

УДК 591.4:597.551.2(477)

МОРФОЛОГІЧНІ ОСОБЛИВОСТІ ЛУСКОВОГО ПОКРИВУ РИБ РОДУ *BARBUS* (OSTEICHTHYES, CYPRINIFORMES) З УКРАЇНИ І ДЕЯКИХ СУМІЖНИХ ТЕРИТОРІЙ ТА ЇХНЯ РОЛЬ У СИСТЕМАТИЦІ

А. М. Романь

Національний науково-природничий музей НАН України
вул. Б. Хмельницького, 15, Київ, 01030 Україна
E-mail: anatoliy@museumkiev.org

Отримано 10 грудня 2009
Прийнято 9 березня 2010

Морфологические особенности чешуйчатого покрова рыб рода *Barbus* (Osteichthyes, Cypriniformes) из Украины и сопредельных территорий и их роль в систематике. Романь А. М. — Установлено, что наличие и особенности строения эпителиальных образований на поверхности головы и чешуях рыб, а также форма и структура чешуйной пластинки представителей рода *Barbus* видоспецифичны. На основании структуры чешуйной пластинки в пределах рода *Barbus* выделены три группы видов: 1 — *B. barbus*, *B. tauricus*, *B. kubanicus*, *B. escherichii* и *B. lacerta*; 2 — *B. waleckii*, *B. petenyi* и *B. cyclolepis*; 3 — *B. (Luciobarbus) mursa*. Распределение видов по этим группам отвечает современной систематике рода.

Ключевые слова: *Barbus*, эпителиальные структуры, чешуя, половой диморфизм.

Morphological Features of Scales Cover in Fish of the Genus *Barbus* (Osteichthyes, Cypriniformes) from Ukraine and Adjacent Territories and Role in Taxonomy of Them. Roman' A. M. — The presence and features of epithelium structures on surface of head and on scales, shape and structure of the scale plates in fish of the genus *Barbus* are shown to be species-specific. Based on scale structure the genus *Barbus* is proposed to be divided into three species groups: 1 — *B. barbus*, *B. tauricus*, *B. kubanicus*, *B. escherichii* and *B. lacerta*; 2 — *B. waleckii*, *B. petenyi* and *B. cyclolepis*; 3 — *B. (Luciobarbus) mursa*. Species distribution according to this groups are fulfils his current taxonomy.

Key words: *Barbus*, epithelium structures, scales, sexual dimorphism.

Вступ

Дані про наявність та форму епітеліальних утворів на лусках представників роду *Barbus* входять до комплексу морфологічних ознак, які використовують у таксономії цих риб (Bănărescu, Bogutskaya, 2003). Такі види, як *Barbus barbus* (Linnaeus, 1758), *B. kubanicus* Berg, 1913, *B. tauricus* Kessler, 1877 та ін. за формою епітеліальних структур розрізняються досить чітко. В окремих випадках, як у *B. barbus barbus* (Linnaeus, 1758) і *B. b. borysthenicus* Dybowski, 1862, розбіжності проявляються навіть на підвидовому рівні (Bănărescu et al., 2003) або носять характер ознак статевого диморфізму (Романь, 2009).

Проте питання морфології та ступеня прояву епітеліальних утворів у різних видів роду *Barbus* до цього часу залишається остаточно не вирішеним, що не дає змоги повноцінно використовувати дані ознаки в систематиці роду. Так, Г. Ролік (Rolik, 1971) відзначає епітеліальні гребені на лусках дорсальної частини тулуба як у самців, так і в самок *B. barbus* з річок басейну Вісли. На противагу цьому виду, для *B. petenyi* Hessel, 1852 автор відзначає, що подібні утвори у формі дрібних горбочків присутні лише в самців у період нересту, в той час як у *B. waleckii* Rolik, 1970 обидві статі мають на лусках спини епітеліальні горбки незалежно від пори року. Ю. В. Мовчан і А. І. Смірнов (1981), говорять про присутність епітеліальних структур у формі округлих горбочків на лусках *B. tauricus* та у формі поздовжніх рисок на лусках *B. barbus*. У *B. petenyi*, за даними цих авторів, подібні утвори відсутні. Н. Г. Богущька і О. М. Насека (2001) знайшли епітеліальні структури на лусках *B. kubanicus*, але не виявили нічого подібного при огляді *B. waleckii*, *B. escherichii* Steindachner, 1897 і того ж

B. tauricus. Аналогічні дані знаходимо і в роботі Н. Г. Богуцької зі співавторами (Bogutskaya et al., 2003) — серед риб шести видів роду *Barbus*: *B. kubanicus*, *B. escherichii*, *B. waleckii*, *B. cyclolepis*, *B. bergi* (Chichkoff, 1935) і *B. tauricus*, науковці відзначають епітеліальні гребені лише на лусках *B. kubanicus*. У більш пізній публікації Н. Г. Богуцька разом з Ю. В. Мовчаном і Й. Фрайхофом (2004) відзначають кілі на лусках *B. waleckii* і *B. barbus*. В. В. Сподарьова і Н. Г. Богуцька (Spodareva, Bogutskaya, 2003), при порівнянні *B. kubanicus* з *B. ciscaucasicus* Kessler, 1877 і *B. escherichii*, також відзначають епітеліальні утвори лише у двох перших видів.

Були також спроби використати в систематиці форму та розміри лускової пластинки. Раніше встановлено (Heckel, Kner, 1858), що *B. barbus* відрізняється від *B. cyclolepis* Heckel, 1837 загостреним краєм лусок розмішених на дорсальній стороні тулуба, власне за округлий каудальний край лускової пластинки останній і отримав відповідну назву (Rolik, 1971: 23). Опис лускової пластинки *B. barbus* також знаходимо у Л. С. Берга (1914, 1949), а Г. Ролік (Rolik, 1971) порівнює *B. barbus* і *B. petenyi* з *B. waleckii* за кількістю радіалій, що досягають центру луски.

У даній роботі ми робимо спробу дати коротку характеристику основних структурних елементів лускового покриву риб роду *Barbus*, представлених у фауні України та деяких суміжних територій. Аналіз проведений виходячи з форми лускової пластинки, особливостей розміщення склеритів, і наявності та форми епітеліальних утворів на лусках риб. Особливу увагу ми хочемо звернути на статевий диморфізм і мінливість за даними ознаками.

Матеріал і методи

Досліджено матеріал з фондів колекцій Національного науково-природничого музею (ННПМ) НАН України (Мовчан і др., 2003). Загалом опрацьовано 795 екз. представників роду *Barbus*, що належать до 9 видів двох підродів: *Barbus* s. str., куди входять 4 види з території України (*B. barbus*, *B. tauricus*, *B. waleckii* і *B. petenyi*) та 4 види із суміжних територій (*B. kubanicus*, *B. escherichii*, *B. cyclolepis* і *B. lacerta* Heckel, 1843 і *Luciobarbus*, до якого належать лише два види, що були в нашому розпорядженні — *B. (Luciobarbus) mursa* (Güldenstäedt, 1773).

При огляді кожного екземпляру увагу звертали на наявність, ступінь прояву і особливості будови епітеліальних утворів на шкірі голови та лусці. Форма лускової пластинки і особливості розміщення склеритів вивчали під бінокулярною лупою на тимчасових гліцеринових препаратах. Луску для досліджень брали з ділянки тіла, розміщеної на два ряди лусок вище бічної лінії на рівні спинного плавця.

Основні терміни і поняття, використані в роботі, представлено на рисунку 1.

Результати

Епітеліальні структури

B. barbus. За результатами проведеної роботи встановлено, що у *B. barbus* епітеліальні гребені на лусках і поверхні голови мають різний ступінь прояву в окремих екземплярів (табл. 1). Так у вибірках поряд з рибами, що мають чіткі, добре розвинені епітеліальні гребені, часто присутні екземпляри, які або зовсім не мають епітеліальних структур, або останні виражені недостатньо чітко (дрібні, ледь помітні горбики і рисочки). Причому нам не вдалось простежити зв'язок між ступенем прояву епітеліальних структур і віком риб.

На прикладі *B. b. barbus* з басейну Тиси в межах Закарпатської обл. показана залежність розвитку епітеліальних гребенів від статі риб (Романь, 2009). В описаному випадку ці структури характерні лише для самок (88,9% риб), у самців вони або не виражені взагалі (87,5% риб), або представлені нечіткими рисочками чи дрібними краплинками на лусках передньої частини спини (12,5% риб). Перевірити цю закономірність на рибах з річок Прут і Сірет, а також частині нижньої течії р. Дунай, що протікають в межах території України, та на рибах з басейну Дністра і Західного Бугу ми не мали можливості, адже для достовірного визначення статі необхідно робити розтин риб, що неприпустимо при роботі з фондівими колекціями.

У *B. b. barbus* з пониззя Дунаю епітеліальні структури представлені чіткими гребенями, що формують поздовжні ряди і покривають практично всю поверхню голови, дорсальну та частину латеральної поверхні тулуба, досягаючи умовної горизонтальної лінії, проведеної вздовж корпусу риби на рівні верхнього краю ока. В усіх екземплярів *B. b. barbus* з пониззя Дунаю епітеліальні гребені також

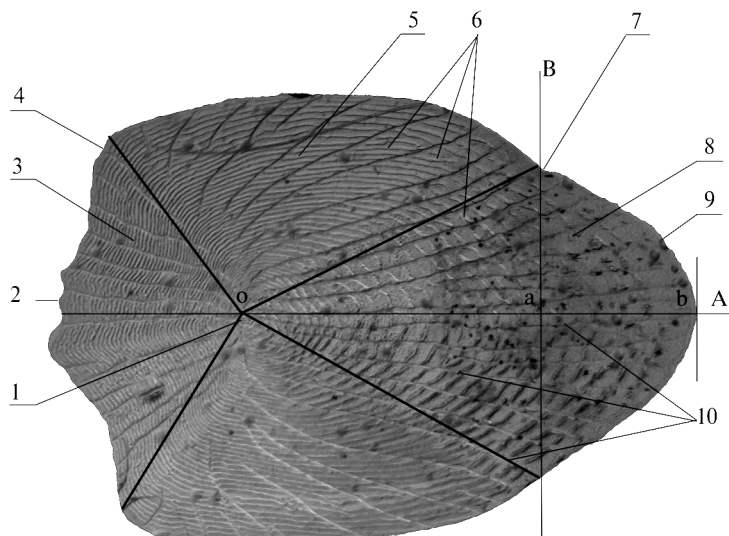


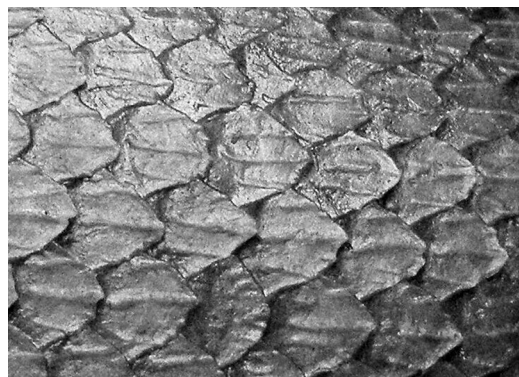
Рис. 1. Будова лускової пластинки (на прикладі *B. lacerta*). Умовні позначення подані за Б. С. Батсом (Batts, 1964), Н. І. Чуగుновою (1959) і В. Д. Бурдак (1979): 1 — нуклеус (центр лускової пластинки); 2 — базальний край; 3 — базальна область; 4 — антелатеральний кут; 5 — латеральна область; 6 — склерити концентричного типу («річні кільця»); 7 — постлатеральний кут; 8 — апікальна область; 9 — апікальний край; 10 — склерити неконцентричного типу (стрії). А — відрізок, що сполучає центр лускової пластинки з її апікальним краєм; В — відрізок, що сполучає постлатеральні кути лускової пластинки і умовно розділяє апікальну область на закрити (oa) і виступаючу (ab) частини; С — вертикаль проведено на рівні максимально віддаленої ділянки апікального краю лускової пластинки.

Fig. 1. Scale structure (for example *B. lacerta*). Symbols and abbreviations following B. S. Batts (1964), N. I. Chugunova (1959) and V. D. Burdak (1979): 1 — focus (origin of scale); 2 — basal margin; 3 — basal field; 4 — anterolateral angles; 5 — lateral field; 6 — circuli (“year rings”); 7 — postlateral angles; 8 — apical field; 9 — apical margin; 10 — radii. A — segment, that united the center of scale with her apical margin, B — segment, that united the postlateral angles of scale and divided apical field on two parts: not projection (oa) and projection (ab), C — vertical line between the most distant point of apical margin.

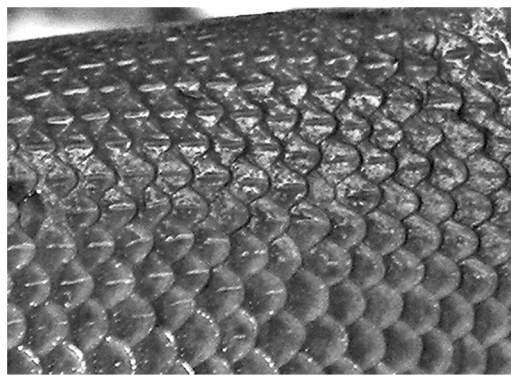
вкривають зяброві кришки та проміжок між зябровими отворами і грудними плавцями. У *B. b. barbuis* з басейну Тиси в межах Закарпатської обл., річок Прут і Сірет в межах Чернівецької обл. епітеліальні структури, порівняно з *B. b. barbuis* нижнього Дунаю, виражені менш чітко, а на зябрових кришках і лусках розмішених по боках тіла часто відсутні взагалі.

Епітеліальні структури, що розміщуються на апікальному (вільному) краї лускової пластинки, у молодих представників роду *Barbus* представлені одним (серед розглянутих нами риб $Sl = 182$ мм і менше), у дорослих — трьома і більше (Sl більше 195 мм) добре розвиненими м'ясистими епітеліальними гребенями (рис. 2). Центральний гребінь дещо довший ніж периферійні. Його довжина складає 70–80% від довжини вільного краю луски. Ширина основи кожного з них складає близько 70% від проміжку між основами сусідніх гребенів. В міру росту риби і відповідно луски, на латеральних краях вільної частини лусочки додатково виникають нові, дрібніші епітеліальні утвори.

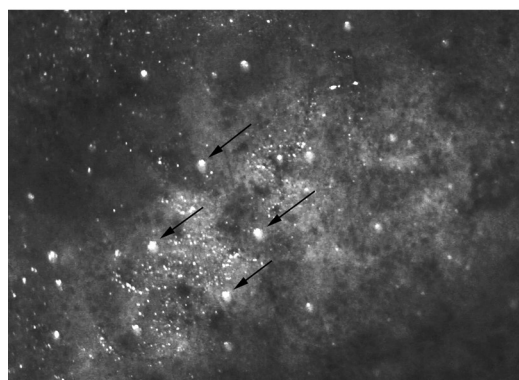
B. b. barbuis з верхнього Дністра, а також *B. b. borysthenicus* Південного Бугу і Дніпра мають дещо відмінну від *B. b. barbuis* з річок басейну Дунаю будову епітеліальних структур (рис. 3). На голові епітеліальні утворення зустрічаються лише в 5,5% риб з верхнього Дністра, 36,8% з Південного Бугу і 40,8% риб з басейну Дніпра. Ці утворення представлені дрібними епітеліальними горбиками, що розкидані рівномірно по всій поверхні голови. Лише у риб старших розмірних груп ($Sl = 300$ мм і більше) можна помітити нечіткі, сформовані цими структурами ряди, але гребені аналогічні до таких у *B. b. barbuis* з басейну Дунаю були відзначені лише у 1 екз. з Південного Бугу. На зябрових кришках і лусках, розмішених між



2



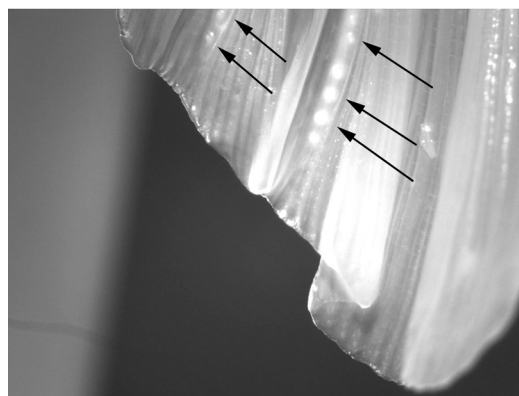
3



4



5



6



7

Рис. 2–7: 2 — епітеліальні гребені на лусках *B. barbuis* з пониззя Дунаю, SI = 266 мм; 3 — епітеліальні гребені на лусках *B. barbuis* з р. Дніпро, SI = 165 мм; 4 — епітеліальні утвори (показані стрілками) на лусках самки *B. petenyi* з р. Дністер, SI = 138 мм; 5 — епітеліальні утвори на голові самця *B. petenyi* з р. Дністер, SI = 106 мм; 6 — епітеліальні утвори (показані стрілками) на анальному плавці самця *B. petenyi* з р. Дністер, SI = 106 мм; 7 — лускова пластинка молодої особини *B. barbuis* з р. Прут, SI = 166 мм.

Fig. 2–7: 2 — epithelium keels on the scales of *B. barbuis* from the Danube river mouth, SI = 266 mm; 3 — epithelium keels on the scales of *B. barbuis* from Dniro River, SI = 165 mm; 4 — epithelium creations on the scales (black fingers) of female of *B. petenyi* from Dniester River, SI = 138 mm; 5 — epithelium creations on the head of *B. petenyi* from Dniester River, male, SI = 106 mm; 6 — epithelium creations (black fingers) on the anal fin of *B. petenyi* from Dniester River, male, SI = 106 mm; 7 — scale of young *B. barbuis* from Prut River, SI = 166 mm.

зябровими отворами і грудними плавцями, чіткі епітеліальні утвори відсутні взагалі. На кожній лусковій пластинці епітеліальні структури представлені, як правило, лише одним тоненьким гребенем, довжина якого складає приблизно 70–80% довжини вільного краю пластинки. Лише у деяких риб при збільшенні довжини тіла понад 300 мм, додатково виникають епітеліальні структури у формі точок або тоненьких нечітких гребенів, ширина основи яких складає близько 50% проміжку між двома сусідніми кілями. У *B. b. barbuis* з верхнього Дністра епітеліальні утворення починають з'являтися по досягненні довжини тіла (SI) близько 80 мм. Найменший екземпляр з вираженими епітеліальними структурами з басейну Дніпра (р. Случ) мав довжину 55 мм, з Південного Бугу — 123 мм.

У більшості самців з басейнів Дніпра і верхнього Дністра (41,3 і 47,1% відповідно) епітеліальні утвори слабо розвинені (табл. 1), проте повністю відсутні вони лише у 13% самців *B. b. borysthenicus* з басейну Дніпра і у 29,4% з верхнього Дністра. Серед самок тенденція протилежна — у 56,7% риб з Дніпра епітеліальні утвори добре розвинені як на поверхні голови так і на лусках дорсальної сторони тулуба. Робити аналогічні висновки щодо самок з верхнього Дністра ми не можемо, зважаючи на їхню зовсім невелику кількість. Загалом для 40,8% *B. b. borysthenicus* з басейну Дніпра і 36,8% з Південного Бугу характерні добре розвинені епітеліальні структури, на відміну від *B. b. barbuis* з верхнього Дністра у яких лише 5,5% риб мають достатньо розвинені утвори на поверхні голови і лусках дорсальної частини тулуба. У останніх більшість особин (52,8%) мають ледь помітні кілі на лусках, проте повністю відсутні вони у 16,7% риб (табл. 1).

B. tauricus. Для *B. tauricus* з чотирьох річок Кримського п-ова характерна наявність епітеліальних утворень у формі маленьких гребенів (виявлені лише в окремих екземплярів з р. Чорна) або крапинок на кінці апікального краю лусочок, які вкривають передню дорсальну частину тулуба, а також у формі дрібних епітеліальних крапок на голові і зябрових кришках. Проте, як і у випадку з *B. barbuis*, ступінь прояву даних структур відмінна у різних статей. Так, у самок *B. tauricus* з річок Кача і Бельбек (табл. 2) епітеліальні структури на поверхні голови, зябрових кришках і лусках тулуба виражені у 4% і 8,7% риб відповідно, лише на лусках тулуба утворення мають 24% і 17,4% риб і зовсім відсутні ці структури у 72 і 73,9% риб відповідно. У самців ситуація дещо протилежна, зокрема лише у 20%

Таблиця 1. Ступінь прояву епітеліальних структур на поверхні тіла *B. barbuis*Table 1. Degree of display of epithelium keels on the surface of body of *B. barbuis*

Стать	n	Ступінь прояву ознаки, %			
		0	0,5	1	1,5
♀	30	3,3	16,7	23,3	56,7
♂	46	13,0	41,3	19,6	26,1
Стать невизначена	22	36,4	4,5	9,1	50,0
разом	98	15,3	25,5	18,4	40,8
Південний Буг					
разом	49	22,4	12,2	28,6	36,8
басейн р. Дністер (верхня течія)					
♀	5	0	20,0	60,0	20,0
♂	17	29,4	47,1	17,6	5,9
Стать невизначена	14	7,1	71,4	21,4	0
разом	36	16,7	52,8	25,0	5,5

Примітка. 0 — на поверхні тіла відсутні будь-які епітеліальні утвори; 0,5 — епітеліальні гребені представлені окремими епітеліальними утворами у вигляді крапинок або нечітких рисочок на лусках дорсальної частини тулуба; 1 — епітеліальні утвори представлені чіткими епітеліальними гребенями на лусках дорсальної частини тулуба, але відсутні на голові; 1,5 — епітеліальні утвори представлені чіткими епітеліальними гребенями на лусках дорсальної частини тулуба, а на голові — дрібними епітеліальними крапинками.

Таблиця 2. Ступінь прояву епітеліальних структур на поверхні тіла *B. tauricus*
 Table 2. Degree of display of epithelium keels on the surface of body of *B. tauricus*

Стать	n	Ступінь прояву ознаки, %		
		0	1	1,5
Бельбек				
♀	23	8,7	17,4	73,9
♂	12	41,7	50,0	8,3
разом	35	20,0	28,6	51,4
Кача				
♀	25	4,0	24,0	72,0
♂	10	30,0	50,0	20,0
разом	35	11,4	31,4	57,2

Примітка. 0 — на поверхні тіла відсутні будь-які епітеліальні утвори; 1 — епітеліальні утвори представлені чіткою точкою на апікальному краї лусочки, розміщеної на передній дорсальній частині тулуба; 1,5 — епітеліальні утвори представлені чіткими точками як на лусках розміщених на передній дорсальній частині тулуба так і на голові.

риб з Качі і 8,3% риб з Бельбеку епітеліальні утвори повністю відсутні. Натомість у 50% риб з обох річок вони є лише на лусках тулуба, а у 30% самців з Качі і 41,7% з Бельбеку — також і на голові та зябрових кришках.

Серед риб з р. Чорна усі екземпляри (19 ♂ і 1 ♀) мали добре розвинені структури як на поверхні голови і зябрових кришках, так і на лусках тулуба.

B. escherichii. У 6 екз. даного виду з річки Хоста (басейн Азовського моря) епітеліальні структури представлені дрібними крапинками на лусках передньої дорсальної частини тулуба, рідше такими ж структурами на голові. Ці утвори дуже нагадують аналогічні у *B. tauricus* з Кримського п-ова. Проте з 22 екз. *B. escherichii* з р. Мокві (басейн р. Гуміста, Абхазія) епітеліальні структури представлені однаково добре як у самців, так і у самок: на лусках тулуба — тоненькі короткі, але чіткі епітеліальні гребені (по одному на кожній лусочці); на поверхні голови — чіткі епітеліальні крапки, розкидані хаотично. А у двох дорослих екземплярів із оз. Палеостомі в Грузії (Sl дорівнює 178 і 179 мм) нами виявлені епітеліальні структури дуже високого рівня розвитку: на поверхні голови, зябрових кришках і лусках передньої дорсальної частини тулуба — це чіткі ряди, сформовані епітеліальними гребенями, що за своїм розміщенням і структурою нагадують аналогічні утворення у *B. b. barbatus* з пониззя Дунаю. Крім того, луски, на яких розміщені епітеліальні структури, мають загострений вільний край.

B. lacerta. Серед 10 риб даного виду у 7 найбільших екземплярів (Sl = 82–118 мм) виявлено епітеліальні структури у формі невеликих епітеліальних гребенів на лусках передньої дорсальної частини тулуба і у формі чітких точок на голові. Гребені розміщуються по центру вільного краю апікальної частини лускової пластинки.

B. peteniy. Вважається (Rolik, 1971; Мовчан, Смірнов, 1981; Богуцкая и др., 2004) що у риб даного виду відсутні будь-які епітеліальні утворення на лусках і поверхні тіла (за винятком «перлинного висипу» у самців на період нересту). Проте нами встановлено, що для 3,7% самок даного виду з річок Закарпатської обл. характерною рисою є поява малопомітних епітеліальних утворів у формі дрібних крапок на лусках, розміщених на дорсальній частині тулуба перед спинним плавцем. У самок *B. peteniy* з басейну Дністра нами відзначена аналогічна ситуація, проте, на відміну від риб з річок Закарпатської обл., епітеліальні утвори проявляються у 31,3% риб з р. Стрв'яз (басейн р. Дністер) і у 55,6% риб з корінного русла Дністра. У останніх ці структури у формі одної-двох крапок хаотично розкидані як на апікальному краї лускових пластинок, розміщених на дорсальній частині тулуба перед спинним плавцем, так і на поверхні голови (рис. 4). Їхня наявність не

пов'язана з нерестовим періодом. У самців з обох регіонів нами відзначена поява чітких епітеліальних утворів у формі бородавок на поверхні голови (рис. 5), по обидві сторони риля, на лусках дорсальної частини тулуба і частково на лусках розміщених по боках тіла риби, а також на трьох-чотирьох останніх розгалужених променях анального плавця (рис. 6) у період нересту.

B. waleckii. Серед досліджених 10 екз. *B. waleckii* епітеліальні утвори виявлено в 9 риб, причому лише в одній вони були представлені як на лусках передньої дорсальної частини тулуба, так і на поверхні голови. У більшості риб даного виду (8 з 10 екз.) епітеліальні структури представлені дрібними крапинками (1–3) на лусках передньої дорсальної частини тулуба. Проте ці структури не досить чіткі і часто майже не помітні. Варто також відзначити, що епітеліальні утвори *B. waleckii* часто майже ідентичні аналогічним утворам *B. peteniy*.

Серед 21 екз. *B. cyclolepis* у жодного нами не виявлено епітеліальних структур, подібних до описаних вище.

B. (Luciobarbus) mursa. Маючи у своєму розпорядженні лише 1 екз. ми відзначили в нього наявність епітеліальних утворів у вигляді чітких крапок на апікальному краї лусочок, розміщених в передній дорсальній частині тулуба.

Форма лускової пластинки

За даною ознакою статевонезрілі особини різних видів роду *Barbus* дещо подібні між собою: мають лускові пластинки переважно однотипної овальної (рис. 7) чи яйцеподібної форми з дещо розширеним базальним краєм. Статевозрілих представників роду *Barbus*, яких було досліджено за формою лускової пластинки умовно розділили на дві групи. До першої були віднесено види, що мають пластинку прямокутної форми з дещо видовженим, звуженим заокругленим на кінці апікальним краєм. Латеральні сторони майже паралельні, проте ближче до апікального краю можуть звужуватись або розширюватись. Така луска характерна для *B. barbuis* з річок басейну Дніпра (рис. 8), Південного Бугу, Дністра (рис. 9), Тиси, річок Прут (рис. 10) і Сірет, *B. tauricus* (рис. 11), *B. cubanicus*, *B. escherichii* (рис. 12), *B. lacerta* (рис. 13). В свою чергу лускова пластинка *B. barbuis* принципово відрізняється від такої у чотирьох останніх видів наявністю чіткої виїмки в зоні постлатерального кута (рис. 1), яка утворюється поступово за рахунок нерівномірного росту лускової пластинки і по мірі збільшення розміру риби стає більш вираженою. Крім того, виступаюча частина апікальної області аб (рис. 1) *B. barbuis* становить у середньому 50% загальної довжини апікальної області об, у той час як у представників групи *B. tauricus* — *B. lacerta* ця дистанція в середньому становить лише 30%. *B. b. barbuis* з пониззя Дунаю (рис. 14) складає цікавий виняток — форма його лускової пластинки більш нагадує овальну, ніж прямокутну і, крім того, має видовжений загострений апікальний край. У риб довжиною понад 195 мм таких загострених виступів може бути три і більше — відповідно до кількості епітеліальних гребенів, адже останні тягнуться вздовж вільного краю луски, закінчуються на цих виступах (рис. 2). Також у *B. b. barbuis* з пониззя Дунаю відсутня виїмка в зоні постлатерального кута.

До другої групи ми віднесли такі види, як *B. peteniy* (рис. 15), *B. waleckii* (рис. 16) і *B. cyclolepis* (рис. 17), які у статевозрілому віці мають луску яйцеподібної з дещо розширеним базальним краєм або округлої форми. Апікальна частина гладенька, не містить виростів. Виїмка в зоні постлатерального кута відсутня.

Досить своєрідну форму має лускова пластинка представника підроду *Luciobarbus* (Doadrio, 1990) — *B. (Luciobarbus) mursa* (рис. 18). Вона сильно витягнута в довжину (виступаюча частина апікальної області аб складає лише близько 20% загальної довжини апікальної області об) і має закруглений апікальний край без виросток.

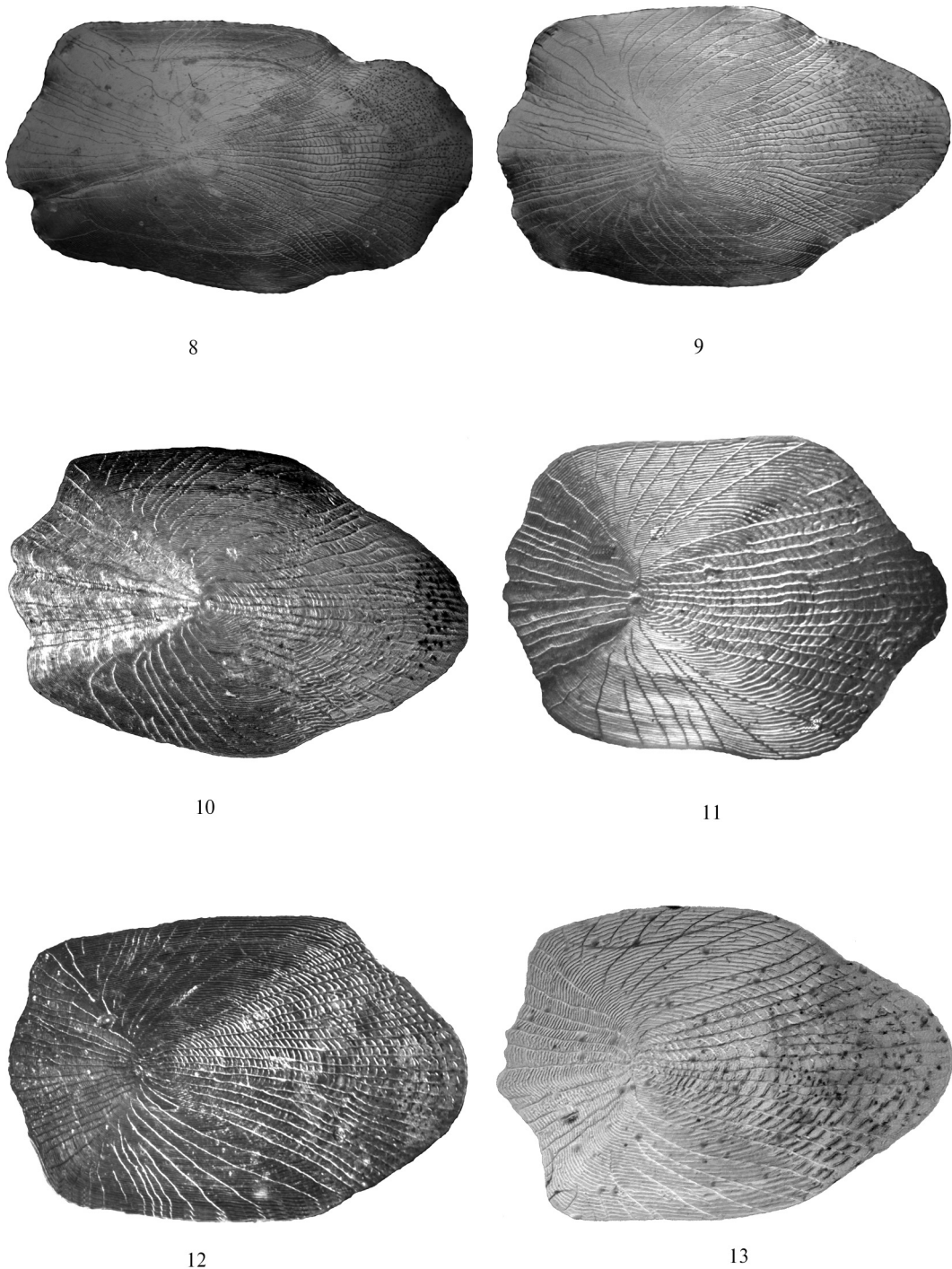


Рис. 8–13: 8 — Лускова пластинка статевозрілої особини *B. barbuis* з р. Дніпро, SI = 318 мм; 9 — Лускова пластинка статевозрілої особини *B. barbuis* з р. Дністер, SI = 289 мм; 10 — Лускова пластинка статевозрілої особини *B. barbuis* з р. Прут (бас. р. Дунай), SI = 283 мм; 11 — Лускова пластинка *B. tauricus* з р. Альма, SI = 195 мм; 12 — Лускова пластинка *B. escherichii* з р. Хоста, SI = 235 мм; 13 — Лускова пластинка *B. lacerta* з р. Кендаланчай (басейн р. Кура), SI = 122 мм.

Fig. 8–13: 8 — Scales of adult of *B. barbuis* from Dniipro River, SI = 318 mm; 9 — Scales of adult of *B. barbuis* from Dniester River, SI = 338 mm; 10 — Scales of adult *B. barbuis* from Prut River (Danube River basin), SI = 283 mm; 11 — Scales of *B. tauricus* from Alma River, SI = 195 mm; 12 — Scales of *B. escherichii* from Chosta River, SI = 235 mm; 13 — Scales of *B. lacerta* from Kendalanchai River (Kura River basin), SI = 122 mm.

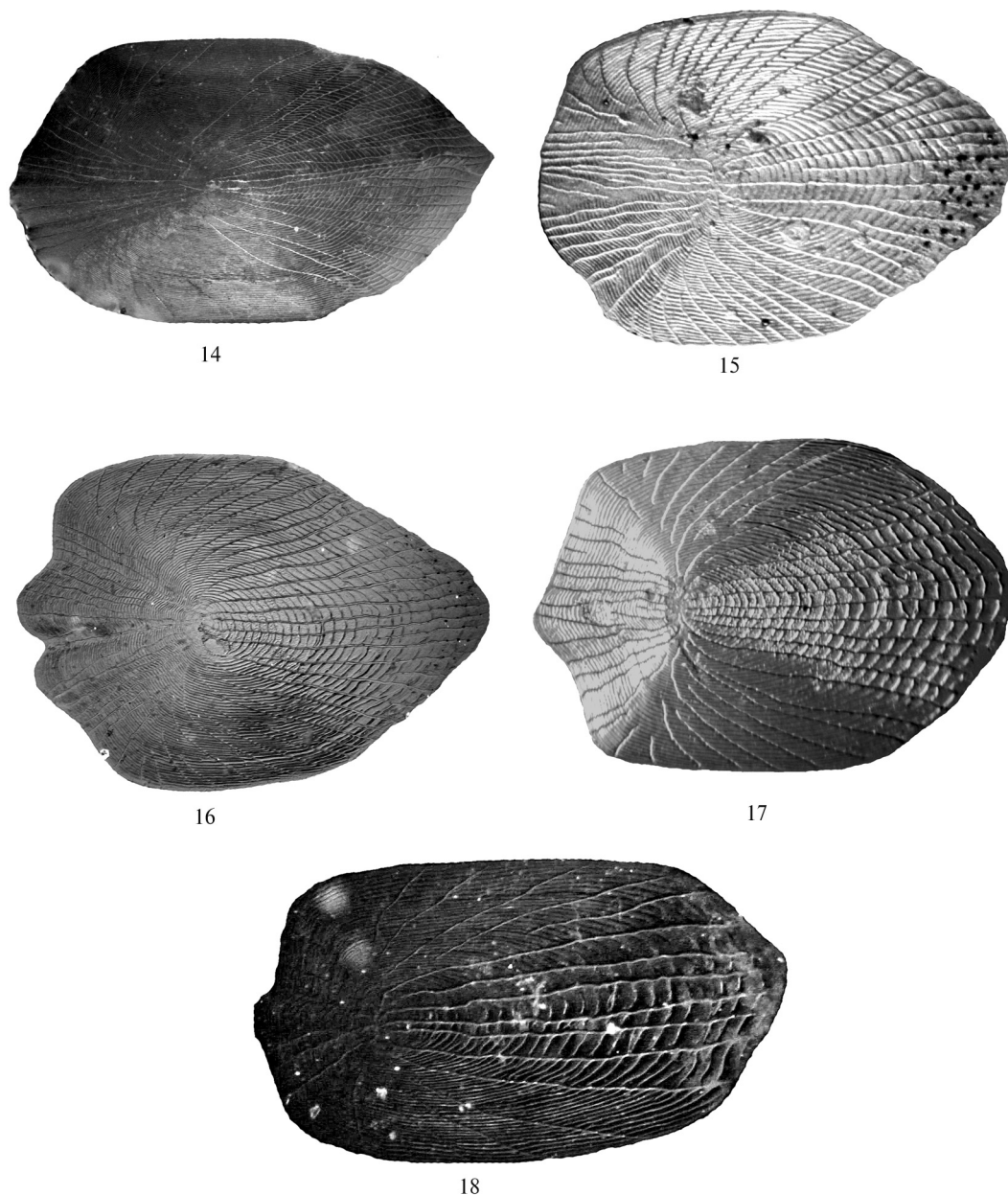


Рис. 14–18: 14 — Лускова пластинка *B. barbus* з пониззя р. Дунай, Sl = 226 мм; 15 — Лускова пластинка статевозрілої особини *B. petenyi* з р. Дністер, Sl = 163 мм; 16 — Лускова пластинка статевозрілої особини *B. walecki* з р. Дністер, Sl = 153 мм; 17 — Лускова пластинка статевозрілої особини *B. cyclolepis* з р. Струма (Болгарія) Sl = 132 мм; 18 — Лускова пластинка *B. mursa* р. Акрачай (басейн р. Кура), Sl = 181 мм.

Fig. 14–18: 14 — Scales of *B. barbus* from the Danube River mouth, Sl = 226 mm.; 15 — Scales of adult *B. petenyi* from Dniester River, Sl = 163 mm; 16 — Scales of adult *B. walecki* from Dniester River, Sl = 124 mm; 17 — Scales of adult *B. cyclolepis* from Struma River (Bulgaria) Sl = 132 mm; 18 — Scales of *B. mursa* from Akrachai River (Kura River basin), Sl = 181 mm.

Суттєвих відмінностей в особливостях розміщення склеритів неконцентричного типу 10 (рис. 1) на лускових пластинках представників підроду *Barbus* нами не виявлено. Виняток складає *B. b. barbus* з пониззя Дунаю (рис. 19, а), у якого стрії, що сполучають центр пластинки з постлатеральним кутом 7 (рис. 1), прямі і зібрані у три більш-менш оформлені пучки: центральний і два периферійних. У *B. barbus*

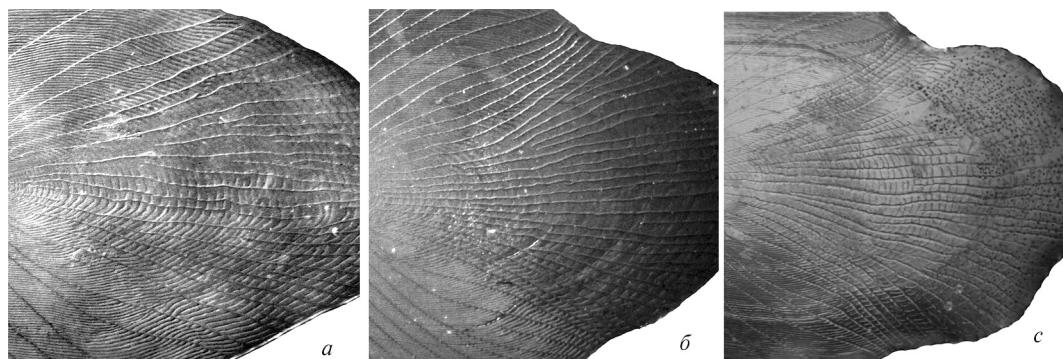


Рис. 19. Апікальна область лускових пластинок марени звичайної: *a* — з пониззя Дунаю (SI = 334 мм); *b* — Дністра (SI = 338 мм); *c* — Дніпра (SI = 318 мм).

Fig. 19. Apical fields of *B. barbus* scales from: *a* — lower Danube (SI = 334 mm), *b* — Dniester River (SI = 338 mm); *c* — Dniester River (SI = 318 mm).

з інших річкових басейнів території України (рис. 19, *b*, *c*), на відміну від особин з нижнього Дунаю, стрії, що сполучають нуклеус луски з постлатеральним кутом, мають дугоподібну форму і розміщуються рівномірно по всій апікальній площині.

Обговорення

Статевий диморфізм за ступенем прояву епітеліальних утворів у представників роду *Barbus*, на нашу думку, є одною з причин розбіжностей у результатах дослідників. Другою не менш важливою причиною є географічна мінливість за даною ознакою. На прикладі *B. barbus* з чотирьох річкових басейнів з території України нами показані (табл. 1) досить значні розбіжності в ступені прояву і будові епітеліальних утворів у межах даного виду. Аналогічна ситуація простежується і у *B. tauricus* та *B. escherichii*.

Проте не можна недооцінювати роль епітеліальних утворів і особливостей форми лускової пластинки та розміщення склеритів на ній в систематиці представників даного роду. Так вид *B. barbus*, поширений на території України, за особливостями морфології епітеліальних утворів можна розділити на дві групи. До першої відносимо популяції зосереджені в річках басейну Дунаю. Ці риби відрізняються добре розвиненими епітеліальними структурами, що представлені чіткими поздовжніми рядами на голові та чіткими епітеліальними гребенями на апікальному краю лусочок передньої дорсальної частини тулуба, причому кількість епітеліальних утворів на кожній лусковій пластинці з віком збільшується від одного, у молодих особин, до трьох і більше, у дорослих риб (SI = 195 мм і більше). Крім того, *B. b. barbus* з пониззя Дунаю чітко відрізняється ще й за формою лускової пластинки та особливостями розміщення склеритів неконцентричного типу. До другої групи можна віднести *B. b. barbus* з басейну Дністра, та *B. b. borysthenticus* з Південного Бугу і Дніпра. На голові цих риб епітеліальні гребені представлені лише дрібними крапками, а на лусках передньої дорсальної частини тулуба — одним тоненьким гребенем, проте по досягненні довжини тіла 300 мм і більше у окремих особин з'являється пара додаткових тоненьких гребенів на кожній лусочці.

Ці розбіжності, на нашу думку, є підтвердженням різного таксономічного статусу *B. b. barbus* з басейну Дунаю та *B. b. borysthenticus* з басейнів Дніпра і Південного Бугу (Мовчан, Смірнов, 1981). *B. b. barbus* з Дністра, на основі отриманих даних, ми також відносимо до другої групи — *B. b. borysthenticus*, хоча дана точка зору і не співпадає з традиційною (Мовчан, Смірнов, 1981). Загалом у цьому відношенні результати нашої роботи співзвучні з даними П. Банареску,

Н. Г. Богущької, Ю. В. Мовчана та А. І. Смірнова (Bănărescu et al., 2003), які за кількістю епітеліальних гребенів на лусках *B. b. barbuis* з Прута відрізняють від таких з Південного Бугу.

П. Банареску зі співавторами (Bănărescu et al., 2003) також вказують на відміни у формі склеритів на лусках *B. b. barbuis* з Прута і Південного Бугу. Зокрема у зонах росту лускової пластинки склерити *B. b. barbuis* з Прута мають аркоподібну форму, з нерівними проміжками між сусідніми склеритами, на відміну від *B. b. borysthenuis* з Південного Бугу, склерити яких в зонах росту рівні і строго паралельні (Bănărescu et al., 2003). Ці дані знайшли своє підтвердження і в результатах нашої роботи. Проте П. Банареску та інші дослідники оцінили отримані результати як недостатні для виділення *B. b. borysthenuis* з басейнів Дніпра і Південного Бугу в окремий таксон, а розглядаються як синонім *B. barbuis*.

При порівнянні форми і ступеня розвитку епітеліальних утворень, структурних особливостей лускової пластинки та форми останньої у *B. barbuis* з різних річкових басейнів з аналогічними утворами у *B. tauricus*, *B. escherichii* та *B. waleckii* легко помітити очевидний факт: між цими трьома видами за переліченими ознаками спостерігається менше відмін ніж між першою і другою групами *B. barbuis*, хоча останні розглядалися максимум як підвиди.

Пояснити природу епітеліальних структур ми поки що не можемо, проте, враховуючи отримані результати, схилиємося до думки про можливий взаємозв'язок їх з гідробіологічними умовами водойми (Бурдак, 1972, 1979).

Особливий інтерес являють собою епітеліальні структури *B. peteniy*, які для самок даного виду відзначені вперше. Звертає на себе увагу той факт, що епітеліальні структури у самок *B. peteniy* з річок Закарпатської обл. майже не виражені (є лише у 3,7% риб). В той час як у риб цього ж виду з басейну Дністра вони зустрічаються майже у половини самок (42,4%). Причому ці структури *B. peteniy* фактично аналогічні таким же утворам у *B. waleckii*, яка поширена в тих же місцях. Певна подібність між цими видами спостерігається і за формою лускової пластинки. Тож за рахунок цих ознак межа між *B. peteniy* і *B. waleckii* як окремими видами стає менш чіткою.

На даний момент нам невідомо, чи мають відношення епітеліальні утвори самок *B. peteniy* до нересту, чи присутні незалежно від пори року і фізіологічного стану особини.

За результатами порівняння 9 видів роду *Barbus*, що належать до двох підродів (*Barbus s. str.* та *Luciobarbus*) за формою лускової пластинки в межах підроду *Barbus s. str.* нами виділені дві основні групи: 1) *B. barbuis* — *B. lacerta* і 2) *B. peteniy* — *B. cyclolepis*. Підрід *Luciobarbus*, представлений у нашій роботі лише одним видом *B. (Luciobarbus) mursa*, який також можна віднести до окремої групи. Цікавим, на нашу думку, є той факт, що види, віднесені до тої чи іншої групи за формою лускової пластинки, також характеризуються і певною подібністю в ступені прояву та морфології епітеліальних утворів. Зокрема, представники першої групи підроду *Barbus s. l.* (*B. barbuis*, *B. tauricus*, *B. cubanicus*, *B. escherichii* і *B. lacerta*) характеризуються добре розвиненими епітеліальними утворами, представленими як на поверхні голови, так і на лусках дорсальної частини тулуба і лусковою пластинкою прямокутної форми. Представники другої групи (*B. peteniy*, *B. waleckii* і *B. cyclolepis*) того ж підроду відрізняються слабким розвитком епітеліальних утворів (у *B. peteniy* і *B. waleckii*), або їх повною відсутністю (*B. cyclolepis*) та лусковою пластинкою округлої або яйцеподібної форми. Цілком справедливим є виділення П. Берребі та К. Цигенополосом (Berrebi, Tsigenopoulos, 2003) на основі сукупності даних, у тому числі і біохімічних та генетичних досліджень в межах підроду *Barbus s. str.*, двох груп видів: 1) види помірної течії (fluvio-lacustrine group), куди формально потрапляють риби виділеної нами першої групи, і 2) типово реофільні види (rheophilic group) — друга виділена нами група.

У підсумку звернемо увагу на одну з найважливіших проблем систематики риб роду *Barbus* — відсутність чітких критеріїв оцінки таксономічних ознак. Зокрема це явище проілюстроване нами у випадку з *B. barbus*. Одні і ті ж самі ознаки в окремих випадках (Spodareva, Bogutskaya, 2003) використовуються в комбінації з іншими ознаками для присвоєння окремим таксонам видового статусу, а в інших випадках вважаються недостатніми навіть для присвоєння таксону підвидового статусу (Bănărescu et al., 2003). Це призводить до високого рівня суб'єктивності у висновках таксономістів і робить систематику більш заплутаною і складною.

На основі отриманих даних нами розроблено короткий визначник видів роду, який наочно демонструє можливості використання аналізованих ознак в систематиці риб даного роду.

Талиця для визначення видів роду *Barbus*

Key to species of the genus *Barbus*

- 1 (2). Лускова пластинка сильно витягнута в довжину (ширина лускової пластинки складає близько 50% її довжини), виступаюча частина апікальної області ab (рис. 1) складає близько 20% загальної довжини апікальної області ob). Підрид *Luciobarbus B. (Luciobarbus) mursa*.
- 2 (1). Лускова пластинка не витягнута в довжину, її форма ближча до квадратної, виступаюча частина апікальної області ab (рис. 1) становить 30–60% загальної довжини апікальної області ob). Підрид *Barbus s. str.*
- 3 (8). Епітеліальні утвори як правило відсутні, рідше представлені дрібними крапинками на лусках передньої дорсальної частини тулуба (у самців можуть розвиватися епітеліальні утвори у формі дрібних «бородавок» (перлинний висип) в період нересту). Лускова пластинка незалежно від розміру риби має округлу чи яйцеподібну форму. Група реофільних видів (rheophilic group)
- 4 (5). Лускова пластинка округлої форми, епітеліальні утвори відсутні. Річки басейнів Егейського та Чорного морів. *B. cyclolepis*
- 5 (4). Лускова пластинка яйцеподібної форми
- 6 (7). Епітеліальні утвори як правило відсутні (у самок на лусках передньої дорсальної частини тулуба інколи спостерігаються дрібні крапинки (1–3 на кожній лусковій пластинці), у самців у період нересту розвиваються епітеліальні утвори у формі дрібних «бородавок» (перлинний висип)). Басейни річок Дунай, Дністер і Вісла. *B. peteniy*
- 7 (6). На лусках передньої дорсальної частини тулуба спостерігаються чіткі проте дрібні крапинки по одній на вільній частині апікального краю кожної лускової пластинки. Басейни річок Дністер і Вісла. *B. waleckii*
- 8 (3). На поверхні голови, зябрових кришках і лусках дорсальної частини тулуба добре розвинені епітеліальні утвори, що представлені чіткими гребенями і (або) точками. У молодих статево незрілих особин лускова пластинка має овальну форму. У дорослих риб остання набуває прямокутної форми з видовженим апікальним краєм. Група видів помірної течії (fluvio-lacustrine group)
- 9 (14). Виступаюча частина апікальної області ab (рис. 1) становить близько 30–35% загальної довжини апікальної області ob
- 10 (13). Виїмка в зоні постлатерального кута зовсім відсутня. Латеральні сторони паралельні або розширюються ближче до апікального краю лускової пластинки. Всі чотири кути добре виражені, за рахунок чого луска має чітку чотирикутну (квадратну або прямокутну) форму.
- 11 (12). На вільній частині апікального краю кожної лускової пластинки, розміщеної на лусках передньої дорсальної частини тулуба, чітка епітеліальна крапинка. Інколи епітеліальні утвори або зовсім відсутні, або — у формі невеличкого гребеня (характерні для окремих екземплярів з басейну р. Чорна). Річки Кримського п-ова. *B. tauricus*
- 12 (11). На кожній лусковій пластинці передньої дорсальної частини тулуба невеликий епітеліальний гребінь, на голові — епітеліальні утвори у формі крапинок (в окремих особин епітеліальні утвори можуть бути повністю або частково відсутні). Басейн р. Кубань. *B. cubanicus*
Річки бас. Азовського моря на південь від Кубані. *B. escherichii*
- 13 (10). У зоні постлатерального кута помітна більш-менш розвинена виїмка. Латеральні сторони паралельні або звужуються ближче до апікального краю пластинки. Апікальні кути розвинені дещо гірше ніж базальні, за рахунок чого форма луски ближча до яйцеподібної ніж до чотирикутної. *B. lacerta*
- 14 (9). Частина апікальної області ab (рис. 1), що виступає, становить близько 45–60% загальної довжини апікальної області ob. *B. barbus*
- 15 (16). Епітеліальні гребені на поверхні голови, зябрових кришках та лусках передньої дорсальної частини тулуба представлені чіткими поздовжніми рядами. У молодих риб (довжиною менше

- 195 мм) на кожній лусковій пластинці є один епітеліальний гребінь. У дорослих їхня кількість збільшується до трьох і більше. Склерити в зонах росту мають аркоподібну форму з нерівними проміжками. *B. b. barbatus*
- 16 (15). Епітеліальні гребені на голові представлені дрібними точками, а на лусках передньої дорсальної частини тулуба — одним тоненьким гребенем, по досягненні довжини тіла 300 мм і більше у окремих особин з'являється пара додаткових тоненьких гребенів на кожній лусочці. Склерити в зонах росту рівні і строго паралельні. *B. b. borysthenticus*

Висновки

1. Епітеліальні структури на лусках та поверхні голови характерні для таких видів риб роду *Barbus* s. str.: *B. barbatus*, *B. tauricus*, *B. kubanicus*, *B. escherichii*, *B. waleckii*, *B. petenyi*, *B. lacerta*, і *B. (Luciobarbus) mursa*; для трьох останніх видів дані структури були описані нами вперше. З'являються епітеліальні утвори в молодому віці (задовго до настання статевої зрілості) і присутні незалежно від фізіологічного стану риби і пори року.

2. Наявність і ступінь розвитку епітеліальних структур у *B. barbatus* і *B. tauricus* носить характер статевого диморфізму: у більшості самок (56,7; 60,0 і 88,9% самок *B. barbatus* з Дніпра, Дністра і басейну Тиси відповідно, та 73,9 і 72,0% самок *B. tauricus* з річок Бельбек і Кача відповідно) епітеліальні утвори розвинені однаково добре як на шкірі голови, так і на лусках дорсальної частини тулуба. Натомість у більшості самців (41,3 і 47,1% самців *B. barbatus* з Дніпра і Дністра відповідно та по 50% з річок Бельбек і Кача) епітеліальні структури представлені окремими утворами у вигляді крапинок лише на лусках дорсальної частини тулуба, а в окремих екземплярів відсутні взагалі.

3. За наявністю і ступенем розвитку епітеліальних структур у представників роду *Barbus* виражена мінливість, природа якої потребує подальших досліджень.

4. Особливості будови епітеліальних структур, форма лускової пластинки та особливості розміщення радіалій на ній можуть використовуватись в систематиці риб даного роду як повноцінні таксономічні ознаки, про що свідчить короткий визначник видів, що передде висновкам.

Берг Л. С. Фауна России. Рыбы. Ostariophysi. — СПб. : Изд-во Имп. Акад. Наук, 1914. — Вып. 3. — С. 337–704.

Берг Л. С. Пресноводные рыбы СССР и сопредельных стран. — 4-е изд.— Москва ; Ленинград : Изд-во Акад. наук СССР, 1949. — Ч. 2. — С. 469–925.

Богуцкая Н. Г., Насека А. М. О Восстановлении видового статуса описанных Л. С. Бергом корейского пескаря и кубанского усача (Pisces: Cyprinidae): Академику Л. С. Бергу — 125 лет : Сб. науч. статей. — Бендеры, 2001. — С. 54–58.

Богуцкая Н. Г., Мовчан Ю. В., Фрайхоф Й. Находки усача Валецкого, *Barbus waleckii* (Cyprinidae), в Украине с краткими замечаниями о видах рода, *Barbus*, распространенных в бассейнах Днестра и Вислы // Вестн. зоологии. — 2004. — 38 (2). — С. 87–92.

Бурдак В. Д. О гидродинамической функции циклоидной чешуи рыб // Зоол. журн. — 1972. — 51 (7). — С. 1086–1089.

Бурдак В. Д. Функциональная морфология чешуйного покрова рыб. — Киев : Наук. думка, 1979. — 163 с.

Мовчан Ю. В., Манило Л. Г., Смирнов А. И., Щербуха А. Я. Круглоротые и рыбы : Каталог коллекций зоологического музея ННПМ НАН Украины. — Киев, 2003. — 241 с.

Мовчан Ю. В., Смирнов А. И. Рыбы. — К. : Наук. думка, 1981. — 425 с. — (Фауна України ; Т. 8, вип. 2, ч. 1).

Романь А. М. Деякі особливості прояву статевого диморфізму у марени звичайної *Barbus barbatus* (Pisces: Cyprinidae) з басейну р. Тиси // Зб. пр. Зоол. музею. — 2009. — 40. — С. 9–18.

Bănărescu P. M., Bogutskaya N. G. *Barbus* Cuvier, 1816 // The Freshwater Fishes of Europe, vol 5/II, Cyprinidae 2/II (*Barbus*) / Eds P. M. Bănărescu, N. G. Bogutskaya. — Wiebelsheim : AULA-Verlag, 2003. — P. 1–10.

Bănărescu P. M., Bogutskaya N. G., Movchan Yu. V., Smirnov A. I. *Barbus barbatus* // The Freshwater Fishes of Europe, vol 5/II, Cyprinidae 2/II (*Barbus*) / Eds P. M. Bănărescu, N. G. Bogutskaya. — Wiebelsheim : AULA-Verlag, 2003. — P. 43–98.

- Batts B. S.* Lepidology of the adult Pleuronectiform fishes of Puget Sound, Washington // *Copeia*. — 1964. — N 4. — P. 666–673.
- Berrebi P., Tsigenopoulos C. S.* Phylogenetic organization of the genus *Barbus* sensu stricto: a review based on data obtained using molecular markers // *The Freshwater Fishes of Europe*, vol. 5/II, Cyprinidae 2/II (*Barbus*) / Eds P. M. Bănărescu, N. G. Bogutskaya. — Wiebelsheim : AULA-Verlag, 2003. — P. 11–22.
- Bogutskaya N. G., Smirnov A. I., Movchan Yu. V.* *Barbus tauricus* // *The Freshwater Fishes of Europe*, vol 5/II, Cyprinidae 2/II (*Barbus*) / Eds P. M. Bănărescu, N. G. Bogutskaya. — Wiebelsheim : AULA-Verlag, 2003. — P. 397–420.
- Doadrio I.* Phylogenetic relationships and classification of western palaeartic species of the genus *Barbus* (Osteichthyes, Cyprinidae) // *Aquat. Living Resour.* — 1990. — 3. — P. 265–282.
- Heckel J., Kner R.* Die Süßwasserfische der Österreichischen Monarchie. — Leipzig : Verlag von wilhelm engelmann, 1858. — 388 S.
- Rolik H.* Studia nad gatunkami rodzaju *Barbus* Cuvier, 1817 dorzecza Sanu i Wisloki (Pisces, Cyprinidae) // *Ann. zool.* — 1971. — 23 (18). — P. 257–330.
- Spodareva V. V., Bogutskaya N. G.* Re-description of *Barbus kubanicus* Berg, 1913 (Pisces: Cyprinidae) an endemic species from River Kuban // *Proc. — Zool. Inst. Russ. Acad. Sci.* — 2003. — 299. — P. 155–166.