

УДК 591.4:597.551.2 (262, 81)

МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ОСНОВНЫХ ПРОМЫСЛОВЫХ ВИДОВ КАРПОВЫХ РЫБ (CYPRINIDAE) БАССЕЙНА КАСПИЯ

Д. А. Устарбекова, Н. И. Рабазанов, К. М. Гусейнов, З. М. Курбанов,
У. Д. Зурхаева, З. М. Курбанова, Е. Н. Лобачев

Прикаспийский институт биологических ресурсов ДНЦ РАН

На 104 выборках 7 видов карповых рыб бассейна Каспийского моря изучено влияние на среднюю величину коэффициента вариации по совокупности морфологических признаков других переменных выборочных характеристик (размерной разнокачественности выборки, средних размеров изученных особей, численности выборки и др.) с целью оценки возможности использования этого показателя для количественного сравнения относительной морфологической изменчивости разных видов и выяснения характера ограничений в случаях применения. Показано, что на данный показатель влияют размерная разнокачественность, средние размеры и численность особей в выборке; он подвержен также половой и размерно-возрастной изменчивости, обнаруживая выраженную видоспецифичность и наличие различий между выборками одного вида, обитающими в разных условиях. Это, с одной стороны, позволяет считать принципиально возможным использование среднего коэффициента вариации по совокупности морфологических признаков при оценке относительного уровня общей фенотипической изменчивости видов или популяций и их групп, а с другой – накладывает целый ряд ограничений при его применении.

The effect on the average value of the coefficient of variation on the totality of the morphological characteristics of other variables of the sample characteristics (size sample quality, average sizes of the individuals studied, the sample size, etc.) in order to assess the possibility of using this indicator for quantitative comparison of the relative morphological variability of different species and clarifying the nature of restrictions in cases of its application has been studied on 104 samples of 7 species of the carp in the Caspian Sea basin. It is shown that this parameter is influenced by the dimensionality, average sizes and number of individuals in the sample; it is also subject to sexual and size-age variability revealing pronounced species-specificity and presence of differences in samples of the same species living in different conditions. This, on the one hand, makes it possible to consider, as a matter of principle, the use of an average coefficient of variation according to the summation of morphological characteristics when assessing the relative level of the total phenotypic variability of species or populations and their groups, and, on the other hand, imposes a number of limitations on its application.

Ключевые слова: морфология; изменчивость; коэффициент вариации; коэффициент корреляции; популяция; выборка; пластические признаки; меристические признаки; разнокачественность; Cyprinidae; Каспийское море; бассейн.

Keywords: morphology; variability; coefficient of variation; correlation coefficient; population; sample; plastic signs; meristic signs; different quality; Cyprinidae; Caspian Sea; basin.

Несмотря на то что изменчивость внешнего строения рыб изучается очень давно и многими исследователями, обобщающих работ, посвященных выявлению общих тенденций крайне мало. К числу основных разработок в данной области можно отнести лишь исследования Г.В. Никольского, в которых рассматриваются взаимосвязь изменчивости признаков, энергетики и кариотипа и проявление параллельной внутривидовой изменчивости у рыб [1–3]. В подавляющем же большинстве других публикаций речь идет лишь о скромных попытках суммирования эмпирических данных и результат сводится к констатации проявления той или иной формы изменчивости. Наблюдаемая ситуация в значительной степени обусловлена объективными причинами, поскольку основной проблемой обобщения данных являются трудности методического плана, а именно отсутствие количественного показателя, отражающего общую морфологическую изменчивость вида. Здесь следует заметить, что, например, при количественной оценке генетической изменчивости в популяционных исследованиях широко используется такой показатель, как доля полиморфных локусов (отношение их числа к общему числу

изученных локусов). Характер отбора анализируемых локусов обеспечивает их случайность и, соответственно, репрезентативность при проведении сравнительной оценки изменчивости популяций и видов. Аналогичный подход был использован и при выяснении общих тенденций в проявлении размерной и половой изменчивости черепа у костных рыб [4]. При анализе в качестве видового показателя использовалось отношение числа признаков, подверженных определенной форме изменчивости (соответственно, размерной или половой), к общему числу изученных признаков. Понятно, что при оценке общей морфологической (фенотипической) изменчивости аналогичные показатели не могут быть использованы.

Пытаясь дать общую количественную характеристику фенотипической изменчивости организмов, В.В. Черепанов [4] предложил использовать показатель средних различий между организмами в популяции по комплексу признаков (d), который, по его мнению, «близок к традиционному коэффициенту вариации», что «при больших выборках» «позволяет в некоторых случаях использовать данное свойство для их взаимозаменяемости». Соответственно, сравнивая среднюю величину фенотипической изменчивости у разных видов, во многих случаях автор непосредственно оперирует их средними коэффициентами вариации (CV) по совокупности признаков, пользуясь зачастую литературными данными и не проводя специального анализа самого показателя на предмет ограничений его применимости в рамках поставленной задачи.

К настоящему времени мы располагаем значительным материалом по традиционным внешним морфологическим характеристикам основных видов карповых рыб бассейна Каспийского моря, полученным на ряде выборок одним оператором. Это позволило нам поставить основной задачей настоящей работы анализ влияния на среднюю величину коэффициента вариации морфологических признаков других переменных выборочных характеристик (размерной разнокачественности выборки, средних размеров изученных особей, численности выборки и др.). Цель такого анализа – выяснить правомочность использования среднего коэффициента вариации для количественной оценки морфологической изменчивости разных видов и характер ограничений в случаях применимости данного показателя. С учетом полученных результатов в работе впервые проведен сравнительный анализ общей морфологической изменчивости у ряда видов карповых рыб бассейна Каспийского моря.

Материал и методика

В работе использовались данные в общей сложности по 104 выборкам 7 видов карповых рыб бассейна Каспийского моря, включающим от 10 до 165 экз. (табл. 1–3), отловленных в период с 2013 по 2016 г. В каждой выборке все особи были подвергнуты стандартному морфометрическому анализу [5], включающему 24 пластических и 8 меристических признаков (только в выборках леща из Аграханского залива изучено меньшее число меристических признаков, см. ниже). Для каждой выборки (кроме леща Аграханского залива) средняя величина коэффициента вариации CV ($CV = 100\sigma/M$) рассчитывалась отдельно для всех пластических признаков, всех меристических и всех признаков (32) вместе. Связь среднего CV с другими выборочными характеристиками оценивалась на основе величины рассчитанных коэффициентов корреляции (r). Достоверность межвидовых различий по величине изменчивости (а также различия между груп-

пами выборок) оценивалась на основе стандартных методов унивариантного анализа (t_{st}).

Результаты и обсуждение

Связь средней величины CV морфометрических признаков с размерным разнообразием особей в выборке оценивалась на основе величины коэффициента корреляции между средним CV признаков и CV общей длины тела. Достоверная корреляция между средними CV по пластическим, меристическим и всем морфометрическим признакам и CV по общей длине тела выявлена для совокупности всех 13 выборок сазана *Cyprinus carpio* L. ($r = 0,650; 0,730; 0,820$) и 9 выборок этого вида, включающих одновременно и самцов и самок ($r = 0,713; 0,838; 0,901$). Достоверная корреляция с CV по общей длине тела выявлена также для 9 выборок рыбца *Vimba vimba* (L.) со средними CV по меристическим и всем признакам ($r = 0,942; 0,714$), а для 9 выборок жереха *Aspius aspius* (L.) – со средними CV по пластическим и всем признакам ($r = 0,890; 0,900$); у последнего вида аналогичные достоверные корреляции выявлены и для 5 выборок, смешанных по полу ($r = 0,927; 0,926$). У леща *Abramis brama* L. достоверная корреляция с CV общей длины тела выявлена лишь для CV по всем признакам в 7 выборках самцов ($r = 0,737$). У остальных трех видов достоверной корреляции между CV общей длины тела и средними CV по каким-либо морфометрическим признакам не выявлено. Не выявлено таких корреляций и для всей совокупности из 51 выборки двух видов – плотвы (представленной в нашем материале проходной каспийской воблой) *Rutilus rutilus* L. и леща, а также для самцов этих видов (12 выборок), самок (12) и выборок, смешанных по полу (27). В то же время после последовательного добавления к выборкам воблы и леща выборок сазана, жереха, кутума *Rutilus frisii* (Nordman), шемаи *Chalcalburnus chalcoides* (Güldenstädt) и рыбца достоверная корреляция с CV общей длины тела была выявлена для средних CV по пластическим, меристическим и всем морфометрическим признакам во всех случаях, когда в анализ включались все выборки (от 64 до 98 выборок) или только выборки, смешанные по полу (от 36 до 58 выборок), а также с CV по всем морфометрическим признакам для 19 выборок самок 6 видов (все виды, кроме рыбца, $r = 0,495$) и 20 выборок самок всех 7 видов ($r = 0,494$).

Полученные результаты позволяют сделать вывод о том, что средняя величина CV морфометрических признаков в выборке (как пластических, так и меристических) обнаруживает прямую зависимость от размерного разнообразия особей в выборке, т.е. чем более разнокачественная выборка по размерам особей, тем большей должна быть средняя величина CV по морфометрическим признакам. Эта связь легко объяснима исходя из размерной изменчивости многих морфометрических признаков, как пластических, так и меристических (например, число чешуй в боковой линии, число жаберных тычинок). Отсутствие достоверных корреляций в некоторых случаях может быть объяснено малым объемом материала (например, в случае выборок шемаи), а также возможным одновременным влиянием на средний CV и других факторов.

Связь средней величины CV морфометрических признаков со средними размерами особей в выборке оценивалась на основе величины коэффициента корреляции между средними CV признаков и средней общей длиной тела особей в выборке. Достоверная отрицательная корреляция со средней длиной тела выявлена для средних CV по пластическим, меристическим и всем морфометрическим

признакам в 28 выборках воблы ($r = -0,447; -0,386; -0,497$), для средних CV по пластическим и всем морфометрическим признакам – в 18 выборках воблы, смешанных по полу ($r = -0,489; -0,551$) и для среднего CV по меристическим признакам – в 9 выборках рыба ($r = -0,781$). При объединении видов достоверная отрицательная корреляция со средней длиной тела особей выявлена для средних CV по пластическим, меристическим и всем морфометрическим признакам в совокупности из 51 выборки воблы и леща ($r = -0,478; -0,289; -0,514$) и для средних CV по пластическим и всем морфометрическим признакам в смешанных по полу 27 выборках и 12 выборках самцов этих двух видов (соответственно, $r = -0,619; -0,644$ и $r = -0,630; -0,626$).

Таким образом, средние размеры особей в выборках определенно влияют на среднюю величину CV морфометрических признаков. При этом, по-видимому, уменьшение среднего CV признаков с увеличением размеров особей связано не только с тем, что субъективные ошибки в промерах и просчетах на мелких особях более вероятны. Снижение морфологической изменчивости по мере роста (т.е. в онтогенезе) может интерпретироваться и как результат проявления стабилизирующего отбора, отсекающего отклонения от модальной части кривой распределения признаков [6], или как следствие постепенного «выравнивания» особей, отличающихся в силу разнородности исходных условий воспроизводства. Отсутствие достоверных отрицательных корреляций между средней длиной тела и средними CV признаков в большинстве анализированных совокупностей выборок, очевидно, обусловлено тем, что положительная корреляция этих CV с размерной разнокачественностью выборок выражена в большей степени и подавляет проявление упомянутой отрицательной связи. Одновременно можно предположить, что в отдельных случаях, при ускоренном темпе линейного роста, обеспечивающем достижение больших средних размеров в выборке, возрастает вероятность аллометрии в силу большего «отставания» отдельных частей, чем при замедленном росте особей [7]. Поэтому в таких выборках может наблюдаться не отрицательная, а положительная связь между средним CV по морфометрическим признакам (который отражает суммарное воздействие разных форм изменчивости) и увеличением средних размеров особей. При определенном сочетании тех и других факторов, влияющих на внутри выборочную изменчивость морфологических признаков, ни положительной, ни отрицательной корреляции между средними размерами особей и средним CV морфологических признаков наблюдаться не будет.

Изменчивость морфологических признаков у особей разного пола. В работе В.В. Черепанова [4] приводятся средние значения CV у самцов и самок в разных выборках нескольких видов лососеобразных, карповых и окунеобразных рыб. К сожалению, необходимые данные о сравниваемых выборках в работе отсутствуют, и оценить достоверность различий по величине морфологической изменчивости между особями разного пола не представляется возможным. Собственно и сам автор воздерживается от каких-либо определенных выводов, констатируя, что «у одних видов ... наблюдается тенденция к более высокой изменчивости фенотипов самок, у других, напротив, самцы более изменчивы ... но в подавляющем большинстве случаев различия ... между самцами и самками несущественны». Это позволяет ему «сделать общий вывод о независимости в целом формирования индивидуальной изменчивости рыб от их половой принадлежности» [4, с. 240–247].

Среди изученных нами карповых рыб адекватными для сравнения по CV морфологических признаков были выборки самцов и самок 5 видов. У леща в среднем достоверных различий между самцами и самками по среднему CV не выявлено ни для одной группы морфометрических признаков, тогда как у воблы самцы в среднем достоверно отличались от самок большей изменчивостью по пластическим признакам и по всем морфометрическим признакам (табл. 2). Необходимо подчеркнуть, что в отдельных популяциях данных видов может не наблюдаться соответствия упомянутым выше тенденциям (табл. 1), которым, кстати, соответствует большинство данных, приводимых Черепановым для отдельных популяций этих видов. В единичных популяциях сазана и жереха с выборками самцов и самок сходными по средним размерам особей и их размерной разнокачественности не выявлено отличий по показателям изменчивости морфологических признаков между рыбами разного пола. В то же время у кутума из Кировского залива самки отличались от адекватной выборки самцов большей изменчивостью пластических признаков и всех морфометрических характеристик и меньшей – меристических признаков (табл. 1). На основании этих данных нам представляется более уместным вывод о видоспецифичности большей или меньшей морфологической изменчивости самцов по сравнению с самками у рыб. Этот вывод находится в соответствии с реальной ситуацией специфики генетического определения пола в данной группе животных, характеризующейся отсутствием дифференцированных половых хромосом (и, следовательно, выраженной гетерозиготности одного пола по сравнению с другим) у подавляющего большинства видов [8].

Таблица 1. Показатели изменчивости морфологических признаков у самцов и самок леща и воблы Аграханского залива

Пол	Вид	$CV_{\text{пласт}}$	$CV_{\text{мер}}$	$CV_{\text{общ}}$	CV_{TL}	TL	N
Самцы	лещ	$6,27 \pm 0,35$ 2	$6,00 \pm 0,23$ 7	$6,20 \pm 0,279$	$10,80 \pm 1,860$	$334,8 \pm 16,09$	7
Самки	лещ	$7,21 \pm 0,77$ 5	$5,70 \pm 0,37$ 7	$6,84 \pm 0,552$	$11,31 \pm 1,896$	$363,6 \pm 21,92$	7
Самцы	вобла	$8,14 \pm 0,42$ 9	$6,54 \pm 0,40$ 0	$7,74 \pm 0,367$	$10,93 \pm 2,015$	$191,8 \pm 10,58$	5
Самки	вобла	$6,77 \pm 0,31$ 7	$6,15 \pm 0,12$ 5	$6,62 \pm 0,223$	$9,25 \pm 1,644$	$215,5 \pm 16,65$	5

Примечание: N – число выборок, остальные обозначения.

По-видимому, именно с видоспецифичностью большей или меньшей морфологической изменчивости представителей одного пола связано отсутствие в нашем случае достоверной корреляции средних CV морфометрических признаков с размерной разнокачественностью выборок у самцов изученных карповых рыб при наличии такой корреляции у самок и, наоборот, отсутствие у самок достоверных корреляций показателей морфологической изменчивости со средними размерами особей в выборках и с численностью выборок при наличии этих корреляций у самцов (см. выше).

Полученные результаты накладывают еще одно ограничение на применимость среднего коэффициента вариации морфологических признаков для сравнительного анализа фенотипической изменчивости: сравниваемые таксоны или совокуп-

ности популяций должны быть представлены либо выборками одного пола (и тогда более корректно констатировать полученные результаты для конкретного пола), либо, что гораздо предпочтительнее с точки зрения характеристики вида в целом, выборками смешанными по полу в соотношении близком к 1:1.

Размерно-возрастные изменения в изменчивости морфологических признаков.

Обсуждая возрастную изменчивость фенотипических структур у животных, В.В. Черепанов [4] приводит для рыб коэффициенты вариации морфологических признаков по данным А.М. Мамонтова [9] для разноразмерных групп леща и плотвы из Братского водохранилища, отмечая, что у первого вида «наблюдается тенденция к снижению», «изменчивости фенотипа», «с возрастом», а у второго – «отмечается некоторый подъем изменчивости в средних группах, затем спад» [4, с. 240]. Поскольку рыбы растут на протяжении всей жизни, понятно, что предполагаемые возрастные изменения в показателе изменчивости морфологических признаков (CV) должны быть в значительной степени связаны с размерными изменениями этого показателя. В соответствии с выявленной нами достоверной отрицательной корреляцией между величиной среднего CV по морфометрическим признакам и средней длиной особей в выборках следует ожидать, что при прочих равных условиях (т.е. в смешанных по полу выборках со сходной размерной разнокачественностью и численностью особей) с увеличением возраста и/или размеров должна наблюдаться достаточно четкая тенденция снижения показателей изменчивости. Однако, как показывают полученные нами данные по лещу Аграханского залива, на самом деле ситуация оказывается весьма далекой от ожидаемой (для анализа данных выборок мы располагали данными по 24 пластическим и 3 меристическим признакам, поэтому показатель изменчивости для меристических признаков отдельно не рассчитывался). Как видно из табл. 2, на основе выявленных нами корреляций следовало ожидать, что у рыб в возрасте 3 лет $CV_{\text{пласт}}$ и $CV_{\text{общ}}$ будут заметно меньшими, чем у рыб более ранних возрастных групп. На самом деле в этом возрасте наблюдается существенное возрастание данных показателей морфологической изменчивости, особенно резко бросающееся в глаза на фоне дальнейшего снижения в возрасте от 4 лет и старше (последующее возрастание показателей морфологической изменчивости у рыб самых старших возрастов, на наш взгляд, легко может быть объяснено резким увеличением численности и размерной разнокачественности особей в выборке) (табл. 1).

Это резкое возрастание общей морфологической изменчивости, рассчитываемой главным образом на основе пропорций тела (пластических признаков), находит простое объяснение в биологии данного вида. Согласно нашим данным, в Аграханском заливе массовое созревание самцов и самок леща происходит при длине тела 25–27 см, что соответствует 3–4-летнему возрасту (впервые самцы созревают здесь при длине тела 24 см, а самки – 25 см). Таким образом, общая морфологическая изменчивость в группе 3-годовалых рыб, естественно, должна быть большей, чем в группах с меньшим и большим возрастом, поскольку только эта возрастная группировка включает как неполовозрелых, так и половозрелых рыб. К сожалению, мы не располагаем собственными и литературными данными для аналогичного анализа возрастных изменений морфологической изменчивости у других видов, однако отмечаемый в литературе некоторый подъем изменчивости отдельных признаков в средних возрастах у разных видов рыб [10], очевидно, так же является результатом полового созревания особей.

Таблица 2. Показатели изменчивости морфологических признаков в разных возрастных группах леща Аграханского залива

Возраст	$CV_{\text{пласт}}$	$CV_{\text{общ}}$	CV_1	L	N
1 год	7,55 (4,18-12,02)	7,50 (4,18-12,20)	12,40	91,1+1,91	35
2 года	7,52 (4,19-12,52)	7,32 (3,47-12,52)	15,07	194,1+5,67	35
3 года	8,42 (4,72-12,89)	8,06 (3,43-12,89)	7,83	256,8+3,40	35
4 года	5,51 (3,01-10,83)	5,32 (2,94-10,83)	4,07	299,5+2,06	35
5-6 лет	5,99 (1,36-7,98)	5,73 (1,33-7,98)	5,10	328,9+2,37	50
7-10 лет	8,50 (4,03-12,26)	8,36 (3,89-12,26)	12,91	379,5+4,90	100

Примечание: l - длина тела без хвостового плавника, CV_1 - коэффициент вариации длины тела без хвостового плавника, остальные обозначения.

Таким образом, полученные нами предварительные результаты накладывают еще одно ограничение на применимость среднего коэффициента вариации морфологических признаков при сравнительном анализе фенотипической изменчивости разных таксонов или популяций и их совокупностей: сравниваемые группировки должны быть представлены выборками, включающими особей, находящихся в более или менее сходном физиологическом состоянии. Поэтому сравнение по данному показателю изменчивости взрослых половозрелых особей с неполовозрелой молодью нельзя считать корректной оценкой относительной изменчивости видов, что, вкупе с необходимостью учета корреляции CV морфологических признаков с длиной тела, делает практически невозможным, например, непосредственный сравнительный анализ многих видов осетровых и большинства таксонов костистых рыб.

Изменчивость морфологических признаков у разных видов. Анализируя средние коэффициенты вариации морфологических признаков у разных видов рыб на основе данных по 232 популяциям, В.В. Черепанов [4, с. 240-241] отмечает, что «средняя величина изменчивости колеблется около 6%, варьируя в отдельных случаях от 4 до 8%». Это заключение на самом деле выглядит достаточно странным, поскольку в приведенной автором таблице диапазон изменчивости среднего CV составляет 4,05-16,90, и средняя величина изменчивости должна быть явно больше 6. В табл. 3 нами представлены средние значения CV морфологических признаков для всех 7 изученных видов карповых рыб. Для некоторых видов в этой таблице приведено несколько групп значений. Первая группа получена с использованием всех изученных выборок данного вида (табл. 1), а остальные - лишь отдельных смешанных по полу выборок взрослых особей, составляющих совокупность, адекватную по своим параметрам другим видам для сравнительного анализа морфологической изменчивости. Как видно из этой таблицы, средние значения CV по совокупности морфометрических признаков у изученных нами видов превышают величину 6% и варьируют в диапазоне от 6,4 до 8,0%.

Таблица 3. Показатели изменчивости морфологических признаков у разных видов карповых рыб (Cyprinidae) в бассейне Каспийского моря

Вид	$CV_{\text{пласт}}$	$CV_{\text{мер}}$	$CV_{\text{общ}}$	CV_{TL}	TL	N
Лещ	6,83+0,304	5,94+0,157	6,61+0,221	11,51+1,003	327,5+16,59	23
Лещ	6,45	6,27	6,40	11,73	356,6	6
Лещ	7,06	5,60	6,70	13,10	298,7	2

Вобла	7,70 \pm 0,247	6,54 \pm 0,201	7,41 \pm 0,206	11,05 \pm 1,002	205,8 \pm 9,92	27
Вобла	7,45 \pm 0,417	6,37 \pm 0,401	7,18 \pm 0,329	10,97 \pm 1,580	248,2 \pm 6,33	11
Сазан	8,49 \pm 0,259	6,30 \pm 0,592	7,97 \pm 0,2907	22,71 \pm 2,780	496,5 \pm 20,87	13
Сазан	8,42	5,77	7,73	15,25	431,7	4
Кутум	7,64 \pm 0,570	6,12 \pm 0,415	7,24 \pm 0,4573	12,78 \pm 1,891	448,0 \pm 41,54	10
Рыбец	6,81 \pm 0,350	6,19 \pm 0,372	6,66 \pm 0,334	10,03 \pm 2,128	241,6 \pm 11,89	9
Жерех	7,88 \pm 1,312	7,29 \pm 0,173	7,73 \pm 0,994	17,02 \pm 2,573	475,9 \pm 11,22	9
Шемайя	7,22 \pm 0,551	6,94 \pm 0,614	7,16 \pm 0,537	13,38 \pm 3,280	282,0 \pm 2,76	6

Примечание: N - число выборок, остальные обозначения.

Наиболее мелкими особями в нашем материале представлены плотва (вобла) и рыбец. При сходных параметрах численности, средних значений длины тела и изменчивости размеров особей в выборке эти два вида достоверно не различаются и по показателям морфологической изменчивости. Не отличается от них ни по одной из рассматриваемых характеристик и наиболее близкая по средним размерам особей шемайя, а также наиболее сходная по средней длине тела и размерному разнообразию особей выборка наиболее мелких лещей (табл. 3).

Более крупными рыбами представлены сходные по средним размерам особей, размерному разнообразию и численности выборок жерех, кутум и сазан (табл. 1, 3). Последний вид характеризуется наибольшей средней длиной и наибольшим размерным разнообразием и достоверно отличается от леща, рыбца и крупной плотвы большими средними показателями изменчивости по пластическим и всем морфометрическим признакам, а от шемаи - только по пластическим. При этом выявленные отличия не могут быть отнесены лишь за счет влияния большей размерной разнокачественности суммарной выборки сазана, поскольку большей величиной $CV_{\text{пласт}}$ от всех четырех видов отличается и выборка сазана со сходной величиной CV_{TL} (табл. 3). В силу же существенно более крупных средних размеров (по этому показателю сазан превышает упомянутые 4 вида более чем в 1,5 раза) следовало, наоборот, ожидать, что сазан будет характеризоваться меньшей изменчивостью морфологических признаков. В этой связи полиплоидного сазана [8], безусловно, следует относить к морфологически более изменчивым видам, чем диплоидные плотва, лещ, рыбец и шемайя.

Кутум, не отличающийся от крупной плотвы, леща, рыбца и шемаи по размерной разнокачественности особей, занимает промежуточное положение по $CV_{\text{пласт}}$ между этими видами и сазаном со сходной величиной CV_{TL} , но не обнаруживает ни с одним из них достоверных различий. Учитывая то, что в силу существенно более крупных размеров кутум должен был бы иметь меньшую среднюю величину $CV_{\text{пласт}}$, чем 4 мелких вида, этот (диплоидный) вид, так же, как и сазана, следует считать морфологически более изменчивым.

Жерех, сходный с кутумом по средним размерам и размерной разнокачественности особей, не отличается от него и по $CV_{\text{пласт}}$ и аналогично должен быть отнесен к морфологически более изменчивым видам. В отличие от всех остальных изученных карповых он характеризуется также высоким средним показателем изменчивости по меристическим признакам, достоверно отличаясь от всех остальных видов, кроме шемаи (табл. 3). Эта особенность, по-видимому, связана с тем, что в Каспийском море обитает 2 подвида жереха: обыкновенный жерех *A. aspius* и краснотылый жерех, или хашам, *A. aspius taeniatus*,

наиболее заметно различающиеся (кроме окраски губ) по меристическим признакам, и, прежде всего, по числу чешуй в боковой линии. Согласно нашим данным, у красногубого жереха, представленного в нашем материале выборкой из Кировского залива, диапазон изменчивости числа чешуй в боковой линии – 69–95 (в среднем 79,8 чешуй), а у каспийских популяций обыкновенного – 63–85 (в среднем 71,2–73,1 чешуй). По литературным данным, у обыкновенного жереха 62–76 чешуй в боковой линии, у хашама – 67–90 [11–14]. Как следует из этих данных, на современном этапе дивергенции оба подвида характеризуются высокой вариабельностью диагностического признака в пределах каждого подвида, по-видимому, поддерживаемой за счет неполной изоляции. Для сравнения заметим, что у сходного с жерехом по изменчивости пластических признаков каспийского кутума *Rutilus frisii kutum* и полностью изолированного от него черноморского номинативного подвида – вырезуба – диапазоны изменчивости числа чешуй в боковой линии (также служащего в качестве диагностического признака) существенно уже: 51–64 и 53–68 соответственно ([8, 15–17]; наши данные). Аналогичная ситуация наблюдается и у каспийского рыбца *Vimba vimba persa* и обитающего в бассейнах Балтийского, Черного и Азовского морей номинативного подвида: 42–57 и 56–64 соответственно ([11–13]; наши данные).

Таким образом, на основании величины среднего CV по морфологическим признакам могут быть выделены виды менее или более изменчивые по совокупности анализируемых характеристик. Как видно из изложенного выше, в ряде случаев видовые особенности значения показателя изменчивости находят достаточно простое объяснение в особенностях эволюции таксонов: полиплоидно-диплоидные отношения, внутривидовая дифференциация или мономорфизм.

ЛИТЕРАТУРА

1. Никольский Г.В. О параллельной внутривидовой изменчивости у рыб // Вопросы ихтиологии. 1969. Т. 9, вып. 1. С. 7–13.
2. Никольский Г.В. О взаимосвязи изменчивости признаков, энергетики и кариотипа у рыб // Журнал общей биологии. 1973. Т. 34, № 4. С. 503–515.
3. Никольский Г.В., Каневская Н.К. Некоторые данные о связи величины изменчивости признаков и свойств осетровых (сем. Acipenseridae) с характером их кариотипа // Вопросы ихтиологии. 1972. Т. 12, вып. 3. С. 422–429.
4. Черепанов В.В. Эволюционная изменчивость водных и наземных животных. Новосибирск: Наука, Сиб. отд-ние, 1986. 240 с.
5. Правдин И.Ф. Руководство по изучению рыб. М.: Пищ. пром-сть, 1966. 376 с.
6. Яблоков А.В. Изменчивость млекопитающих. М.: Наука, 1966. 363 с.
7. Мина М.В., Клевезаль Г.А. Рост животных. Анализ на уровне организма. М.: Наука, 1976. 292 с.
8. Васильев В.П. Эволюционная кариология рыб. М: Наука, 1985. 300 с.
9. Мамонтов А.М. Рыбы Братского водохранилища. Новосибирск: Наука, Сиб. отд-ние, 1977. 264 с.
10. Слуцкий Е.С. Фенотипическая изменчивость рыб (селекционный аспект) // Изв. Гос. НИИ озерн. и реч. хоз-ва. 1978. Т. 134. С. 3–132.
11. Берг Л.С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Ч. 2. М.; Л.: Наука, 1949. С. 469–925.
12. Абдурахманов Ю.А. Рыбы пресных вод Азербайджана. Баку: Изд-во АН АзССР, 1962. 406 с.

13. Казанчеев Е.Н. Рыбы Каспийского моря. М.: Легк. и пищ. пром-сть, 1981. 168 с.
14. Эланидзе Р.Ф. Ихтиофауна рек и озер Грузии. Тбилиси: Мецниереба, 1983. 320 с.
15. Яблоков А.В. Некоторые проблемы изучения изменчивости животных // Журнал общей биологии. 1966. Т. 27, № 2. С. 177-190.
16. Ефимов В.М., Галактионов Ю.К., Галактионова Н.С. О связи величин коэффициентов корреляции и вариации с абсолютными значениями признаков // Там же. 1977. Т. 38, № 1. С. 24-26.
17. Васильева Е.Д. Популяционный анализ остеологических признаков у гольцов рода *Salvelinus* : автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: МГУ, 1977. 22 с.

Поступила в редакцию 26.04.2017 г.

Принята к печати 30.06.2017 г.