

2001  
Т

УДК 597.551.3:574.315/5.8(574.575)

На правах рукописи

Гимиржинов Серик Ракишжанович

**РАСЩЕПОБРЮШНЫЕ КАРПОВЫЕ (*SCHIZOTHORACINAE*,  
*CYPRINIFORMES*, *OSTEICHTHYES*) ВОДОЕМОВ СРЕДНЕЙ АЗИИ И  
КАХАКСТАНА. МОРФОЛОГИЯ, БИОЛОГИЯ И СИСТЕМАТИКА**

03.00.08 — зоология

Автореферат диссертации на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

Республика Казахстан

Алматы

2001

УДК 597.554.3:[574.3+575.8](574+575)

На правах рукописи

Тимирханов Серик Ракишжанович

**РАСЩЕПОБРЮХИЕ КАРПОВЫЕ (*SCHIZOTHORACINAE*,  
*CYPRINIFORMES*, *OSTEICHTHYES*) ВОДОЕМОВ СРЕДНЕЙ АЗИИ И  
КАЗАХСТАНА: МОРФОЛОГИЯ, БИОЛОГИЯ И СИСТЕМАТИКА**

03.00.08 – зоология

Автореферат диссертации на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук



Республика Казахстан

Алматы

2001

Работа выполнена в Казахском научно-исследовательском институте рыбного хозяйства Министерство образования и науки Республики Казахстан

Научный руководитель

доктор биологических наук, профессор, Митрофанов В.П.

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук, профессор Ковшарь А.Ф.  
кандидат биологических наук Мамилов Н.Ш.

Ведущая организация

Кыргызский государственный национальный университет

Защита состоится «25» января 2002 г. в 14 часов на заседании диссертационного совета Д 53.23.01 в Институте зоологии Министерства образования и науки Республики Казахстан по адресу: 480060, г. Алматы, проспект аль-Фараби, 93, Академгородок, Институт зоологии Министерства образования и науки Республики Казахстан.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Института зоологии Министерства образования и науки Республики Казахстан.

Автореферат разослан «22» декабря 2001 г.

Ученый секретарь  
диссертационного совета,  
кандидат биологических наук



Ахметбекова Р.Т.

**Актуальность проблемы.** Расщепобрюхие карповые являются одной из наиболее многочисленных групп рыб в горных водоемах Центральной Азии, однако, долгое время их изучение было связано только с их промысловым освоением и, как следствие затрагивало только крупные промысловые водоемы. Большая часть речных водоемов до последнего времени оставалась неизученной. Таким образом, изучение расщепобрюхих карповых важно, прежде всего, с фаунистической точки зрения как одного из основных элементов аборигенной фауны.

После проведения широкомасштабных акклиматизационных работ в Балхаш-Илийском и Алакольском бассейнах, бассейнах рек Чу и Талас, численность расщепобрюхих резко сократилась. В Балхаше и Алаколе исчезла балхашская маринка. В низовых озерах Таласа исчезла ащикольская маринка. Илийская популяция илийской маринки была занесена в Красную Книгу Казахстана. В водоемах акклиматизации лососевых резко сократилась численность османов. Однако до последнего времени не было сведений позволяющих оценить современный ареал расщепобрюхих и их численность. Отсутствие данных не позволяет спланировать природоохранные мероприятия, необходимость которых все прекрасно понимают.

Чрезвычайная пластичность расщепобрюхих карповых, приспособленность к существованию в разнообразных и нестабильных условиях горных водоемов, обитание в строго изолированных друг от друга водных системах делает эту группу рыб весьма удобными объектами для изучения популяций, как природного явления, с которым связано реальное существование видов. Учение о популяции связано с одной стороны с проблемами систематики и развитием филогенетической таксономии, с другой – с проблемами микроэволюционных процессов (Тимофеев-Ресовский и др., 1973).

**Цель работы:** изучение степени генетической дивергенции внутривидовых и внутривидовых форм – морфотипов и экоморф на примере подсемейства расщепобрюхих карповых.

### **Задачи:**

1. Анализ морфоэкологической изменчивости расщепобрюхих карповых:
  - а) видов, подвидов и экологических форм рода *Schizothorax*;
  - б) видов, подвидов и экологических форм рода *Diptychus*;
2. Определение степени генетической дивергенции внутривидовых форм расщепобрюхих карповых:
  - а) видов, подвидов и экологических форм рода *Schizothorax*;
  - б) видов, подвидов и экологических форм рода *Diptychus*;
  - в) экологических форм вида *Schizopygopsis stolizkai*.
3. Оценка степени генетической дивергенции родов подсемейства расщепобрюхих карповых.

**Научная новизна и практическая ценность диссертации.** В работе впервые одним оператором произведен анализ морфологических признаков и биологических показателей представителей подсемейства расщепобрюхих карпо-

вых из водоемов Тянь-Шаня, Памира и Памиро-Алая. Впервые проведена гибридизация различных фракций ДНК: частых повторов и уникальных последовательностей расщепобрюхих карповых.

Проведен анализ современных условий обитания расщепобрюхих карповых, история формирования современной гидрологической сети и современного состава ихтиофауны водоемов Центральной Азии, а также системы морфологических признаков, биологических показателей и степени генетической дивергенции различных популяций, морфотипов, экоморф, подвидов, видов и родов подсемейства. Анализ позволил описать внутривидовую структуру представителей расщепобрюхих карповых, определить основные направления эволюции этой группы в водоемах Тянь-Шаня и Памира.

Полученные данные позволили сделать заключение, что все популяции и группировки маринки в изученных водоемах являются представителями единого генного пула и поэтому их следует рассматривать в рамках одного полиморфного вида.

Результаты гибридизации ДНК, анализ морфологических признаков и биологических показателей не позволяют подтвердить наличие четырех видов османов в водоемах Тянь-Шаня. Род *Ditychus* представлен двумя четко обособленными генотипами голого и чешуйчатого османов. Голый осман представляет собой типичного бентофага, населяющего предгорные и нижнегорные участки водоемов. Чешуйчатый осман - типичный перифитонофаг, встречающийся в самых верхних участках водоемов.

В водоемах Памира экологическую нишу, аналогичную таковой османов на Тянь-Шане, занимает лжеосман-нагорец. Трофические формы этого вида (хищники, бентофаги и илоеды), населяющие один водоем, несмотря на значительные различия в морфометрии и анатомических признаках, имеют идентичные геномы.

Анализ генетической дивергенции трех родов подсемейства и их морфологии позволяет предложить модифицированную схему филогенеза этой группы рыб. По степени генетической дивергенции подсемейство разделяется на две группы: род маринка и группа, объединяющая роды нагорец и осман. Наиболее древним родом являются маринки, от которых произошла группа нагорец - осман. При этом наименее специализированной формой является лжеосман - нагорец, а два вида османов являются специфическими трофическими формами эволюционировавшими до уровня хороших видов.

Работа имела в основном теоретический характер. Ее результаты могут быть использованы при решении филогенетических и систематических задач.

Наш вывод об идентичности геномов материнской популяции голого осман из оз. Иссык-Куль и популяции иссык-кульского голого османа акклиматизированного в оз. Сонколь позволяет использовать производителей османа из Сонколя для восстановления численности голого османа в оз. Иссык-Куль, где ранее он являлся одним из основных промысловых видов.

Результаты работы были использованы при разработке «Схемы размещения ООПТ Республики Казахстан до 2030 г.» и «Схемы развития и размещения особо охраняемых территорий Алматинской области до 2030 г.».

### **Положения выносимые на защиту:**

- морфологическая изменчивость расщепобрюхих карповых в водоемах Средней Азии и Казахстана;
- изменчивость биологических показателей расщепобрюхих карповых в водоемах Средней Азии и Казахстана;
- генетическая дивергенция экологических морф, морфологических типов, популяций, видов и родов расщепобрюхих карповых из водоемов Средней Азии и Казахстана;
- систематическая структура подсемейства *Schizothoracinae*.

**Публикации и апробация результатов.** По теме диссертации опубликовано 17 работ, из них 5 работ опубликовано за рубежом. Материалы диссертации легли в основу очерка по роду Осман и были использованы при написании очерка по роду Маринка в третьем томе коллективной монографии «Рыбы Казахстана». Материалы диссертации докладывались на Региональных конференциях Республик Средней Азии и Казахстана (1983, 1986), конференции молодых ученых Алма-атинской области (1985), VII Всесоюзном симпозиуме (1990) и 6 Международном морфологическом конгрессе (1997), а также на совместном заседании НИЛ биопродуктивности водоемов Казахстана и кафедры зоологии и ихтиологии КазГУ и заседании Ученого Совета Казахского НИИ рыбного хозяйства.

**Структура и объем диссертации.** Диссертация состоит из «Перечня сокращений, условных обозначений, символов, единиц и терминов», введения, семи разделов основной части, заключения, выводов, списка использованных источников, включающего 187 источников, в том числе 8 на иностранных языках и трех приложений. Работа изложена на 147 страницах машинописного текста (без приложений), иллюстрирована 27 рисунками и 18 таблицами.

Автор выражает глубокую признательность своему научному руководителю д.б.н., профессору В. П. Митрофанову, а также д.б.н., профессору Б. М. Медникову и к.б.н., доценту А. Ф. Сидоровой за повседневную помощь и внимание, оказанные при выполнении данной работы.

Глубоко признателен к.б.н. доценту А. А. Баимбетову за бесценные советы, к.б.н. А.А. Ломову и к.б.н. И. В. Митрофанову, оказавшим неоценимую помощь в обработке материалов по геносистематике, В.Е. Карпову, И.В. Глуховцеву и В.В. Галландеру за помощь в сборе материала. Автор благодарен всем сотрудникам отдела эволюционной биохимии лаборатории молекулярных механизмов микроэволюции НИИ физико-химической биологии им. А.Н. Белозерского МГУ, кафедры ихтиологии ТашГУ, Иссык-кульского научного центра АН Киргизии г. Чолпон-Ата, лаборатории ихтиологии ИЗ и П АН Узбекистана и ИЗ и П АН Туркмении помогавшим автору на различных этапах данной работы.

## СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

### 1. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДИКИ

В основу работы легли материалы, собранные автором для морфологического и геносистематического анализа представителей подсемейства *Schizothoracinae* в период с 1981 по 1995 годы. Всего были обработаны материалы по маринке - из 12 водоемов, по чешуйчатому осману - из 6, по голому осману из 11 водоемов, по лжеосману - нагорцу - материалы из оз. Ящиль-Коль, предоставленные Б.М.Медниковым (МГУ, Москва). Для геносистематического анализа маринки и чешуйчатого османа использовались материалы из перечисленных водоемов, для геносистематики голого османа использовались материалы из рек Карагаalinka (басс. р. Или), Каракыста (басс. р. Чу), Талас и Угам (басс. Сырдарья). Дополнительно использовались материалы по геносистематике обыкновенной маринки из р. Обизаранг (басс. Амударья), балхашской маринки - р. Б. Алматинка (басс. р. Или), чешуйчатого османа - р. Чонаксу (басс. оз. Иссык-Куль), голого османа - оз. Сонколь (басс. р. Нарын).

Морфометрический анализ производился по общепринятой методике И. Ф. Правдина (1966) на живом материале. Всего обработано 1419 экз. рыб из 10 популяций маринки и 14 популяций османов. Для оценки степени различий популяций высчитан критерий дивергенции (Андреев, Решетников, 1977), на основе которого были построены дендрограммы сходства популяций.

В популяциях описывались морфы по окраске тела и строению рта. Учитывалась очешуенность тела. У маринки оценивалась правильность рядов чешуй в передней части тела. У голого османа определяли наличие чешуи на брюхе перед брюшными плавниками и количество чешуй в расщепе. У чешуйчатых османов просчитывалось количество рядов чешуй ниже боковой линии.

В каждой популяции анализировался половой диморфизм и размерная изменчивость особей.

Определение возраста осуществлялось по позвонкам, в качестве контрольной структуры использовались жаберные крышки (Правдин, 1966).

В работе использованы литературные материалы по питанию расщепобрюхих карповых. Данные по срокам размножения частично принадлежат автору, но в большинстве случаев используются литературные данные.

ДНК выделяли из фиксированных этанолом молкок по методу Арриги (Arrighi et al., 1968) с модификациями (Антонов и др., 1971). Чистоту препаратов ДНК оценивали по спектральным характеристикам растворов ДНК. Отношение  $E_{260}/E_{280}$ , было не менее 1,8 и  $E_{260}/E_{230}$  - 2,0, что свидетельствует о хорошем качестве препаратов ДНК.

Все препараты ДНК фрагментировались ультразвуком. Короткие фрагменты длиной 300-500 нуклеотидных пар получали на ультразвуковом дезинтеграторе УЗДН-2Е. Определение длины фрагментов ДНК осуществляли с помощью ультрацентрифугирования в центрифуге «Spinco». Фракции ДНК, уникальную и частых повторов  $C_0t$  менее 1, выделяли отжигом с последующей хроматографией на ГАПЕ и метили по  $N^3$  методом ник-трансляции (Angerer et

al., 1976) с некоторыми модификациями (Петров, Алешин, 1983; Полгараус, Антонов, 1984). Меченые фрагменты ДНК смешивали с тотальными гомологичной и гетерологичной ДНК в соотношении 1:5000. Гибридизация уникальной ДНК проводилась в 0,5 М фосфатном буфере до 10000 C<sub>t</sub>, повторов в 0,06 – 0,12 М фосфатном буфере до 30 C<sub>t</sub> при температуре 68°C с последующей термозлюцией гибридных дуплексов с ГАПа в градиенте температур от 60°C до 95°C. Для учета самореассоциации меченой ДНК, контрольные пробы в качестве гетерологичной содержали бактериальную ДНК *Chlorobium limnicola*.

Профили термозлюции строили с учетом самореассоциации меченых фрагментов ДНК в контрольных опытах. Близость сопоставляемых геномов оценивали по трем критериям: проценту гибридизации - НР, изменению термостабильности гетеродуплексов -  $\Delta T_{50}$ , индексу дивергенции - ИД. Индекс дивергенции рассчитывали как разницу в профилях термозлюции. Для придания большего веса различиям в высокотемпературной зоне ИД рассчитывается по формуле, предложенной Б.М. Медниковым с соавт. (1977).

## 2. СОВРЕМЕННАЯ СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ПОДСЕМЕЙСТВА *SCHIZOTHORACINAE* И ЕГО ПОЛОЖЕНИЕ В СЕМЕЙСТВЕ КАРПОВЫХ

В главе приведены современные взгляды на положение расщепобрюхих в системе семейства карповых. Приведен полный состав подсемейства и существующие на сегодняшний день представления о систематической структуре родов и видов подсемейства.

По Л.С. Бергу (1949) на территории Средней Азии обитает четыре вида маринок: обыкновенная маринка - *Schizothorax intermedius* McClelland, закаспийская маринка - *Schizothorax pelzami* Kessler, илийская - *Schizothorax pseudaksaiensis* Herzenstein, балхашская - *Schizothorax argentatus* Kessler. У обыкновенной маринки Ф.А. Турдаков (1968) выделяет 8 подвидов: 1. *S. intermedius intermedius* Mc'Clelland – типичный подвид из бассейна Инда; 2. *S. in. aksaiensis* Kessler – р. Аксай (басс. Тарима), басс. Нарына; 3. *S. in. eurycephalus* Spelter – оз. Сары-Челек; 4. *S. in. angreni* - р. Ангрэн и, возможно, другие внеферганские притоки Сырдарьи; 5. *S. in. affinis* Kessler - р. Зеравшан; 6. *S. in. kessleri* Turdakov – р. Сурхандарья; 7. *S. in. talassi* – р. Талас; 8. *S. in. niger* Turdakov – бессточная система хребта Нуратау, тяготеющая к Зеравшану.

В пределах рода *Diptychus* Ф.А. Турдаков (1963) выделяет четыре вида османов. *D. gymnogaster* Kessler – тянь-шаньский чешуйчатый осман с 3 подвидами: 1. *D. g. gymnogaster*, населяющий басс. р. Или, реки Большой и Малый Юлдуз (система Тарима); 2. *D. g. microcephalus* Imanov – мелкоголовый чешуйчатый осман, населяющий реки, впадающие в оз. Иссык-Куль от Чонаксу на севере до Тамги на юге; 3. *D. g. oschanini* Berg – сусамырский чешуйчатый осман, встречающийся в р. Сусамыр.

*D. sewerzowi* Kessler – осман Северцова с двумя подвидами: 1. *D. s. sewerzowi* Kessler – осман Северцова, бассейн рек Тарим и Нарын; 2. *D. s. ferganensis* Imanov – ферганский осман Северцова, р. Карадарья.



*D. micromaculatus* Turdakov – таласский голый осман, р. Талас.

*D. dybowskii* Kessler - голый осман с 4 подвидами: 1. *D. d. dybowskii* Kessler – типичный подвид, населяющий реки басс. Балхаша, Алаколя, Зайсана, Иссык-Куля; 2. *D. d. bergianus* Turdakov – чуйский голый осман, басс. р. Чу; 3. *D. d. lansdelli* Gunter – иссык-кульский голый осман, оз. Иссык-Куль; 4. *D. d. kessleri* Russky – чирчикский голый осман, басс. р. Чирчик.

Род *Schizopygopsis* Steindachner – лжеосман, на территории Средней Азии представлен только 1 видом – *S. stoliczkae* Steindachner.

### 3. ХАРАКТЕРИСТИКА УСЛОВИЙ ОБИТАНИЯ И РАСПРЕДЕЛЕНИЕ РАСЩЕПОБРЮХИХ КАРПОВЫХ В ВОДОЕМАХ СРЕДНЕЙ АЗИИ И КАЗАХСТАНА

В главе кратко рассмотрены гидрологические особенности водоемов Средней Азии и Казахстана, населенных расщепобрюхими карповыми. Приводится краткая история формирования современной гидрологической сети. Приводится современное распространение расщепобрюхих карповых и условия их обитания в водоемах Средней Азии и Казахстана. Приведена схема вертикального распределения расщепобрюхих в основных бассейнах Нагорной Азии.

Анализ распределения рыб по водоемам позволил сделать следующее заключение:

- ареалы родов *Diptychus* и *Schizopygopsis* не перекрываются. Османы населяют горные водоемы Тянь-Шаня, нагорье – горные водоемы Памира.
- представители рода *Schizothorax* занимают равнинные участки водоемов, если только они не заселены представителями рода *Barbus*.
- в предгорной и равнинной зоне маринки могут обитать совместно с представителями рода *Varicorhinus*.

### 4. МОРФОЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА *SCHIZOTHORAX*

#### 4.1. Морфологические признаки и биологические показатели маринок из водоемов Средней Азии и Казахстана

В разделе приводится описание морфологических признаков и биологических показателей маринок из различных водоемов Средней Азии и Казахстана: бассейнов Тарима, Нарына, оз. Сары-Челек, нижнего течения Сырдарьи (внеферганские притоки); бассейна р. Зеравшан; водоемов гор Нуратау; бассейна Амударьи; водоемов Туркмении; реки Талас; Ассинской системы озер (низовья р. Талас); Балхаш-Алакольского бассейна; озера Иссык-Куль; бассейна р. Чу.

#### 4.2. Дифференциация по морфологическим признакам в роде *Schizothorax*

Среди маринок выделяют две группы особей отличающихся рядом признаков (Таблица 1), главным из которых является правильность рядов чешуй в передней части тела. При наличии правильных рядов маринку относят к груп-

не «intermedius», при отсутствии таковых - к группе «argentatus». Однако оценка правильности рядов чешуй имеет довольно субъективный характер. Мы взяли в качестве эталона правильного расположения чешуй маринку из р. Нарын и с ней сравнивали расположение чешуй у особей из других популяций маринок, отловленных нами в процессе работы. Правильными, строго говоря, можно назвать ряды чешуй в передней части тела особей лишь в популяциях из басс. Зеравшана, Амударьи, хауза Койташ. В Чарвакском водохранилище у рыб ряды чешуй на теле не такие правильные, но еще одной величины и форма задней части чешуи ромбическая. Еще более неправильные ряды у маринок из басс. Таласа и типично «неправильнорядные» маринки населяют басс. Балхаша, Алаколя, Иссык-Куля и Чу, хотя в популяциях басс. Чу еще сохраняется тенденция к образованию у рыб правильных рядов чешуй.

Таблица 1

Отличительные признаки двух типов маринок (по Турдакову, 1963)

Признаки	«правильнорядные»	«неправильнорядные»
Форма свободных частей чешуи	ромбическая	округлая
Расположение пигмента на чешуе	сосредоточен пятном в заднем углу свободной части чешуи	равномерно распределен по чешуйке
Окраска тела	из правильных рядов мелких пятен	равномерно серая
Расщеп на брюхе	нет	есть
Анальный расщеп	короткий	длинный, иногда до основания брюшных плавников
Рот	нижний	полунижний, почти конечный
Толстогубая морфа	есть	нет
Широкоротая морфа	есть	крайне редка
Усики	длинные, задние обязательно заходят за глаза и даже доходят до предкрышки	очень короткие. Задние не дальше заднего края глаза

Закаспийская маринка по типу очешуенности тела ближе к группе «argentatus», т.к. у нее в передней части тела чешуя не образует правильных рядов и сами чешуйки разной величины.

Таким образом, правильность рядов чешуй в передней части тела нельзя считать хорошим диагностическим признаком двух морфотипов в роде Маринка.

Хорошо отличаются маринки типа «intermedius» от «неправильнорядных» большей частотой встречаемости *m.eurystomus* (широкоротая) и *m.fedtschenkoi* (толстогубая). По нашим данным особи с толстыми губами составляют до 7% от общего числа особей в популяциях «правильнорядных» маринок, у маринок типа «argentatus» их нет. От 50 до 90% особей «правильнорядных» маринок

имеют режущий роговой чехлик на нижней губе, у «неправильнорядных» маринок особи с роговым чехликом крайне редки и, если таковой имеется, его край никогда не бывает режущим. Именно с учетом этого признака мы можем с уверенностью отнести маринку из водоемов Туркмении и р. Талас к типу «intermedius», а маринку из Ассинских озер к типу «argentatus».

Помимо перечисленных признаков у «неправильнорядных» маринок больше среднее количество поперечных рядов чешуй, хотя пределы колебаний по этому признаку перекрываются: «неправильнорядные» – 122 – 198; «правильнорядные» – 93 – 148.

Ранее (Турдаков, 1963), указывалось на отличие этих двух групп маринок по длине расщепла, положению рта, длине усиков и числу ветвистых лучей в спинном плавнике. Однако длинный расщеп отмечен нами только у маринки из р. Чу и оз. Иссык-Куль. Маринки из Балхаш-Алакольского бассейна схожи по этому признаку с «правильнорядными» маринками. Вместе с тем особи с расщепом на брюхе нам вообще не попадались. Нижний и полунижний рот встречается как у «правильнорядных», так и у «неправильнорядных» маринок. Усики у особей маринки типа «intermedius» в большинстве популяций длинные, но в р. Зеравшан одновременно попадаются рыбы и с длинными и с короткими усиками. У «неправильнорядных» маринок также встречаются особи с короткими (Балхаш, Алаколь) и длинными (Балхаш, Иссык-Куль, Чу) усиками. Количество жестких лучей в спинном плавнике по нашим данным примерно одинаково у маринки в обеих группах.

У маринки типа «argentatus» нами не отмечен половой диморфизм по длине рыла, усиков и заглазничному расстоянию. Другие признаки у «правильно-» и «неправильнорядных» маринки одни и те же.

Многомерный анализ, проведенный нами, не выявил различий между этими двумя группами маринки. От всех резко отличается маринка из р. Аягуз, в отличиях между другими популяциями не отмечено какой либо закономерности.

Нет различий между этими двумя морфотипами и по хромосомному набору (Токтосунов, Мазик, 1991).

Таким образом, единственным надежным признаком, по которому можно разделить два морфологических типа в роде маринка является частота встречаемости в популяциях морф по строению рта. В популяциях маринки типа «argentatus» отсутствует *m. fedtschenkoі*, или особи с толстыми губами. Особей с режущим роговым чехликом на нижней губе нет, или же если они попадают единичными экземплярами край у рогового чехлика не режущий. У маринки типа «intermedius» более половины особей в популяциях имеют роговой чехлик и до 7% особей имеют толстые губы. Иные признаки (правильность рядов чешуй и др.) можно использовать в качестве вспомогательных.

«Правильнорядные» маринки населяют водоемы басс. рек Амударья и Сырдарья, Зеравшан, водоемы Туркмении и реку Талас. «Неправильнорядные» маринки – низовые озера р. Талас, бассейны Чу, Иссык-Куль и водоемы Балхаш-Алакольского бассейна.

#### 4.2.1. Дифференциация по морфологическим признакам в группе пра-

### **вильнорядных маринок**

Маринки этого типа образуют две группы, четко отличающиеся по окраске: «*relzami*»), или закаспийская маринка и «*intermedius*»), или обыкновенная маринка. У закаспийской маринки темный цвет спины резко переходит в белый. У обыкновенной маринки этот переход плавный.

По признаку правильности рядов чешуй в передней части тела обыкновенных маринок мы разделили на 3 группы:

- маринки из верхней части басс. Сырдарьи, Зеравшана и Амударьи - ряды в передней части тела правильные;
- маринки из среднего течения Сырдарьи, рек хребта Нуратау - ряды чешуй в передней части тела не совсем правильные;
- р. Талас - есть неправильнорядные особи.

По комплексу других признаков выделили две популяции, имеющие признаки, не встречающиеся в других популяциях:

- хауз Койташ – нет особей с мелкими темными пятнами, очень слабые зубцы на шипе спинного плавника, есть слабая радужная полоса по бокам тела и параллельные ряды прободенных чешуй на хвостовом стебле;
- р. Зеравшан – есть особи, как с длинными, так и с короткими усами.

Особи в других популяциях обыкновенной маринки весьма схожи между собой по внешнему облику.

По частоте встречаемости морф популяции можно разделить на 3 группы:

- группировки с явным доминированием *m. eurystomus* – бассейн р. Нарын, горная раса р. Зеравшан;
- группировка с явным доминированием типичной морфы – оз. Сары-Челек, р. Талас, хауз Койташ;
- группировки с примерно равной долей *m. eurystomus* и *m. typ.* или незначительным их доминированием – р. Ангрэн, равнинная часть р. Зеравшан.

Частота встречаемости *m. eurystomus* в популяциях зависит от значения в питании рыб перифитона и меняется в зависимости от гидрологических условий, влияющих на его развитие.

#### **4.2.2. Экологическая структура правильнорядных маринок**

Обобщение литературных и оригинальных данных по биологии маринок типа «*intermedius*» из водоемов Средней Азии и Казахстана позволило нам следующим образом представить структуру экологических форм этой группы маринок (Рисунок 1).

Исходной формой, видимо, следует считать речного полифага с растянутым нерестом от которого в соответствии с условиями обитания происходят другие формы. Группировки не образуют устойчивых изолированных структур и при изменении условий обитания могут модифицироваться. Маринки образуют лабильную систему экологических форм адекватных условиям обитания. В настоящее время можно выделить две основные формы: речная и озерная:

- речные – преимущественно бентофаги, но могут питаться и растительностью. При достижении крупных размеров могут хищничать. Литофилы. Нерест сильно растянут – весна-лето, возможен повторный нерест – лето-осень.

В саях образует карликовую форму порционно-нерестующих бентофагов;  
 - озерная. Бентофаги. При достижении крупных размеров могут хищничать. Полупроходные, но часть особей может нереститься в озере. Возможен повторный нерест осенью.

Экологические формы маринок типа «intermedius»



Рисунок 1

#### 4.2.3. Систематическая структура группы правильнорядных маринок

Группа «правильнорядных», без закаспийской, маринок представляет собой морфологически однородную группировку популяций. Экологические формы адекватны условиям обитания и не являются устойчивыми изолированными образованиями. Количество экологических форм зависит от обилия свободных экологических ниш. На наш взгляд, правильнее считать всю эту группу маринок одним полиморфным видом.

#### 4.2.4. Дифференциация по морфологическим признакам в группе неправильнорядных маринок

В группе «неправильнорядных» маринок описывается два основных морфотипа, так называемые балхашская и илийская маринки. Для этих морфотипов приводится несколько диагностических признаков, однако надежным можно считать только один - длина усиков. Значение этих признаков не перекрываются. У балхашской маринки усики очень короткие. Задние не доходят до переднего края глаза. У илийской - длинные. Задние усики доходят до заднего края глаза и заходят за него. У балхашской маринки также меньше, в среднем, число продольных рядов чешуй, но больше жаберных тычинок (Митрофанов, 1973; Баимбетов, 1973).

В Балхаш-Илийском бассейне, где оба этих морфотипа обитают совместно отмечается широкая изменчивость всех морфологических признаков не позволяющая достоверно определить к какому морфотипу относится та или иная популяция. Один из крайних вариантов в ряду изменчивости занимает илий-

ская маринка р. Или, а другой крайний вариант – балхашская маринка р. Или. Другие исследованные популяции маринок образуют ряд самых разнообразных переходов между этими крайними вариантами (Баимбетов, 1973).

#### 4.2.5. Экологическая структура неправильнорядных маринок

«Неправильнорядные» маринок в водоемах Тянь-Шаня образуют два основных морфотипа: балхашская и илийская маринок. Балхашская маринка является преимущественно фитофагом, илийская - зообентофагом. Они отличаются по ряду морфологических признаков, связанных с типом питания. Эти морфотипы образуют в водоемах ареала ряд топических и нерестовых форм связанных между собой единством сроков и мест нереста (Рисунок 2). При изменении условий обитания эти группировки реагируют в сторону приспособления к изменившимся условиям, в результате чего могут переходить на питание объектами не свойственными для данного морфотипа. Так, балхашская маринка в оз. Балхаш при акклиматизации в нем цветной монодакны переходила на питание исключительно моллюсками (Воробьева и др., 1970). В первые годы залития Капшагайского водохранилища балхашская маринка питалась беспозвоночными и рыбой (Ерещенко и др., 1973). Илийская маринка в р. Аксу в настоящее время питается водорослями и детритом.

Экологические формы маринок типа «argentatus»



Рисунок 2

#### 4.2.6. Систематическая структура группы неправильнорядных маринок

В соответствии с двумя морфоэкотипами, «неправильнорядных» маринок ранее (Берг, 1949; Турдаков, 1963) разделяли на два вида или два подвида (Баимбетов, 1973; Митрофанов, 1973): балхашская и илийская маринок, отличающихся рядом морфологических признаков. Как следует из нашего анализа этих признаков, все они связаны с разницей в типе питания этих двух групп маринок. Однако при изменении условий, тип питания может изменяться. Балхашская маринка может переходить на питание животными организмами (Воробьева и др., 1970; Ерещенко и др., 1973), а илийская - на питание водоросля-

ми и детритом (наши данные). Как следствие, со временем, вполне можно ожидать изменений в морфологии. При этом срок для возникновения заметных изменений может быть весьма непродолжительным, как это было показано на примере памирских лжеосманов из озер Сарезское и Ящикуль (Попов, 1968; Савваитова и др., 1987; Савваитова и др., 1988).

Илийскую маринку, на наш взгляд, следует считать экологической формой балхашской маринки, или же следует признать существование двух рас – длинно- и короткоусой, а не двух видов или подвидов маринок.

#### 4.3. Генетическая дивергенция группировок в роде *Schizothorax*

Проведенный нами анализ структуры различных участков ДНК показал, что в изученных популяциях маринки не отличаются друг от друга по структуре часто повторяющихся последовательностей генома.

Более заметно дивергировали уникальные последовательности. Достоверная разница в температурах плавления гетеродуплексов отмечается у таласской и балхашской маринки. Остальные различия не являются значимыми.

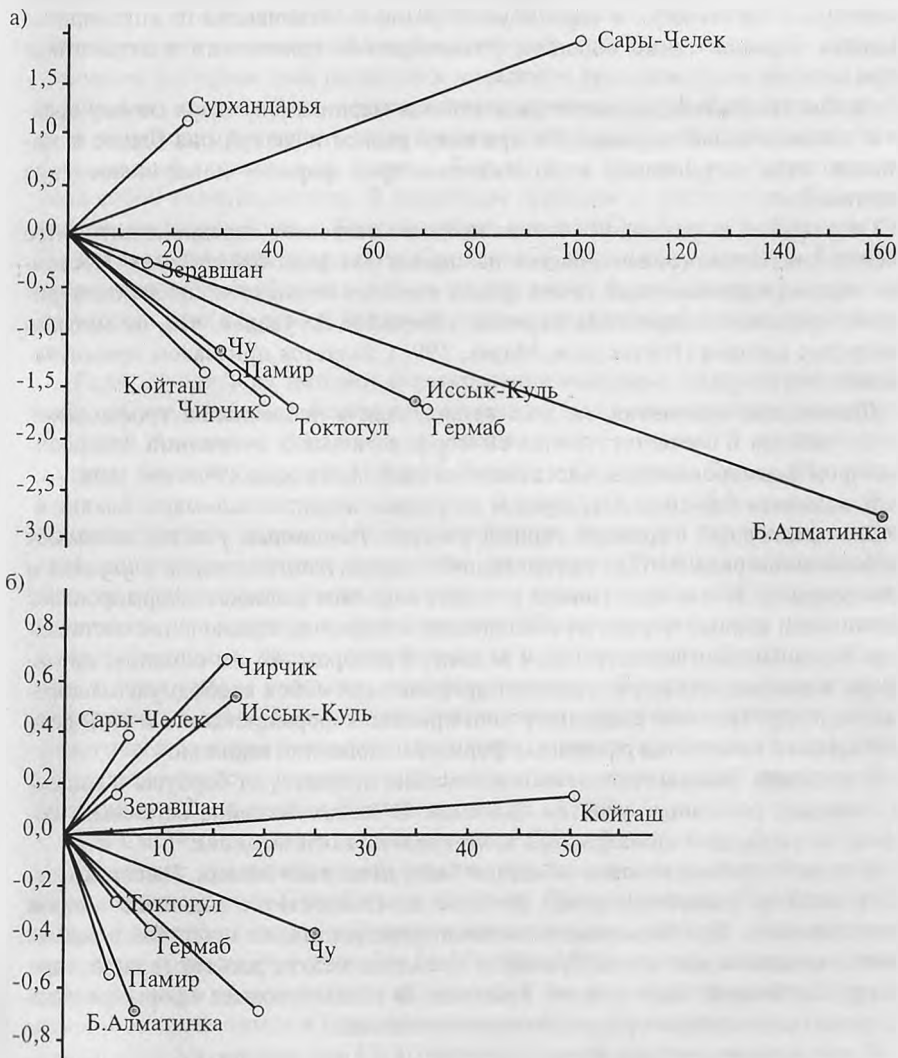
Мы вынуждены с осторожностью судить о результатах сравнения структуры уникальных последовательностей ДНК маринки типа «*argentatus*» и «*intermedius*», так как три представителя первой совершенно по-разному относятся к обыкновенной маринке. Балхашская маринка отличается достоверно, отличия иссык-кульской маринки хоть и недостоверны, но по абсолютному значению довольно значительны, а чуйская маринка и по проценту гомологий, и по устойчивости гетеродуплексов, и по профилю термоэлюции идентична обыкновенной маринке. Из популяций обыкновенной маринки весьма заметно выделяется сарычелекская маринка (Рисунок 3).

Следует отметить, что разница между популяциями маринки по структуре уникальных последовательностей ДНК значительно меньше, чем между подвидами плотвы. У плотвы эти различия достигают  $\Delta T_{50} = 3,54^\circ$  (Митрофанов, 1988), у маринки максимальное значение  $\Delta T_{50} = 1,95^\circ$  и оно не достоверно. Меньше подвидовых различий плотвы и различия между основными морфотипами маринки (максимальное значение  $\Delta T_{50} = 2,75^\circ$ ).

#### 4.4. Пути формирования современной популяционной структуры рода *Schizothorax*

Если свести воедино всё сказанное выше, то род *Schizothorax* представлен единым генотипом в рамках которого реализованы два морфологических типа: «*intermedius*» и «*argentatus*». Первый отличается от второго отсутствием специализированных форм. Морфологически это выражается наличием во всех популяциях всех трех форм по строению нижней челюсти и отсутствием какой-либо трофической специализации. Соотношение трех форм варьирует в различных водоемах, предположительно зависит от значения в питании маринки перифитона и, возможно, связано с высотой водоема. Единственный водоем, в котором имеется какая-то дивергенция – р. Зеравшан. Популяция представлена здесь двумя расами: горной и равнинной, отличающихся по частоте встречаемости трех морф и типу икрOMETания.

Генетическая дивергенция популяций маринок из водоемов Средней Азии и Казахстана



а) по фракции частых повторов ( $C_{0t} < 1$ ); б) по фракции уникальных последовательностей ( $C_{0t} > 300$ ). Ось абсцисс - значения разницы температуры плавления гетеродуплексов ДНК ( $\Delta T_{50}$ ), ось ординат - значения индекса дивергенции (ИД). Обозначения: светлый кружок - правильноурядные маринки; серый кружок - неправильноурядные маринки.

Рисунок 3



Маринки типа «*argentatus*» представлены практически только одной типичной морфой по строению нижней челюсти и образуют два морфоэкотипа: длинноусый зообентофаг и короткоусый фитофаг. Отличаются от «правильнорядных» маринок также большим разнообразием топических и нерестовых форм.

Особое положение занимает закаспийская маринка благодаря своему ареалу и специфической окраске. По признаку рядности чешуй она ближе к маринкам типа «*argentatus*», а по наличию трех форм – к маринкам типа «*intermedius*».

Отсутствие выраженной специализации позволяет предположить, что именно тип «*intermedius*» является исходным для рода *Schizothorax*. Косвенным подтверждением такой точки зрения является большее число акроцентрических хромосом в кариотипе маринок в бассейне Амударьи, что, по мнению некоторых авторов (Токтосунов, Мазик, 1991), является признаком примитивности.

Дальнейшие изменения, на наш взгляд, шли в направлении трофической специализации и соответствующих ей морфологических изменений. Ведущим фактором формирования являлось наличие свободных экологических ниш.

В водоемах бассейна Амударьи и Сырдарьи маринки занимают исключительно предгорный и нижний горный участок. Равнинный участок занимают представители рода *Barbus*, высокогорный – представители родов *Diptychus* и *Schizopygopsis*. В этих идентичных для всех водоемов условиях сформировался практически единый морфотип обыкновенной маринки. Исключение составляет р. Зеравшан. Это единственный водоем, в котором нет ни османов, ни нагорцев и высокогорные участки реки представляют собой свободную экологическую нишу. Наличие свободных ниш привело к формированию в этой реке наибольшего количества различных форм обыкновенной маринки.

В водоемах Балхаш-Алакольского бассейна отсутствуют барбусы и маринки занимают равнинные участки водоемов. В озерах бассейна оставалась совершенно свободной ниша фитофага, которую и заняла маринка.

В речной системе условия обитания были несколько иными. Высокая мутность воды на равнинных реках региона не способствует развитию водной растительности. При этом основным компонентом питания могли быть только водные животные или же воздушные и наземные мелкие животные падающие в воду. Свободной была и ниша хищника. В таких условиях сформировался тип речного бентофага – факультативного хищника.

И при питании высшей водной растительностью и при потреблении бентических организмов отсутствует необходимость соскребать кормовые объекты с камней. Видимо, в этой связи у «неправильнорядных» маринок отсутствуют особи с режущим роговым чехликом на нижней губе.

В условиях отсутствия конкуренции со стороны близкородственных групп у маринки в водоемах бассейна происходит дивергенция по спектру питания на группу фитофагов и зообентофагов. Формируется два соответствующих трофическим формам морфологических типа: балхашская и илийская маринки. Наличие свободных экологических ниш в этой крупной озерной системе

привело к возникновению целого веера всевозможных форм.

Остается непонятным отсутствие генетической дивергенции между популяциями в столь удаленных бассейнах. Возможно, это связано с историей формирования современной гидрологической сети Тянь-Шаня и Памира. Все основные бассейны этих регионов в недалеком прошлом были связаны между собой. Балхаш и Алаколь совсем недавно представляли собой единый водоем и до настоящего времени в годы высоко стояния воды осуществляется сток из Алакольской системы в оз. Балхаш. Река Чу и оз. Иссык-Куль также представляли собой единую систему. В недалеком прошлом существовала связь между бассейном Иссык-Куля и Балхаша через перевал Сан-Таш и р. Каркара. Реки Чу и Талас являлись притоками Сырдарьи. Собственно сама Сыр-Дарья в ее современном виде сформировалась не так давно. Зеравшан являлся притоком Амударьи. Реки Мургаб и Теджен являются остатками одного из русел Амударьи.

Если исходить из истории формирования основных гидрологических бассейнов Средней Азии и Казахстана, то можно было ожидать единство маринки бассейна Амударьи, Зеравшана и закаспийского региона. В другую группу должны были бы входить маринки бассейна Сырдарьи, Таласа, Чу, Иссык-Куля и Балхаш-Алакольского бассейна. Однако этого не наблюдается. С таким предположением хорошо сходятся данные по структуре кариотипа, согласно которым маринки делятся на такие же две группы (Токтосунов, Мазик, 1991). Вполне возможно, что ранее существовала какая-то связь между этими двумя регионами, что привело к интенсивному обмену генами между популяциями разных бассейнов. Этому способствовала приуроченность маринки к равнинным и предгорным участкам, между которыми, собственно, и возникла гидрологическая связь. Как показано ранее, ярко выраженная дивергенция морфологических и анатомических признаков, а также трофическая дивергенция не сопровождаются генетической дивергенцией если между группировками происходит обмен генами (Тимирханов и др., 1990).

#### 4.5. Систематическая структура рода *Schizothorax*

На основе проведенного анализа мы предлагаем следующую систематическую структуру рода *Schizothorax* в водоемах Средней Азии и Казахстана. Учитывая единство генотипа маринки во всех водоемах региона, следует отнести их к одному виду *Sch. intermedius* Mc'Clelland 1889 – обыкновенная маринка. В пределах этого вида возможно выделение 3 подвидов, соответствующих двум основным морфотипам и маринке из закаспийского региона:

- *Sch. int. intermedius* Mc'Clelland 1861 – обыкновенная маринка. Соответствует морфотипу «intermedius». Характеризуется наличием в популяциях трех морф по строению нижней губы. Населяет водоемы бассейна Амударьи, Зеравшан, Сырдарья и реку Талас.

- *Sch. int. pelzami* Kessler 1870 - закаспийская маринка. Характеризуется специфической окраской. Темная окраска спины ниже боковой линии резко переходит в светлую окраску брюха. Населяет бассейны рек Мургаб и Теджен, а также речки стекающие с Копетдага.

- *Sch. int. argentatus* Kessler 1874 - балхашская маринка. Характеризуется

отсутствием в популяциях толстогубой морфы и особей с режущим роговым чехликом на нижней губе. Населяет озера в низовьях р. Талас, водоемы бассейнов р. Чу, оз. Иссык-Куль и Балхаш-Алакольского бассейна.

## 5. МОРФОЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА *DIPTYCHUS*

### 5.1. Морфоэкологическая характеристика популяций в группе чешуйчатых османов

В разделе приводится описание морфологических признаков и биологических показателей чешуйчатых османов из различных водоемов Средней Азии и Казахстана: бассейнов рек Тарим, Нарын, Сусамыр, Карадарья; Балхаш-Илийского бассейна; бассейнов озера Иссык-Куль и р. Чу.

### 5.2. Дифференциация по морфологическим признакам

В популяциях чешуйчатого османа из водоемов Средней Азии и Казахстана встречается два основных морфологических типа – осман Северцова и типичный чешуйчатый осман. Осман Северцова отличается меньшей очешуенностью тела и характерной окраской – белая полоска по бокам тела (Иманов, 1963; Турдаков, 1963). Описанные морфотипы не отличаются по кариотипу (Мазик, Токтосунов, 1983) и пластическим признакам. «Чистые» формы османа Северцова обитают только в водоемах верхнего течения р. Нарын. «Чистые» формы типичного чешуйчатого османа – в басс. р. Или, за исключением басс. р. Каркара, в реках Сусамыр и Кокомерен. Во всех остальных водоемах они встречаются совместно, или же их населяют особи, совмещающие в себе признаки обоих морфотипов.

Нет различий между этими формами и по совокупности пластических или меристических признаков. Наиболее существенные различия отмечены нами между озерной и речными популяциями.

### 5.3. Экологическая структура группировок чешуйчатых османов

Чешуйчатые османы в водоемах Тянь-Шаня населяют самые верхние (выше голого османа) участки рек. По нашим и литературным данным в небольших речках темп линейного роста особей, их абсолютные размеры, плодовитость, продолжительность жизни значительно меньше, чем у османов в крупных водотоках, а также в мелких речках османы раньше созревают.

Существует мнение о наличии двух экологических форм соответствующих двум морфологическим типам чешуйчатого османа. Осман Северцова согласно этому мнению помимо морфологии отличается от обычного чешуйчатого османа мелкими размерами, замедленным темпом роста, ранним созреванием и маленькой плодовитостью (Иманов, 1963).

На наш взгляд, различия в биологических показателях являются следствием экологической адаптации к различным условиям обитания. Османы населяющие высокогорные мелкие речки с обедненной кормовой базой и коротким вегетационным периодом имеют меньшую скорость роста, как следствие дорастают до меньших размеров и, соответственно, имеют меньшую плодовитость. В экстремальных условиях высокогорий они раньше созревают.

На наш взгляд правильнее определить османа из высокогорных рек в истоках Тарима и Нарына как карликовую форму чешуйчатого османа, сформировавшуюся в специфических высокогорных условиях Тянь-Шаня и внешне отличающуюся своеобразной окраской и малой очешуенностью тела. С популяциями обычного чешуйчатого османа он связан рядом переходных форм, как по биологическим показателям, так и по морфологическим признакам.

#### 5.4. Генетическая дивергенция группировок в группе чешуйчатых османов

Нами не обнаружено отличий в структуре генома между различными популяциями чешуйчатого османа в водоемах Средней Азии (Таблица 2).

Таблица 2

Генетическая дивергенция популяций чешуйчатых османов ( $C_{ot} < 1$ )

Форма	Водоем	НР	$\Delta T_{50}$	ИД
Тянь-шаньский осман	р. Каркара (басс. Или)	100,0	0,0	-
	р. Чонаксу (басс. Иссык-Куля)	111,14	- 0,16	0,62
	р. Сусамыр (басс. Нарына)	108,25	- 0,25	6,32
Осман Северцова	оз. Поюшее (верховья р. Нарын)	112,90	+ 0,09	6,30

Полученные результаты позволяют утверждать, что популяции чешуйчатого османа представлены единым генотипом, адекватно реагирующим на условия среды обитания с образованием соответствующих фенотипов: османа Северцова в высокогорных мелких водоемах и типичного чешуйчатого османа в крупных реках среднегорья.

#### 5.5. Систематическая структура группы чешуйчатых османов

Существует две точки зрения на систематическую структуру группы чешуйчатых османов:

1. Водоемы Тянь-Шаня населены одним полиморфным видом *D. maculatus* - чешуйчатый осман (Сидорова, Тимирханов, 1988);
2. В водоемах Тянь-Шаня обитает два вида - *D. sewerzowi* (осман Северцова) и *D. gymnogaster* (тянь-шаньский осман), а *D. maculatus* населяет бассейн Инда (Иманов, 1964). Для османа Северцова описывается два подвида, типичный и ферганский. Для тянь-шаньского османа - три: типичный, сусамырский и иссык-кульский.

Проведенный нами анализ показывает, что особи с окраской по типу османа Северцова встречаются и в популяциях отнесенных к виду *D. gymnogaster*. При этом во многих водоемах, если не сказать в большей их части, встречаются так называемые «помесные» формы, т.е. особи, соединяющие в себе внешние признаки обоих видов. В басс. р. Или встречаются также популяции, где рыбы по очешуенности близки к осману Северцова, но имеют окраску типичного. Не отмечено различий между этими двумя группировками чешуйчатого османа по хромосомному набору и структуре генома. А биологические показатели зависят от условий обитания.

Недостаточно, на наш взгляд, обосновано и утверждение Д. И. Иманова (1956) о принадлежности чешуйчатых османов из водоемов Тянь-Шаня к виду

*D. gymnogaster* Kessler 1876, а не *D. maculatus* Steindachner 1866. Вопрос об отличии индских османов от тянь-шаньских следует отложить до получения более полных сведений по первому виду, а пока, на наш взгляд, следует сохранить видовое название *D. maculatus* для османов Тянь-Шаня.

Таким образом, в водоемах Тянь-Шаня, по нашему мнению, обитает один полиморфный вид чешуйчатого османа *Diptychus maculatus* Steindachner.

### 5.6. Морфоэкологическая характеристика популяций в группе голых османов

В разделе приводится описание морфологических признаков и биологических показателей голых османов из различных водоемов Средней Азии и Казахстана: бассейна оз. Зайсан, Балхаш-Алакольского бассейна; озера Иссык-Куль; бассейнов рек Чу, Талас, Чирчик

### 5.7. Дифференциация по морфологическим признакам

По внешнему строению нами выделено 3 группы популяций голого османа.

1. Характеризуется типичной окраской. Особи могут иметь длинный или короткий расщеп, всегда есть чешуйки в основании брюшных плавников, особи с толстыми губами (*morpha przwalskii*) крайне редки. В пределах этой группы выделяются 3 популяции: «Балхаш-Илийская» - окраска только типичная, расщеп у всех длинный, до 19% особей имеют чешуйки вдоль средней линии брюха; «Иссык-кульская» - окраска только типичная, расщеп у 40% особей короткий, особей *var. primitiva* нет; «Чуйская» - окраска как типичная, так и таласская, расщеп как длинный, так и короткий, особей *var. primitiva* нет (Таблица 3).

Таблица 3

Частота встречаемости различных морф в популяциях голого османа, %

Бассейн	Морфы			
	Длинный расщеп	<i>var. primitiva</i>	Чешуи в основании V	Окраска
оз. Зайсан	около 100	+	-	типичная
Балхаш – Алакольский	около 100	4 - 19	90 – 99	типичная
оз. Иссык-Куль	63,6	+	+	типичная
р. Чу	27,8 – 39,3	0	96,4	2/3 типичная 1/3 таласская
р. Талас	58,3	0	+	таласская
р. Чирчик	0	0	0	таласская

Примечания:

1. «+» – особи такой морфы присутствуют, но нет данных о точном их количестве в популяции;
2. «-» - данные отсутствуют.

2. Окраска только «таласского» типа. Расщеп короткий и длинный. Особей *var. primitiva* нет. Характерна большая, чем у других длина усиков и малая высота анального плавника. Все особи имеют толстые губы. В кариотипе, по

сравнению с предыдущей группой больше двуплечих и меньше акроцентрических хромосом (Токтосунов, Мазик, 1991). Населяет басс. р. Талас.

3. Окраска только «таласская». Расщеп только короткий. Нет чешуи в основании брюшного плавника. Нет особей *m.przwalskii* (Таблица 3). Отличается он и большим числом пластических признаков. Населяет басс. р. Чирчик.

Если две последние группировки довольно гомогенны, то в первой чуйская группировка османа включает в себя признаки характерные для всех трех групп популяций. В этом смысле она является как бы промежуточной формой, но с первой группой ее объединяет большое количество особей с чешуйками в основании брюшных плавников и идентичность хромосомных наборов.

При этом дендрограммы, построенные по морфометрическим признакам, не соответствуют трем выделенным группам и по ним сложно отметить какие-либо закономерности в распределении популяций.

### **5.8. Экологическая структура группировок голых османов**

Голой осман в горных водоемах занимает среднегорья, не встречается в высокогорье и крайне редко спускается на равнинные участки.

Голой осман одновременно нерестующая рыба. Икру мечет на каменистых, каменисто-галечниковых и каменисто - песчаных грунтах. В р. Малая Алматинка, по описанию В.П. Митрофанова (1973), икру откладывает за 3 порции, в норах глинистых берегов, но нами подобное явление не наблюдалось, нет упоминания о порционности голого османа и в литературе.

Проведенный нами анализ позволяет представить все описанные группы голого османа как лабильную систему «речная - озерная» с целым веером форм: карликовые самцы, осенне- и летне-нерестующие, «туводные» (размножающиеся в озере) и проходные (нерестящиеся в реках), преимущественно бентофаги, но могут питаться и рыбой, не обнаружена у голого османа только растительноядная форма.

Озерные формы голого османа отличаются от речных быстрым темпом роста и, следовательно, более крупными размерами и большой абсолютной плодовитостью. При образовании на реках водохранилищ у речного османа увеличивается темп роста, абсолютные размеры, плодовитость, сроки созревания. По своим биологическим показателям осман из водохранилищ приближается к озерным формам.

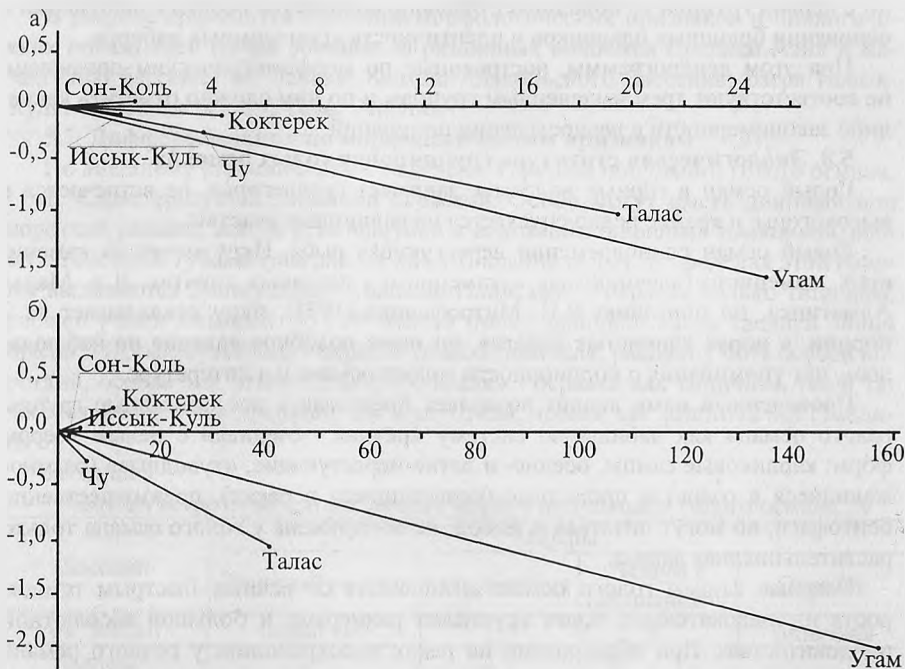
В речных популяциях большинство особей нереститься в мае-июле, а часть осенью (в р. Чилик - в сентябре) или в конце лета (в р.Талас - в августе). В Иссык-Куле произошла дифференциация озерного османа на две группы: «зимний» осман - особи которого нерестятся с апреля по июль и «летний» осман - мечет икру с июля по сентябрь. У «зимнего» османа цикл развития яичника сходен с таковым у весенне-нерестующих рыб, у «летнего» - цикл ближе к осенне - нерестующим.

### **5.9. Генетическая дивергенция группировок в группе голых османов**

Все исследованные нами популяции по степени генетической дивергенции можно разделить на 3 группы. Первую группу образуют популяции, имеющие сходную структуру генома: популяции Балхаш-Илийского бассейна, оз. Иссык-Куль, р. Чу. Вторую группу составляют популяции голого османа из

басс. р. Талас, отличающуюся от первой по структуре часто повторяющихся ( $\Delta T_{50} = 1,11$ ;  $P > 0,01$ ) и уникальных последовательностей ( $\Delta T_{50} = 1,01$ ;  $P < 0,01$ ). В наибольшей степени дивергировали популяции из басс. Сырдарьи, третья группа, как по частым повторам ( $\Delta T_{50} = 1,31$ ;  $P < 0,5$ ), так и по уникальным последовательностям ( $\Delta T_{50} = 1,31$ ;  $P > 0,5$ ) (Рисунок 4).

Генетическая дивергенция популяций голого османа  
из водоемов Средней Азии и Казахстана



а) по фракции частых повторов ( $C_{0t} < 1$ ); б) по фракции уникальных последовательностей ( $C_{0t} > 300$ ). Ось абсцисс - значения разницы температуры плавления гетеродуплексов ДНК ( $\Delta T_{50}$ ), ось ординат - значения индекса дивергенции (ИД)

Рисунок 4

Объяснимы отличия таласской и чирчикской популяций, т.к. они долгое время развивались изолированно от бассейна Или, но требует объяснения единство генотипов популяций из илийского, иссык-кульского и чуйского бассейнов. Действительно, в настоящее время эти бассейны изолированы, но еще в недавнем прошлом существовала постоянная связь между рекой Каркара (басс. Или) и оз. Иссык-Куль через перевал Сан-Гаш (Бондарев, 1977) и р. Чу с оз. Иссык-Куль в районе п. Рыбачье (Озера Тянь-Шаня и их история, 1980).

Можно предположить, что уровень отличий в структуре генома связан с продолжительностью изоляции бассейнов от основной группы.

В рамках первой группы популяций нужно отметить, что не отличаются по структуре генома озерный иссык-кульский и речные формы османов, тогда как речные формы османов, имеющих сходные биологические показатели, но населяющие изолированные бассейны Таласа и Чирчика имеют значительные отличия в структуре генома. Нет отличий и между обычной и карликовой формами.

Таким образом, проведенный анализ позволяет нам сделать следующее заключение:

- популяции голого осман, за исключением р. Чирчик, включают особей, относящихся к разным вариантам морфологического строения, отличающиеся по очешуенности тела и окраске. Голый осман образует ряд форм: речные, карликовые и озерные, отличающиеся темпом роста, размерами и плодовитостью.

- перечисленные морфологические варианты и экологические формы не отличаются друг от друга по структуре генома. Ведущую роль в эволюции внутри группы голых османов играла географическая изоляция. Чем больше продолжительность изоляции водоема, тем значительнее различия в структуре генома.

#### **5.10. Систематическая структура группы голых османов**

На основе проведенных исследований по морфологии, биологии и структуре генома голого османа мы попробовали построить новую систему этой небольшой группы.

Мы предлагаем следующую таксономическую структуру этой группы: один вид *Ditychus dybowskii* с 3 подвидами:

- *D. d. dybowskii* Kessler - басс. оз. Зайсан, Алаколь, Балхаш, Иссык-Куль и р. Чу. Более 90% особей в популяциях имеют чешуйки в основании брюшных плавников. Менее 1% имеют толстые губы;

- *D. d. micromaculatus* Turdakov – басс. р. Талас. Около 100% особей в популяциях имеют толстые губы. Есть особи с чешуйками в основании брюшных плавников;

- *D. d. kessleri* Rusky – басс. р. Чирчик. Нет особей с толстыми губами. Нет чешуек в основании брюшных плавников.

### **6. ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ДИВЕРГЕНЦИЯ ТРОФИЧЕСКИХ ФОРМ ЛЖЕОСМАНА-НАГОРЦА В ВОДОЕМАХ ПАМИРА**

Нами была предпринята попытка обнаружить различия группировок по структуре часто повторяющихся последовательностей ДНК. В качестве репера был выбран лжеосман-фитофаг, считающийся исходной формой для остальных (Попов, 1968; Савваитова и др., 1987). Гибридизация ДНК не выявила отличий хищной и илоедной форм из оз. Ящилькуль от фитофага по структуре часто повторяющейся ДНК (Таблица 4). Профили термозлоции гетеродуплексов практически идентичны профилю гомологичной реакции.



Таким образом, за 800 лет существования оз. Ящилькуль в нем образовалось 3 экологические формы, отличающиеся по спектру питания, комплексу морфологических и анатомических признаков. Все вышеперечисленные группы являются носителями единого генотипа. Глубокой генетической дивергенции препятствует отсутствие изоляционных барьеров. Несмотря на возможное

Таблица 4

Генетическая дивергенция трофических форм нагорца оз. Ящиль-Куль (фракция ДНК  $C_{ot} < 1$ )

Форма	НР	$\Delta T_{50}$	ИД
Фитофаги	100,0	0,00	-
Илоеды	96,62	0,08	3,63
Хищники	98,3	0,06	3,02

различие в сроках и местах нереста, между ними постоянно происходит интенсивный обмен генами, чему способствует короткий, в условиях Памира, вегетационный сезон и малая площадь нерестилищ.

## 7. МОРФОГЕНЕТИЧЕСКАЯ ДИВЕРГЕНЦИЯ РОДОВ И ВИДОВ ПОДСЕМЕЙСТВА РАСЩЕПОБРЮХИХ КАРПОВЫХ

Роды в подсемействе расщепобрюхих карповых разделяются по признакам общей формы тела, наличию или отсутствию сильного спинного шипа, развитию и расположению чешуи на теле, количеству усиков и количеству рядов глоточных зубов.

Единственной известной в русскоязычной литературе схемой филогенеза является схема, предложенная В.В. Васнецовым (1950). Она опирается на гипотезу о первичности многорядных зубов, полностью очешуенного тела и большого количества усиков. Схема построена по принципу редукции количества глоточных зубов, чешуи и усиков.

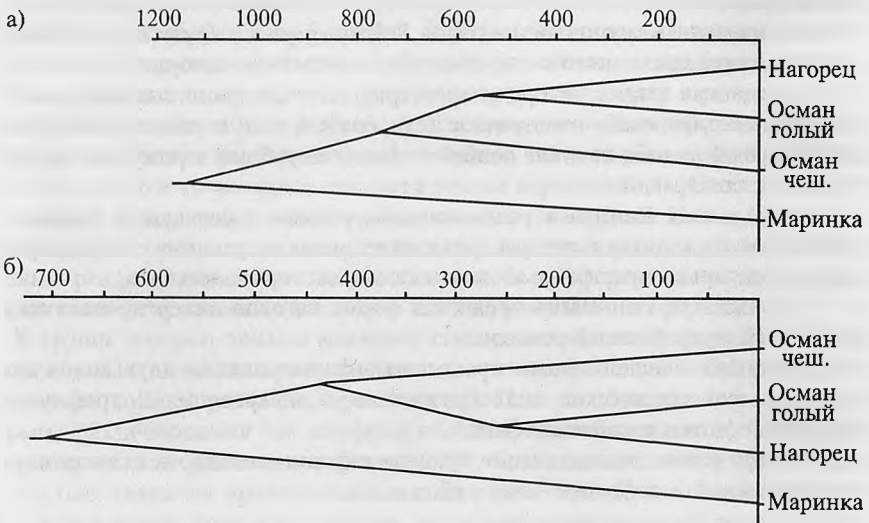
Не возникает никакого сомнения происхождения расщепобрюхих от тетраплоидной ветви усачей (Мазик, Токтосунов, 1983), вопрос лишь в том, кто был непосредственным предком - барбусы Юго-Восточной Азии или же рыбы типа *Varicorhynchus*.

Мы попытались на основе современных данных по морфологии, биологии и с применением метода молекулярной гибридизации ДНК еще раз вернуться к вопросу взаимоотношений родов и видов в подсемействе расщепобрюхих карповых.

Предположительно в начале третичного периода произошла тетраплоидизация барбусовых (Васильев, 1985), от которых берут свое начало представители рода *Schizothorax*. Начавшаяся дифференциация привела к тому, что уже в нижнем олигоцене в группе расщепобрюхих отмечаются формы, имеющие дву- и трехрядные зубы (Сычевская, 1986). Начавшиеся оледенения приводят к вымиранию теплолюбивых южных форм, а интенсивные процессы горообразования - изоляции в водоемах Нагорной Азии выживших расщепобрюхих карповых, формирование которых теперь происходит в условиях обедненной

ихтиофауны и, следовательно, отсутствия конкуренции. Практически полное отсутствие конкуренции привело к широкому расселению исходной формы – маринки в водоемах Нагорной Азии. Только отсутствием конкуренции и изоляцией можно объяснить обитание маринки в несвойственных им равнинных биотопах Балхаш-Алакольского бассейна. В басс. Аральского моря маринки конкурируют с родственными им барбусами и занимают только предгорную зону, по равнинной зоне расселяются барбусы. От древних маринки берут свое начало представители группы нагорец – осман. В ней, на наш взгляд, наименее специализированной формой является род нагорец. Он имеет общие признаки и с родом *Schizothorax* и с родом *Diptychus*, но по структуре генома он ближе всех к маринкам (Рисунок 5). Скорее всего, форма схожая именно с нагорцем является исходной для этой группы расщепобрюхих. Можно с большой долей вероятности предположить комплекс основных признаков характеризующих этого предка, который во многом был схож с маринкой. Двухрядные зубы, слабо очешуенное тело, слабый шип в спинном плавнике и слабые зубцы на нем. Наличие особей с толстыми губами и режущим роговым чехликом. Полифаг. Практически это обыкновенная маринка, но с двухрядными зубами и одной парой усиков.

Дендрограмма сходства геномов родов и видов подсемейства *Schizothoracinae*



а) по фракции частых повторов ( $C_0t < 1$ ); б) по фракции уникальных последовательностей ( $C_0t > 300$ ). Ось абсцисс - названия систематических единиц, ось ординат - значения индекса дивергенции (ИД)

Рисунок 5

В процессе эволюции в бассейне Памира сложилось следующее распре-

ление близкородственных форм в водоемах. Равнинные и предгорные участки заняли барбусы-бентофаги. Среднее и верхнее горное течение – маринки-полифаги. Высокогорье – нагорцы-перифитонофаги.

К несколько иным результатам привела эволюция в водоемах Тянь-Шаня. В условиях отсутствия конкуренции со стороны усачевых карповых маринки заняли равнинную и предгорную зоны водоемов. В дальнейшей эволюции предковой формы нагорца ведущая роль принадлежала симпатрическим процессам. Вероятнее всего, группы, населяющие нижнюю часть рек с достаточно высокой кормностью, все больше переходили на питание бентосом, а населяющие верхние малопродуктивные участки – на питание обрастаниями – перифитоном. Этому способствовала высокая мутность рек в предгорной зоне, сдерживающая развитие растительности. Все углубляющаяся трофическая специализация привела в конечном итоге к пространственной изоляции нерестилищ и как следствие к репродуктивной изоляции и формированию двух видов – голый и чешуйчатый осман.

Проведенный анализ морфологии, биологии и структуры генома расщепобрюхих карповых позволяет нам сделать следующие выводы:

- расщепобрюхие карповые произошли от тетраплоидной ветви барбусовых;
- наиболее примитивной формой в подсемействе является род *Schizothorax*;
- современная группа видов родов *Schizopygopsis* и *Diptychus* происходят от общего предка сходного с современным лжеосманом-нагорцем;
- предковая форма нагорца характеризуется следующими признаками - двухрядные зубы, слабо очешуенное тело, слабый шип в спинном плавнике и слабые зубцы на нем, наличие особей с толстыми губами и режущим роговым чехликом, полифаг;
- в водоемах Памира в условиях конкуренции с усачевыми карповыми сформировалось следующее распределение видов – равнина и предгорья – усачи, предгорья и среднегорья – маринка, высокогорья – нагорец;
- в водоемах Тянь-Шаня предковая форма нагорца дивергировала на два вида голый и чешуйчатый осман;
- ведущим эволюционным процессом в формировании двух видов османов было симпатрическое видообразование – дивергенция 2 трофических форм бентофаги и перифитонофаги;
- трофическая специализация привела к формированию в каждом случае специфического морфологического облика.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Подсемейство расщепобрюхих карповых в водоемах Средней Азии и Казахстана включает три рода: *Schizothorax*, *Schizopygopsis* и *Diptychus*.

В формировании современной структуры подсемейства ведущую роль сыграл процесс трофической специализации. Глубина морфологической и генетической дивергенции зависела от возможности репродуктивной изоляции расходящихся форм. Факторы, влияющие на возможность возникновения изоля-

ции, были специфическими для каждого региона.

В рамках подсемейства выделяется два генотипа – рода *Schizothorax* и группы *Schizopygopsis-Diptychus*. Генетические расстояния между членами последней группы практически одинаковы и все они равноудалены от рода маринок, что позволяет нам рассматривать их в качестве единой группировки.

В пределах единого генотипа маринок, в различных условиях среды, реализовано два основных морфологических типа: «intermedius» и «argentatus». Первый формировался в условиях среднегорья и представлен практически единым для бассейнов Сырдарьи, Амударьи и Зеравшана фенотипом обыкновенной маринки. У последней отсутствуют специализированные формы, что обусловлено однообразием условий обитания. На других участках водоемов маринки вытесняются более специализированными формами. В высокогорье – перифитонофагом – лжеосманом. На равнинном и предгорном участках – бентофагами – усачами и перифитонофагом – храмулей.

В бассейнах, где маринка проникает в высокогорную зону с характерным быстрым течением и прозрачной водой в ее группировках преобладают особи с режущим роговым чехликом на нижней губе, приспособленным для питания обрастаниями. В бассейнах, где маринки спускаются в предгорья и на равнину доминируют особи без такого чехлика.

Формирование маринок типа «argentatus» происходило в иных условиях. В Балхаш-Алакольском бассейне отсутствуют усачи, и маринки занимают равнинную и предгорную зоны бассейна. В результате освоения новых экологических ниш сформировалось два морфотипа: балхашская и илийская маринки, соответствующие экологическим формам озерного фитофага и речного бентофага. Однако глубокой морфологической и генетической дивергенции препятствовало отсутствие репродуктивной изоляции, так как оба морфоэкотипа нерестятся в одно и то же время на одни и тех же нерестилищах. Степень морфологической дивергенции выше в крупных водотоках (реки Или и Каратал) в которых, возможно, осуществляется большая степень изоляции. В популяциях мелких рек не происходит морфологической дифференциации и маринок практически не возможно однозначно классифицировать по формам.

В группе нагорец-османы наименее специализированной формой является лжеосман. Он имеет практически одинаковую морфологию и биологические показатели во всех реках Памира. В озерах Памира образует 4 трофических формы, различающиеся по морфологическим, анатомическим и биологическим показателям (Савваитова с соавт., 1987; Савваитова с соавт., 1988). Однако все они являются проявлениями единого генотипа. Дальнейшей генетической дивергенции форм препятствует постоянно происходящий обмен генами между ними в условиях не крупного водоема с ограниченной площадью нерестилищ. Однако наличие относительной репродуктивной изоляции за счет некоторого различия в местах и сроках нереста позволяет этим формам существовать.

Наиболее ярким проявлением симпатрического видообразования в подсемействе *Schizothoracinae* является род *Diptychus* в котором произошла дифференциация предковой формы на два морфоэкотипа – чешуйчатый осман – пе-

рифитонофаг и голый осман – зообентофаг.

В процессе формообразования произошло постепенное разобщение ареалов двух форм. Чешуйчатый осман переместился в высокогорную зону, голый осман – в нижний горный участок. В результате пространственной изоляции сформировалось два генотипа, носители которых в настоящее время совместно обитают в водоемах Тянь-Шаня не образуя гибридогенных популяций.

Чешуйчатый осман представлен единым генотипом во всех водоемах Средней Азии и Казахстана, а его морфоэкологические формы, редкочешуйный осман Северцова и тянь-шаньский осман, есть фенотипические реализации соответственно в условиях высокогорных мелких водотоков и крупных рек среднегорья.

Голый осман представлен тремя вариантами генотипа, степень дивергенции которых соответствует времени географической изоляции.

Таким образом, подсемейство расщепобрюхих карповых представляет собой хороший пример симпатрического формообразования, которое при наличии благоприятных условий завершается образованием экологических видов.

## ВЫВОДЫ

1. Подсемейство расщепобрюхих краповых *Schizothoracinae* в водоемах Центральной Азии представлено двумя генотипами – род *Schizothorax* и группа *Schizopygopsis-Diptychus*.

2. Род *Schizothorax* представлен единым генотипам в рамках которого выделены три группы популяций: «intermedius» - обыкновенная маринка, «argentatus» - балхашская маринка, «pelzami» – закаспийская маринка.

3. Группа популяций «argentatus» населяет водоемы басс. Амударьи, Зеравшана, Сырдарьи, а также р. Талас за исключением ее низовых озер. Отличается доминированием в популяциях особей с режущим роговым чехликом на нижней губе и наличием особей с толстыми губами.

4. Группа популяций «argentatus» населяет водоемы басс. р. Чу, оз. Иссык-Куль, Балхаш-Алакольского бассейна. Отличается отсутствием особей с толстыми губами и практически полным отсутствием особей с режущим роговым чехликом на нижней губе.

5. Группа популяций «pelzami» населяет водоемы Туркмении в басс. рек Мургаб и Теджен, а также реки стекающие с Копетдага. Отличается своеобразной окраской: темная окраска спины по бокам тела резко переходит в светлую окраску брюха.

6. В водоемах Центральной Азии обитает единый полиморфный вид маринки *S. intermedius* с тремя подвидами, соответствующими трем географическим группировкам популяций: *S.int.intermedius* – обыкновенная маринка, *S.int. argentatus* – балхашская маринка, *S.int. pelzami* - закаспийская маринка.

7. В группе *Schizopygopsis-Diptychus* наименее специализированной формой является лжеосман-нагорец. Он обладает признаками, сближающими его как с маринками, так и с османами.

8. Лжеосман-нагорец в озерах Памира образует 4 трофических формы, различающиеся по морфологическим, анатомическим и биологическим пока-

зателям. Однако все они являются проявлениями единого генотипа.

9. Род *Diptychus* в водоемах Тянь-Шаня представлен двумя генотипами: чешуйчатый осман - *D. maculatus* и голый осман - *D. dybowskii*. Чешуйчатый осман представляет собой типичного порционно нерестующего перифитонофага, населяющего высокогорные участки бассейнов рек Тянь-Шаня. Голый осман – типичный бентофаг, одновременно нерестящийся и всегда обитающий ниже по течению по сравнению с чешуйчатым османом.

10. Чешуйчатый осман представлен единым генотипом во всех водоемах Средней Азии и Казахстана, а его морфоэкологические формы, редкочешуйный осман Северцова и тянь-шанский осман, есть фенотипические реализации соответственно в условиях высокогорных мелких водотоков и крупных рек среднегорья.

11. Голый осман представлен тремя вариантами генотипа, степень дивергенции которых соответствует времени географической изоляции: *D. dybowskii dybowskii* – голый осман, *D.d. micromaculatus* – таласский голый осман, *D.d. kessleri* – чирчикский голый осман.

#### Список опубликованных работ по теме диссертации:

1. Тимирханов С.Р. Ростовые формы голого османа р.Тентек (Джунгарский Алатау) // Тезисы докладов конф. «Биол. основы рыб. хоз-ва респ. Ср.Азии и Казахстана» - Ташкент, 1983. - С.236-237.
2. Тимирханов С.Р. Размерная и половая изменчивость голого османа из водоемов Казахстана // Тезисы докладов конф. мол.ученых Алма-атинской обл. - Алма-Ата, 1985. - С.280-281.
3. Сидорова А.Ф., Тимирханов С.Р. Морфологическая изменчивость самок голого османа озера Нижний Кульсай в связи с акклиматизацией радужной форели // Известия АН КазССР. Сер. биол. - 1985. - № 5. - С.35-38
4. Тимирханов С.Р., Сидорова А.Ф., Чулков А.В. Экологическая изменчивость чешуйчатого османа *Diptychus maculatus* Herzenstein некоторых водоемов Заилийского, Кунгей и Терской Алатау. - Алма-Ата (Деп. в КазНИИНТИ, 14.10.85, № 1075-Ка).
5. Тимирханов С.Р. Экологическая изменчивость голого османа *Diptychus dybowskii* Kessler некоторых водоемов Заилийского, Кунгей и Джунгарского Алатау. - Алма-Ата (Деп. в КазНИИНТИ, 14.10.85, № 1076-Ка).
6. Тимирханов С.Р. Об упитанности голого и чешуйчатого османов некоторых водоемов Казахстана // Тезисы докладов конф. «Биол. основы рыб. хоз-ва респ. Ср. Азии и Казахстана». - Ашхабад, 1986. - С.309-310.
7. Митрофанов В. П., Дукравец Г. М., Баимбетов А. А., Тимирханов С.Р. Род Маринка // Рыбы Казахстана. - Алма-Ата: Наука, 1988. - Т.3. - С.50-84.
8. Сидорова А. Ф., Тимирханов С.Р. Род Осман // Рыбы Казахстана. - Алма-Ата: Наука, 1988. - Т. 3. - С.84-105.
9. Тимирханов С.Р., Ломов А.А. Генетическая дивергенция в группе с интенсивным видообразованием (на примере рыб подсемейства *Schizothoracinae*) // Тезисы докладов VII Всес.симп. «Молекулярные механизмы генетич. процессов». - М. - 1990. - С.108-109.

10. Тимирханов С.Р., Ломов А.А., Медников Б.М. Оценка степени дивергенции ДНК форм лжеосмана-нагорца (*Schizopygopsis stolichkai* Steindaechner) из озера Ящилькуль методом молекулярной гибридизации // Доклады АН СССР. - 1990. - 313, 6. - С.1509-1511.
11. Тимирханов С.Р, Галушак С.С., Щербаков О.В. Ихтиофауна и рыбохозяйственное значение среднего течения р. Каракол (басс. оз.Сасыкколь) // Selevinia. - 1994. - № 4. - С.29-34.
12. Timirkhanov S.R., Mednikov B.M., Lomov A.A. Phylogeny of Schizothoracid carp // Journal of Morfology. - 1997. - 232, 3. - P.295.
13. Тимирханов С.Р., Галушак С.С., Фех В.Ф. Ихтиофауна и перспективы рыбохозяйственного использования реки Хатынсу // Экосистемы водоемов Казахстана и их рыбные ресурсы / Сб. научн. тр. КазНИИРХ. - Алматы, 1997. - С.96-103.
14. Тимирханов С.Р., Фех В.Ф. Современная ихтиофауна р.Аягуз // Экосистемы водоемов Казахстана и их рыбные ресурсы / Сб. научн. тр. КазНИИРХ. - Алматы, 1997. - С.103-110.
15. Тимирханов С.Р., Щербаков О.В. Ихтиофауна бассейна реки Аксу (басс. оз. Балхаш) и значение этой реки в сохранении биоразнообразия аборигенной ихтиофауны Казахстана // Вестник КазГУ. Сер. биол. - 1999. - 7. - С.73 - 80.
16. Тимирханов С.Р. Морфозкологическая характеристика голого османа (*Diptychus dybowski* Kessler) из водоемов бассейна р. Чу // Вестник КазГУ. Сер. биол. - 1999. - 8. - С.85 - 91.
17. Тимирханов С.Р., Галушак С.С. Ихтиофауна и рыбохозяйственное значение верхнего и среднего течения реки Урджар (бассейн озера Алаколь) и ее ирригационной сети. Сообщение II. Биология рыб системы рек Урджар - Егинсу // Известия МОН РК, НАН РК. Сер. биол. и мед. - 2000. - 3. - С. 10 - 16.

**ОРТА АЗИЯ ЖӘНЕ ҚАЗАҚСТАН СУЛАРАНДАҒЫ ТІЛКШЕҚҰРСАҚТЫ  
ТҰҚЫЛАРДЫҢ (*SCHIZOTHORACINAE, CYPRINIFORMES, OSTEICHTHYES*)  
МОРФОЛОГИЯСЫ, БИОЛОГИЯСЫ ЖӘНЕ СИСТЕМАТИКАСЫ**

Биология ғылымдарының кандидаты ғылыми дәрежесін қорғау

03.00.08 - Зоология

**ТҮЙІН**

Бұл жұмыста алғашқы рет бір оператормен Тянь-Шань, Памир және Памир-Алайындағы сулардың тілкшеқұрсақты тұқымдастардың морфология белгілері және биология көрсеткіштері талданған. Бірінші рет *Schizothoracinae* тұқымдастарының ДНКның жиі кездесетін және сирек кездесетін фракцияларын түр ара будандастыруы өткізілген.

Орта Азияның суларындағы тілкшеқұрсақтылардың көзір мекендейтін жерінің жағдайы, ол жердің гидрологиясы және көзірлі ихтиофауна құрамы талданған. Тілкшеқұрсақтылардың морфотиптерінің, экоморфтарының, популяцияларының, түршелерінің, түрлерінің, туыстарының морфология белгілері, биология көрсеткіштері және генетикалық дивергенциясы талданған. Тілкшеқұрсақты тұқы тұқымдастарының түр ішіндегі құрамы көрсетілген, бұл түрдің Памир және Тянь-Шань суларында негізгі эволюциялық бағыттары жазылған.

Қара-балықтардың бәр популяциялары және топтары бір генді пулдың өкілдері, оларды бір полиморфты түрдің өкілдері деп санау керек.

ДНК түр ара будандастыруы, морфология белгілері, биология көрсеткіштері Тянь-Шань суларында көкбастың төрт түрі бар екенін растамайды. *Diptychus* туысында екі-ақ генотип бар: біріншісі - қабыршақсыз көкбас, екіншісі - қабыршақты көкбас. Бір су қоймасында үш түрлі қоректенетін (бентофаг, сазжелгіш, жыртқыш) балықтар болуы мүмкін, олардың морфометрия және анатомия белгілерінде айырмашылық бар, бірақ геномдары бір.

Біз жаңартылған филогенез жобасын ұсынамыз. *Schizothoracinae* тұқымдастарында ең көне туыс - қара-балық туысы. Осы туыстан көкбас және жалған көкбас пайда болған. Тянь-Шань суларында жалған көкбастан қабыршақты және қабыршақсыз көкбастар пайда болған.

*Schizothoracinae* тұқымдастарының жаңа систематикалық құрамы ұсынылған.



Serik R. Timirkhanov

**SCHIZOTHORACID CARPS (*SCHIZOTHORACINAE*, *CYPRINIFORMES*,  
*OSTEICHTHYES*) OF CENTRAL ASIA AND KAZAKHSTAN'S WATERS:  
MORPHOLOGY, BIOLOGY AND SYSTEMATICS**

Thesis for the Degree of the Candidate of Biological Science

03.00.08 - Zoology

SUMMARY

For the first time analysis of morphological signs and biological characteristics of fishes, belonging to subfamily *Schizothoracinae*, from Tjan-Shan, Pamir and Pamir-Alai's waters has been made by one scientist. Then, for the first time, hybridization of different schizothoracid carps' DNA segments, namely, repetitive sequences and single copies has been made, too.

Analysis of modern living conditions of schizothoracid carps, history of forming modern hydrological network and fishfauna of Central Asia's waters and system of morphological signs, biological characteristics and genetic divergence's degree of different populations, morphotypes, ecomorphs, subspecies, species and genus allows us to describe in-species structures schizothoracid carps, and to define main direction of this subfamily's evolution in waters of Pamir and Tjan-Shan.

Obtained data allow us to infer that all these different snow-trout's populations and groups in studied waters are representatives of one genetic pool and must be studied as one polymorph species.

Results of DNA hybridization, analysis of morphological signs and biological characteristics allow us not to confirm living of four species *Diptychus* in Tjan-Shan waters. Genus *Diptychus* is represented by two clear separated genotypes of scaly and naked osmans. Naked osman is a typical benthophage and lives in premountain and lowland waters. And the scaly osman is a typical periphytonophage and lives in the highland waters.

In Pamir's waters falsosman occupies the same niche as osmans' one in Tjan-Shan. All trophic forms of this species (predator, benthophage and silt-eating), living in the same lake, in spite of their huge differences in morphometric and anatomy signs, have the identical genotypes.

Analysis of genetic divergence and morphology of subfamily's three genera allows us to propose modified scheme of this fish group's phylogenesis. The subfamily, depending on degree of genetic divergence, is divided into two groups: genus *Schizothorax* and group including genera *Diptychus* and *Schizopygopsis*. The most ancient genus is *Schizothorax*, which genera *Diptychus* and *Schizopygopsis* came from. The least specialized form is falsosman and two species of osman are specific trophic forms, evolved to good species.

Also, systematic structure of *Schizothoracinae* is proposed.