России. Эллипсами выделены совокупности особей из выборок в пространстве.

Таблица 4. Корреляции между признаками и значениями координат двух канонических переменных для быстрянок из семи рек юга России

Признак	Каноническая переменная 1	Каноническая переменная 2
<i>H</i>	<b>-0.770264</b>	-0.052672
<i>h</i>	<b>-0.609813</b>	<b>-0.351261</b>
<i>iH</i>	<b>-0.507741</b>	<b>-0.513618</b>
<i>IP</i>	<b>0.551367</b>	0.043999
<i>ICн</i>	<b>0.636898</b>	-0.061640
<i>ICв</i>	<b>0.629120</b>	<b>-0.213319</b>
<i>HL</i>	<b>0.630677</b>	0.017601
<i>hc</i>	<b>-0.516674</b>	-0.040771
<i>о</i>	<b>0.605583</b>	<b>-0.135251</b>
<i>io</i>	<b>-0.638662</b>	0.054607

Примечание. Достоверные коэффициенты корреляции выделены жирным шрифтом.

Признаки, внесшие наибольший вклад в распределение по двум каноническим осям, связаны с гидродинамическими особенностями рыб — это высота тела и хвостового стебля, ширина тела, длина лопастей хвостового и брюшного плавников. Гидрологические условия почти всех исследуемых рек одинаковы — горные водотоки, имеющие небольшие глубины, за исключением р. Гостагайка — реки равнинного типа, маловодной, со слабым течением. Очевидно, различия между выборками по пластическим признакам связаны с генезисом ихтиофауны в реках юга России и изменчивостью на протяжении длительного периода.

Признаки на голове рыбы (длина головы, горизонтальный диаметр глаза и ширина лба) зависят от комплекса факторов. Увеличение длины головы улучшает гидродинамику рыбы, также оно связано с условиями питания и дыхания: при низкой обеспеченности пищей и кислородом длина головы увеличивается (Митрофанов, 1977). У рыб из р. Гостагайка отмечена более массивная, по сравнению с остальными рыбами, голова, больший диаметр глаза и меньшее расстояние между глазами — здесь, возможно, оказывают влияние недостаточные освещенность в водоеме и насыщение кислородом, а также неблагоприятные трофические условия.

Полученные результаты согласуются с литературными данными о генезисе рыб рода *Alburnoides* в водотоках Крымского п-ова, как отмечал К.Ф. Кесслер (1860), быстрянка крымская (*A. maculatus* согласно последним таксономическим сводкам) — аборигенный вид для рек Черная, Бельбек, Кача (рек западной части северного макросклона Крымских гор, за исключением р. Альма). Популяция в бассейне р. Салгир, вероятно всего, сформировалась из рыб фаунистического комплекса р. Днепр.

Результаты кластерного анализа показали, что выборки быстрянок из рек юго-западной части п-ова Крым (Черная и Кача) по пластическим признакам тела и головы образуют отдельный кластер, с которыми морфологически сходны рыбы из рек Альма и Бельбек. К.Ф. Кесслер (1860) в р. Альма не отмечал быстрянку в отличие от более поздних ихтиофаунистических сводок (Мовчан, Смирнов, 1983). Таким образом, выявленные различия по пластическим признакам в выборках из крымских рек подтверждают предположение о формировании популяции быстрянки в этой реке позднее и при других экологических условиях. По меристическим признакам для рек юго-западной и центральной частей Крыма выделен единственный валидный вид *A. maculatus* (Bogutskaya, Coad, 2009).

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенные исследования быстрянок рода *Alburnoides* из семи рек юга России выявили боль-

шую изменчивость морфометрических признаков. Результаты многомерного анализа показали четкую дифференциацию рыб из рек Краснодарского края, по сравнению с крымскими, что требует детального исследования с более широким охватом материала. Полученные различия могут быть обусловлены как гидрологическими и трофическими условиями изученных водотоков, так и историей формирования рыбного населения в реках Крымского п-ова. Обнаруженные различия выборки быстрянок из рек Крыма свидетельствуют о необходимости продолжить исследование с применением молекулярно-генетических методов для решения вопроса о филогеографических связях популяций быстрянок в водотоках этого полуострова.

### ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках государственного задания Института биологии южных морей им. А.О. Ковалевского “Биоразнообразие как основа устойчивого функционирования морских экосистем, критерии и научные принципы его сохранения” (№ гос. регистрации 1023032000049-6-1.6.21), а также частично в рамках государственных заданий Научно-исследовательского центра пресноводной и солоноватоводной гидробиологии “Изучение особенностей структуры и динамики пресноводных экосистем Северного Причерноморья” № 123101900019-5 и “Оценка и развитие рыбохозяйственного потенциала перспективных районов Северного Причерноморья”.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Андреев В.Л., Решетников Ю.С. 1977. Исследование внутривидовой морфологической изменчивости сига *Coregonus lavareus* (L.) методами многомерного статистического анализа // Вопр. ихтиологии. Т. 17. Вып. 5. С. 862.
- Жердева С.В., Чернышев А.А., Дмитриева Е.Л., Сумкова О.В. 2013. Исследование малоизученных видов рыб Курской области (*Alburnoides bipunctatus bipunctatus* (Bloch, 1782), *Alburnoides bipunctatus rossicus* Berg, 1924, *Leuciscus danilewskii* Kessler, 1877, *Pungitius platygaster* Kessler, 1859) // Уч. зап. ски. Электронный научный журнал Курского государственного университета. № 4(28). С. 15.
- Карпова Е.П. 2017. Трансформация сообществ рыб водоемов Крымского полуострова под воздействием антропогенных факторов: Автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.02.08. Нижний Новгород. 22 с.
- Кесслер К.Ф. 1860. Путешествие с зоологической целью к северному берегу Черного моря и в Крым в 1858 году. Киев: Университетская типография.

- Лакин Г.Ф. Биометрия. 1990. Учебное пособие для биол. спец. вузов. М.: Высш. шк.
- Лужняк В.А. 2002. Ихтиофауна водоемов Черноморского побережья России и проблема сохранения ее биоразнообразия: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Ростов-на-Дону. 24 с.
- Мирошниченко А.И. 2003. Рыбы внутренних водоемов Крыма. Устойчивый Крым // Водн. ресурсы. Симферополь: Таврида. С. 142.
- Митрофанов В.П. 1977. Экологические основы морфологического анализа рыб. Алма-Ата: Издание КазГУ.
- Мовчан Ю.В., Смирнов А.И. 1983. Фауна України. Риби. Т. 8. Вып. 2. Коропові. Част. 2. Київ: Наук. думка.
- Мовчан Ю.В. 2011. Риби України. Київ: Золоті ворота.
- Никольский Г.В. 1971. Частная ихтиология. М.: Высш. шк.
- Правдин И.Ф. 1966. Руководство по изучению рыб. М.: Пищ. пром-сть.
- Ручин А.Б. 2013. Пластические признаки быстрянок (Teleostei: Cyprinidae: Alburnoides) из различных частей ареала // Вестн. Оренбург. гос. ун-та. № 10(159). С. 85.
- Халафян А.А. Statistica 6. 2007. Статистический анализ данных. М.: ООО Бином-Пресс.
- Цееб Я.Я. 1929. Предварительные итоги изучения ихтиофауны крымских речек // Тр. Крымск. НИИ. Симферополь. Т. 2. Вып. 2. С. 112.
- Bektas Y., Aksu I., Kaya C. et al. 2019. Phylogeny and phylogeography of the genus *Alburnoides* (Teleostei, Cyprinidae) in Turkey based on mitochondrial DNA sequences // Mitochondrial DNA. Part A: DNA mapping, sequencing, and analysis. V. 30. № 7. P. 794.  
<https://doi.org/10.1080/24701394.2019.1664493>
- 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. V. 18(1). P. 126.
- Fricke R., Eschmeyer W.N., Van der Laan R. 2023. Eschmeyer's catalog of fishes: genera, species, references. [site]. URL: <https://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp> (accessed on: 01.03.2023).
- Jouladeh R.A., Eagderi S., Esmaili H.R. et al. 2016. A molecular approach to the genus *Alburnoides* using COI sequences data set and the description of a new species, *A. damghani*, from the Damghan River system (the Dasht-e Kavir Basin, Iran) (Actinopterygii, Cyprinidae) // ZooKeys. V. 579. P. 157.  
<https://doi.org/10.3897/zookeys.579.7665>
- Karpova E.P. 2020. Dynamics of the structure and diversity of fish Communities in mountain rivers of the Crimea based on the example of the Alma River // Russ. J. Ecol. V. 51. Is. 2. P. 166.  
<https://doi.org/10.1134/S106741362002006X>
- Levin B.A., Simonov E., Matveyev M.P. et al. 2018. DNA barcoding of the fishes of the genus *Alburnoides* (Actinopterygii, Cyprinidae) from Caucasus // Mitochondrial DNA Part A. 29:1. P. 49.  
<https://doi.org/10.1080/24701394.2016.1238900>

## Variability of Morphological Characters of the Genus *Alburnoides* (Pisces, Leuciscidae) from Watercourses in Southern Russia

Raisa E. Belogurova<sup>1, 2, \*</sup>, Evgeniya P. Karpova<sup>1, 2</sup>

<sup>1</sup>A. O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas of Russian Academy of Sciences, Sevastopol, Russia

<sup>2</sup>Research Center of Freshwater and Brackish-water Hydrobiology, Kherson, Russia

\*e-mail: [prishchepa.raisa@yandex.ru](mailto:prishchepa.raisa@yandex.ru)

The variability of the morphological characters of the genus *Alburnoides* Jeitteles, 1861 from watercourses in the south of Russia (five rivers of the Crimean Peninsula and two rivers of the Krasnodar Territory) is considered. It has been established that in spirilins within the study areas, body sizes average from  $60.1 \pm 1.45$  mm in individuals from the river Gostagayka (Krasnodar region) up to  $88.2 \pm 1.87$  mm in fish from the river Angara (Crimean Peninsula). Using the Mann–Whitney test, statistically significant differences were registered between the samples in most plastic characters; they were absent in meristic characters. In the studied regions, heterogeneity in the structure of the genus *Alburnoides* was noted: according to the results of cluster analysis for the totality of all studied characters, the greatest similarity was found in samples from Crimean rivers that are geographically close to each other (rivers Chernaya, Belbek, Kacha and Alma), but group from the river Angara adjoins them at a higher level of divergence. A separate group is formed by samples from the rivers of the Krasnodar Territory. The obtained data are consistent with the literary information on the formation of the ichthyofauna in the rivers of Crimea; the established clear differences between the characters from the rivers of southern Russia require a more detailed study.

**Keywords:** spirilins, *Alburnoides*, plastic and meristic characters, variability, watercourses, Crimean Peninsula, Krasnodar Territory.