

А.М. Прокофьев

**МОРФОЛОГИЯ, СИСТЕМАТИКА
И ПРОИСХОЖДЕНИЕ
усатых гольцов рода *Orthrias*
(Teleostei: Balitoridae: Nemacheilinae)**



РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова

Программа фундаментальных исследований Президиума РАН
«Биоразнообразие и динамика генофондов»

А.М. Прокофьев

**Морфология, систематика
и происхождение усатых гольцов
рода *Orthrias*
(Teleostei: Balitoridae: Nemacheilinae)**

Ответственный редактор: чл.-корр. РАН Ю.Ю. Дгебуадзе

Товарищество научных изданий КМК

Москва ❖ 2007

УДК 597.5
ББК (Е) 28.693.32
П 805

А.М. Прокофьев. Морфология, систематика и происхождение усатых гольцов рода *Orthrias* (Teleostei: Balitoridae: Nemacheilinae). М.: Т-во научных изданий КМК. 2007. 110 с.

В книге дан обзор усатых гольцов рода *Orthrias*, распространенных в водоемах Европы и северной Азии, приведены диагноз рода, подробное описание шести входящих в него видов, два из которых (*O. potaninorum* и *O. sawadai*) описаны как новые; дана определительная таблица. Переднеазиатские виды, ранее относимые к этому роду, выделены в род *Oxynoemacheilus*, не имеющий близких родственных связей с *Orthrias*. Плохо известный вид *O. merga* из Восточного Предкавказья, возможно, также принадлежит к *Oxynoemacheilus*. Наиболее близкими родами к *Orthrias* s. str. считаются нагорноазиатские *Triplophysa* и *Hedinichthys*. Обсуждается происхождение и историческое развитие рода *Orthrias*. Для зоологов, ихтиологов, работников рыбохозяйственных учреждений, зоогеографов и специалистов по охране природы.

Таблиц 2; рисунков 30; библиогр. 149 назв.

A.M. Prokofiev. Morphology, systematics and origin of the stone loach genus *Orthrias* (Teleostei: Balitoridae: Nemacheilinae). М.: KMK Scientific Press. 2007. 110 p.

In the book the review of the stone loach genus *Orthrias*, widespread in the waterbodies of Europe and northern Asia is given, including the diagnosis of the genus, detailed descriptions of its six species, two of which (*O. potaninorum* and *O. sawadai*) are described as new; the key of species is given. The Near East species formerly referred to this genus are allocated in the separate genus *Oxynoemacheilus* which is not having close relationships *Orthrias*. The poorly known species *O. merga* from the East Ciscaucasia probably also belongs to *Oxynoemacheilus*. The High Asian genera *Triplophysa* and *Hedinichthys* are considered as most closely related for *Orthrias* s. str. The origin and history of the genus *Orthrias* is discussed. For zoologists, ichthyologists, workers in fish facilities, zoogeographers and specialists of nature protector.

Рецензенты: д.б.н. А.С. Голубцов
д.б.н. Е.К. Сычевская

Монография подготовлена при поддержке Программы фундаментальных исследований Президиума РАН «Биоразнообразие и динамика генофондов»

Предисловие

Настоящая монография посвящена усатым гольцам рода *Orthrias* — одной из интереснейших групп балиторных рыб, виды которой широко распространены в пресных водах Европы и Азии. Небольшие размеры, отдаленность и труднодоступность местообитаний многих популяций, низкая хозяйственная ценность (видимо, лишь в некоторых районах Китая, Японии и Кореи население использует этих рыб в пищу), вероятно, были причинами того, что усатые гольцы долгое время оставались сравнительно слабоизученной группой. Недостаточные знания морфологии этих рыб приводили, в частности, к ошибкам и путанице при описании биоразнообразия и в зоогеографических построениях для отдельных регионов. При этом многие исследователи неоднократно отмечали исключительно большую морфологическую изменчивость усатых гольцов.

Так, в конце 1970-х гг. при проведении инвентаризации ихтиофауны Монголии нам пришлось столкнуться с одной стороны со значительной групповой морфологической изменчивостью усатых гольцов, населяющих реки и озера трех изолированных водных бассейнов (Северного Ледовитого и Тихого океанов и Центрально-азиатского бессточного) и относимых к полиморфному виду, именуемому в то время *Nemacheilus barbatus*, а с другой, с определениями исследователями рыб некоторых популяций в качестве других ранее описанных видов гольцов из отдаленных районов. Было очевидно, что данная группа требует тщательного изучения.

Настоящее издание весьма актуально и является результатом десятилетних работ автора с коллекциями зоологических музеев и материалами, собранными из многих, часто труднодоступных районов Евразии. Обобщение обширных морфологических данных и литературного материала позволили в значительной степени заполнить пробел в знаниях по систематике и филогении гольцов.

Монографическое описание усатых гольцов выполнено в не самый простой период развития ихтиологии. Систематика рыб переживает сейчас очередной «период дробления», заключающийся в описании множества новых видов. Кроме того, растет число публикаций, в которых делаются номенклатурные изменения (операции с названиями таксонов), приводящие к частому переименованию видов и родов. На наш взгляд, чрезмерное увлечение и тем и другим уже принесло большой вред ихтиологии.

К сожалению, многие публикации по дроблению, поднятию статуса таксонов и переименованию делаются на основе не подкрепленного материалом «мнения авторов» и не основаны на результатах работы с самим исследуемым объектом — рыбой. Настоящее издание выгодно отличается от подобных публикаций. Можно не соглашаться с какими-то решениями автора, но читателю понятно, на чем эти решения базируются, так как кроме подробных описаний монография содержит большое количество оригинальных рисунков объектов исследования.

Наблюдающаяся последнее время интенсификация работ по описанию биоразнообразия во многих странах мира помимо всего прочего, выявила слабые места в наших знаниях и умении относить обнаруженных в природе организмов к определенным таксонам. Данная публикация в значительной степени устраняет такие слабые места и вооружает исследователей набором признаков, по которым можно проводить идентификацию рыб рассматриваемой группы.

Нет никаких сомнений, что монография А.М. Прокофьева «Морфология, систематика и происхождение усатых гольцов рода *Orthrias* (Teleostei: Balitoridae: Nemacheilinae)», обобщающая результаты многолетних скрупулезных исследований, станет серьезным вкладом в развитии филогении и систематики рыб.

член-корреспондент РАН Ю.Ю. Дзебуадзе

Введение

Усатые гольцы рода *Orthrias* Jordan et Fowler, 1903 (sensu Прокофьев, 2003) распространены на огромной территории от рр. Дуэро и Эбро в Испании (Doadrio, 1986; Gonzales et al., 1989; Doadrio et al., 1991) через всю Европу, исключая южную и среднюю Италию, Грецию (кроме бассейна р. Вардар), север Шотландии, Норвегию и большинство водоемов бассейна Северного Ледовитого океана (кроме бассейнов верхнего и среднего течения рек Северная Двина и Печора), на юг до Северного Кавказа (водоемы бассейнов Северного, Средиземного, Черного и северной части Каспийского морей) и далее на восток до Колымы, Сахалина, Северо-Восточного Китая, Кореи и Японии (о-ва Хоккайдо и Хонсю) (бассейны Северного Ледовитого и Тихого океанов на юг до Желтого моря); есть на Шантарских островах (Охотское море) (Линдберг, Дулькейт, 1929); встречаются также во многих бессточных бассейнах Центральной Азии (Монголия и Северный Китай) (Heckel, Kner, 1858; Берг, 1916; 1949; Mori, 1928; 1930; Nichols, 1943; Новиков, 1966; Ключарева, 1967; Blanc et al., 1971; Кириллов, 1972; Wheeler, 1969; Ladiges, Vogt, 1979; Myller, 1983; Баасанжав и др., 1983; Goto, 1987; Zhu, 1989; Doadrio et al., 1991; Васильева, 1998; Сафронов, Никифоров, 2003 и мн. другие); случайно интродуцированы на Камчатку (Шейко, Федоров, 2000; Токранов, 2001). Столь протяженный ареал способствует исключительной морфологической изменчивости этих гольцов, отмечаемой большинством изучавших его авторов (Меньшиков, 1938; Берг, 1949; Bacescu-Mester, 1967; Holiik, Pivniika, 1969; Oliva, Chitravadivelu, 1974; Баасанжав и др., 1983; Коваи, 1987 и др.), причем отмечено, что высокий уровень изменчивости наблюдается не только у рыб из разных бассейнов, но и у рыб из различных водоемов в пределах одного бассейна (Берг, 1949; Баасанжав и др., 1983). Из-за этих факторов таксономический состав рода *Orthrias* остается дискуссионным. Описано множество номинальных таксонов, реальность отличий между которыми вызывает сомнения. Наиболее вероятным считается существование трех подвидов в составе одного полиморфного вида — *O. barbatulus* (Oliva, Chitravadivelu, 1974): *O. b. barbatulus* в Европейской части ареала, *O. b. sturanyi* (Steindachner, 1892) в Орхидском озере (Балканы) и *O. b. toni* (Dybowski, 1869) в Сибири и на Дальнем Востоке. Последнему из них в настоящее время, как правило, придается статус самостоятельного вида (Bănărescu, Nalbant, 1966a; Bănărescu et al., 1982; Eschmeyer, 1998; Васильева, 1998; Sideleva, 2001 и др.), что, однако, никогда не было убедительно обосновано. Ряд номинальных таксонов был описан из Западной Европы (*Cobitis barbatula parisiensis* De la Pylaie, 1835; *C. b. pictava* De la Pylaie, 1835; *C. b. pironae* Nardo, 1866; *Noemacheilus barbatulus* var. *anglicana* Bacescu-Mester, 1967; *N. b.* var. *blackiana* Bacescu-Mester, 1967; *N. b.* var. *hispanica* Bacescu-Mester, 1967¹; *N. b. quignardi* Bacescu-Mester, 1967), р. Вардар (*N. b. vardarensis* Karaman, 1928),

¹ Инфраподвидовые названия Быческу-Местера не являются валидными (МКЗН, ст. 45.5).

Крыма (*N. b. var. taurica* Kessler, 1877) и Северного Кавказа (*N. b. caucasicus* Berg, 1899). Что представляют из себя таксоны, описанные в XIX в., совершенно неясно; в самостоятельности кавказского подвида сомневался уже сам Берг (1949), считая его возможным синонимом *O. merga* (Krynicky, 1840), отличия которого от *O. barbatulus* также неясны. С другой стороны, Коваи (Коваи, 1987) признает самостоятельность подвидов *sturanyi*, *vardarensis* и *quignardi* (последний, по мнению Оливы и Читравадивелу, является «голодающей» формой (starvation morpha) усатого гольца, подобной морфе *humilis* у карася), а другие авторы (Берг, 1949; Ladiges, Vogt, 1979) — валидность подвидов *sturanyi* и *vardarensis*. Под названием *Nemacheilus barbatulus erythrinus* Berg, 1933 была описана ксанторическая форма европейского гольца. Поскольку большинство авторов, обсуждавших систематику европейского усатого гольца, не сравнивали представителей этого вида из всех частей ареала, вопрос о валидности всех вышеперечисленных форм, на наш взгляд, остается открытым.

Многочисленные подвиды усатого гольца, описанные из азиатской части ареала, обычно сводятся в синонимию к одному очень полиморфному виду или подвиду — сибирскому гольцу (*Orthrias toni*) (Берг, 1949; Баасанжав и др., 1983; Zhu, 1989; Васильева, 1998 и др.). Следует отметить, что видовой статус сибирского гольца всегда отвергался авторами, проводившими сравнительный анализ европейских и азиатских популяций (Берг, 1906; 1949; Oliva, Chitradivellu, 1974; Коваи, 1987; Митрофанов, 1989; Zhu, 1989; 1992; Прокофьев, 2003), а единственным бесспорным «диагностическим» критерием этого вида является поимка гольца по ту или другую сторону Уральских гор. Номинальные виды *Nemacheilus pechiliensis* Fowler, 1899 (Ляохэ), *Orthrias oreas* Jordan et Fowler, 1903 (Япония), *Nemachilus compressirostris* Warpachowski, 1897 («озеро в Северо-Западной Монголии») и *N. sibiricus* Grazianow, 1907 (Бийск, р. Обь; nomen nudum) общепризнанно считаются синонимами *O. toni* (Берг, 1949; Баасанжав и др., 1983; Zhu, 1989; Васильева, 1998 и др.), хотя японская форма рассматривалась и в качестве подвида *Barbatula toni oreas* (Kobayashi, Moriyama, 1957). *N. pechiliensis* впоследствии самим Фаулером (Fowler, 1924) был сведен в синонимы *N. toni*, причем автор отметил, что тип уже в то время находился в плохом состоянии. Статус *Nemacheilus nudus* Bleeker, 1864, *Barbatula toni fowleri* Nichols, 1925, *B. t. posteroventralis* Nichols, 1925 (иногда неправильно называемый «postventralis») и *B. t. kirinensis* Tchang, 1932 является предметом дискуссии. Ван-И-Кан (1958) считал *B. fowleri* и *B. posteroventralis* валидными видами; Савада (Sawada, 1982) признавал валидным видом *Nemacheilus posteroventralis*, это название упоминалось (уже в составе рода *Triplophysa*) Бэнэреску и Налбантом (Bănărescu, Nalbant, 1975; 1995)². *Nemacheilus nudus*, по мнению Чжу (Zhu, 1989; 1992; 1995), явля-

² Рисунок типа (Nichols, 1943, fig. 115) позволяет предположить, что этот вид близок к *Triplophysa dalaica* или к *T. kungessana* и *T. orientalis*. Чжу (Zhu, 1989) рассматривает его как младший синоним *T. dalaica*.

ется старшим синонимом *Cobitis toni*. На наш взгляд, в Китае, вероятно, имеется один или несколько близких к усатому гольцу видов (см. далее), к некоторым из которых, возможно, применимо одно из вышеупомянутых названий.

Описанный из бассейна Оби *Nemacheilus barbatulus tomianus* Ruzsky, 1920 рассматривался Бергом (1949), как «infrasubspecies» подвида *toni* с вырезанным хвостовым плавником. С этим «infrasubspecies» Берг (1949, с. 871) отождествлял *Barbatula cuneicephalus* Shaw et Tchang, 1931, описанную из окрестностей Пекина, хотя отмечал, что описание последней «недостаточно для точного определения». Подвид из озера Маркаколь в бассейне Иртыша *Nemacheilus barbatulus markakulensis* Menshikov, 1938 считался Бергом (1949) особой формой («natio») сибирского гольца, а Митрофановым (1989) — валидным подвигом, наряду с *N. b. barbatulus* и *N. b. toni*. Озерные гольцы из бассейна р. Ий-Хем (система Енисея) были указаны Гундризером (1975) под невалидным названием «*Nemacheilus barabatulus morpho tigris*». Два новых вида, несомненно, близких к *O. barbatulus*-complex, были описаны сравнительно недавно из бассейна р. Кобдо в Туве и Монголии (*Nemacheilus cobdonensis* Gundriser, 1973) и р. Келянхэ (Kelanghe) в Синьцзяне (Китай) (*Barbatula altayensis* Zhu, 1992) (Гундризер, 1973; 1975; Zhu, 1992). Описание первого крайне поверхностно и, по-видимому, содержит многочисленные ошибки; второй, судя по первоописанию, является валидным видом.

Как видно из приведенного обзора, внутривидовая систематика гольцов рода *Orthrias* совершенно не разработана. Отличия усатых гольцов из азиатской части ареала, в настоящее время практически общепринято относимых к особому виду — сибирскому гольцу (*O. toni*), и из европейской части ареала (типичный *O. barbatulus*) весьма незначительны (Берг, 1949; Oliva, Chitradivelu, 1974; Коваи, 1987; Zhu, 1989; Прокофьев, 2003 и др.), а изменчивость популяций из различных водоемов, прежде всего азиатской части ареала, как следует из нашего анализа (Prokofiev, 2002a; Прокофьев, 2003) и других опубликованных данных (Nichols, 1925; Vacescu-Mester, 1967; Holiik, Pivniika, 1969; Oliva, Chitradivelu, 1974; Баасанжав и др., 1983; Коваи, 1987; Zhu, 1989; Рогатных, Кузицин, 1992), требует уточнения диагностической значимости критериев, использовавшихся ранее для разграничения этих форм в качестве особых подвигов или видов (Берг, 1906; 1916; 1949; Oliva, Chitradivelu, 1974; Коваи, 1987; Zhu, 1989). Обширный ареал и исключительная морфологическая изменчивость в сочетании с весьма слабой изученностью усатых гольцов из различных частей ареала привели к описанию большого числа номинальных таксонов, статус которых, из-за неполноты первоописаний, в настоящее время совершенно неясен. При этом, уточнение таксономической структуры *O. barbatulus*-complex и характера изменчивости признаков в пределах этого видового комплекса имеет большое значение для дальнейшей разработки систематики подсемейства *Nemacheilinae* в целом, поскольку он уникален среди гольцов по своему громад-

ному ареалу и исключительной, причем слабо скоррелированной с географическим распространением изменчивости.

Предварительные результаты настоящего исследования, содержащие краткие описания двух новых видов (*O. golubtsovi* и *O. dgebuadzei*), обсуждение статуса *N. cobdonensis* и *O. toni*, и ревизованный диагноз *O. barbatulus*, были опубликованы нами ранее (Prokofiev, 2002a; Прокофьев, 2003). Настоящая работа посвящена детальному морфологическому (включая остеологию) анализу ранее известных видов, обсуждению внутривидовой изменчивости *O. barbatulus* и описанию еще двух новых видов (*O. sawadai* и *O. potaninorum* spp. n.) с периферии ареала рода.

Материал и методы

Список изученного материала по каждому виду приведен в видовых описаниях. При указании материала использованы следующие сокращения учреждений, в которых хранятся изученные коллекции: ЗИН — Зоологический институт РАН (г. Санкт-Петербург), ЗМ МГУ — Зоологический музей Московского Государственного Университета, ИПЭЭ — Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН (г. Москва). Изучались фиксированные экземпляры и приготовленные из них тотальные остеологические препараты, а также рентгенограммы в различных позициях. Фиксированные в 70% этаноле или 3–4% формалине рыбы и свежий материал изучались под бинокляром или лупой. Для выявления строения каналов сейсмодатированной системы использовался метод, описанный в работе Пипояна (1998), у части рыб каналы прокрашивались по методике Якубовского (1970), а у наиболее крупных, у типовых и у единичных в коллекции экземпляров — без прокрашивания, после непродолжительной подсушки кожных покровов. Для изучения особенностей чешуйного покрова кожные покровы отдельных экземпляров прокрашивались ализарином. Для выявления деталей строения жаберного аппарата и поверхностно лежащих костей в ряде случаев использовалась частичная препаровка с помощью медицинских игл, ножниц и скальпелей небольшого размера (с последующей окраской отдельных элементов или без таковой). Тотальные остеологические препараты готовились по традиционной методике (Якубовский, 1970) с некоторой ее модификацией — мацерирующий раствор (5–10% КОН или NaOH) непосредственно смешивался с 3–4% водным раствором перекиси водорода, что позволяло добиваться быстрого (в течение 1,5–2 часов) обесцвечивания и существенно сократить сроки мацерации. Остеология некоторых единичных в коллекциях видов исследована только по рентгенограммам в различных проекциях. Рисунки выполнены при помощи *camera lucida*.

Подсчет числа ветвистых лучей спинного и анального плавников дублировался подсчетом числа несущих их птеригофоров (по рентгенограммам и препаратам); подсчет числа неветвистых лучей в этих плавниках (самые передние из которых иногда сильно редуцированы и скрыты в коже) и числа лучей в хвостовом плавнике также дублировался по рентгенограммам и препаратам. Последний, как правило, раздвоенный до основания луч в спинном и анальном плавниках (рис. 1а) подсчитывался как один (в описаниях гольцов он иногда указывается как $1\frac{1}{2}$; при описании карповых рыб нередко считается за два). При указании общего числа позвонков и числа преддорсальных позвонков первым дается число позвонков Веберова аппарата, затем — число последующих позвонков, включая уростиль. Остеологическая терминология соответствует общепринятой (Sawada, 1982; Prokofiev, 2002b; 2004a; Прокофьев, 2004; 2005). Промеры выполнены по общепринятой методике (Hubbs, Lagler, 1958). В случае повреж-

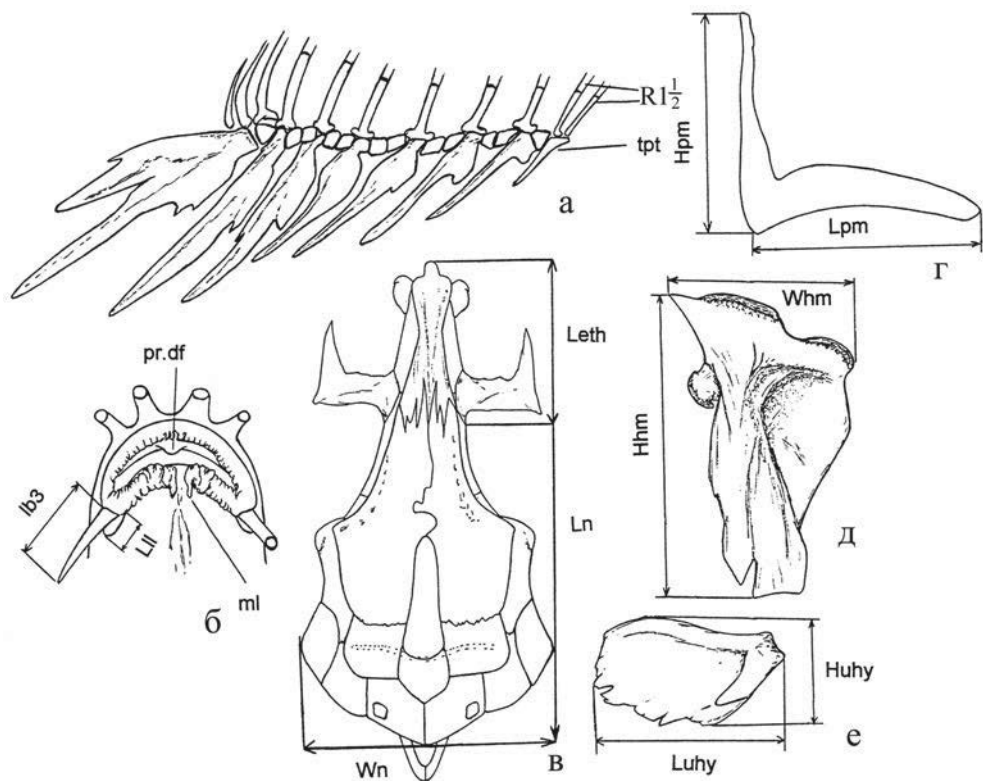


Рис. 1. Некоторые детали строения и измерения *Nemacheilinae* (на примере *Orthrias barbatulus toni*): а — скелет спинного плавника; б — строение рта; в — нейрокраний; г — premaxillare; д — hyomandibulare; е — urohyale.

дения, значительной искривленности или помятости рыб некоторые измерения, точность которых была невозможна (например, длина, высота плавников, наибольшая высота/длина тела), по возможности, исключались. Схемы измерения пропорций нейрокrania, отдельных костей черепа и латеральных долей нижней губы приведены на рис. 1б–е.

В тексте использованы следующие сокращения признаков: D, A, P, V, C — соответственно спинной, анальный, грудной, брюшной и хвостовой плавники и число лучей в них; vert. — число позвонков. Для измерений использованы следующие сокращения: lc — длина головы; H и h — соответственно наибольшая и наименьшая высота тела; w — максимальная ширина тела; lcr — длина хвостового стебля; aD, aV, aA, PV и VA — соответственно преддорсальное, превентральное, преанальное, пектовентральное и вентроанальное расстояния; IP и IV — длина грудных и брюшных плавников; IDb и lAb — длина основания спинного и анального плавников, соответственно; hD и hA — высота спинного и анального плавников; lClat и lCmed соответственно длина наибольшего и

наименьшего из главных лучей хвостового плавника; ао — длина рыла; оо — горизонтальный диаметр глаза; io — ширина межглазничного промежутка; lb1, lb2 и lb3 — соответственно длина 1-й, 2-й и 3-й пар усиков.

В рисунках использованы следующие условные обозначения: apl — autopalatinum; art — articulare; bb — basibranchiale; bo — basioccipitale; crb — ceratobranchiale; chy — ceratohyale; cio — инфраорбитальный сенсорный канал; cl — cleithrum; cLL — туловищный канал боковой линии; cm — coronomeckelian; cor — coracoideum; cpc — задние отростки костной капсулы (cornua posteriorum); cpm — преоперкуло-мандибулярный сенсорный канал; cso — супраорбитальный сенсорный канал; cst — супратемпоральная комиссура; den — dentale; dhy — дорсальное hypohyale; eb — epibranchiale; ect — ectopterygoideum; ehy — epihyale; end — endopterygoideum; epo — epioticum; epu — epurale; exo — exoccipitale; fon — фронтально-париетальная фонтанель; fr — frontale; h-1-6 — hypuralia с первой по шестую; hb — hypobranchiale; Hhm — высота hyomandibulare; Hpm — высота premaxillare; hpu2 — гемальный отросток 2-го преурального позвонка; Huhu — высота urohhyale; ib — infrapharyngobranchiale; ihy — interhyale; ke — kinethmoideum; lb3 — длина усика третьей пары; let — ethmoidale laterale; Leth — длина этмоидного отдела нейрокrania; Lll — длина латеральной доли нижней губы; Ln — длина нейрокrania; Lpm — длина premaxillare; Luhy — длина urohhyale; mc — mesocoracoideum; ml — ментальная доля нижней губы; mtp — metapterygoideum; mx — maxillare; nc — невральный комплекс; nru — невральные отростки преуральных позвонков; orb — orbitosphenoideum; Pr — неветвистый луч грудного плавника; pa — parietale; pe — prevomer; peth-I — preethmoideum I; peth-II — preethmoideum II; ph — parhypurale; phap — parhypurapophysis; pmx — praemaxillare; ppl — prepalatinum; pr.ant — processus anterior premaxillae; pr.asc — pr. ascendens premaxillae; pr.bo — базиокипитальный отросток; pr.df — зубовидный отросток (pr. dentiformis); pr.imx — pr. intermaxillaris (rostralis) maxillae; pr.lat. — pr. lateralis maxillae; pro — prooticum; ps — parasphenoideum; pto — pteroticum; pts — pterosphenoideum; ptt — posttemporale; q — quadratum; rad — radialia грудного плавника; rar — retroarticulare; R1^{1/2} — последний ветвистый луч D, раздвоенный до основания; r1-3 — три наружных ветвистых луча грудного плавника; r.br. — жаберные лучи; sc — scapula; scl — supracleithrum; se — supraethmoideum-ethmoideum; soc — supraoccipitale; spo — sphenoticum; stt — supratemporale; sym — symplecticum; tpt — последний дорсальный птеригофор; vhy — вентральное hypohyale; Whm — ширина hyomandibulare; Wn — ширина нейрокrania.

Систематические описания

Род *Orthrias* Jordan et Fowler, 1903 — Усатые (обыкновенные) гольцы
Orthrias: Jordan et Fowler, 1903: 769 (типовой вид: *O. oreas*, по монотипии).
Barbatula auctorum

Диагноз. Род *Nemacheilinae* характеризующийся наличием контакта между *sphenoticum* и *epioticum* (кроме *O. sawadai*, у которого эти кости разделены контактом *parietale* и *pteroticum*); наличием свободных *preethmoideum-I* и *supratemporale*, задней стенки костной капсулы плавательного пузыря; тремя *radialia* грудного плавника; отсутствием *infrapharyngobranchiale-3*, пластиновидного отростка на *epihyale-4* и, как правило, отсутствием *basibranchiale-4* (кроме *O. dgebuadzei*); отсутствием развитой брюшной аксиллярной лопасти, 5-м позвонком, не участвующим в формировании капсулы плавательного пузыря, и половым диморфизмом, связанным с утолщением наружных 4–6 лучей грудных плавников у самцов и развитием у самцов на голове, теле и лучах грудных плавников немодифицированных (в отличие от видов рода *Triplophysa*), т.е. одиночных и обособленных эпидермальных бугорков.

Замечания. Бэнэреску с соавт. (Bănărescu et al., 1982; Bănărescu, Nalbant, 1995), основываясь главным образом на сходстве полового диморфизма, включают в состав рода *Orthrias* группу переднеазиатских видов, которая рассматривается нами (Прокофьев, 2003; 2004; Prokofiev, 2004b) как особый род *Oxynoemacheilus*, не являющийся близко родственным *Orthrias* s.str. (= группа «*barbatulus/toni*» sensu Прокофьев, 2003). *Oxynoemacheilus* отличается от *Orthrias* отсутствием *preethmoideum-I* (апоморфия) и четырьмя цилиндрическими грудными *radialia* (плезиоморфия). Также неоправданно предложенное китайскими авторами (Zhu, 1989; 1995; Wu, Wu, 1992) отнесение к данному роду видов группы «*labiata*», которую мы рассматриваем в составе рода *Triplophysa* Rendahl, 1933 (Prokofiev, 2002b; 2004a).

О валидном названии рассматриваемого рода нет единого мнения. Нами как валидное принимается родовое название *Orthrias* Jordan et Fowler, 1903, принятое в последней ревизии родов *Nemacheilinae* мировой фауны (Bănărescu, Nalbant, 1995). Используемое многими авторами (Kottelat, 1987; 1990; 1997; Eschmeyer, 1990; 1998; Zhu, 1992; Васильева, 1998; Богущкая, Насека, 2004 и др.) наименование *Barbatula* Linck, 1789 для той же группы видов, нами не принимается из-за неоднозначности его трактования. Линк (Linck, 1789: 38) указывает в качестве типа рода «*Cobitis Barbatula Taenia*», при этом из описания Линка нельзя понять к какому виду относится родовое название *Barbatula* и исключить введение невалидной комбинации для шиповки. Название *Barbatula* не употреблялось до 1917 г., когда Джордэн (Jordan, 1917) повторно ввел его в литературу, обозначив типовым видом *Cobitis barbatulus* (по последующему обозначению).

Однако, это название было принято только некоторыми ранними американскими и китайскими авторами (см. Nichols, 1943), а большинством авторов отвергалось вплоть до работ Коттелата (Kottelat, 1987; 1990). Мнение Коттелата о том, что в тексте Линка пропущена запятая (Kottelat, 1987; 1990) представляется нам субъективным. Вслед за Рендалем (Rendahl, 1933, p. 24-25), Бергом (1949, с. 849) и рядом других авторов (Smith, 1945; Oliva, Chitravadivelu, 1974; Delmastro, 1982; Perdices, Doadrio, 2000 и др.), не признающих валидности названия *Barbatula*, мы считаем валидным название *Orthrias*, а *Barbatula* Linck, 1789 — синонимом *Cobitis* Linnaeus, 1758. Однако, учитывая полярность мнений, вопрос о валидном названии рода, на наш взгляд, должен решаться Международной Комиссией по зоологической номенклатуре, с публикацией соответствующего решения.

ОПРЕДЕЛИТЕЛЬНАЯ ТАБЛИЦА ВИДОВ РОДА *Orthrias* s.str.

- 1(2) Вся поверхность головы и туловища покрыта крупными, грубыми на ощупь, густо сидящими эпидермальными бугорками (диаметр бугорков соизмерим с диаметром зрачка, промежутки между бугорками меньше размеров самого бугорка), придающими кожным покровам «бугорчатый» или «вельветовый» вид, между которыми расположены мельчайшие дополнительные бугорки. [Ноздри расставлены, нет basibranchiale-4, parietale и pteroticum разделены контактом между sphenoticum и epioticum, невральный комплекс ладьевидной формы, позвонков 45–47] Бассейн р. Кобдо (Тува и Монголия) *O. golubtsovi*
- 2(1) Бугорки на коже обычно разреженные, реже (*O. sawadai*) тесно сидящие на голове и нижней поверхности тела, но всегда очень мелкие (много меньше диаметра зрачка) и однородные. [Позвонков не более 45] 3
- 3(4) Ментальные и латеральные доли нижней губы полностью отсутствуют; р. Келянхэ, Синьцзян *O. altayensis*
- 4(3) Ментальные и латеральные доли нижней губы всегда имеются 5
- 5(6) Супратемпоральная комиссура, как правило, прервана (нет медиальной поры) и содержит 2+2 поры; начало брюшных плавников всегда впереди вертикали начала спинного; невральный комплекс треугольной формы; basibranchiale-4 имеется. [Parietale и pteroticum разделены контактом между sphenoticum и epioticum] Долина озер (Монголия) *O. dgebuadzei*
- 6(5) Супратемпоральная комиссура, как правило, непрерывна и содержит 3 поры; начало брюшных плавников, как правило, на вертикали начала спинного или несколько позади нее (кроме *O. potaninorum*); невральный комплекс трапециевидной или ладьевидной формы; нет basibranchiale-4 7
- 7(14) Parietale и pteroticum разделены контактом между sphenoticum и epioticum; модальное число ветвистых лучей спинного плавника 6 или 7; многие, если не большинство чешуй на теле с маленьким эксцентричным узлом 8

- 8(9) В спинном плавнике 6 ветвистых лучей; начало брюшных плавников впереди вертикали начала спинного [чешуйный покров хорошо развит, позвонков 42; Северный Китай] *O. potaninorum*
- 9(8) В спинном плавнике, как правило, 7 ветвистых лучей, а начало брюшных, как правило, расположено на уровне начала спинного или несколько позади него (исключения редки) 10
- 10(11) Европа, Западное Предкавказье и Северная Азия (*O. barbatulus*) 12
- 11(10) Восточное Предкавказье *O. merga*¹
- 12(13) Ноздри, как правило, сближены; позвонков обычно менее 41; Европа ...
..... *O. b. barbatulus*
- 13(12) Ноздри, как правило, расставлены на расстояние 0.5 диаметра задней ноздри или далее; позвонков обычно более 41; Северная Азия *O. b. toni*
- 14(7) Контакт между parietale и pteroticum разделяет sphenoticum и epioticum; модальное число ветвистых лучей спинного плавника 8; все чешуи с крупным центральным узлом. [Ноздри сближены] Бассейн р. Еро (приток р. Селенга) в Монголии *O. sawadai*

***Orthrias altayensis* (Zhu, 1992)** — Синьцзянский усатый голец
Barbatula altayensis: Zhu, 1992, p. 241[246], figs. 1–2 (р. Kelanghe, приток р. Ertix-he, Синьцзян).

Диагноз (Zhu, 1992). D IV 7; A IV 5; P I 10–11; V I 7; 16 ветвистых лучей в С. Vert. 4+40–41. Тело брусковидное, низкое и равномерно высокое, его максимальная высота около 6–8 раз содержится в SL. Ноздри тесно сближены. Губы складчатые, ментальные и латеральные доли нижней губы полностью отсутствуют. Нет зубовидного отростка. Усик третьей пары достигает заднего края глаза. Брюшные плавники прикрепляются на вертикали начала спинного. Хвостовой плавник отчетливо выемчатый. Чешуйный покров хорошо развит, боковая линия полная. Кожные покровы, судя по оригинальному рисунку, не бугорчатые. Половой диморфизм выражается в наличии у самцов бугорков на лучах грудных плавников. Спина и бока тела с прерывистыми темно-коричневыми поперечными полосами и неправильной формы пятнами.

Остеология не изучена.

Сравнение. От других видов отличается, согласно первоописанию, полным отсутствием ментальных и латеральных долей нижней губы. В отличие от других азиатских ортриасов, кроме *O. sawadai*, у *O. altayensis* ноздри сближены; в

¹ Морфологические отличия и таксономическое положение этого вида неясны. Возможно, это подвид или синоним *O. barbatulus*, хотя рисунок *N. merga* у Берга (1949) имеет определенное сходство с обликом *O. angorae*, что не позволяет исключать принадлежности гольца-мерги к роду *Охуноемачеилус*. Нами этот вид не изучен.

отличие от *O. golubtsovi* тело не покрыто густо сидящими, крупными эпидермальными бугорками. В отличие от *O. sawadai*, у китайского вида усики длиннее, а в спинном плавнике всегда 7 ветвистых лучей. От *O. potaninorum* отличается 7 (против 6) ветвистыми лучами спинного плавника, прикреплением брюшных на вертикали начала спинного, сближенными ноздрями и большим числом позвонков (44–45 против 42).

Распространение. Известен только из типового местонахождения.

Материал. Нет.

***Orthrias barbatulus* (Linnaeus, 1758) — Усатый голец**

Синонимия приведена при описании подвидов.

Диагноз. Голец из рода *Orthrias* s.str., характеризующийся мелкими, однородными, разреженными эпидермальными бугорками на голове и теле, степень развития которых связана с возрастом и полом; как правило, непрерывной супратемпоральной комиссурой, содержащей 3 поры; короткими латеральными долями нижней губы, как правило, составляющими менее $\frac{1}{3}$ (наичаще $\frac{1}{4}$ – $\frac{1}{5}$) длины усика 3-й пары; относительно длинными усиками (Ib3 в среднем 25% lc и более (кроме популяции из р. Кобдо; см. Табл. 1–3)), при этом, усик 3-й пары обычно достигает или почти достигает до заднего края орбиты; модальным числом ветвистых лучей спинного плавника 7; прикреплением брюшных плавников на уровне начала – передней трети основания спинного не менее чем у 80–90% рыб в каждой из изученных популяций (во многих популяциях — в 100% случаев); отсутствием контакта между parietale и pteroticum; отсутствием basibranchiale-4; [36, 37(?)²] 38–44 (45,46) (обычно менее 45) позвонками; трапещиевидной или ладьевидной формой неврального комплекса. Передняя и задняя ноздри, как правило, сближены (*O. b. barbatulus*) или, как правило, разобщены (*O. b. toni*); чешуйный покров варьирующ, если имеется, то на теле всегда присутствуют чешуи с маленьким эксцентричным узлом.

Состав. На настоящем уровне изученности может быть распознано два подвида — *O. barbatulus barbatulus* (Linnaeus, 1758) (Европа) и *O. barbatulus toni* (Dybowski, 1869) (Северная Азия) (Прокофьев, 2003). Валидность *O. b. oreas* Jordan et Fowler, 1903 (Япония и, возможно, Корея), *O. b. quignardi* (Bacescu-Mester, 1967) (р. Ле Лез, Франция), *O. b. sturanyi* (Steindachner, 1892) (оз. Орхид) и *O. b. vardarensis* (Karaman, 1928) (р. Вардар) нуждается в подтверждении.

Распространение (рис. 2). Европа и Северная Азия (см. рубрику «Распространение» при описании подвидов): в Европе населяет водоемы бассейнов Бискайского залива, Северного, Средиземного, Черного, Балтийского и Каспийского морей, бассейн р. Дуэро (Испания), впадающей в Атлантический океан, и

² По литературным данным (Жуков, 1965; Sawada, 1982; Sivkov, 1991; Zhu, 1992).

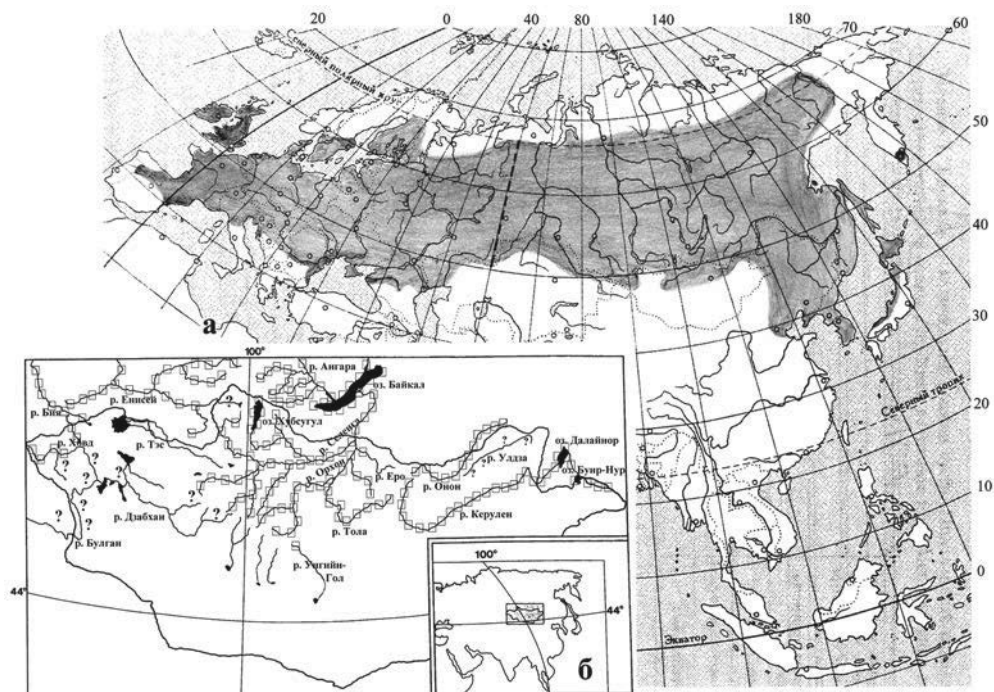


Рис. 2. Ареал усатого голца (*Orthrias barbatus*) в целом (закрашенная область) (а) и распространение этого вида на территории Монголии (светлые квадраты) (б). На рис. 2а пунктиром показана условная граница ареалов европейского (*O. b. barbatus*) и сибирского (*O. b. toni*) подвидов. На рис. 2б знаком вопроса отмечены районы, в которых этот вид может быть обнаружен, но в настоящее время коллекционные материалы и/или достоверные сведения об его поимках здесь отсутствуют.

системы верхнего и среднего течения рек Северная Двина и Печора (бассейн Ледовитого океана); в Северной Азии — водоемы бассейнов Северного Ледовитого океана и северо-западной части Тихого океана (от рек бассейна Охотского моря на юг до Кореи и рек, впадающих в Ляодунский залив); есть на Шантарских о-вах, Сахалине и в Японии (Хоккайдо, Хонсю); случайно интродуцирован на Камчатку. Также населяет некоторые внутренние бессточные бассейны Центральной Азии (Монголия и Северный Китай). Условная граница ареалов европейского и сибирского подвидов проводится по бассейну Оби: к западу от него обитает европейский голец (*O. b. barbatus*), в бассейне Оби и восточнее — сибирский (*O. b. toni*) (рис. 2а).

Сравнение. От *O. golubtsovi* отличается мелкими, однородными и разреженными эпидермальными бугорками на голове и теле, короткими латеральными долями нижней губы и в среднем несколько меньшим числом позвонков (обычно не более 44, против 45–47 у *O. golubtsovi*). В отличие от *O. dgebuadzei*, супратемпоральная комиссура обычно непрерывна и содержит 3 поры, брюшные плавники

прикрепляются к туловищу, как правило, на вертикали начала спинного плавника или под передней третью его основания (всегда немного впереди вертикали начала спинного у *O. dgebuadzei*), в жаберном аппарате нет basibranchiale-4, невральный комплекс трапециевидной или ладьевидной формы (в форме равнобедренного треугольника у *O. dgebuadzei*). От *O. sawadai* отличается более разреженными эпидермальными бугорками (промежутки между ними заметно больше диаметра бугорков, тогда как у *O. sawadai* — меньше), более длинными усиками, меньшим модальным числом ветвистых лучей спинного плавника, отсутствием контакта между parietale и pteroticum и наличием на теле чешуи с маленьким эксцентричным узлом. В отличие от *O. potaninorum*, в спинном плавнике, как правило, 7 ветвистых лучей, а брюшные плавники обычно расположены позади или на вертикали начала спинного.

***Orthrias barbatulus toni* (Dybowski, 1869)** — Сибирский усатый голец
Рис. 3–14, 15а–е

- Cobitis barbatula* (part.): Georgi, 1775, S. 354 (Шилка).
Cobitis toni: Dybowski, 1869, S. 957 (Онон, Ингода).
Noemacheilus toni: Dybowski, 1874, S. 392 (Baikalsystem: Angara, Selenga, Kossogol-S); Дыбовский, 1876, с. 22 (Ангара, Селенга, оз. Косогол); 1877, с. 23 (ручьи системы Онона).
Nemachilus compressirostris: Варпаховский, 1897, с. 270 (озеро в северо-западной Монголии).
Cobitis longimanus: (Dybowski) Синицын, 1900, с. 4 (Онон; nomen nudum).
Nemachilus pechiliensis: Fowler, 1899(1900), p. 181 (Ляохэ).
Orthrias oreas: Jordan, Fowler, 1903, p. 769 (Хоккайдо).
Nemacheilus sibiricus: Грацианов, 1907, с. 164, 168 (Бийск на Оби; nomen nudum).
Nemacheilus barbatulus toni: Берг, 1906, с. 65 (оз. Косогол); 1909, с. 165 (бассейн Амура).
Nemacheilus barbatulus tomianus: Рузский, 1920, с. 36 (Томь, Алтай, Абакан у Минусинска).
Nemacheilus toni: Fowler, 1924, p. 396 (Hsing Lung Shan in Chihli).
Barbatula toni fowleri: Nichols, 1925, p. 3 (Eastern Tombs, Chihli).
Nemacheilus barbatulus toni: Линдберг, Дулькейт, 1929, с. 33 (о. Большой Шантар, Охотское море).
Nemachilus barbatulus markakulensis: Меньшиков, 1938, с. 141 (оз. Марка-куль).
?Barbatula cuneicephalus: Shaw, Tchang, 1931, p. 82 (Sankai-tien near Reiping).
Nemachilus barbatulus kirinensis: Tchang, 1932, p. 115 (Гирин).
?Barbatula cuneicephala: Tchang, 1933, p. 205 (окрестности Бейпина).
Barbatula toni toni: Nichols, 1943, p. 216 (Китай).
Barbatula toni fowleri: Nichols, 1943, p. 216 (Chihli).
Nemachilus barbatulus toni: Берг, 1949, с. 869 (Азия).
Nemachilus barbatulus toni issp. *tomianus*: Берг, 1949, с. 871 (Азия).
Nemachilus barbatulus toni nat. *markakulensis*: Берг, 1949, с. 872 (оз. Марка-куль).
Nemachilus barbatulus toni: Новиков, 1966, с. 98 (р. Колыма); Ключарева, 1967, с. 386 (южный Сахалин).
Nemacheilus barbatulus toni: Кириллов, 1972, с. 274 (Лена, Оленек).
?Nemacheilus cobdonensis (part.): Гундризер, 1973, с. 77; 1975, с. 23 (бассейн р. Кобдо); 1979, с. 27, рис. 2.

- Noemacheilus barbatulus toni*: Oliva, Chitravadivelu, 1974, p. 121 (Забайкалье).
Nemacheilus barbatulus toni: Гундризер, 1975, с. 24 (Тува).
Nemacheilus barbatulus morpha tigris: Гундризер, 1975, с. 24; 1978, с. 47, рис. 1 (озера в бассейне р. Ий-Хем, Тува).
Nemachilus barbatulus toni: Гундризер и др., 1981, с. 94, рис. 18 (Телецкое озеро).
Noemacheilus toni: Sawada, 1982, p. 68 (Япония: Хоккайдо; Корея: Han River).
Nemachilus barbatulus toni (part., кроме рыб из р. Хонгор-Улэн): Баасанжав и др., 1983, с. 209 (водоемы Монголии).
Noemacheilus barbatulus toni: Митрофанов, 1989, с. 58 (Иртыш).
Noemacheilus barbatulus markakulensis: Митрофанов, 1989, с. 60 (оз. Марка-куль).
Noemacheilus barbatulus toni: Рогатных, Кузищин, 1992, с. 169 (р. Ульбея, охотоморское побережье).
Nemacheilus toni: Богущкая, Насека, 1996, с. 47 (бассейн оз. Ханка).
Orthrias nudus: Kim, 1997, p. 283 (Корея).
Noemachilus barbatulus: Баасанжав, Цэнд-Аюуш, 2001, с. 124, рис. 36, цв. табл. (водоемы Монголии).
Barbatula toni: Токранов, 2001, с. 268 (Камчатка; интродуцирован).
Orthrias barbatulus (part.: *O. b. toni*): Прокофьев, 2003, с. 732, рис. 3 (Северная Азия).

Диагноз. Ноздри, как правило, расставлены на расстояние не менее 0,5 диаметра задней ноздри; позвонков обычно более 41; чешуйный покров, по крайней мере, в передней половине тела заметно редуцирован; хвостовой плавник чаще выемчатый.

Описание (рис. 3–7). D III-IV(V) (6³)7(8); A (II)III(IV) 5(6); P I (9)10-12(13,14); V I 6–8; C I+8+8+I (как исключение, I+9+7+I). Vert. 4+35-40(41)+1=40-45(46) (чаще 41–43; у популяций из Горного Алтая и р. Кобдо в среднем несколько больше — 43–45). Результаты измерений приведены в табл. 1.

Тело толстое, брусковидное; его наибольшая ширина примерно равна, немного меньше или незначительно превышает максимальную высоту тела. Последняя содержится 5,7–10,1 (чаще 7–9) раз в SL. Дорсальный профиль тела почти параллелен вентральному, либо в большей или меньшей степени дуговидный (признак сильно варьирует у различных экземпляров из одного и того же местонахождения); редко за затылком может присутствовать небольшой горб. Обычно максимальная высота тела приходится на промежуток между затылком и началом спинного плавника, кроме рыб из оз. Салдан-Коль (бассейн р. Бийлюкем в системе верхней Оби; ЗИН № 52587), у которых она приходится непосредственно на уровень начала спинного плавника. Дорсальные осевые мышцы соседних сторон иногда образуют продольную бороздку, тянущуюся к началу спинного плавника и неодинаково выраженную у различных экземпляров из одного и того же местонахождения. Хвостовой стебель всегда сжат с боков и, как правило, короче длины головы (исключая единичные экземпляры из водоемов Горного Алтая (Сайдыс, Джумалы), у которых он может быть равен длине

³ Шесть ветвистых лучей D отмечено (как редкая вариация) только в популяции из оз. Салдан-Коль (Горный Алтай).

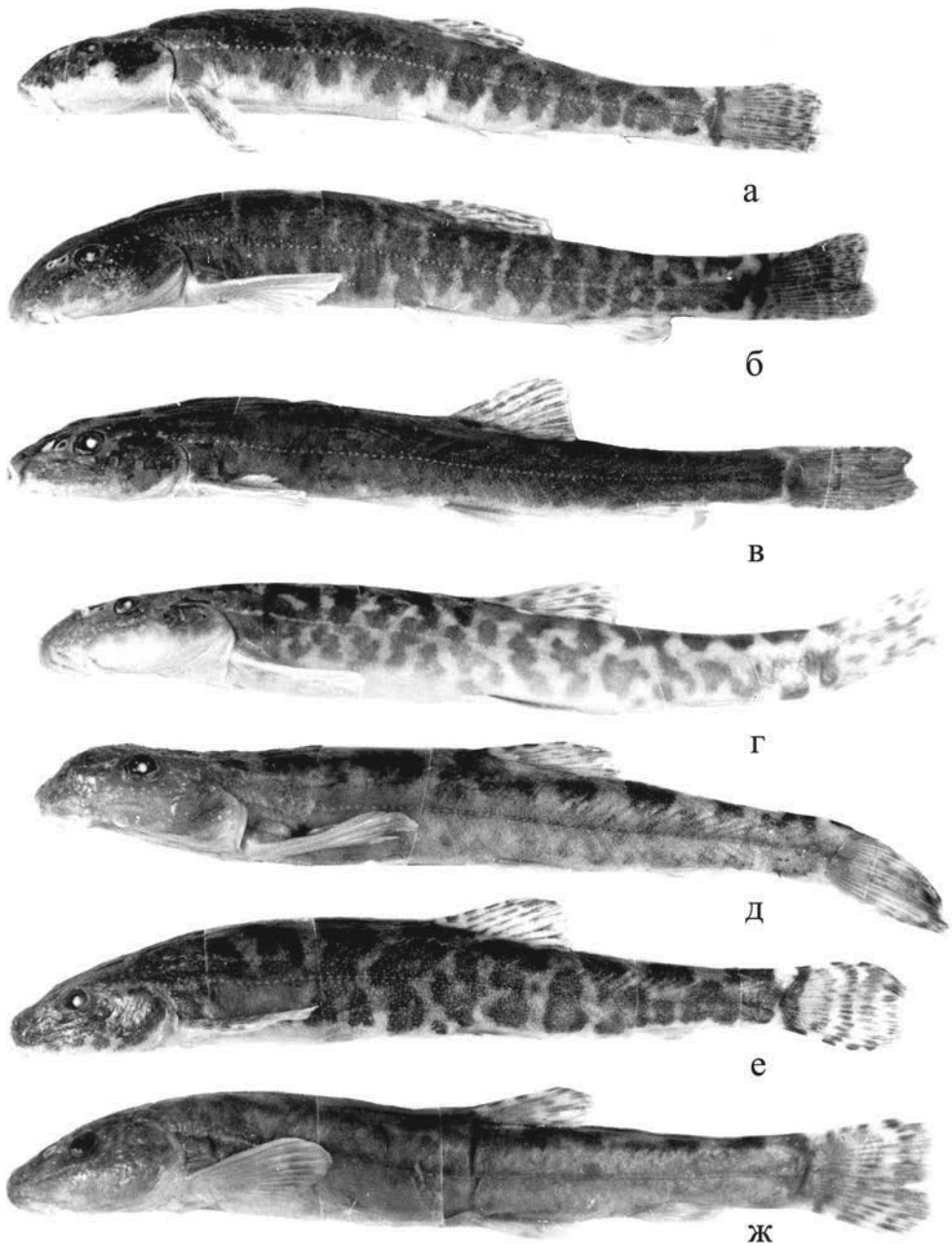


Рис. 3. *Orthrias barbatulus toni*: а-г — р. Тарбальджей, бассейн р. Онон (ЗИН № 52259), варианты окраски, SL 88-94 мм; д — руч. Нарымка, бассейн р. Ингода (ЗИН № 52589), «горбоносая» форма, SL 80 мм; е — руч. Нарымка, бассейн р. Ингода (ЗИН № 52589), «типичная» форма, самец в брачном наряде, SL 82 мм; ж — оз. Чулуг-Холь, система р. Кобдо (ЗИН № 52257), SL 97 мм.

Таблица 1. Некоторые пластические признаки *Orthrias barbatulus* из различных частей ареала

Признак	Онон, Ингода, Байкал, Западная Сибирь n=35, SL 60–110 мм			система оз. Чулуг-холь, бассейн р. Кобдо, Тува n=11, SL 30–97 мм		
	Lim	M±m	σ	Lim	M±m	σ
B % SL						
lc	19,5–24,8	22,7±0,29	1,35	24,7–27,1	26,1±0,33	0,88
H	10,9–16,0	13,8±0,31	1,40	12,1–14,4	13,2±0,27	0,72
h	6,3–9,4	7,4±0,18	0,86	6,8–8,9	7,8±0,30	0,72
w	11,0–16,0	13,5±0,31	1,26	11,9–13,3	12,8±0,23	0,62
lcp	15,3–21,0	18,2±0,35	1,64	14,4–17,9	15,7±0,32	0,84
aD	51,1–57,7	54,4±0,37	1,69	57,6–60,2	58,6±0,36	0,94
aA	71,6–78,0	74,5±0,42	1,88	75,7–78,4	77,2±0,37	0,97
aV	51,1–57,7	54,4±0,39	1,71	57,6–62,4	59,2±0,64	1,70
PV	28,2–33,5	30,5±0,28	1,20	28,8–33,3	31,2±0,59	1,56
VA	17,9–22,6	20,5±0,39	1,62	18,3–22,9	21,1±0,60	1,59
IP	11,9–19,7	17,0±0,45	1,99	16,4–17,8	17,0±0,19	0,51
IV	11,9–15,5	14,1±0,18	0,82	12,7–13,6	13,3±0,14	0,37
IDb	8,6–14,2	10,9±0,26	1,21	8,5–10,7	9,2±0,29	0,76
hD	14,6–20,0	16,8±0,28	1,29	14,7–16,5	15,5±0,25	0,66
lAb	6,0–9,7	7,5±0,21	0,94	5,0–6,6	5,8±0,22	0,59
hA	12,6–16,5	14,2±0,22	1,03	10,8–13,6	12,6±0,36	0,96
lClat	15,2–20,0	17,7±0,32	1,48	13,9–16,9	15,8±0,45	1,10
lCmed	13,0–20,0	15,5±0,40	1,80	12,5–15,5	14,0±0,30	1,10
B % lc						
ao	38,9–52,6	44,3±0,81	3,70	37,5–43,8	41,4±0,75	1,99
oo	14,3–23,4	17,7±0,56	2,52	12,1–16,1	13,9±0,69	1,83
io	20,5–31,4	25,8±0,78	3,39	18,7–24,2	20,5±0,85	2,08
lb1	12,5–25,0	19,2±0,86	3,66	12,1–15,6	13,6±0,78	1,74
lb2	21,7–39,2	29,3±1,20	5,11	18,2–25,6	21,4±1,36	3,33
lb3	25,7–41,0	32,4±1,13	4,77	18,2–25,6	21,4±1,36	3,33

Таблица 1 (продолжение)

Признак	р. Чулышман тупорылый морфотип n=6, SL 51–144 мм			р. Чулышман острорылый морфотип n=5, SL 52–107 мм		
	Lim	M±m	σ	Lim	M±m	σ
B % SL						
lc	22,5–23,6	23,2±0,25	0,56	21,5–24,3	22,7±0,48	1,06
H	11,8–15,3	13,4±0,56	1,25	11,4–15,9	13,3±0,76	1,71
h	7,5–9,0	8,5±0,21	0,47	6,8–7,7	7,4±0,15	0,34
w	13,2–13,6	13,4±0,10	0,21	10,3–13,1	11,8±0,62	1,25
lcp	16,3–19,1	17,4±0,59	1,33	16,2–18,7	17,6±0,41	0,93
aD	52,9–56,6	55,0±0,74	1,65	50,5–55,4	52,7±1,59	3,19
aA	75,7–78,4	76,7±0,38	0,94	72,1–75,7	73,7±0,76	1,52
aV	52,9–56,6	55,0±0,74	1,65	51,4–55,4	53,6±1,16	2,02
PV	32,0–33,9	33,3±0,43	0,85	26,9–29,9	28,7±0,63	1,27
VA	21,4–23,8	22,5±0,57	1,14	20,3–23,4	21,8±0,65	1,29
IP	14,3–17,7	16,1±0,79	1,58	14,2–16,1	15,1±0,33	0,73
IV	8,7–13,7	11,8±1,10	2,19	11,5–14,0	12,7±0,48	1,07
IDb	8,6–10,2	9,2±0,36	0,71	7,8–10,3	8,7±0,56	1,12
hD	13,6–16,4	15,1±0,61	1,22	15,9–16,2	16,1±0,71	0,14
lAb	4,9–6,8	5,4±0,37	0,84	5,4–6,5	6,0±0,30	0,59
hA	11,4–12,8	12,0±0,33	0,66	12,2–13,4	13,0±0,27	0,54
lClat	15,0–15,7	15,2±0,16	0,31	14,5–16,2	15,5±0,39	0,77
lCmed	15,0–15,7	15,2±0,16	0,31	13,2–15,1	14,0±0,30	1,08
B % lc						
ao	41,7–47,1	44,2±1,00	2,21	40,0–48,8	44,5±1,68	3,75
oo	11,8–16,7	13,3±0,92	2,05	11,1–14,3	12,9±0,67	1,34
io	19,7–21,6	20,6±0,55	0,95	19,4–23,9	22,0±1,02	2,04
lb1	10,8–19,7	16,1±2,69	4,66	13,9–23,9	19,2±2,06	4,12
lb2	19,6–24,2	22,5±1,44	2,49	22,2–28,3	25,3±1,38	2,76
lb3	23,5–26,5	25,3±0,91	1,57	22,2–33,3	27,5±2,31	4,62

Таблица 1 (продолжение)

Признак	оз. Джумалы, Алтай n=11, SL 102–134 мм			р. Сайдыс, бассейн р. Катунь, Алтай n=9, SL 98–119 мм		
	Lim	M±m	σ	Lim	M±m	σ
B % SL						
lc	21,0–23,3	22,0±0,39	0,87	20,0–22,5	21,2±0,26	0,79
H	11,8–13,8	12,6±0,34	0,75	12,8–16,5	14,7±0,43	1,29
h	7,9–9,1	8,7±0,25	0,55	7,4–10,7	9,4±0,32	0,96
w	11,0–13,8	12,0±0,50	1,11	10,0–15,2	12,9±0,51	1,53
lcp	17,9–20,7	19,1±0,49	1,09	16,3–20,0	18,8±0,36	1,07
aD	49,6–52,9	51,0±0,41	0,92	51,4–54,5	52,7±0,43	1,23
aA	72,4–75,5	73,8±0,57	1,26	72,4–76,0	73,9±0,44	1,25
aV	49,6–52,2	51,3±0,57	1,28	51,4–54,8	53,3±0,49	1,39
PV	27,6–31,3	29,5±0,62	1,38	27,6–33,7	31,3±0,65	1,96
VA	20,2–24,5	22,2±0,77	1,72	18,8–22,3	20,8±0,42	1,26
IP	14,7–17,5	16,2±0,60	1,34	14,3–18,4	16,8±0,45	1,35
IV	12,2–13,8	13,3±0,29	0,64	12,4–15,3	13,7±0,28	0,85
IDb	9,3–10,8	10,0±0,32	0,64	7,7–10,5	9,6±0,27	0,82
hD	16,4–17,2	16,7±0,14	0,31	12,6–18,4	16,3±0,55	1,66
lAb	6,7–7,8	7,2±0,24	0,47	6,7–8,0	7,4±0,18	0,55
hA	12,6–13,8	13,2±0,22	0,49	13,3–16,8	14,7±0,34	1,01
lClat	13,7–16,4	15,3±0,47	1,05	15,4–19,4	16,9±0,42	1,26
lCmed	12,7–14,7	13,7±0,35	0,85	12,5–15,3	13,5±0,32	0,95
B % lc						
ao	40,7–44,0	42,3±0,66	1,46	40,9–50,0	46,4±1,01	2,86
oo	11,1–13,5	12,4±0,41	0,92	11,9–17,1	14,1±0,51	1,52
io	20,8–24,0	22,6±0,54	1,21	23,8–28,6	25,7±0,54	1,63
lb1	22,2–24,0	23,0±0,30	0,68	17,8–21,6	18,9±0,41	1,24
lb2	27,1–33,3	29,1±1,15	2,57	22,7–28,6	26,8±0,62	1,87
lb3	29,2–36,0	31,5±1,35	3,01	23,1–28,9	25,4±0,66	1,97

Таблица 1 (продолжение)

Признак	р. Арсайт, бассейн р. Селенга n=10, SL 67–105 мм			р. Урд–Тамир, бассейн р. Селенга n=10, SL 62–102 мм		
	Lim	M±m	σ	Lim	M±m	σ
B % SL						
lc	21,3–23,9	22,9±0,59	1,18	19,6–24,4	22,6±0,80	1,80
H	12,4–14,0	13,2±0,35	0,70	11,3–15,2	12,8±0,70	1,57
h	8,6–9,6	9,2±0,23	0,47	5,7–9,5	8,2±0,67	1,50
w	11,7–12,4	12,0±0,16	0,31	10,5–12,8	11,7±0,47	1,06
lcp	16,1–18,1	16,9±0,44	0,89	16,7–19,4	18,0±0,50	1,11
aD	52,4–56,7	54,0±0,94	1,87	51,0–55,4	53,3±0,77	1,73
aA	74,3–76,3	75,3±0,52	1,05	72,6–74,7	73,9±0,38	0,85
aV	53,2–56,7	54,3±0,52	1,65	52,3–54,7	53,5±0,46	1,02
PV	30,5–34,3	32,0±1,73	1,73	29,0–31,7	30,9±0,49	1,09
VA	19,4–22,6	21,1±0,66	1,32	19,3–22,1	20,3±0,41	1,01
IP	15,1–19,8	17,7±0,75	1,84	13,9–19,4*	17,0±0,88	2,15
IV	12,9–15,7	14,2±0,65	1,30	12,7–14,5	13,7±0,30	0,67
IDb	9,5–9,7	9,6±0,05	0,10	8,1–10,8	9,4±0,45	1,01
hD	16,1–17,1	16,7±0,24	0,48	16,1–17,1	16,9±0,32	0,70
lAb	6,5–7,5	7,0±0,26	0,51	6,5–8,1	7,3±0,27	0,61
hA	12,9–13,8	13,4±0,19	0,37	12,2–14,5	13,7±0,39	0,87
lClat	15,7–17,1	16,2±0,30	0,61	15,2–16,7	15,9±0,29	0,66
lCmed	14,9–16,2	15,7±0,29	0,57	14,5–16,3	15,4±0,29	0,72
B % lc						
ao	35,0–41,7	38,8±1,55	3,11	35,0–40,0	36,8±0,91	2,04
oo	11,4–15,0	12,9±0,76	1,52	12,5–15,0	13,9±0,46	1,02
io	25,0–30,0	26,8±1,19	2,38	20,0–30,0	25,3±1,61	3,60
lb1	18,2–25,0	21,7±1,89	3,77	16,7–25,0	19,8±1,46	3,27
lb2	25,0–35,0	29,1±2,14	4,28	25,0–27,8	26,7±0,49	1,09
lb3	25,0–35,0	30,7±2,22	4,43	25,0–30,0	27,2±0,83	1,86

*Как правило, более 16% SL.

Таблица 1 (окончание)

Признак	оз. Салдан–Коль (=Длинное), бассейн р. Бия, Алтай n=14, SL 80–112 мм			Европа n=30, SL 50–120 мм		
	Lim	M±m	σ	Lim	M±m	σ
B % SL						
lc	20,0–23,3	21,5±0,42	1,19	20,8–27,3*	22,8±0,66	1,97
H	11,7–15,3	13,8±0,40	1,13	12,5–17,9	14,8±0,52	1,56
h	7,6–10,3	8,5±0,29	0,82	8,7–10,6	9,9±0,21	0,64
w	11,7–14,4	13,2±0,32	0,96	11,9–15,8	13,9±0,43	1,30
lcp	17,0–19,4	18,1±0,26	0,79	15,0–19,1	16,6±0,48	1,36
aD	50,5–55,9	52,9±0,66	1,86	50,5–55,8	54,1±0,60	1,71
aA	73,2–76,3	74,7±0,41	1,09	73,3–77,3	75,0±0,47	1,24
aV	50,5–55,9	52,9±0,65	1,83	50,5–55,8	54,1±0,59	1,67
PV	29,8–32,1	30,8±0,27	0,75	28,4–33,3	30,5±0,51	1,52
VA	20,7–23,8	22,4±0,31	0,87	20,0–22,2	21,3±0,25	0,72
IP	13,3–17,8	14,5±0,51	1,63	15,0–18,2	17,3±0,39	1,16
IV	11,4–13,8	12,9±0,28	0,80	11,8–14,3	12,9±0,33	0,93
lDb	8,1–10,6	9,5±0,31	0,81	9,1–11,4	10,5±0,34	0,83
hD	14,9–17,2	15,9±0,31	0,88	14,0–18,6	16,0±0,54	1,43
lAb	5,7–7,5	6,6±0,23	0,60	6,2–9,6	7,9±0,28	0,90
hA	11,9–14,0	12,9±0,25	0,70	12,1–14,4	13,4±0,32	0,83
lClat	14,4–16,7	15,8±0,29	0,83	14,2–17,1	15,8±0,43	1,28
lCmed	12,2–14,8	13,7±0,31	0,87	13,6–16,5	15,3±0,38	1,08
B % lc						
ao	38,1–52,9	44,4±1,85	5,23	41,0–46,2	43,2±0,80	2,12
oo	11,9–17,7	14,6±0,59	1,68	12,8–17,7	14,8±0,66	1,74
io	23,8–29,7	25,9±0,86	2,44	28,2–32,0	29,7±0,52	1,38
lb1	19,1–28,6	22,3±1,28	3,37	12,9–20,7	18,4±0,89	2,53
lb2	23,8–38,1	29,1±1,63	4,61	19,3–28,3	24,8±1,15	3,45
lb3	26,2–42,9	31,2±1,80	5,08	22,6–35,0	28,3±1,32	3,72

* Как правило, не более 24% SL.

головы). У гольцов из оз. Чулуг-холь (ЗИН № 52257) хвостовой стебель в среднем короче (5,9–6,9 раз в SL), чем у других изученных популяций сибирского гольца (4,6–6,6 раз в SL).

Голова коническая или треугольная, уплощенная; рыло чаще всего примерно равно посторбитальной длине головы, реже бывает несколько короче или слегка длиннее последней; соотношение длины рыла и посторбитальной длины головы варьирует у экземпляров из одного и того же местонахождения. По форме головы и рыла можно выделить две группы — «тупорылых» и «острорылых» гольцов (рис. 4д, е), между которыми имеются и другие различия (см. далее). У большинства изученных популяций (кроме экз. ЗИН №№ 52255, 52583-86, 52588, 52590, 52591) рыло не сжато с боков, с тупо округленной вершиной и голова имеет тупоконическую форму. В бассейне Ингоды нередки гольцы с «горбатым» рылом, верхний профиль которого круто спускается вниз кпереди от ноздрей (рис. 3д, 7е); такие же гольцы известны из оз. Косогол. Гольцы из р. Тола (бассейн р. Селенги; ЗИН № 52590), из большинства водоемов Горного Алтая — бассейны рек Аргут, Катунь, оз. Таймень (ЗИН №№ 52583-86,88), частью из р. Чулышман (ЗИН № 52255) и из оз. Чулуг-холь (бассейн р. Кобдо, Тува; ЗИН № 52257) имеют сжатое с боков и заостренное рыло, в результате чего голова приобретает треугольную форму. У ювенильных экземпляров (менее 60 мм SL) различия в форме рыла существенно сглажены, но, судя по материалу из р. Чулышман, все же имеются. Глаза небольшие, расположены дорсолатерально; горизонтальный диаметр орбиты всегда заметно меньше ширины межглазничного промежутка.

С т р о е н и е р т а (рис. 7 ж–к). Рот нижний, подковообразный, окружен тремя парами усиков. Нижняя губа прервана посередине, всегда имеет ментальные доли. У «острорылых» гольцов из р. Чулышман (ЗИН № 52255), бассейна р. Аргут (ЗИН № 52584-86) (Горный Алтай) и гольцов из р. Тола (ЗИН № 52590) ментальные доли плоские, слабо обособленные; среди рыб из р. Сайдыс (приток р. Катунь, Горный Алтай; «острорылая» форма; ЗИН № 52583) встречаются экземпляры и с уплощенными, и с коническими ментальными долями; у остальных изученных экземпляров — всегда конические, выступающие. Помимо ментальных долей, на нижней губе в основании третьей пары усиков всегда развиты латеральные доли, длина которых, как правило, составляет менее трети длины усика третьей пары (обычно $\frac{1}{4}$ – $\frac{1}{5}$ длины последнего), лишь у отдельных экземпляров «тупорылых» гольцов из р. Чулышман (ЗИН № 52256) может достигать почти половины длины последнего. Верхняя губа цельная, но с глубокой медиальной выемкой. Губы слабо или умеренно складчатые; складки на нижней губе всегда развиты сильнее, чем на верхней. Зубовидный отросток слабо или умеренно развит (по критериям Бэнэреску и Налбанта — Bănărescu, Nalbant, 1995), но обнаружен у всех изученных экземпляров. Передний край нижней челюсти прямой или закругленный; у «острорылых» популяций из водоемов Горного Алтая нижняя челюсть с орального края может быть вогнута, что снаружи

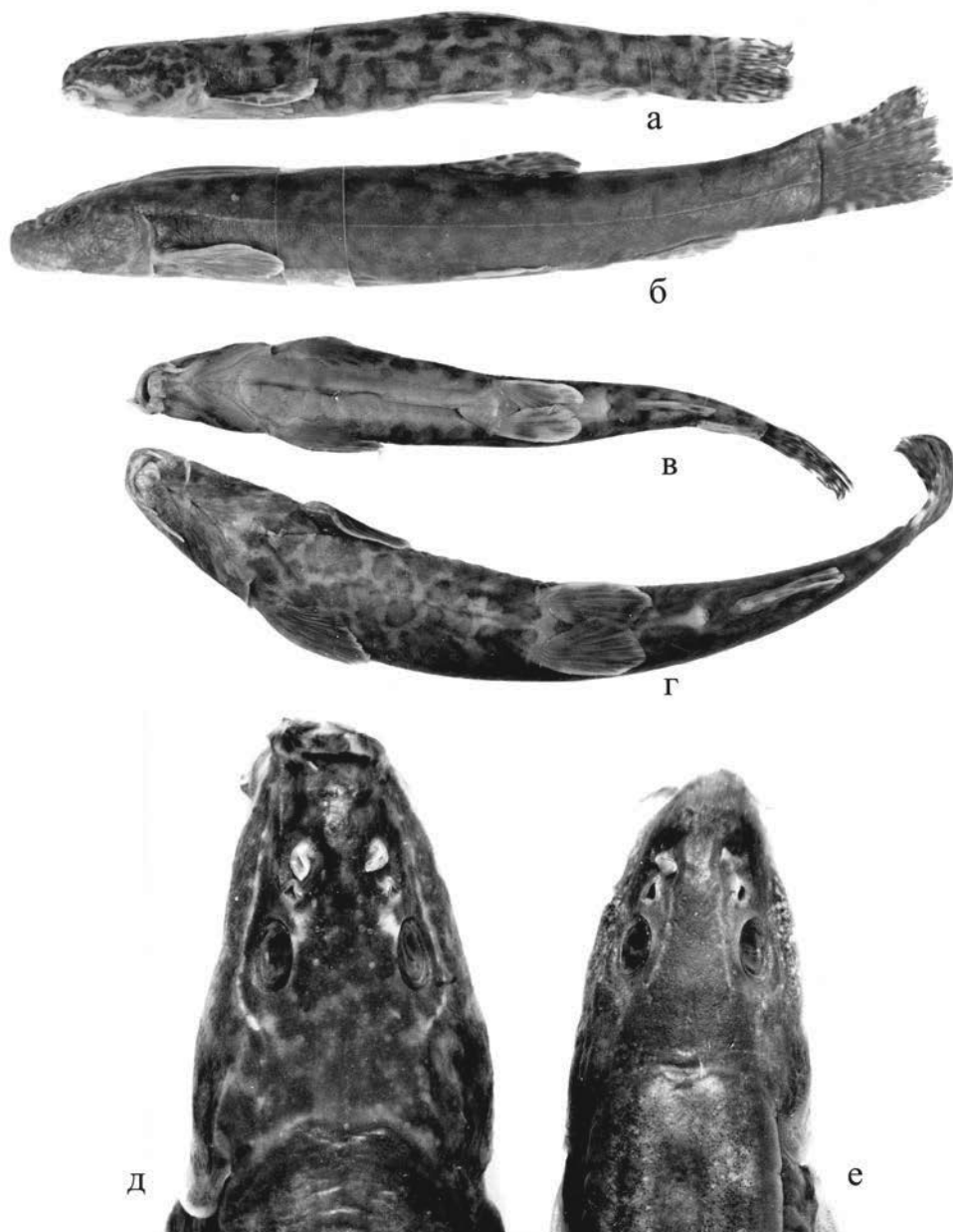


Рис. 4. *Orthrias barbatulus toni*: а–г — «тупорылый» морфотип, р. Чулышман у впадения в оз. Джулукуль, Алтай (ЗИН № 52256): а, в — SL 112 мм, б, г — SL 150 мм (а, б — вид сбоку; в, г — вид снизу); д, е — «тупорылый» (д, SL 112 мм) и «острорылый» (е, SL 94 мм) морфотипы из р. Чулышман у впадения в оз. Джулукуль, Алтай (вид головы сверху).

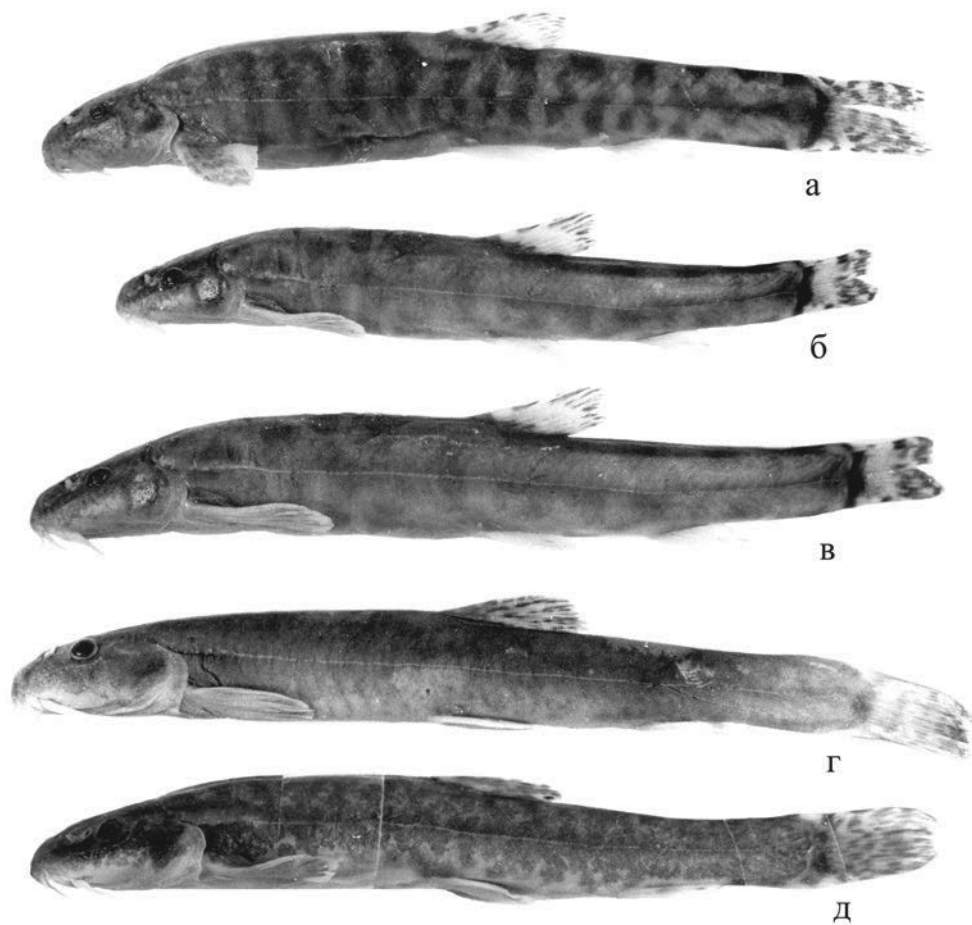


Рис. 5. *Orthrias barbatulus toni*, «острорылый» морфотип: а-в — р. Сайдыс (ЗИН № 52583), SL 98–106 мм; г — Нижнее оз. Джумалы, Алтай (ЗИН № 52586), SL 117 мм; д — р. Чульшман у впадения в оз. Джулукуль, Алтай (ЗИН № 52255), SL 94 мм.

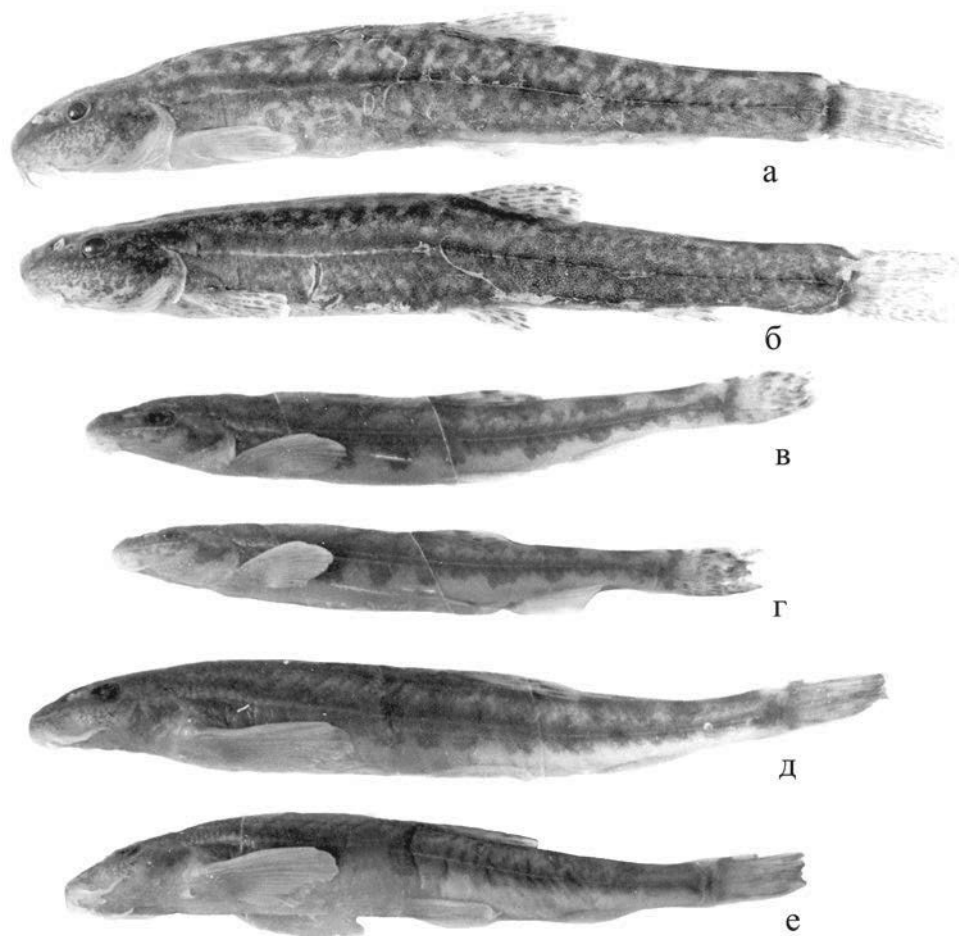


Рис. 6. *Orthrias barbatulus toni*: а, б — оз. Салдан-Коль, Алтай (ЗИН № 52587), SL 96 и 112 мм; в-е — р. Тола, приток р. Селенги (ЗИН № 52590), SL 52–62 мм.

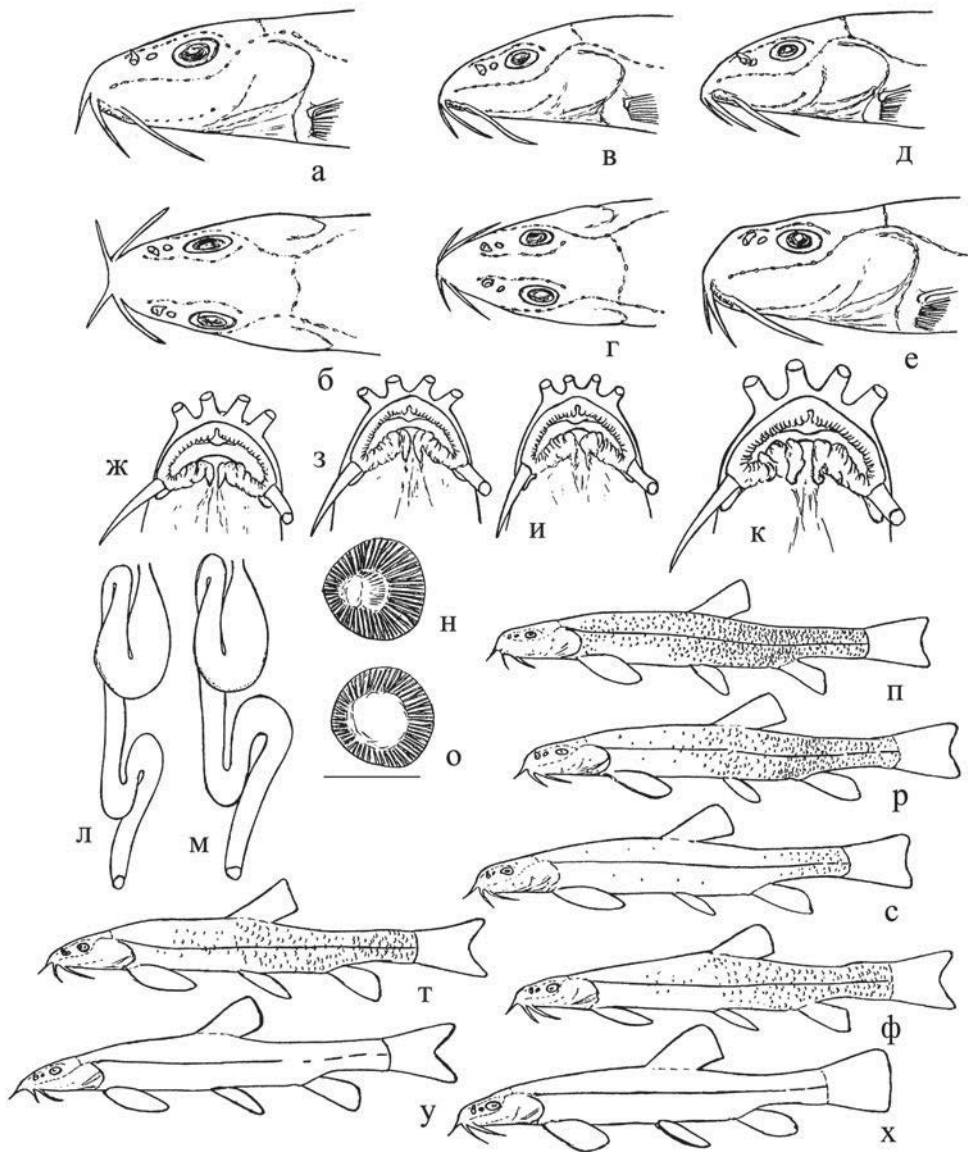


Рис. 7. *Orthrias barbatus toni*: а-е — форма рыла, положение ноздрей и сейсмочувствительная система (а, в, д, е — сбоку; б, г — сверху); а, б — «тупорылый» морфотип, бассейн Ингоды; в, г — «острорылый» морфотип, р. Чулышман; д — «острорылый» морфотип, р. Сайдыс; е — «горбоносая» форма, бассейн Ингоды; ж-к — строение рта (ж — бассейн Ингоды; з — р. Чулышман, «острорылый» морфотип; и — система оз. Чулуг-холь; к — р. Чулышман, «тупорылый» морфотип); л, м — кишечник; н, о — чешуя; п-х — варианты развития чешуйного покрова (п-с — бассейн Ингоды; т — р. Сайдыс; у — р. Чулышман, «острорылый» морфотип; ф — оз. Салдан-Коль; х — р. Чулышман, «тупорылый» морфотип). Размер линейки — 0,5 мм.

маркируется продольным медиальным килем. Третья пара усиков обычно достигает заднего края глаза.

Передняя и задняя ноздря соизмеримы по величине, расставлены на расстояние 0,5–1,5 (обычно около 1) диаметра ноздри (рис. 7а–е), кроме рыб из р. Сайдыс (ЗИН № 52583), у которых задняя ноздря начинается непосредственно у заднего края передней, как у европейского *O. b. barbatulus*. Носовой клапан треугольный или листовидный, короткий — будучи пригнутым назад достигает середины — заднего края ноздри второй пары. Число пластин ольфакторного органа 18–22 у рыб из бассейна Чулуг-холь, 20–30 у других популяций; увеличивается с возрастом.

Сейсмосенсорная система. Конфигурация каналов сейсмосенсорной системы головы и число пор в них подвержены индивидуальной, онтогенетической и географической изменчивости. При типичной конфигурации супраорбитальный канал (со) может быть сплошным или разделенным на носовой (сн — 3 поры) и надглазничный (со — 4–5, как исключение и только с одной стороны, 3 или 6 пор) отрезки, не слит с инфраорбитальным каналом (сио); однако, встречаются экземпляры, у которых со слит с сию, хотя бы с одной стороны; у ювенильных экземпляров со может быть разорван. Супратемпоральная комиссура (сст) всегда слита с сию, как правило, не прервана и содержит 3 поры; как исключение может встречаться прерванная сст, содержащая 2+2 или 2+1 поры (около 10% от всего числа изученных особей, чаще у ювенильных экземпляров). В единичных случаях сст содержит 4 поры, но сам канал сплошной, а в одном случае отмечено aberrantное развитие, при котором сст содержит 5 пор (из которых две дополнительных — меньшие по диаметру). Число пор сию составляет 10–12 для большинства изученных популяций, как исключение бывает 9 (оз. Косогол) или 13 (р. Чулышман); у гольцов из бассейна Чулуг-холь число пор сию — 12–13. Верхняя пора преоперкуло-мандибулярного канала (срп) обычно расположена низко (уровень угла рта или чуть выше); число пор в этом канале стабильно и равно (6)7–9. Боковая линия (сLL) полная или почти полная: она обычно доходит до основания хвостового плавника, но в задней половине туловища часто содержит перерывы, лишённые пор, и на хвостовом стебле такие перерывы могут составлять до половины его длины (рис. 7п–х). В оз. Салдан-Коль отмечены экземпляры, у которых боковая линия неполная, не заходящая за вертикаль начала спинного плавника (далее присутствуют только единичные поры или группы пор). Число пор сLL колеблется от ~55 до ~87 (обычно ~60–80) и зависит от количества и длины перерывов; географической изменчивости числа пор сLL не выявлено.

Чешуйный покров и эпидермальные образования. Тело, как правило, покрыто мелкой чешуей, хотя часто она сильно врастает в кожу и может быть обнаружена только после подсушки кожных покровов или прокрашивания их ализарином; степень развития и густота чешуйного покрова подвержена индивидуальной изменчивости (рис. 7п–х). Полностью лишены чешуи

«тупорылые» гольцы из р. Чулышман (ЗИН № 52256), большинство «острорылых» популяций из Горного Алтая (бассейны Аргута и Чулышмана), гольцы из системы оз. Чулуг-холь (бассейн р. Кобдо), но у «острорылых» гольцов из р. Тола (бассейн р. Селенги; ЗИН № 52590) имеется очень мелкая (различимая только после прокрашивания ализарином), однако, хорошо развитая в передней половине туловища чешуя. У «острорылых» гольцов из р. Сайдыс (ЗИН № 52583) чешуя также относительно хорошо развита, по крайней мере, начиная от уровня начала спинного плавника. Популяциям из Западной Сибири (ЗИН №№ 3238, 5051, 9833 и т.д.) и оз. Байкал (ЗИН № 3159) свойственен относительно густой чешуйный покров, более сходный с таковым у европейских, чем у забайкальско-дальневосточных (Ингода, Онон, низовья Амура, Сахалин, Приморье, Маньчжурия) популяций. Среди рыб из бассейна Амура могут встречаться как абсолютно голые рыбы, так и экземпляры, практически неотличимые по степени очешуенности от западносибирских. Чешуя, как правило, неналегающая, даже в задней половине тела. Практически у всех изученных рыб, имеющих чешую, не зависимо от ее густоты единичные чешуйки могут присутствовать по всему туловищу, часто включая горло и брюхо, и нередко имеются на голове и даже на межжаберном промежутке.

Отдельные чешуи округлые или слабо эллипсоидные, имеют размеры до 0,5 мм. Имеется два типа чешуи (рис. 7н, о): исходно узел чешуи небольшой, эксцентричный, у апикального края имеет перифокальную зону, несущую радиальные склериты, которые могут утрачиваться, а сама перифокальная зона сливаться с узлом, образуя единое центральное поле, занимающее большую часть чешуи. В зависимости от степени редукции чешуйного покрова преобладают чешуи того или другого типа. Склериты чешуи разорванные, некоторые из них дихотомируют.

Все тело и голова, часто включая грудь, а иногда нижняя поверхность головы и брюхо, и лучи грудных плавников покрыты очень мелкими (много меньше диаметра зрачка), однородными, разреженными эпидермальными бугорками (промежутки между ними заметно превышают диаметр отдельных бугорков), лучше выраженными у самцов в нерестовой период. Кожные гребни на хвостовом стебле зачаточные, скрывают дополнительные (неразвитые) лучи хвостового плавника; в наибольшей степени они развиты у рыб из водоемов Горного Алтая (Сайдыс, Джумалы, Ак-Алаха, Чулышман, Салдан-Коль), но у некоторых популяций (Чулуг-холь, Тола, часть рыб из бассейна Амура) — отсутствуют.

П л а в н и к и. Начало спинного плавника наичаще расположено ближе к основанию хвостового плавника, чем к концу рыла, лишь у «острорылых» гольцов из водоемов Горного Алтая может быть расположено на равном расстоянии от них; будучи пригнутым назад этот плавник обычно достигает вертикали начала анального, редко несколько заходит за нее; его верхний край прямой. Нижний край анального плавника прямой или выпуклый. Анус отстоит от начала анального плавника примерно на один диаметр орбиты. Грудные плавники силь-

но варьируют по форме: их вершина образована 1–2-м, 2–м, 2–3-м, 3-м или 3–4-м ветвистыми лучами (наиболее часто 2-м или 2–3-м); чем более передние лучи принимают участие в образовании вершины, тем более заостренной выглядит последняя. Длина грудных плавников подвержена сильной индивидуальной изменчивости даже в пределах одного водоема. Брюшные плавники обычно заметно не достигают ануса, как исключение, могут достигать или слегка заходить за него (преимущественно у популяций из бассейнов Ингоды, Онона и с о. Сахалин; также у 1 из 9 экз. из р. Сайдыс). Вершина брюшных плавников образована 1–2-м (оз. Маркакуль в бассейне Иртыша и оз. Салдан-Коль в бассейне верхней Оби), 2-м или 2–3-м ветвистым лучом. Хвостовой плавник всегда короче длины головы, часто имеет более или менее развитую выемку. Изменчивость последнего признака у сибирского гольца обсуждалась Л.С. Бергом (1949, с. 870–871), который отметил существование в одном водоеме как рыб, имеющих вырезанный хвостовой плавник, так и полностью лишенных вырезки. Среди изученных нами экземпляров выемка хвостового плавника слабее всего выражена или отсутствует у рыб из Телецкого озера, озера Байкал и части экземпляров из бассейна Амура и с о. Сахалин; всегда отсутствует у «тупорылых» гольцов из р. Чулышман (ЗИН № 52256). Однако, в целом для популяций из всех изученных водоемов более типичен выемчатый хвостовой плавник, с разницей в длине наиболее крайних и медиальных лучей, составляющей от 1,5 до 3 мм (у отдельных экземпляров до 5 мм). В популяциях и бассейна рек Ингода и Онон нередко встречаются экземпляры, у которых нижняя лопасть хвостового плавника длиннее верхней. Концы лопастей могут быть закругленными или заостренными.

А н а т о м и я. Кишечник короткий, с двумя петлями (рис. 7л, м). Свободная часть плавательного пузыря в брюшной полости сильно редуцирована или полностью отсутствует. Перитонеум у забайкальско-дальневосточных популяций, у рыб из озера Байкал и у большинства популяций из Западной Сибири серебристый (лишь у рыб из оз. Салдан-Коль светлый, но не блестящий), с редко разбросанными темными меланофорами, сгущающимися у позвоночника. У всех популяций «острорылых» гольцов из рек Горного Алтая, гольцов из оз. Чулуголь (ЗИН № 52257) и у «тупорылых» гольцов из р. Чулышман (ЗИН № 52256) перитонеум желтовато-коричневый или буроватый, а у рыб из р. Тола (ЗИН № 52590) — черно-серый. В желудках у большинства исследованных рыб содержатся преимущественно личинки водных насекомых, иногда также детрит, а у рыб из ручьев Семен и Нарымка (бассейн Ингоды) в питании отмечены рачки-бокоплавы. Ранее (Никольский, 1956; Кириллов, 1972) также отмечалось, что сибирский голец питается преимущественно личинками водных насекомых.

О к р а с к а. Окраска сибирских гольцов чрезвычайно изменчива, хотя отдельным популяциям (имеющим и другие морфологические различия) могут быть свойственны более или менее устойчивые отличия в окраске (см. замечания). Основной фон варьирует от желтовато-белого до серо-зеленого, у забайкальско-дальневосточных популяций, рыб из Байкала и р. Орхон — часто с крас-

новатым или оранжевым оттенком. На спине обычно имеется 8–12 полос или поперечно-вытянутых пятен, нередко переходящих на боковую поверхность тела, формируя поперечно-полосатый рисунок. Между поперечными полосами могут иметься и отдельные пятна. В других случаях на боках тела могут иметься только пятна или рисунок может быть совсем не выражен. Иногда пятна на боках тела сливаются в единую продольную полосу или образуют сетчато-мраморный рисунок. У «тупорылых» гольцов из р. Чулышман (ЗИН № 52256) на спине имеются несимметричные, часто фрагментированные поперечные полосы, иногда причудливой формы, а на боках — округлые, поперечно вытянутые, иногда Т-, W- или V-образные пятна, формирующие «тигроидный» рисунок. Сходные с ними гольцы были описаны из олиготрофных озер в бассейне р. Ий-Хем (система Енисея) под названием *Nemacheilus barbatus* morpha *tigris* (Гундризер, 1975; 1978). На голове темный пигмент обычно почти полностью скрывает основной фон. Нижняя поверхность головы, горло и брюхо светлые, часто почти белые. У части экземпляров «тупорылых» гольцов из р. Чулышман (ЗИН № 52256) и оз. Салдан-Коль (ЗИН № 52587) пятна густо покрывают брюхо, чего не отмечено в других изученных популяциях. В зависимости от типа грунта и наличия водных растений интенсивность окраски и степень выраженности полос/пятен может сильно варьировать.

На плавниках продольные ряды пятен имеются на спинном и хвостовом (на которых они наиболее яркие), и, как правило, на грудных. Несколько тусклых пятнышек иногда присутствует на анальном и брюшных плавниках. Только у «тупорылых» гольцов из р. Чулышман (ЗИН № 52256) и оз. Салдан-Коль (ЗИН № 52587) хорошо выраженные пятна имеются на всех плавниках. У части рыб из оз. Джумалы (бассейн р. Аргут в верховьях Оби; ЗИН № 52586) пятен на плавниках (в том числе спинном и хвостовом) нет, но лучи пигментированы (черные) и резко выделяются на фоне неокрашенных плавниковых перепонок.

П о л о в о й д и м о р ф и з м. У самцов эпидермальные бугорки на голове, теле и грудных плавниках в нерестовой период гуще и грубее; жировые гребни толще; неветвистый и передние 5–6 ветвистых лучей грудного плавника расширены и утолщены.

Р а з м е р ы. SL наиболее крупного изученного экземпляра — 165 мм (р. Ак-Алаха). Максимальные известные размеры указывает Дыбовский (Dybowski, 1869; 1874; Дыбовский, 1877) для бассейна Онона — до 210 мм SL. В наших материалах рыбы с развитыми половыми продуктами имеют минимальные размеры около 70 мм (Чулуг-холь, Ингода).

О с т е о л о г и я (рис. 8–14, 15а–е). Нейрокраний (рис. 8а–в) дорсовентрально уплощенный, относительно узкий, его максимальная ширина (на уровне pterotica) содержится 1,9–2,4 раза в его длине. Задняя фонтанель удлиненно-цилиндрическая, ее длина составляет около четверти длины нейрокrania. Шов между frontale и parietale зубчатый. Parietale и pteroticum разъединены контактом между sphenoticum и epitoticum. Этмоидный отдел узкий и удлиненный, со-

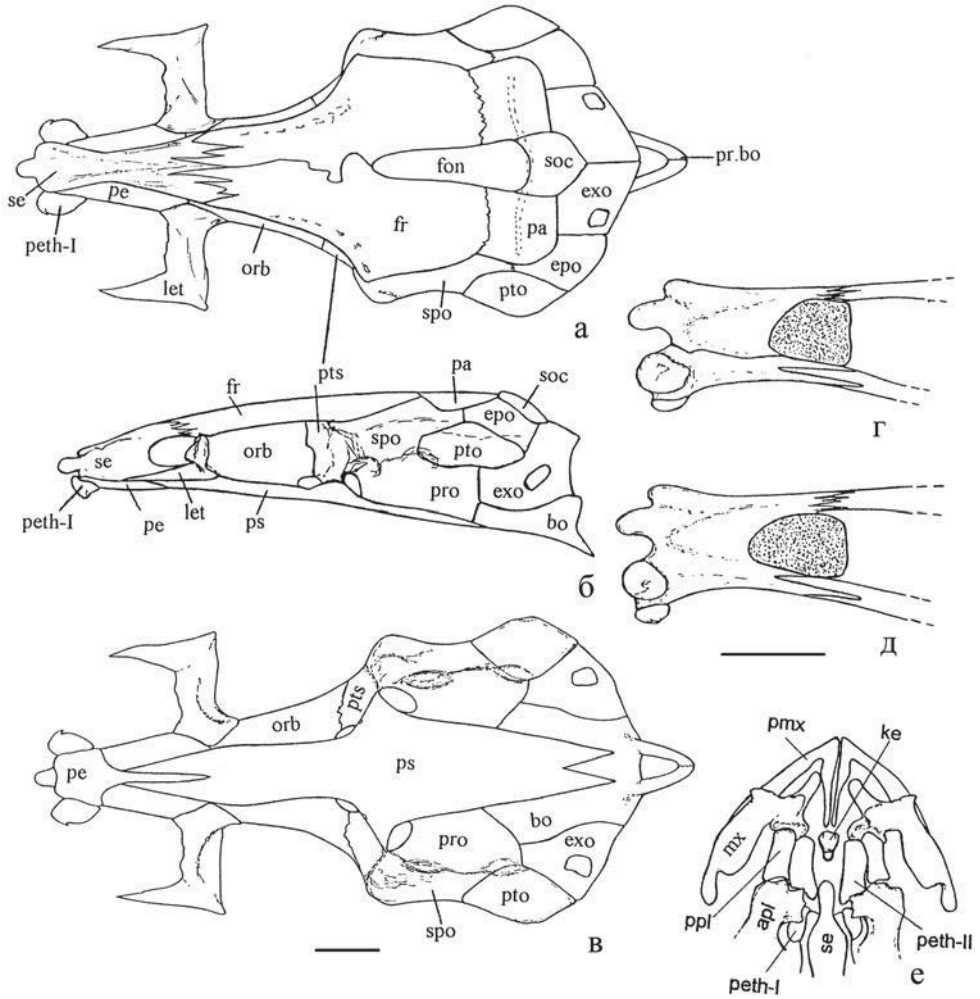


Рис. 8. *Orthrias barbatus toni*, нейрокраний и этmoidный отдел: а — нейрокраний сверху; б — нейрокраний сбоку; в — нейрокраний снизу (р. Тарбальджей, приток Онона, ЗИН № 52259/1); г, д — этmoidная часть нейрокрания сбоку (г — supraethmoideum-ethmoideum и prevomer разделены, «тупорылый» морфотип, ЗИН № 52256/1; д — supraethmoideum-ethmoideum и prevomer слиты, «острылыый» морфотип, ЗИН № 52255/1); е — этmoidный отдел и кости верхней челюсти сверху (схематизировано). Размер линейки — 1 мм.

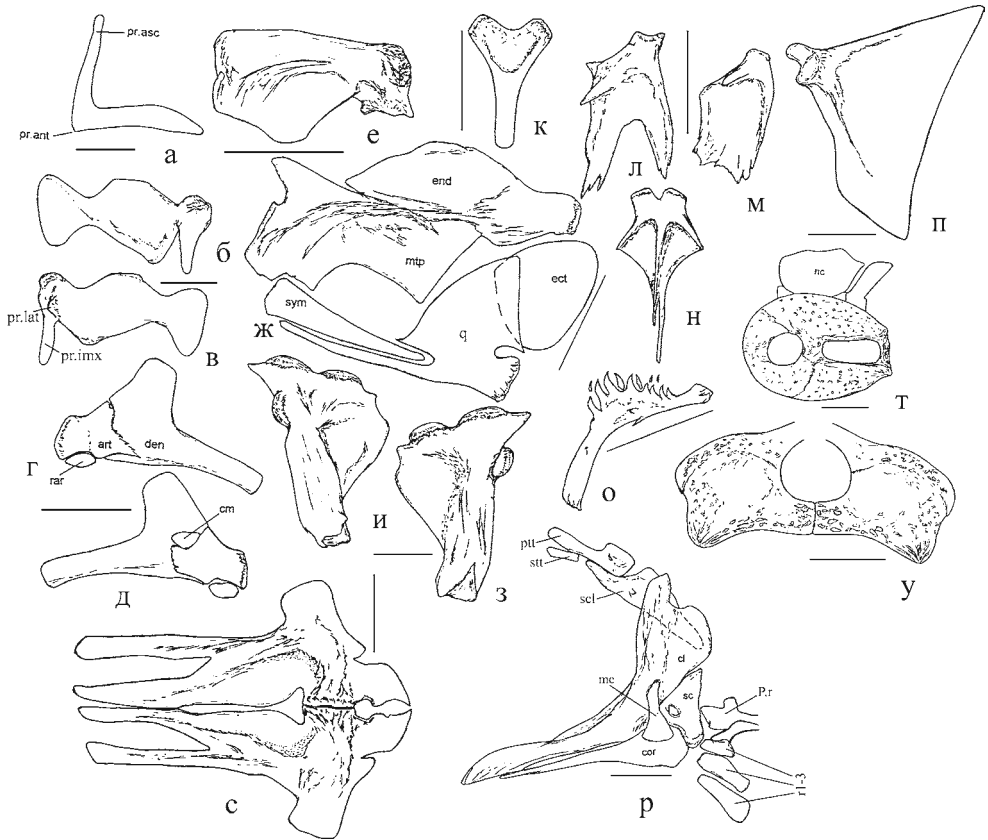


Рис. 9. *Orthrias barbatulus toni*, р. Тарбальджей, бассейн р. Онон (ЗИН № 52259/1 и 2): а — premaxillare; б, в — maxillare (б — внутри, в — снаружи); г, д — нижняя челюсть (г — снаружи, д — внутри); е — autopalatinum; ж — квадрато-птеригойдный комплекс; з, и — hyomandibulare (з — снаружи; и — внутри); к — basihyale; л-н — urohyale (л, м — вид сбоку, препараты 1 и 2; н — вид сверху, препарат 1); о — глоточная кость; п — operculum изнутри; р — плечевой пояс (с внутренней стороны); с — тазовые кости; т, у — капсула плавательного пузыря (сбоку и снизу). Размер линейки — 1 мм.

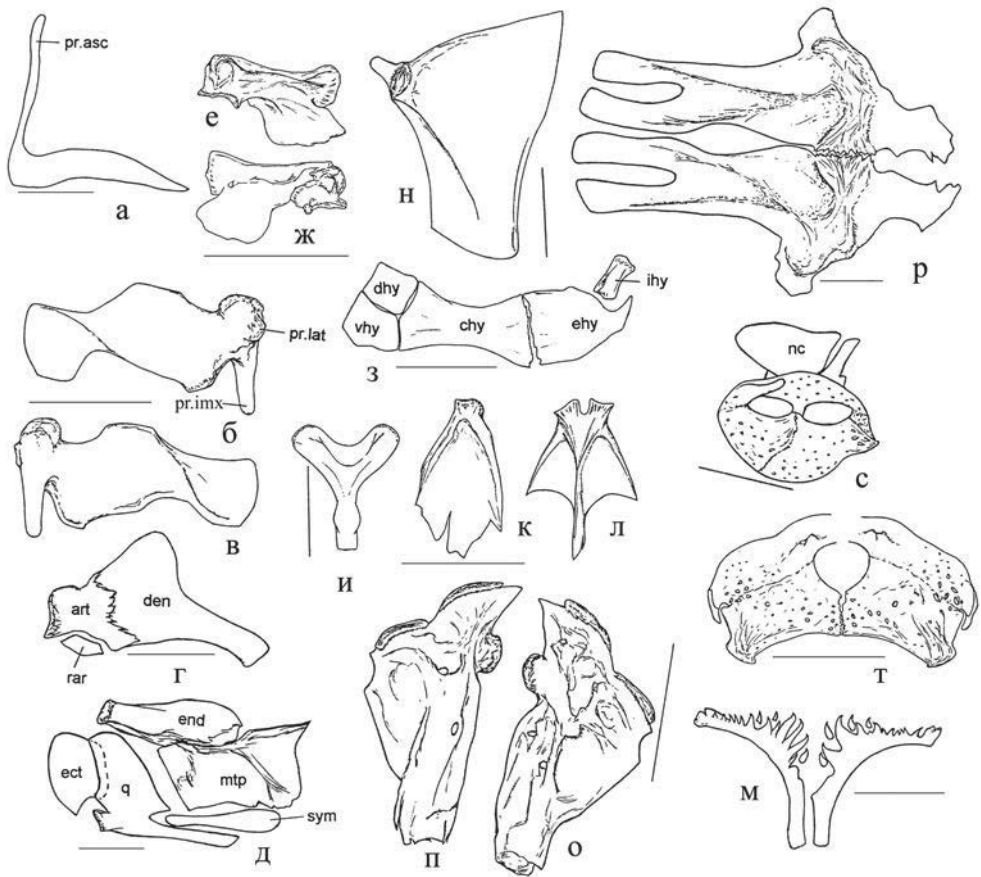


Рис. 10. *Orthrias barbatulus toni*, р. Чулышман, «острорылый» морфотип (ЗИН № 52255/1): а — premaxillare; б, в — maxillare (б — снаружи, в — изнутри); г — нижняя челюсть; д — квадратоптеригойдный комплекс; е, ж — autopalatinum (е — изнутри и снизу, ж — снаружи и сверху); з — элементы гиоидной дуги; и — basihyale; к, л — urohyale (к — сбоку, л — сверху); м — глоточные кости; н — operculum изнутри; о, п — hyomandibulare (о — снаружи, п — изнутри); р — тазовые кости; с, т — капсула плавательного пузыря (сбоку и снизу). Размер линейки — 2 мм.

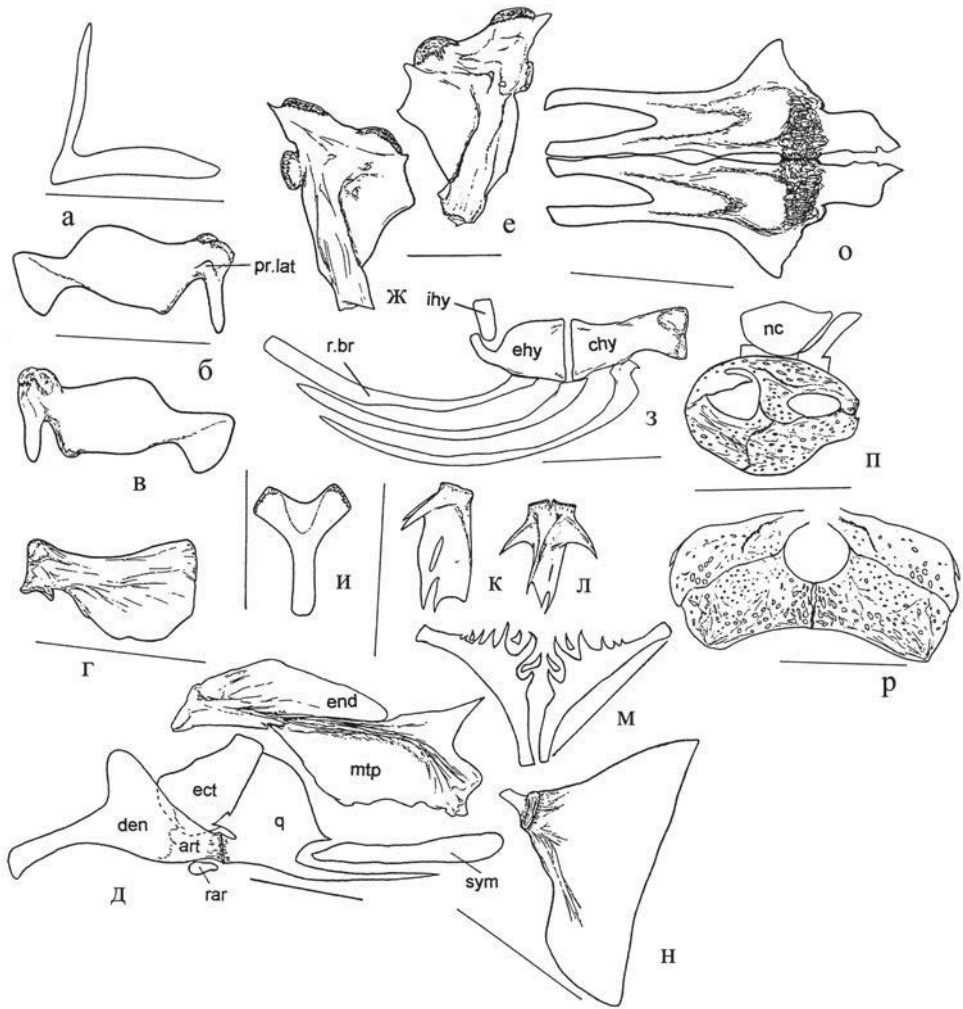


Рис. 11. *Orthrias barbatulus toni*, p. Тола, «острорылый» морфотип (ЗИН № 52590/1): а — premaxillare; б, в — maxillare (б — снаружи, в — изнутри); г — autopalatinum; д — нижняя челюсть и квадрато-птеригойдный комплекс; е, ж — hyomandibulare (снаружи и изнутри); з — элементы гиоидной дуги; и — basihyale; к, л — urohyale (к — сбоку, л — сверху); м — глоточные кости; н — operculum изнутри; о — тазовые кости; п, р — капсула плавательного пузыря (сбоку и снизу). Размер линейки — 2 мм.

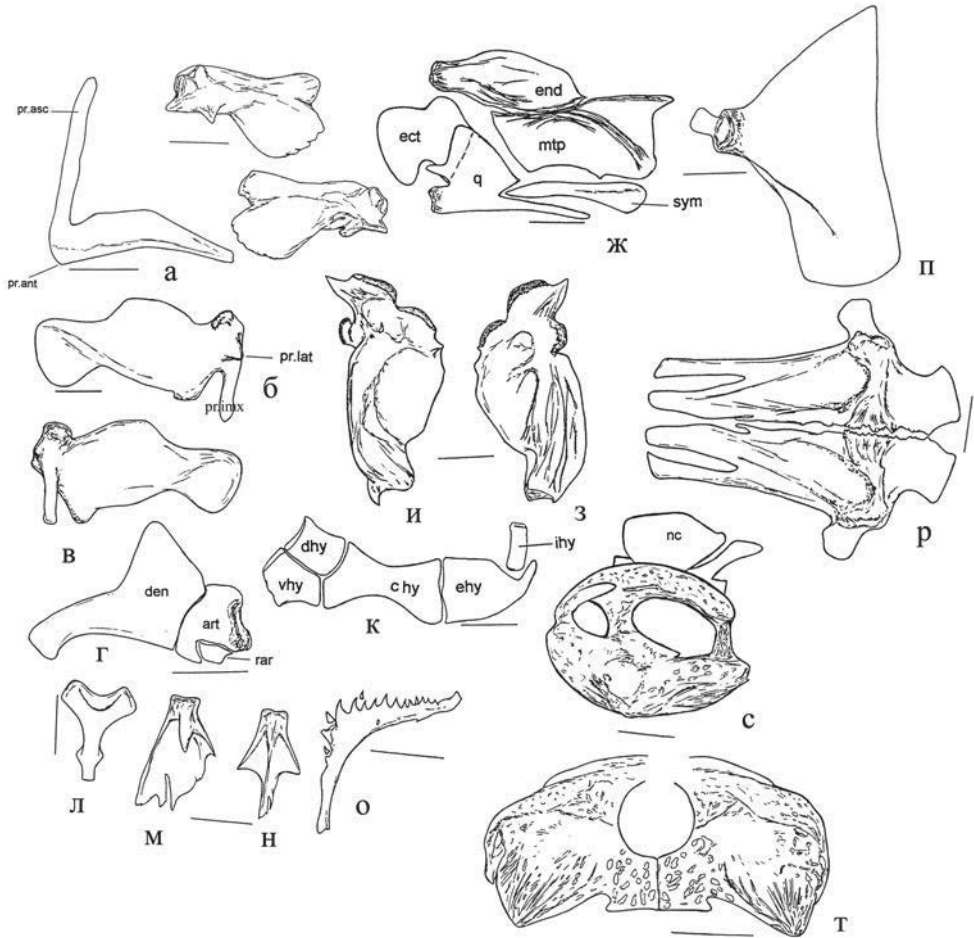


Рис. 12. *Orthrias barbatulus toni*, р. Чулышман, «тупорылый» морфотип (ЗИН № 52256/1): а — premaxillare; б, в — maxillare (б — снаружи, в — изнутри); г — нижняя челюсть; д, е — autopalatinum (д — снизу и изнутри; е — сверху и снаружи); ж — квадрато-птеригонный комплекс; з, и — hyomandibulare (з — снаружи, и — изнутри); к — элементы гиоидной дуги; л — basihyale; м, н — urohyale (м — сбоку, н — сверху); о — глоточная кость; п — оперкулум изнутри; р — лопаточные кости; с, т — капсула плавательного пузыря (сбоку и снизу). Размер линейки — 1 мм.

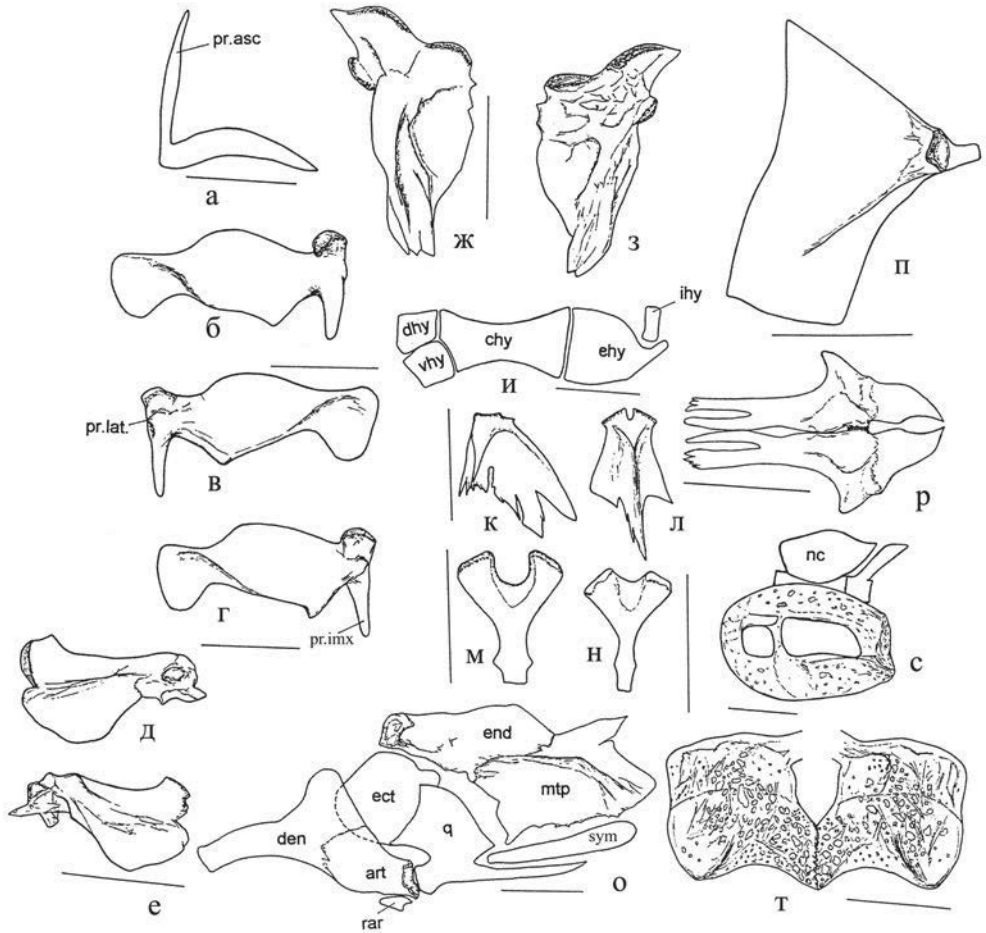


Рис. 13. *Orthrias barbatus toni*, система оз. Чулуг–Холь (бассейн р. Моген–Бурен, Тува) (ЗИН № 52257/1 и 2): а — premaxillare; б–г — maxillare (б — внутри, в, г — снаружи, препараты 1 и 2); д, е — autopalatinum (д — внутри и снизу; е — снаружи и сверху); ж, з — hyomandibulare (ж — снаружи, з — внутри); и — элементы гиоидной дуги; к — uhyuale сбоку; л — uhyuale сверху; м, н — варианты строения basihyale (препараты 1 и 2); о — нижняя челюсть и квадрато–птеригойдный комплекс; п — operculum изнутри; р — тазовые кости; с, т — капсула плавательного пузыря (сбоку и снизу).

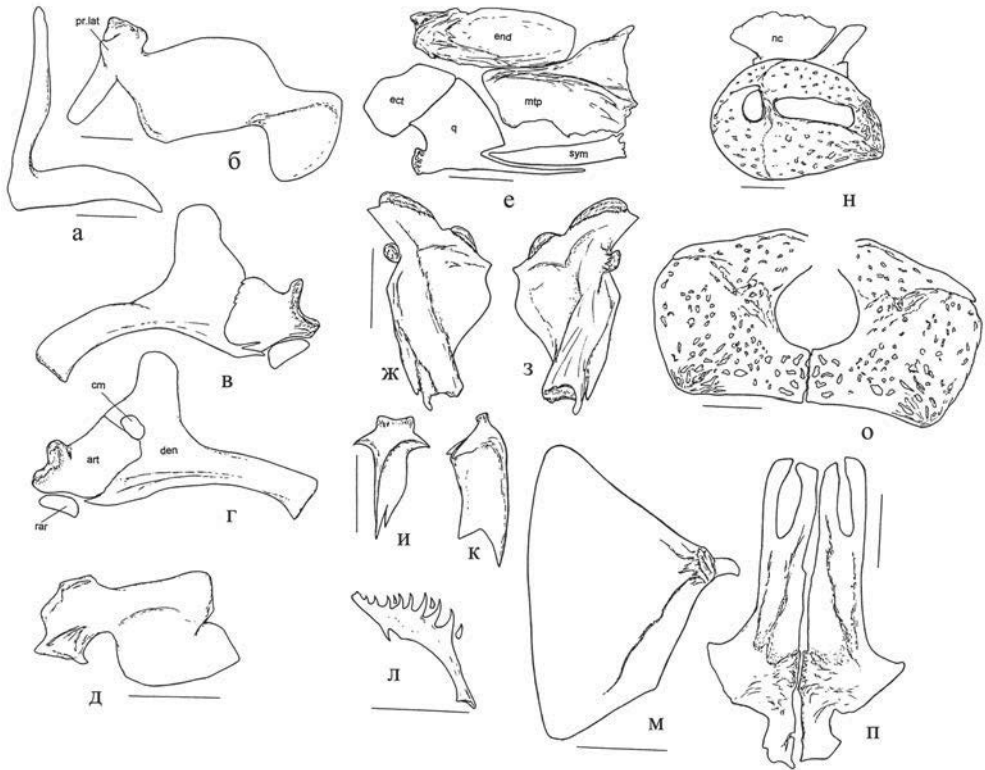


Рис. 14. *Orthrias barbatulus toni*, оз. Салдан–Коль (бассейн р. Бия, Алтай) (ЗИН № 52587/1): а — premaxillare; б — maxillare снаружи; в, г — нижняя челюсть (в — снаружи, г — изнутри); д — autopalatinum (вентромедиально); е — квадрато–птеригоидный комплекс; ж, з — hyomandibulare (ж — снаружи, з — изнутри); и, к — urohyale (и — сверху, к — сбоку); л — глоточная кость; м — operculum (изнутри); н, о — капсула плавательного пузыря (н — сбоку, о — снизу); п — тазовые кости. Размер линейки — 2 мм.

держится 2,4–3,5 раз в длине нейрокrania. Supraethmoideum-ethmoideum и prevomer обычно разделены (рис. 8г), кроме гольцов «острорылого» морфотипа, у которых они слиты, без следов шва (рис. 8д), хотя слияние supraethmoideum-ethmoideum с prevomer, как исключение, также отмечено у отдельных экземпляров типичных *O. b. toni* из бассейна р. Ингоды. У «тупорылых» гольцов из р. Чулышман (ЗИН № 52256), собранных вместе с «острорылым» морфотипом, supraethmoideum-ethmoideum и prevomer разделены. В этмоидном отделе черепа (рис. 8е) присутствует маленький палочковидный kinethmoideum; парный овально-яйцевидной формы preethmoideum I, расположенный на передне-боковой поверхности prevomer и не срастающийся с ним. Спереди от autopalatinum в этмоидном отделе имеются парные цилиндрические prepalatinum (дорсально) и preethmoideum II (вентрально). Prepalatinum передним концом сочленяется с суставной поверхностью processus articularis maxillae, а задним — с сочленовой

поверхностью *autopalatinum*. *Preethmoideum* II передним концом сочленяется с *maxillare* вентрально от *prepalatinum*, задним — с *preethmoideum* I.

В и с е р о к р а н и й. Отдельные кости висцерокrania различных популяций приведены на рис. 9–14. *Premaxillare* с длинным восходящим отростком, длина которого примерно равна длине альвеолярной ветви. *Pr. anterior praemaxillae* отсутствует или слабо развит; вентральный край альвеолярной ветви *praemaxillare* вогнутый, дорсальный — выпуклый. *Maxillare* — крупная кость почти прямоугольных очертаний с изломанными контурами, ее латеральный отросток (*pr. lateralis maxillae*) для крепления *lig. maxillo-palatini* обычно хорошо развит, иногда довольно массивный и раздвоенный. Задняя пластинка *maxillare* округлой или трапециевидной формы, дорсально и вентрально отделена выемками от остальной части кости. *Pr. rostralis maxillaris* прямой, не превышает высоту кости.

В состав нижней челюсти входят следующие кости: *dentale*, *articulare*, *coronomeckelian* и *retroarticulare*. *Dentale* — наиболее крупная кость нижней челюсти, имеет высокий короноидный отросток, ориентированный вертикально или слегка наклоненный вершиной вперед; симфизная часть *dentale* не утолщена. Контакт между *dentale* и *articulare* прямой или зубчатый. *Retroarticulare* всегда имеется, маленькое, обособленное. *Coronomeckelian* маленькое, расположено на внутренней поверхности нижнечелюстного комплекса на границе *dentale* и *articulare*. *Autopalatinum* прямоугольной формы, с полностью обособленной суставной поверхностью для этмоидного отдела; ее медиальная пластинка наиболее развита у гольцов из водоемов Горного Алтая и бассейнов рек Кобдо и Селенги.

Ectopterygoideum — тонкая, плоская кость, передним краем прилегающая к внутренней поверхности нижней челюсти, задним краем налегающая на передний край *quadratum*. Верхний край *ectopterygoideum* отделен от *endopterygoideum* узким свободным пространством или обе кости контактируют. *Endopterygoideum* пластиновидное, передним концом сочленено с *autopalatinum*, а задним — с *metapterygoideum*. *Metapterygoideum* — крупная пластинчатая кость, несущая более или менее выраженный дорсальный гребень, маркирующий перегиб между дорсальной и латеральной частями пластинки. Вентральный край этой кости прямой или имеет неглубокую вырезку, но квадрато-метаптеригоидная фенестра отсутствует, между *quadratum* и *metapterygoideum* имеется только щелевидное пространство. *Quadratum* — широкотреугольная кость с обособленной суставной головкой и длинным задним отростком (*pr. posterior quadrati*); верхний край этой кости почти прямой или немного выпуклый, передне-вентральный угол пластинки *quadratum* образует направленный вперед шиловидный отросток. *Symplecticum* палочковидное, иногда заметно расширяющееся кзади.

Hyomandibulare с двумя отдельными суставными поверхностями: передней — для сочленения с передней частью *sphenoticum*, задней частью *pterosphenoideum* и передней частью *prooticum*, и задней, сочленяющейся с задними частями

sphenoticum и prooticum, и вентральной частью pteroticum. Задняя суставная поверхность длиннее и расположена выше передней. Оперкулярный отросток короткий, смещен на внутреннюю поверхность кости. На переднем крае пластинки hyomandibulare нередко имеется слабая выемка. Отношение ширины hyomandibulare к высоте составляет $1 : 1,6 - 1 : 2,3$.

Бранхиостегальных лучей 3, один причленяется к ceratohyale, один — к месту сочленения ceratohyale и epihyale, и один — к epihyale. Дистальные концы бранхиостегальных лучей расширены, наиболее сильно у самого наружного. Interhyale не срастается с epihyale; basihyale Y-образное. Urohyale варибельной формы: отношение его высоты к длине варьирует от $1 : 1,4$ до $1 : 2,3$; задний край прямой или в различной степени изрезанный, у гольцов из Ингоды и Онона на заднем крае нередко имеется широкая и глубокая вырезка, составляющая около половины и более длины пластинки кости и делящая последнюю на две хорошо обособленные части. Наиболее высокое urohyale у гольцов из Ингоды, Онона и Чулуг-холь, наиболее низкое — у гольцов из оз. Салдан-Коль и р. Тола. Форма и длина латеральных отростков urohyale варьирует очень сильно. В жаберном аппарате три basibranchialia и парных hypobranchialia (basibranchiale-4 и hypobranchialia-4 отсутствуют); два infrapharyngobranchialia с каждой стороны, связанные с 1–2-м и 2–3-м epibranchialia, соответственно. Epibranchiale-4 лишено пластиновидного отростка. Basibranchiale-1 у «острорылых» гольцов несет продольный вентральный гребень. Глоточные кости изогнутые, несут 5–15 функциональных зубов, прикрепленных к кости, и несколько мелких замещенных зубов, лежащих свободно. Наибольшее число функциональных зубов отмечено у «тупорылых» гольцов из р. Чулышман (до 14–15), в других популяциях их всегда меньше (8–12, обычно 9–10), наименьшее число (5–9) — у «острорылых» гольцов из р. Тола. Обычно высота функциональных глоточных зубов в большей или меньшей степени уменьшается в направлении к дистальному концу кости, кроме «тупорылых» из р. Чулышман и «острорылых» из оз. Чулуг-холь, у которых передние и задние глоточные зубы мало различаются по величине. Глоточные зубы конические, часто крючковидные, округлые в сечении. На внешней поверхности глоточных костей часто имеется хорошо развитый шип. На внутренней поверхности operculum обычно имеется в различной степени выраженный продольный гребень.

П о я с а п а р н ы х п л а в н и к о в. Cleithrum образует хорошо развитые латеральную и вентральную пластинки для крепления поверхностных абдукторного и аддукторного мускулов; не имеет контакта с cleithrum противоположной стороны тела. Supracleithrum — относительно узкая пластиновидная кость, прикрепляющаяся к дорсолатеральной части cleithrum. Посредством posttemporale supracleithrum связано с черепом. Posttemporale — узкая кость, несколько расширенная вентрально, с единственным передним отростком, сочленяющимся с epioticum. Имеется маленькое палочковидное supratemporale. Эта кость подлежит под начальным отрезком туловищной боковой линии, но

лишена ее канала. *Postcleithrum* отсутствует. *Scapula* небольшая, трапециевидной формы, несет крупное центральное отверстие. Первый (неветвистый) луч грудного плавника в основании разделяется на две головки, из которых наружная сочленяется с задним краем *scapula*, а внутренняя — с *radiale-1*; последующие (ветвистые) лучи опираются только на радиалии. Костных радиалий грудного плавника три, они примерно одинаковой ширины; первое *radiale* всегда самое короткое, но степень его редукции весьма варьирует. *Coracoideum* — широкая кость, лежащая вентрально от *scapula* и имеющая узкий длинный передний отросток, дистально соприкасающийся с передней частью *cleithrum* и ограничивающий довольно крупное отверстие между *coracoideum* и *cleithrum*. Постероventрального отростка *coracoideum* нет. *Mesocoracoideum* имеется и, как правило, свободное (не сращено ни с *coracoideum*, ни с *cleithrum*), хотя встречаются единичные экземпляры, у которых оно прирастает к *cleithrum*.

Тазовые кости удлиненные, треугольные. Лобковые отростки тазовых костей несут глубокую выемку, составляющую от половины до четверти длины всей кости и разделяющую лобковый отросток на медиальный и латеральный отростки. Как правило, они равны по длине и ширине, исключая некоторые экземпляры из Ингоды и Онона, у которых эти отростки могут различаться по ширине, причем латеральный отросток с одной стороны может быть разделен надвое. *Pr. «ischiadicus»* всегда хорошо развит, длинный. Имеется три маленькие округлые радиалии. Хорошо развитая шиповидная косточка (*pelvic splint bone*) всегда имеется, свободная.

К о с т н а я к а п с у л а плавательного пузыря ячеистая, закрыта сзади; ее невральные комплексы имеют трапециевидную или ладьевидную форму (в задней части его верхнего края обычно имеется более-менее выраженная выемка). Заднее латеральное отверстие, образованное горизонтальным (*pr. horizontalis*) и нисходящим (*pr. descendens*) отростками парапофизов четвертого туловищного позвонка, относительно небольшое, округлой или прямоугольной формы, иногда (Ингода, Онон) бывает сильно вытянуто продольно. Постеролатеральные отростки *pr. descendens*, известные как «задние рога» (*cornua posteriorum*), короткие или совсем отсутствуют. *Manubrium* хорошо выражено.

П о з в о н к и цилиндрические с продольными гребнями. Невральные отростки передних туловищных позвонков расширены в виде ланцетовидных или прямоугольных пластинок. Туловищные позвонки несут короткие парапофизы; плевроальные ребра длинные, сильные (особенно передние). *Epineuralia* и *epipleuralia* вильчатые, хорошо развиты начиная с передних туловищных позвонков, не срастаются с несущими их элементами, доходят почти до конца позвоночного столба. Нередки нарушения закладки последних хвостовых позвонков (2-го и/или 3-го преурального), несущих по два невральные и/или гемальные отростка, часто в различной степени срастающихся между собой или один из них полностью обособлен от тела позвонка. Нередко 2-й и 3-й преуральные позвонки закладываются из одного сегмента. Аномалии в строении

последних хвостовых позвонков встречаются при любых значениях общего числа позвонков.

Хвостовой скелет (рис. 15а–е). Невральный отросток второго преурального позвонка (ру-2) длинный, слит с телом, гемальный — сочленен с телом позвонка. Отмеченное у одного экземпляра из руч. Семен (бассейн Ингоды) укорочение неврального отростка ру-2 (рис. 15б) является, по-видимому, следствием индивидуального нарушения развития. Терминальный хвостовой позвонок образован слившимися первым преуральным, первым и вторым уральным позвонками, несет длинный уростиль и короткий, расширенный, часто изогнутый невральный отросток первого преурального позвонка, слитый с его телом. Parhypurale сочленено с терминальным центром (иногда сращено с последним, р. Ингода), несет в различной степени выраженный parhypurapophysis. Гипуральной обычно пять, из них только hypurale 2 приращено к терминальному центру. Однако, у «тупорылых» гольцов из р. Чулышман, в отличие от всех других популяций, присутствует маленькая шестая гипуральная пластинка (рис. 15в), а у

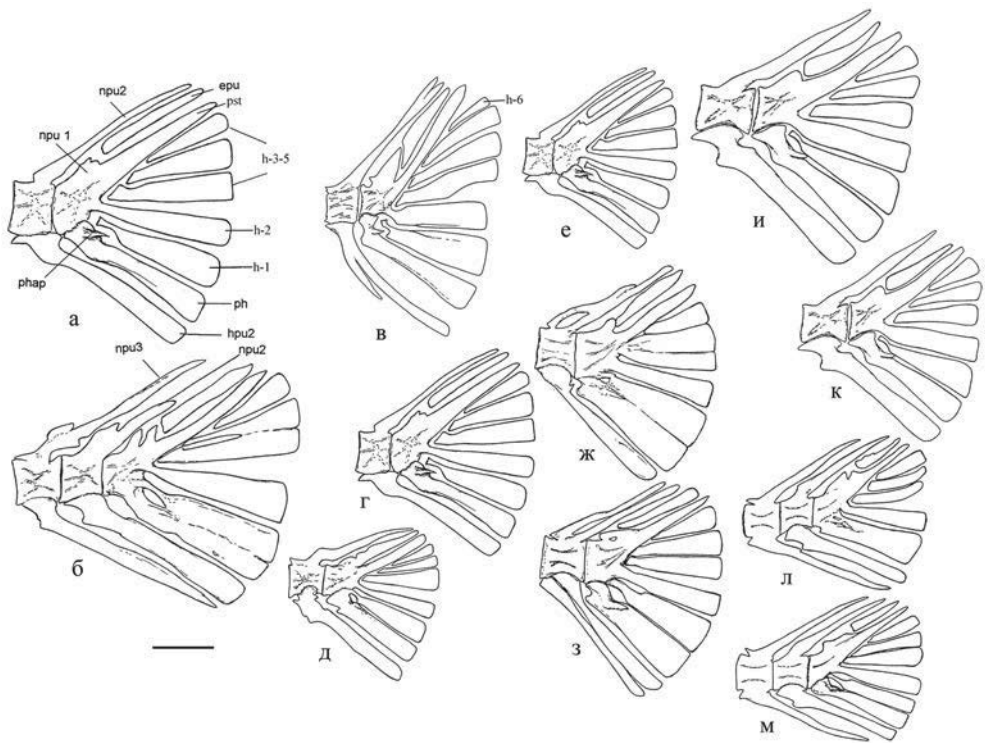


Рис. 15. Хвостовой скелет гольцов рода *Orthrias*; а–е — *O. barbatulus toni* (а, б — бассейн Ингоды; в — р. Чулышман, «тупорылый» морфотип; г — р. Чулышман, «острорылый» морфотип; д — р. Тола; е — система оз. Чулуг–холь); ж, з — *O. b. barbatulus*; и — *O. dgebuadzei*; к — *O. golubtsovi*; л, м — *O. sawadai*.

рыб из Селенги (р. Тола, р. Еро), Ингоды и Онона, *hypuralia* 1 и 2 или *hypuralia* 4 и 5 могут полностью или частично срастаться в единые пластинки, причем *hypurale* 1, даже будучи отдельным элементом, может прирастать к терминальному центру. Есть гипуральная диастема. Имеется одно палочковидное *epurale*, которое у гольцов из р. Тола может прирастать к невральному отростку терминального позвонка (рис. 15д). *Uroneuralia* нет.

Замечания. Среди популяций сибирского гольца отмечена широкая изменчивость признаков, традиционно используемых в качестве видовых (общий габитус; соотношение пре- и посторбитальной длины головы; степень развития чешуйного покрова; форма хвостового плавника; полнота боковой линии; характер окраски тела и перитонеума); весьма варьируют и остеологические признаки (строение глоточных костей и зубов, форма *hyomandibulare* и тазовых костей, число позвонков; строение хвостового скелета). При этом, различия часто носят индивидуальный или мозаичный характер и недостаточны для придания отдельным популяциям таксономического статуса. Исследованные популяции сибирского гольца распадаются на две группы: «тупорылых» гольцов, имеющих не сжатое с боков, закругленное на вершине рыло, чаще отдельные *supraethmoideum-ethmoideum* и *prevomer* (этому признаку придавался большой филогенетический вес — Sawada, 1982), как правило, хорошо развитый рисунок из темных полос и пятен на теле, серебристый (кроме рыб из р. Чулышман и оз. Салдан-Коль) перитонеум, и «острорылых» гольцов, характеризующихся сжатым с боков, заостренным рылом, слитыми *supraethmoideum-ethmoideum* и *prevomer*, слабым развитием темного рисунка на теле или его отсутствием и пигментированным перитонеумом. При этом, стабильность и скоррелированность всех перечисленных признаков внушают определенные сомнения; в частности, особи, имеющие несколько сжатое с боков рыло отмечены среди «тупорылого» морфотипа из оз. Салдан-Коль, а экземпляры со слитыми *supraethmoideum-ethmoideum* и *prevomer* обнаружены в бассейне р. Ингода. Наиболее высокая изменчивость признаков обнаружена у рыб из водоемов Горного Алтая и сопредельных территорий, что, на наш взгляд, связано с повышенным темпом формообразования в нестабильных условиях горных водоемов. В целом, изученный нами материал распадается на несколько морфологически отличных группировок, а именно:

1) типичный *O. b. toni* — рыло не сжато с боков, закруглено на вершине; ноздри расставлены; *supraethmoideum-ethmoideum* и *prevomer* обычно разделены; чешуйный покров развит, по меньшей мере, в задней половине тела; предорсальное расстояние в среднем 54,2 (Западная Сибирь, Байкал) — 54,4 (Ингода, Онон, Сахалин) % SL; преобладают рыбы с выемкой хвостового плавника; пять *hypuralia*; перитонеум светлый, серебристый. Окраска: общий фон тела от желтоватого до зеленовато-серого, часто с красновато-ораневым оттенком; на спине и боках темные пятна, часто сливающиеся в поперечном, реже — в продольном направлении с формированием отдельных полос; брюхо всегда светлое;

пятнышки на лучах грудного плавника тусклые (иногда отсутствуют) и обычно отсутствуют на лучах брюшных и анального плавников. По нашим материалам, забайкальско-дальневосточные популяции отличаются некоторой тенденцией к олигомеризации элементов хвостового скелета (по крайней мере, такие рыбы нередки в притоках Ингоды и Онона) и к большей редукции чешуйного покрова, по сравнению с гольцами из большинства водоемов Западной Сибири и оз. Байкал. Последнее, впрочем, может быть обусловлено случайными факторами. К этому морфотипу могут быть отнесены гольцы из бассейнов среднего течения сибирских рек (Обь, Енисей, Лена), оз. Байкал, р. Орхон, Забайкалья, Дальнего Востока России (бассейн Амура, реки Приморья и Сахалина) и Китая (Маньчжурия).

2) «острорылый» голец — рыло сжато с боков, на вершине приострено; ноздри расставлены; supraethmoideum-ethmoideum слит с prevomer; чешуя отсутствует; преддорсальное расстояние в среднем меньше (51,3–52,7% SL); хвостовой плавник всегда с заметной выемкой; пять hypuralia; перитонеум буроватый. Основной фон окраски довольно светлый, желтый или серый; пятна или полосы, если имеются, неяркие, обычно сливающиеся вдоль боковой линии в широкую продольную полосу. Нередко рисунок может отсутствовать (например, в популяции из оз. Джумалы) или имеются лишь дорсальный ряд коротких поперечных полос и немногочисленные мелкие пятнышки на боках тела преимущественно в задней его половине (р. Ак-Алаха). Данная форма составляет преобладающий морфотип в притоках верхнего течения р. Оби на Алтае (Аргут, Бия, Чулышман). Гольцы из р. Сайдыс, впадающей в р. Майна (приток р. Катунь) и текущей в предгорной части Алтая также имеют признаки этой формы, но отличаются сближенными ноздрями (подобно европейским *O. b. barbatulus*) и наличием чешуи; у этой формы пятна на боках тела обычно разделены и, если сливаются, то в неровные поперечные, а не в продольную полосу.

«Острорылые» гольцы из р. Тола (бассейн Селенги) формой рыла сходны с описанными выше алтайскими популяциями, но отличаются от них в среднем несколько меньшим числом позвонков (обычно 40–42, против 43–45) и в среднем большим преддорсальным расстоянием (54% SL)⁴; для них характерно наличие чешуи и тенденция к срастанию ерurale с невральным отростком рi-1. По окраске сходны с алтайскими, но отличаются более интенсивной латеральной продольной полосой. Вполне соответствуют этим экземплярам некоторые популяции из р. Орхон (ЗИН, № 53135). Крайне недостаточный материал не позволяет исключить независимого происхождения «острорылых» гольцов из этих бассейнов. В отношении различий в числе позвонков следует учитывать, что они могут быть связаны с температурой воды, при которой происходило эмбри-

⁴ Гольцы из бассейна Селенги, как «острорылого» морфотипа, так и «тупорылого», вообще характеризуются в среднем большей величиной преддорсального расстояния по сравнению с популяциями «острорылого» морфотипа из водоемов Алтая (табл. 1).

ональное развитие рыб, как это указывалось и ранее (Баасанжав и др., 1983) и свойственно многим пресноводным рыбам; при этом, колебания крайних значений числа позвонков во всех изученных популяциях практически совпадают. В этой связи следует отметить, что и «тупорылые» и «острорылые» гольцы из р. Чулышман имеют сходное модальное число позвонков, несколько большее, чем у других изученных популяций «тупорылых» гольцов.

Следует отметить, что в бассейне Селенги, наряду с типичными «острорылыми» гольцами, встречается «тупорылый» морфотип. В некоторых случаях «тупорылые» экземпляры попадают единично в «острорылой» популяции (впрочем, это отмечается и в водоемах Горного Алтая, где крупные экземпляры часто имеют притупленное рыло). Однако в части популяций (ЗИН, № 53144) «тупорылые» экземпляры составляют значительный процент (50% от общего числа рыб и более), а гольцы из р. Урд-Тамир (ЗИН, № 53148) почти целиком представлены «тупорылым» морфотипом. Следует также отметить, что «тупорылые» гольцы из бассейна Селенги проявляют большее сходство в окраске не с «острорылыми» экземплярами из этого бассейна, а с «тупорылыми» гольцами бассейна верхнего Амура, Байкала и рек Западной Сибири.

Таксономический статус «острорылых» гольцов представляется нам дискуссионным. Имеющийся в распоряжении материал указывает на присутствие в водоемах юга Сибири и сопредельной Монголии отдельного морфотипа, но не позволяет в точности установить ареал этой формы, ее экологическую обособленность и оценить стабильность диагностических признаков. В р. Чулышман совместно существуют и «острорылые» и «тупорылые» гольцы. Возможно, оценке таксономического статуса «острорылых» гольцов будут способствовать серологические или генетические исследования, хорошо зарекомендовавшие себя, например, для рода *Cobitis* (Васильев, 1995; Васильева, Васильев, 1998; Perdices, Doadrio, 2000 и др.). Среди номинальных таксонов, описанных из Западной Сибири (*N. compressirostris*, *N. sibiricus*, *N. barbatulus tomianus*, *N. b. markakulensis*, *N. cobdonensis*), «острорылые» гольцы более всего подходят под описание *N. b. tomianus* (Рузский, 1920) и, если реальность отличий «острорылых» гольцов будет подтверждена новыми данными и результатами молекулярно-генетических исследований, эта форма должна носить название *Orthrias tomianus* (Ruzsky, 1920).

3) голец из бассейна оз. Чулуг-холь — рыло сжато с боков, на вершине приострено; ноздри расставлены; supraethmoideum-ethmoideum слит с prevomer; чешуя отсутствует; хвостовой плавник всегда с заметной выемкой; пять hypuralia; перитонеум буроватый. Характеризуется наибольшей среди всех изученных популяций «острорылых» и «тупорылых» гольцов длиной головы (в среднем 26,1% SL) и наиболее короткими рылом (в среднем 41,4% SL) и хвостовым стеблем (в среднем 15,7% SL), относительно короткими усиками (Ib3 в среднем 21,4% SL), наибольшими предорсальным и превентральным расстояниями (в среднем 58,6% и 59,2% SL, соответственно). Сравнительно с другими популяциями «острорылых» гольцов, имеющих обычно плоские ментальные доли, у кобдинских

гольцов последние всегда конически выступающие. Окраска преимущественно однотонная, серовато- или оливково-желтого цвета; иногда присутствует 6–9 тусклых дорсальных полос, промежутки между которыми имеют гораздо более яркую желтую окраску, чем боковая поверхность тела.

Из бассейна Кобдо как особый вид по экземплярам длиной 121–170 мм был описан *Nemacheilus cobdonensis* (Гундризер, 1973; 1975; 1979), согласно автору, отличающийся несколько большим числом лучей в плавниках, голым и «более цилиндрическим» телом. Описание Гундризера крайне неполно, типы не выделены и место хранения материала не указано. Наши материалы из бассейна Кобдо демонстрируют наличие здесь двух резко различающихся форм, одна из которых описана как отдельный вид *O. golubtsovi*, и не подтверждают отличий кобдинских гольцов от рыб из других водоемов по числу лучей в плавниках (Прокофьев, 2003). Гундризер не отмечает наличия грубых, густых бугорков на теле и приводит число позвонков без уростиля, как (41) 42–45 (46), в среднем $43,13 \pm 0,17$; длину головы в % длины тела⁵ — $21,49 \pm 0,16$; длину хвостового стебля в % длины тела (без С) — $17,13 \pm 0,21$. Окраска, форма рыла и половой диморфизм не описаны; изображение рыбы в работе Гундризера (1979) соответствует *O. b. toni*. Вместе с тем нельзя исключить, что Гундризер при описании *N. cobdonensis* использовал смешанный материал, включающий «острорылого» гольца и *O. golubtsovi*.⁶ Для *N. cobdonensis* также указано, что в формировании капсулы плавательного пузыря участвуют «только три первых позвонка», тогда как по нашим данным в ее формировании всегда участвует 4-й позвонок. Учитывая отсутствие типового материала и очень краткое описание, содержащее, по-видимому, ошибки и не позволяющее определить описанный таксон, мы рассматриваем *Nemacheilus cobdonensis* в качестве *nomen dubium*. Вместе с тем, отличия описанных выше «острорылых» гольцов из бассейна р. Кобдо и таковых из бассейна Оби и Селенги достаточно существенны и, при получении материала из большего числа местонахождений, возможно, можно будет говорить о таксономической обособленности кобдинского гольца, для которого тогда следует сохранить название *cobdonensis*, учитывая его сходство в форме тела и числе позвонков с первоописанием Гундризера. Некоторые отличия в пластических признаках между изученными экземплярами из бассейна Кобдо (ЗИН № 52257) (табл. 2) и данными, приводимыми Гундризером (1973; 1975; 1979) для «*N. cobdonensis*», возможно, связаны со значительно большими абсолютными размерами последних. Отнесение «*N. cobdonensis*» к роду *Triplophysa* (Богуцкая, Насека, 2004) ничем не обосновано.

⁵ Какая длина имелась в виду (полная или стандартная) в описании не указано.

⁶ Во всяком случае, при объединении пластических признаков кобдинской популяции *O. b. toni* и *O. golubtsovi* средние значения получаются сходные с таковыми, приводимыми Гундризером; то же характерно для числа позвонков.

4) морфотип «*tigris*» — сюда относятся «тупорылые» гольцы из р. Чулышман (ЗИН № 52256), названные так, поскольку сходные с ними гольцы были описаны из олиготрофных озер в бассейне р. Ий-Хем (система Енисея в Туве) под названием *Nemacheilus barbatulus* morpha *tigris* (Гундризер, 1975; 1978). Рыло не сжато с боков, закруглено на вершине; ноздри расставлены; supraethmoideum-ethmoideum и prevomer разделены; чешуя отсутствует; предорсальное расстояние в среднем 55% SL; хвостовой плавник усечен; шесть huralia; перитонеум буроватый. Окраска: основной фон желтоватый или желтовато-коричневый, светлеющий на нижней поверхности тела. На спине имеются несимметричные, часто фрагментированные поперечные полосы, иногда причудливой формы; на боках — округлые, поперечно вытянутые, иногда T-, W- или V-образные пятна, у некоторых экземпляров образующие «тигроидный» рисунок. У некоторых рыб пятна густо покрывают брюхо. В отличие от других популяций «тупорылых» гольцов имеют несколько большее модальное число позвонков и мелкие отличия в строении глоточных зубов (в том числе и от симпатричного «острорылого» морфотипа, см. рис. 10м и 12о), описанные выше, возможно, отражающие некоторую дифференциацию в питании этих форм. Наиболее своеобразной особенностью этого морфотипа является сохранение в хвостовом скелете шестой гипуралии, чего не отмечено ни в одной другой популяции *O. barbatulus*-complex. Для уточнения таксономического статуса этой формы необходимы дополнительные сборы. Из всех перечисленных морфотипов этот наиболее отклоняется от типичных сибирских гольцов из рек Онон и Ингода.

5) голец из оз. Салдан-Коль — рыло не сжато с боков, закруглено на вершине; ноздри расставлены; supraethmoideum-ethmoideum слит с prevomer; чешуйный покров развит по меньшей мере в задней половине тела; предорсальное расстояние составляет в среднем 52,85% SL; хвостовой плавник с выемкой; пять huralia; перитонеум светлый, испещрен разреженными черными меланофорами, сгущающимися у позвоночника. Отличаются наиболее короткими среди всех изученных популяций *O. b. toni* грудными плавниками (в среднем 14,5% SL), короткой головой (в среднем 21,5% SL), общей формой тела (его наибольшая высота приходится на вертикаль начала спинного плавника, а не более или менее впереди нее) и особенностями окраски: общий светлый фон на спине и боках тела практически полностью сокрыт густой темной пятнистостью, причем пятна сливаются как в поперечном, так и в продольном направлении, образуя сетчатый или сетчато-пятнистый рисунок; вдоль спины проходит узкая темная полоса, пересекающая узкие, волнистые поперечные полоски; в основании хвостового плавника широкая темная перевязь. Пятна имеются на всех плавниках и иногда на брюхе.

В целом следует отметить, что, хотя в пределах ареала *O. b. toni* встречаются популяции и группы популяций, характеризующиеся определенным набором статистических отличительных признаков, какие-либо таксономические заключения в отношении подобных «морфотипов» в настоящее время преждевремен-

ны, поскольку границы их ареалов и отношения (как экологические, так и репродуктивные) в районах контактов разных морфотипов неясны, а изменчивость морфологических признаков в пределах одной популяции или, по крайней мере, среди популяций одного бассейна весьма высока. Отдельный таксономический статус ряда озерных популяций (Салдан-Коль, Маркакуль, озера в бассейне Ий-Хем), имеющих некоторые отличия от речных популяций из прилегающих районов, сомнителен, поскольку изоляция этих популяций, скорее всего, недостаточна для формирования устойчивых отличий. Кроме того, внутри одного водоема могут быть встречены резко различающиеся морфотипы, репродуктивные отношения между которыми неясны. В горных районах юга Сибири и Монголии не исключено существование «временных» морфотипов, появление которых может быть связано с конкретными физическими явлениями (например, интрузией высокоминерализованных подземных вод). В этой связи, какие-либо таксономические выводы желательно делать только на достаточно массовом материале, собранном на различных участках и в разные годы.

Большинство номинальных таксонов, сводимых (Берг, 1949; Баасанжав и др., 1983; Васильева, 1998) в синонимию *O. barbatulus toni*, относятся к «тупорылому морфотипу (*Nemacheilus compressirostris*, *N. pechiliensis*, *N. sibiricus*, *N. barbatulus markakulensis*, *Orthrias oreas*, *Barbatula toni fowleri*, *B. t. kirinensis*). *Nemacheilus compressirostris* описан по двум экземплярам из «озера в Северо-Западной Монголии» (Варпаховский, 1897). В дальнейшем, типовая территория указывалась, как «бассейн Оби в Северо-Западной Монголии» (Берг, 1949; Васильева, 1998). Однако, во-первых, озер бассейна Оби в Северо-Западной Монголии нет, а во вторых, на оригинальной этикетке, сопровождающей синтипы, нет указания на бассейн Оби. Поскольку материал происходит с Нижегородской выставки, не исключена путаница в определении его реального местонахождения. Синтипы *N. compressirostris* (ЗИН № 11298) сохранились посредственно, однако, они не имеют никаких диагностически значимых отличий от других популяций, относимых к *O. barbatulus toni*. У этих гольцов рыло закруглено; чешуйный покров хорошо развит, эпидермальные бугорки мелкие и разреженные; окраска спины и боков темная, почти коричневая, с неясными темными пятнами, брюхо белое. Указывавшееся в качестве отличия уплощенное и треугольное рыло (Варпаховский, 1897) по Бергу (1906) является следствием подсушки экземпляров еще в свежем виде, с чем я полностью согласен. *Nemacheilus sibiricus*, установленный Грациановым (1907), является *nomen nudum*, поскольку его описания не приведено, а типы не выделены. В качестве типовой территории указан «Бийск на Оби»; согласно определительной таблице якобы отличается от *N. toni* наличием чешуи на хвостовом стебле.

Описанный из оз. Маркакуль (бассейн Иртыша) *Nemacheilus barbatulus markakulensis* (Меньшиков, 1938), в дальнейшем (Берг, 1949) рассматривался как особая раса (*natio*) сибирского гольца. В качестве главного отличия от типичной формы указывалась форма парных плавников: у маркакульских гольцов

их вершины более заостренные и образованы обычно 1-м или 1-2-м ветвистыми лучами, тогда как у типичных вершина грудного плавника образована 2–3-м (иногда и 4-м), брюшного — 2-м или 2–3-м ветвистыми лучами. Другие приводимые Меньшиковым (1938) отличия (несколько большая высота спинного и длина грудного плавников, меньшее вентроанальное расстояние и более мелкая чешуя) не существенны. Митрофанов (1966; 1989) указывает на существовании в оз. Маркакуль двух форм («прибрежно-речной» и «глубоководной»), различающихся темпом роста, экологией и морфометрическими признаками; форма парных плавников у обеих форм сходная, и на этом основании В.П. Митрофанов признает валидность маркакульского подвида. По нашим материалам гольцы, у которых в формировании вершины грудного плавника участвует 1-й неветвистый луч, нередки и в других водоемах (также Кириллов (1972) указывает участие первого луча в формировании вершины грудного плавника для ленских гольцов), а у одного из синтипов *N. b. markakulensis* (ЗИН, № 26864) вершина грудного плавника образована только 2–3-м ветвистым лучом. Участие первого ветвистого луча в формировании вершины брюшного плавника отмечено в популяции из оз. Салдан-Коль (в бассейне верхнего течения р. Оби), такие рыбы встречаются и среди европейских *O. barbatulus barbatulus*. У маркакульских гольцов максимальная высота тела в среднем меньше (11,6% SL), чем у других популяций, рыло закруглено. Мы полагаем, что отличий маркакульских гольцов скорее всего недостаточно для обособления их в отдельную таксономическую единицу.

В отношении статуса номинальных форм, описанных из Китая, обычно отмечается их исключительно краткое описание, не позволяющее полноценно сравнить их с реальными популяциями, составленное к тому же по единичным образцам (Берг, 1949; Oliva, Chitradivelu, 1974); типовые территории большинства этих таксонов находятся в пределах ареала *O. barbatulus toni*. Основными отличиями *Barbatula toni fowleri* от номинотипического подвида, согласно Никольсу (Nichols, 1925; 1943), являются различия в окраске и положении начала брюшных плавников относительно начала спинного: у *fowleri* на теле прерывистые темные поперечные полосы и брюшные плавники начинаются под передней частью спинного, тогда как у *toni* пятна на боках тела формируют продольную полосу и брюшные плавники прикрепляются под началом спинного. Оба этих признака варьируют у рыб из одного и того же водоема, что указывает на идентичность этих номинальных таксонов. *N. pechiliensis* неоднократно указывался (Fowler, 1924; Nichols, 1943) в качестве синонима *N. toni* вскоре после его первоописания, которое (Fowler, 1899 (1900)), как и первоописание *N. toni kirinensis* (Tchang, 1932) из оз. Ching-po в бассейне р. Сунгари, не содержит каких-либо существенных отличий от типичного *O. toni*. Гольцы с о. Хоккайдо (Япония) впервые описаны (Jordan, Fowler, 1903) как особый вид *Orthrias oreas*, никем из последующих авторов не признанный. Судя по описаниям (Jordan, Fowler, 1903; Masuda et al., 1985; Goto, 1987), японские гольцы не обнаружива-

ют каких-либо существенных отличий от материковых популяций. Макино (Makino, 1941) указывал на различия в числе хромосом между *Barbatula oreas* и *B. toni* ($2n=48$ у первого и $2n=50$ у второго), однако, есть мнение, что данные Макино нуждаются в проверке (Васильев, 1985). Следует также отметить, что Савада (Sawada, 1982, p. 164, tab. 18) указывает для *O. toni* меньшее общее число позвонков (37–39, включая Веберов аппарат и уростиль, $n=14$), чем наблюдается у представителей этого вида по нашим и некоторым литературным (Гундризер, 1975; Баасанжав и др., 1983) данным (40 и более). Материал Савады происходил исключительно с о. Хоккайдо и из Кореи (op. cit., p. 68). Различия в числе позвонков могли бы служить основанием для таксономического обособления японо-корейских популяций, хотя близкое число позвонков (38–40) приводится для гольцов из р. Ульбея (север Хабаровского края), впадающей в Охотское море (Рогатных, Кузицин, 1992). Однако, эти авторы, отмечая, что в число позвонков включен уростиль, не указывают, учитывались ли ими четыре позвонка Веберова аппарата. Точно такие же сомнения по поводу данных о меньшем числе позвонков (38) у гольцов из бассейна р. Лены (Кириллов, 1972).

В отношении *Barbatula cuneicephalus* Shaw et Tchang, 1931, описанной из окрестностей Бейпина (Sankai-tien), трудно сказать что-либо определенное, поскольку типы нам недоступны, а имеющиеся описания (Shaw, Tchang, 1931; Tchang, 1933; Nichols, 1943) крайне скудны и недостаточны для точного определения. Для *Barbatula cuneicephalus* отмечены треугольная форма головы с заостренным рылом и хвостовой плавник с выемкой; последний признак позволил Л.С. Бергу (1949) с сомнением отождествить этот вид с «infrasubspecies» *tomianus*. Однако, «острорылый» морфотип на Дальнем Востоке не обнаружен, поэтому не исключено, что в действительности это название относится к какому-то другому виду гольцов⁷. Мы рассматриваем *Barbatula cuneicephalus* в качестве *nomen dubium*. Наконец, подвид, описанный под названием *Barbatula toni posteroventralis* Nichols, 1925, вероятно, принадлежит к роду *Triplophysa*.

Чжу (Zhu, 1989; 1992; 1995) отождествляет *O. barbatulus toni* с видом, описанным Бликером (Bleeker, 1864(1865)) из «Монголии» (вероятно из Внутренней Монголии на территории нынешней КНР) под названием *Nemacheilus nudus*, заменяя широко употребляемое название *toni* на *nudus*, что принимается некоторыми авторами (Kim, 1997). Хотя первоописание Бликера не исключает возможной идентичности этих видов, однако, на наш взгляд, для решения этого вопроса, влекущего за собой изменение устоявшегося в литературе названия, необходимо подробное переизучение типового материала по *Nemacheilus nudus*. Экземпляр из коллекции ЗИНа (№ 4471, западный Сычуань; значительно мацерирован и обесцвечен вследствие длительного хранения), упоминаемый еще Герценштейном (1888) и относимый к *N. nudus*, по-видимому, принадлежит к виду рода *Triplophysa* и, вероятно, конспецифичен *T. bleekeri*. Следует отметить,

⁷Чжу (Zhu, 1989; 1995) относит этот вид к роду *Triplophysa* и рассматривает в качестве валидного.

что Герценштейн (1888) считал *N. nudus* формой, промежуточной между *N. stoliczkae* и *N. robustus*, а Рендаль (Rendahl, 1933) указывал на сходство между *N. nudus* и описанным им *N. hsutschouensis* (все эти виды относятся к роду *Triplophysa*). Также следует учесть, что на территории Китая не исключено существование гольцов, близких, но не тождественных *O. barbatulus toni*.

Сравнение. Приведено при описании *O. barbatulus barbatulus*.

Распространение (рис. 2). Северная Азия: водоемы Сибири от бассейна Оби до Колымы, реки побережья Охотского моря, Шантарские о-ва, Сахалин, Япония (о. Хоккайдо, япономорское побережье о. Хонсю), бассейн Амура, водоемы Приморья, Северо-Восточного Китая (Ялу, Ляохэ) и Кореи; Монголия (водоемы бассейнов Тихого и Северного Ледовитого океанов, а также бассейн р. Кобдо и верховья р. Унгийн-Гол в Долине озер — рис. 2б); случайно интродуцирован на Камчатку.

Материал. Всего 856 экз., из них 104 остеологических препарата (ТП): ЗИН — № 3159, Байкал (4); № 3238, Нижняя Тунгуска (6); № 3250, Аргунь (1); № 5051, р. Обь между Телецким оз. и Барнаулом (1); № 8485, р. Лефу близ Николаевска, Приморье (6); № 8522, р. Иртыш у Семипалатинска (6); № 9833, р. Базаиха, бассейн Енисея (4); № 11298, озеро в северо-западной Монголии (2, синтипы *Nemachilus compressirostris* Warp.); № 12021, Телецкое оз. (1); № 12022, Телецкое озеро (2); № 13796, оз. Косогол, Монголия (2); № 14597, р. Ингода, Забайкальская обл. (3); № 16237, р. Шитоухэ, Маньчжурия (4); № 22073, р. Онон (3); № 15745, р. Седанка, Приморье (6); № 17094, оз. Орель, лев. берег Амура (4); № 20014, правый берег Амура, в 3-4 км ниже с. Богородское (6); № 42253, о. Сахалин, р. Пороной у с. Вальзы (15); № 26864, оз. Маркакуль (6; синтипы *Nemacheilus barbatulus markakulensis* Menschikov); № 26829, р. Катунь (5); № 52255, р. Чулышман у впадения в оз. Джулукуль, бассейн р. Бия (система верхней Оби) ~ 50 км к северо-западу от Мугур-Аксы, Алтайский Край (50°28'N, 89°46'E) (4+2ТП; «острорылый» морфотип); № 52256, р. Чулышман у впадения в оз. Джулукуль, бассейн р. Бия (система верхней Оби) ~ 50 км к северо-западу от Мугур-Аксы, Алтайский Край (50°28'N, 89°46'E) (4+1ТП; «тупорылый» морфотип); № 52257, безымянное озеро ~ 1 км ЮЗ впадения р. Моген-Бурен в оз. Чулуг-холь (=Омудай), бассейн р. Моген-Бурен (система р. Кобдо), ~ 50 км западнее от Мугур-Аксы, Тува (9+2ТП); № 52259 (40+8ТП) и № 53049 (4), система р. Тарбальджей, впадающей в р. Онон, Кыринский р-н Читинской обл.; № 52581, р. Аргут у слияния с р. Коксу ~104 км западнее пос. Кош-Агач, Респ. Алтай (49°45'N, 87°15'E; высота 1502 м н.у.м.) (2); № 52583, р. Сайдыс, приток р. Майма, бассейн р. Катунь (51°53'N, 86°07'E; высота ~ 550 м н.у.м.) (7+2ТП); № 52584, р. Ак-Алаха, бассейн р. Аргут (49°19'15"N, 87°39'E; высота ~ 2150 м н.у.м.) (1); № 52585, безымянный ручей в системе оз. Кальджин-Куль, бассейн р. Аргут (верхнее течение р. Оби, Алтай) (49°18'N, 87°26'E; высота ~ 2410 м н.у.м.) (2); № 52586, Нижнее озеро Джумалы в бассейне р. Аргут, Алтай, ~ 70 км ЮЗ от пос. Кош-Агач (49°30'30"N, 88°01'30"E; высота ~ 2262 м н.у.м.) (11); № 52587, оз. Салдан-Коль (=Длинное) в системе р. Бийлюкем,

бассейн р. Чуя (система верхней Оби) (50°13'N, 89°15'30"E; высота 2272 м н.у.м.) (12+2ТП); № 52588 (2) и № 52716 (1), оз. Таймень, система р. Катунь, Алтай (49°49'N, 85°49'E; высота 1516 м н.у.м.); № 52582 (31), № 52589 (25+5ТП), № 53056 (8) и № 53057 (27+6ТП), ручей Нарымка, впадающий в р. Зубковка (приток р. Оленгуй в бассейне р. Ингода), Читинская обл. (51°41'N, 113°32'E); № 52590, р. Тола, приток р. Селенга в Монголии (3+2ТП); № 52591, р. Еро, приток р. Селенга в Монголии (15+2ТП); № 53042, Монголия, р. Селенга у Хутаг-Ундер (1); № 53043, Mongolia, Selenga, Mandal, Bar-Chulat & Ero Rivers, 49°05'N, 107°05'E (1); № 53046, Mongolia, Tuv aimag, Tuul Gol (branch of Tuul), 47°81'N, 107°27'E (1+1ТП); № 53047, Монголия, р. Хойд-Тэрх (11+2ТП); № 53048, Монголия, р. Керулен, бассейн р. Онон (4+1ТП); № 53049, р. Тарбальджей, приток р. Онон, Читинская обл. (4); № 53055, ручей Семен, впадающий в ручей Нарымка (Зубковка, приток р. Оленгуй, система р. Ингода, 51°41'N, 113°32'E) (17+4ТП); № 53056, ручей Нарымка, бассейн р. Ингода (27+4ТП); № 53125, р. Унгийн-Гол, Монголия (25+2ТП); № 53131, Кош-Агач, р. Чуя, 5 км выше города, эфемерные водоемы в русле реки (2); № 53134, ручей Семен, бассейн р. Ингода (13); № 53135, р. Орхон, 5 км выше перевала, Монголия (30+5ТП); № 53137, Булганский аймак, р. Чогиртын голос (Гуурний оргин), 48°59', 103°15'E, 1315 м н.у.м. (7); № 53140, р. Арсайт, приток р. Орхон, Монголия, 49°00'N, 103°25'E (36+2ТП); № 53141, оз. Уст-Нур, Монголия (11+1ТП); № 53142, верховья р. Тэлийн, приток р. Селенги, Монголия, 49°52'N, 102°34'E (21+5ТП); № 53143, р. Орхон в районе моста Эденет-Дархан (10); № 53144, р. Хойд-Темир (18+2ТП); № 53146, р. Буссейн-Гол, впадающая в р. Тэлийн-Гол (12+3ТП); № 53148, р. Урд-Тамир, бассейн р. Селенга, Монголия, 47°36'N, 101°31'E (26+3ТП); № 53187, р. Селенга, Монголия (4jun.); № 53191, р. Унгийн-Гол, 46°08'N, 102°80'E (30+4ТП); № 53362, Монголия, р. Тола, цепь озерок вдоль основного русла выше Галт тан (14). ЗМ МГУ — № 18964, р. Пойлова-Яха, Тазовский п-ов (2); № 200076, р. Комиссаровка, Приморье (25). ИПЭЭ (некаталогизированные материалы) — ручей Нарымка, бассейн р. Ингода (30+10ТП); ручей Семен, впадающий в ручей Нарымка, бассейн р. Ингода (20+5ТП); р. Тарбальджей, бассейн р. Онон (10+2ТП); бассейн р. Орхон, система р. Селенга в Монголии (30+10ТП); р. Керулен (4+2ТП); р. Селенга, Монголия (10+6ТП).

***Orthrias barbatulus barbatulus* (Linnaeus, 1758) —**

Европейский усатый голец

Рис. 15ж, з; 16–17

Cobitis barbatula: Linnaeus, 1758, p. 303 (part.: Европа); Heckel, Kner, 1858, S. 301 (Европа).

Nemachilus barbatulus var. *taurica*: Кесслер, 1877, с. 171, 271 (р. Салгир).

Nemachilus barbatulus: Fatio, 1890, p. 19 (Швейцария); Берг, 1912, с. 121 (бассейн р. Лаба); 1949, с. 868 (Европа).

Nemacheilus barbatulus: Rendahl, 1952, p. 527 (Европа).

Nemachilus barbatulus: Жуков, 1965, с. 327 (Белоруссия).

Noemacheilus barbatulus: Vacescu-Mester, 1967, p. 157 (Европа); Blanc et al., 1971, fig. 287 (Европа; карта распространения); Oliva, Chitravadivelu, 1974, p. 118 (Польша); Ladiges, Vogt, 1979, p. 134 (Европа); Sawada, 1982, p. 68 (Франция); Мyller, 1983, p. 195 (Европа); Rolik, 1990, p. 141 (бассейн Вислы); Doadrio et al., 1991, p. 61 (Испания).

Nemacheilus barbatulus: Sivkov, 1991, p. 29 (Болгария).

Barbatula barbatula: Kottelat, 1997, p. 93 (Европа).

Orthrias barbatulus (part.: *O. b. barbatulus*): Прокофьев, 2003, с. 732 (Европа).

Диагноз. Задняя ноздря обычно расположена сразу позади передней ноздри; позвонков обычно менее 41; чешуйный покров даже в передней половине туловища довольно густой; хвостовой плавник усеченный или с незначительной выемкой.

Описание (рис. 16). D III–IV(V) (6)7(8); A III(IV) 5(6); P I 10–12; V I 6–7; C I+8+8+I. Vert. 4+33–38+1=38–43 (обычно 38–41). Промеры приведены в табл. 1.

Тело толстое, брусковидное; его наибольшая ширина примерно равна или немного меньше максимальной высоты тела. Последняя содержится 5,6–8,0 раз в SL. Дорсальный профиль тела почти параллелен вентральному или слегка дуговидный; изредка за затылком может присутствовать небольшой горб. Хвостовой стебель всегда сжат с боков, короче длины головы, его длина 5,25–6,7 раза содержится в SL. Высота хвостового стебля содержится в его длине 1,5–1,7 (2,0) раза и 9,4–11,4 раза в SL.

Голова коническая, уплощенная; рыло, как правило, примерно равно посторбитальной длине головы, редко бывает несколько короче или немного длиннее последней. Длина головы (3,7) 4,1–4,4 раза содержится в SL. Рыло не сжато с боков, с тупо округленной вершиной, верхний профиль рыла полого спускается вниз кпереди от ноздрей. Длина рыла составляет 2,2–2,4 раза от длины головы. Глаза небольшие, расположены дорсолатерально; горизонтальный диаметр орбиты всегда заметно меньше ширины межглазничного промежутка и (5,7) 6,3–8,0 раза содержится в длине головы.

Строение рта (рис. 16д). Рот нижний, подковообразный, окружен тремя парами усиков. Нижняя губа прервана посередине, всегда имеет конические, выступающие ментальные доли. Помимо ментальных долей, на нижней губе в основании третьей пары усиков всегда развиты латеральные доли, длина которых составляет менее трети длины усика третьей пары (как правило, $\frac{1}{4}$ – $\frac{1}{5}$ длины последнего и менее). Верхняя губа цельная, как правило, имеет медиальную выемку, которая иногда слабо развита. Губы слабо или умеренно складчатые, иногда почти гладкие. Зубовидный отросток слабо или умеренно развит, очень редко отсутствует. Третья пара усиков обычно достигает заднего края глаза, иногда несколько заходит за него.

Передняя и задняя ноздря соизмеримы по величине, обычно сближены (передний край задней ноздри расположен непосредственно у края носового клапана), а если иногда расставлены, то не более чем на 0,5 диаметра ноздри. Носовой клапан треугольный или листовидный, короткий — будучи пригнутым на-

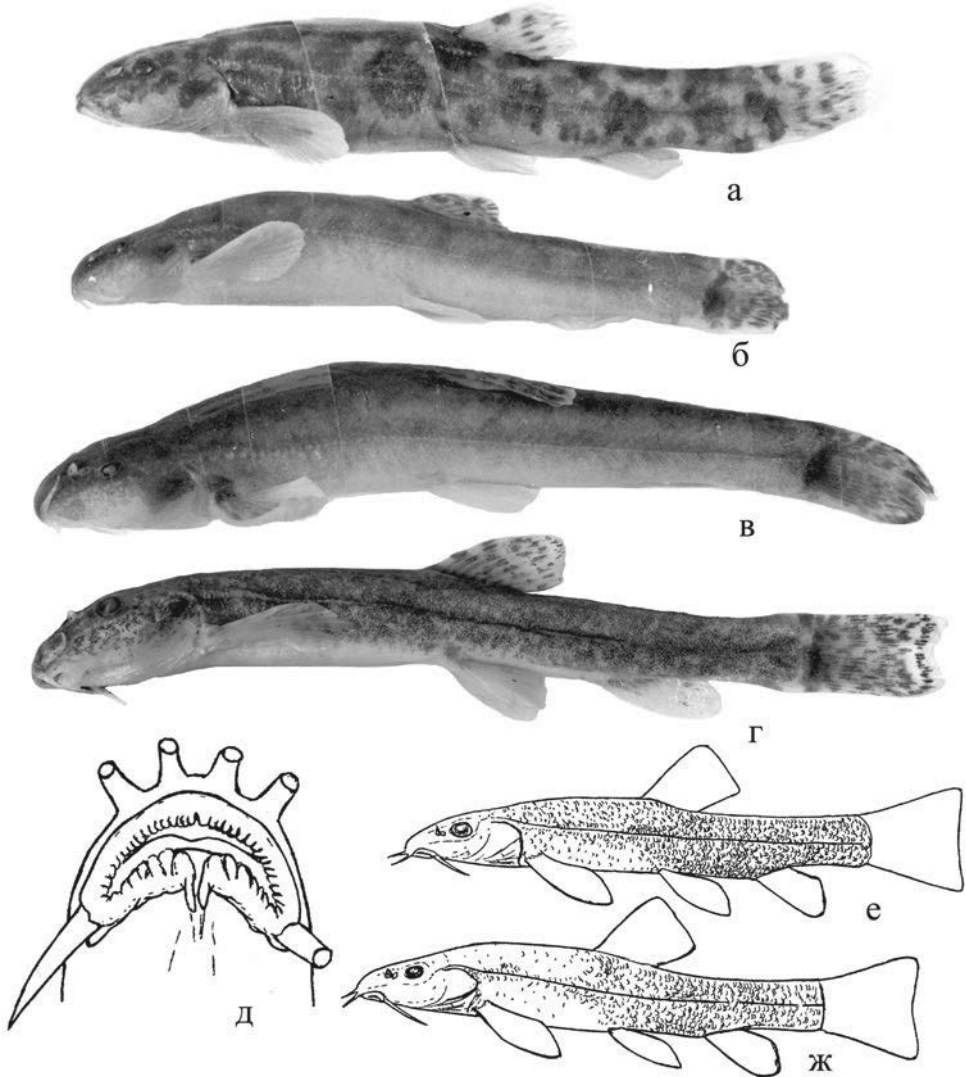


Рис. 16. *Orthrias barbatulus barbatulus*: а-г — общий вид (а — р. Волхов (ЗИН № 12066), SL 65 мм; б, в — р. Гжелка, Московская обл. (ЗИН № 52595), SL 85 и 103 мм; г — р. Белая, бассейн р. Кубань SL 71 мм); д — строение рта; е, ж — варианты развития чешуйного покрова (д-ж — по экз. ЗИН № 52595).

зад достигает середины — заднего края ноздри второй пары. Число пластин ольфакторного органа — 18–28, увеличивается с ростом рыбы.

Сейсмосенсорная система. Типичная конфигурация сейсмосенсорных каналов головы и ее изменчивость соответствует описанной для *O. barbatus toni*. Супраорбитальный канал (со) сплошной или разделен на носовой (сн — 3 поры) и надглазничный (со — 4–5 пор) отрезки, чаще (но не всегда) не слит с инфраорбитальным каналом (сio); супратемпоральная комиссура (сst) всегда слита с сio, не прервана и содержит 3 поры. В единичных случаях сst содержит 4 поры, но сам канал сплошной. Пор сio 10–12. Верхняя пора преоперкуломандибулярного канала (срп) расположена низко (от уровня угла рта до примерно середины расстояния между верхним краем рта и сio); число пор в этом канале составляет 6–9 (чаще 7 или 8). Боковая линия (сLL) полная или почти полная; короткие перерывы, лишенные пор, могут иметься на хвостовом стебле (рис. 16е, ж). Пор сLL ~60–80.

Чешуйный покров. Тело всегда покрыто мелкой, часто врастающей в кожу чешуей; степень развития чешуйного покрова подвержена сильной индивидуальной изменчивости: чешуйный покров в передней половине туловища обычно сравнительно густой (рис. 16е), но встречаются экземпляры у которых он сильно редуцирован или практически отсутствует (рис. 16ж); в задней половине туловища чешуя всегда хорошо развита. В наибольшей степени редукция чешуйного покрова в передней половине туловища выражена у наиболее восточных популяций. Чешуи, как правило, налегают друг на друга, по крайней мере, в задней половине туловища. Отдельные чешуйки обычно имеются на голове, горле и брюхе.

Чешуи округлые или слабо эллипсовидные, до 0,5 мм в диаметре. Узел чешуи маленький, эксцентричный; по направлению к апикальному краю чешуи имеет перифокальную зону, заметно превышающую узел по диаметру и несущую радиальные склериты; у многих чешуй узел и перифокальная зона сливаются в единое центральное поле. Радиальные склериты разорванные, часто дихотомирующие.

Все тело и голова, часто включая грудь, брюхо и лучи грудных плавников покрыты очень мелкими (много меньше диаметра зрачка), однородными, разреженными эпидермальными бугорками (промежутки между которыми отчетливо превышают диаметр отдельных бугорков); у самцов в нерестовой период они становятся более густыми и грубыми. Зачаточные кожные гребни в основании хвостового плавника, скрывающие его неразвитые лучи, обычно имеются, лучше выражены у самцов в нерестовой период.

Плавники. Начало спинного плавника расположено ближе к основанию хвостового плавника, чем к концу рыла; будучи пригнутым назад этот плавник обычно достигает вертикали начала анального, редко несколько заходит за нее; его верхний край прямой. Нижний край анального плавника прямой или слегка выпуклый. Анус отстоит от начала анального плавника примерно на один диа-

метр орбиты. Грудные плавники сильно варьируют по форме: их вершина обычно образована 2-м, 2–3-м, 3-м или 3–4-м ветвистыми лучами, округлая или слабо заостренная. Длина грудных плавников 1,6–2,2 раза содержится в РV. Брюшные плавники немного не достигают ануса. Вершина брюшных плавников образована, как правило, 2-м или 2–3-м, редко 1–2-м ветвистыми лучами. Хвостовой плавник всегда короче длины головы, усеченный или слабо выемчатый (разница в длине наиболее крайних и медиальных лучей обычно менее 2 мм).

А н а т о м и я. Кишечник короткий, с двумя петлями. Свободная часть плавательного пузыря в брюшной полости сильно редуцирована или полностью отсутствует. Перитонеум серебристый, с редко разбросанными темными меланофорами, сгущающимися у позвоночника. На 1-й жаберной дуге имеется 8–10 коротких треугольных жаберных тычинок. Самки с икрой IV–V стадии зрелости встречаются уже в первой половине декабря (ЗИН № 52595).

О к р а с к а. Основной фон окраски желтый, коричнево- или серовато-желтый, или зеленовато-серый, становящийся желтоватым или белым на брюхе. На спине имеется продольный ряд темных пятен или коротких поперечных полос, которым соответствует латеральный ряд округлых или ромбовидных пятен вдоль боковой линии, иногда пятна на боках тела разбросаны беспорядочно, вытянуты поперечно, могут иметь V- или W-образную форму. У отдельных экземпляров пятна латерального ряда могут сливаться в продольную полосу. Степень выраженности пятен сильно варьирует. На голове темный пигмент часто почти полностью скрывает основной фон. В основании хвостового плавника имеется поперечно вытянутое темное пятно. Нередко встречаются особи с красноватым оттенком тела и плавников. Описана ксанторическая форма (Берг, 1933; Valon, Frank, 1953). Продольные ряды пятнышек имеются на спинном, хвостовом и грудных плавниках (на первых двух они всегда ярче). Брюшные и анальный плавники без пятен.

П о л о в о й д и м о р ф и з м. У самцов эпидермальные бугорки на голове, теле и грудных плавниках, зачаточные жировые гребни на хвостовом стебле достигают максимального развития в нерестовой период, неветвистый и передние 5–6 ветвистых лучей грудного плавника заметно расширены и утолщены. Отмечены некоторые различия в пластических признаках между самцами и самками (Oliva, Chitradavidelu, 1974).

Р а з м е р ы. SL наибольшего изученного экземпляра — 120 мм (р. Гжелка, Московская область). Максимальные известные размеры европейского гольца по литературным данным — 160–180 мм (из Финляндии — Берг, 1949; Sauvonsaari, 1971).

О с т е о л о г и я. Нейрокраний дорсовентрально уплощенный, относительно узкий, его максимальная ширина (на уровне pterotica) содержится 1,8–2,3 раза в его длине. Задняя фонтанель удлинненно-цилиндрическая, расширенная каудально; ее длина составляет около четверти длины нейрокрания. Шов между frontale и parietale зубчатый или почти прямой. Parietale и pteroticum разъединены кон-

тактом между *sphenoticum* и *epioticum*. Этмоидный отдел узкий и удлиненный, содержится 2,8–3,4 раза в длине нейрокrania. *Supraethmoideum-ethmoideum* и *prevomer* разделены швом. Строение этмоидной области черепа идентично описанной выше для сибирского гольца.

В и с ц е р о к р а н и й. Отдельные кости висцерокrania изображены на рис. 17. *Premaxillare* (рис. 17а) с длинным восходящим отростком и умеренно развитым *pr. anterior praemaxillae*; вентральный край альвеолярной ветви *praemaxillare* вогнутый, дорсальный — выпуклый. *Maxillare* (рис. 17 б, в) — крупная кость почти прямоугольных очертаний с изломанными контурами, ее латеральный отросток (*pr. lateralis maxillae*) хорошо развит, смещен к переднему краю кости. Задняя пластинка *maxillare* округлой или трапециевидной формы, дорсально и вентрально отделена выемками от остальной части кости. *Pr. rostralis maxillaris* прямой, не превышает высоту кости.

Элементы подвеса и нижней челюсти изображены на рис. 17 г–и. *Dentale* с высоким и широким, вертикально ориентированным короноидным отростком, ее симфизная часть не утолщена. Контакт между *dentale* и *articulare* прямой или слабо зубчатый. *Retroarticulare* всегда имеется, маленькое, обособленное. *Coronomeckelian* маленькое, расположено на внутренней поверхности нижне-челюстного комплекса на границе *dentale* и *articulare*. *Autopalatinum* прямоугольной формы, с выступающей суставной поверхностью для этмоидного отдела и узкой, хорошо обособленной медиальной пластинкой.

Ectopterygoideum — тонкая, плоская кость, передним краем прилегающая к внутренней поверхности нижней челюсти, задним краем налегающая на передний край *quadratum*. *Endopterygoideum* пластиновидное, передним концом сочленено с *autopalatinum*, а задним — с *metapterygoideum*. *Metapterygoideum* — крупная пластинчатая кость, несущая более или менее выраженный дорсальный гребень, маркирующий перегиб между дорсальной и латеральной частями пластинки. Вентральный край этой кости прямой или имеет неглубокую вырезку; квадрато-метаптеригоидная фенестра отсутствует, но щелевидное пространство между *quadratum* и *metapterygoideum* всегда имеется. *Quadratum* — широкотреугольная кость с обособленной суставной головкой и длинным задним отростком; верхний край этой кости слабо выпуклый, передне-вентральный угол пластинки *quadratum* образует направленный вперед шиловидный отросток. *Symplecticum* палочковидное, умеренно расширяющееся кзади.

Hyomandibulare (рис. 17 з–и) с двумя отдельными суставными поверхностями, расстояние между которыми меньше, чем длина передней суставной поверхности. Задняя суставная поверхность длиннее и расположена выше передней. Оперкулярный отросток короткий, смещен на внутреннюю поверхность кости. На переднем крае пластинки *hyomandibulare* нередко имеется слабая выемка. Отношение ширины *hyomandibulare* к высоте составляет 1 : 1,8 – 1 : 2,1.

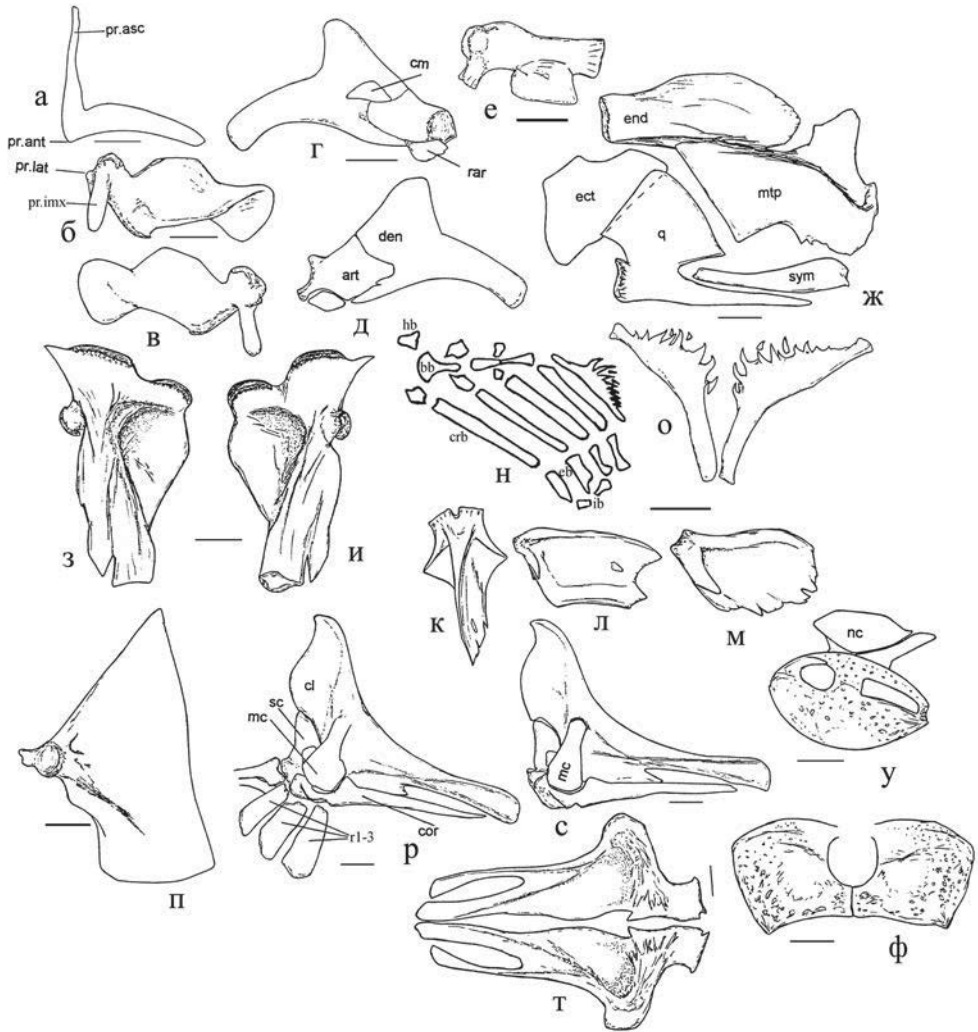


Рис. 17. *Orthrias barbatulus barbatulus*, р. Дёржа, Тверская обл. (ИПЭЭ, б/№): а — premaxillare; б, в — maxillare (б — изнутри, в — снаружи); г, д — нижняя челюсть (г — изнутри, д — снаружи); е — autopalatinum; ж — квадрато-птеригоидный комплекс; з, и — hyomandibulare (з — снаружи; и — изнутри); к-м — urohyale; н — жаберный аппарат; о — глоточные кости; п — operculum изнутри; р, с — плечевой пояс (изнутри; варианты строения mesosomacoideum); т — тазовые кости; y, ф — капсула плавательного пузыря (сбоку и снизу). Размер линейки — 1 мм.

Бранхиостегальных лучей 3, один причленяется к *ceratohyale*, один — к месту сочленения *ceratohyale* и *epihyale*, и один — к *epihyale*. Дистальные концы бранхиостегальных лучей расширены, наиболее сильно у самого наружного. *Interhyale* не срастается с *epihyale*; *basihyale* Y-образное. *Urohyale* (рис. 17 к-м) по форме близко к прямоугольному, отношение его высоты к длине составляет 1 : 1,7 – 1 : 2; задний край прямой или волнистый, иногда с неглубокой вырезкой; латеральные отростки *urohyale* обычно короткие. В жаберном аппарате (рис. 17 н) три *basibranchialia* и парных *hypobranchialia* (*basibranchiale-4* и *hypobranchialia-4* отсутствуют); два *infracoracogobranthialia* с каждой стороны. *Epibranchiale-4* лишено пластиновидного отростка. Глоточные кости (рис. 17 о) изогнутые, несут 7–10 крючковидных, уменьшающихся в направлении дистального конца кости функциональных зубов, прикрепленных к кости, и несколько мелких замещенных зубов, лежащих свободно. Глоточные зубы в сечении округлые. Гребень на внутренней поверхности *operculum* короткий (рис. 17 п).

П о я с а п а р н ы х п л а в н и к о в. Строение пояса грудных плавников идентично таковому у вышеописанных сибирских гольцов (рис. 17 р, с), однако, изредка встречаются экземпляры, у которых проксимальный конец *mesocoracoidium* иногда прирастает к *cleithrum* (рис. 17 р). Тазовые кости (рис. 17 т) треугольные, их лобковые отростки разделены спереди выемкой на узкие медиальную и латеральную части, иногда несколько различающиеся по длине и ширине. *Pr. «ischiadicus»* длинный, хорошо обособленный. Имеется три маленькие радиалии и хорошо развитая, свободная шиловидная косточка (*pelvic splint*).

Костная капсула плавательного пузыря (рис. 17 у, ф) покрыта мелкими ячейками, многие из которых могут зарастать у крупных экземпляров; закрыта задни. Задние отростки *pr. descendens-4* (*cornua posteriorum*) отсутствуют или слабо выражены. *Manubrium* хорошо развитое. Заднее латеральное отверстие узкое, сильно вытянутое по продольной оси. Невральный комплекс трапециевидной или прямоугольной формы, нередко его верхний край в задней части имеет неглубокую выемку, приобретая ладьевидную форму, типичную для *O. barbatulus toni*.

П о з в о н к и цилиндрические с продольными гребнями. Невральные отростки передних туловищных позвонков расширены в виде прямоугольных или перовидных пластинок. Туловищные позвонки несут короткие парапофизы; плевральные ребра длинные, сильные (особенно наиболее передние). *Epineuralia* и *epipleuralia* вильчатые, хорошо развиты начиная с передних туловищных позвонков, не срастаются с несущими их элементами, доходят почти до конца позвоночного столба. Часто встречаются аномалии закладки последних хвостовых позвонков.

Х в о с т о в о й с к е л е т (рис. 15 ж, з). Типичное строение хвостового скелета соответствует таковому у сибирских гольцов: пять гипуральных пла-

стинок, из которых только *hyurale* 2 прирастает к терминальному центру; маленькая гипуральная диастема; аутогенное *parhyurale*, несущее хорошо развитый *parhyuraphysis*; одно свободное *epurale*; терминальный позвонок с коротким невральным отростком *pu-1* и длинным уростилем. Невральный отросток второго преурального позвонка слит с телом, гемальный — аутогенный. Крайним вариантом (рис. 15 ж) является неполное срастание *parhyurale* с *hyuralia* 1 и 2, и *hyuralia* 3 и 4 друг с другом, и прирастание *hyurale* 1 к терминальному центру. *Epurale* иногда тесно прилежит передним концом к невральному отростку *pu-1*, но варианта, при котором они бы сливались, не обнаружено. Ни у одного экземпляра не обнаружено присутствия *hyurale* 6.

Замечания. Изученные нами восточноевропейские популяции характеризуются небольшой изменчивостью и по своим признакам соответствуют известным литературным данным (Берг, 1906; 1916; 1949; Oliva, 1952; Rendahl, 1952; Bacescu-Mester, 1967; Oliva, Chitradivvelu, 1974; Kovai, 1987; Sivkov, 1991 и др.). Не имея материала, мы в настоящее время не считаем возможным высказывать скольнибудь определенное мнение относительно валидности описанных европейских подвидов. Следует отметить, однако, что по опубликованным данным, европейские гольцы из различных частей ареала несколько различаются по своим габитуальным, пластическим и меристическим признакам. Так, рыбам из Испании, Югославии и Великобритании свойственно несколько большее число ветвистых лучей в спинном плавнике (8–10), чем популяциям из водоемов бассейна Дуная, Средиземного моря (7–8) (Bacescu-Mester, 1967) и стран Центральной Европы (7) (Vladykov, 1931; Берг, 1949; Dorko, 1964; Oliva, 1952; Oliva, Chitradivvelu, 1974, Sivkov, 1991). Жуков (1965) указывает для гольцов из бассейна Западной Двины меньшее число позвонков (36–38, против 38–40 по данным Берга (1949) для европейского гольца), у гольцов из водоемов Болгарии позвонков (37)38–40(41) (Sivkov, 1991); Чжу (Zhu, 1992) приводит для европейского гольца только 37 позвонков (4+33). По данным Ролик (Rolik, 1990) у гольцов из р. Солинка (бассейн Вислы в Польше) 40–42 (наичаще 40–41) позвонка. У наших восточноевропейских гольцов позвонков 38–41(42,43). Статистические различия в средних величинах пластических признаков у различных популяций также могут быть заметными (Oliva, 1952; Bacescu-Mester, 1967; Oliva, Chitradivvelu, 1974; Rolik, 1990; Sivkov, 1991 и др.). Пластические признаки подвержены возрастной и половой изменчивости, не всегда одинаково направленной в различных популяциях: например, одних случаях наблюдаются существенные различия в длине грудных плавников между самцами и самками (Rolik, 1990; Sivkov, 1991), в других случаях авторы специально отмечают отсутствие полового диморфизма по этому признаку (Oliva, Chitradivvelu, 1974).

Можно согласиться с Оливой и Читравадивелу (op. cit.) в том, что изменчивость европейского гольца часто может быть связана с экологическими особенностями и что валидность большинства традиционно принимаемых в составе *O. barbatulus* подвидов (*quignardi*, *sturanyi*, *vardarensis*, *caucasicus*) сомнительна. Кавказский подвид, возможно, тождественен *O. merga*; последний может оказаться не более чем подвидом *O. barbatulus*⁸. Олива и Читравадивелу признают только орхидский подвид (*O. b. sturanyi*), известный по единичным экземплярам (Steindachner, 1892; Karaman, 1924), отмечая древность фауны оз. Орхид и некоторые габитуальные отличия *O. b. sturanyi* (более высокое и тупое рыло — Karaman, 1924). Напротив, Группче и Димовски (1976) признают только подвид *vardarensis* на основании некоторых статистических отличий от типичного *O. barbatulus*. На наш взгляд, вопрос о внутривидовой структуре *O. barbatulus* может быть решен только в результате ревизии представителей этого вида со всей территории ареала, а не путем сравнения популяций из отдельных бассейнов.

Сравнение. По нашим данным, наиболее устойчивым признаком, отличающим европейского *O. b. barbatulus* от сибирского *O. b. toni* является взаимное положение передней и задней ноздрей, которые сближены у первого и разделены не менее чем на половину (обычно около одного) диаметра задней ноздри у второго. Однако, следует отметить, что среди европейских гольцов изредка встречаются экземпляры с ноздрями, разделенными промежутком около половины диаметра задней ноздри, а среди сибирских, гольцы со сближенными ноздрями (принадлежащие к «острорылому» морфотипу, не обнаруженному среди европейских гольцов) обнаружены в р. Сайдыс (бассейн р. Катунь). Европейские и сибирские гольцы различаются также числом позвонков (обычно 41 и менее у европейских и 41 и более у сибирских). Л.С. Берг (1949) указывал в качестве отличий сибирского подвида от европейского более низкое тело, редукцию чешуи в передней половине тела и более выемчатый хвостовой плавник. Однако, приводимые Бергом значения наибольшей высоты тела для европейского ($5-7 \frac{1}{3}$ раза, иногда до 8 в SL) и сибирского ($6 \frac{1}{2}-8 \frac{3}{4}$ раз) широко перекрываются⁹, как и значения двух других

⁸ Помимо *O. merga* и *O. barbatulus caucasicus* Берг (1912; 1949) указывал для Северного Кавказа (бассейн р. Лабы, притока р. Кубань) и типичного *O. barbatulus*. Изученный нами экземпляр гольца (SL 71 мм) из бассейна Кубани (р. Белая) по большинству признаков сходен с европейским *O. b. barbatulus* и, имея очень короткие грудные плавники (IP 14,8% (6,8 раз) SL), не может быть отнесен к *O. b. caucasicus*, описанному из Восточного Предкавказья (р. Аргун, проток Терека), который, по Бергу (1899; 1949), отличается от европейского более длинными грудными плавниками (4,1–5,2 раза в SL). Кубанский экземпляр отличается от изученных нами европейских очень низким телом (его максимальная высота составляет лишь 12,1% SL). Однако, учитывая размах изменчивости данного признака в популяциях гольцов из горных районов, отмеченное различие, по-видимому, несущественно, и, по-всей вероятности, гольцов бассейна р. Кубань следует относить к *O. b. barbatulus*.

⁹ В.П. Митрофанов (1989) приводит еще более резкие различия в наибольшей высоте тела между *O. b. barbatulus* (менее 6.5 раз в SL) и *O. b. toni* (более 6.5 раз в SL), не подтверждаемые нашими данными.

признаков (op. cit., с. 870–871). По нашим данным, различия в наибольшей высоте тела (табл. 1) и очешуенности тела (рис. 7 п–х и 16 е, ж) недостаточно диагностичны, однако, следует отметить, что чешуи, хотя бы в задней половине тела, обычно налегают друг на друга у европейских гольцов и неналегающие — у сибирских. По развитию чешуи в передней половине тела среди рыб из бассейнов среднего течения Оби и Енисея, из оз. Байкал и р. Селенга преобладают особи, сходные с европейскими (чешуя в передней половине тела более или менее развитая, по крайней мере, вдоль боковой линии), тогда как среди забайкальско-дальневосточных популяций преобладают рыбы, лишенные чешуи в передней половине тела¹⁰; гольцы из верховьев Оби на Алтае из бассейна р. Кобдо — абсолютно голые. В целом, можно сказать, что редукция чешуйного покрова при переходе от западных популяций *O. barbatulus* к восточным носит клинальный характер, хотя отдельные популяции (прежде всего в горных районах юга Сибири и в сопредельной Монголии) выпадают из общей тенденции. Для сибирских гольцов более типичен выемчатый хвостовой плавник, с разницей между крайними и внутренними лучами, составляющей обычно более 2 мм (против 0–2 мм у европейских), хотя в большинстве популяций «тупорылых» сибирских гольцов могут попадаться экземпляры с усеченным хвостовым плавником (а популяция из р. Чулышман полностью состоит из таких рыб).

Таким образом, обнаруженные отличия носят статистический характер и позволяют рассматривать европейского и сибирского гольцов не более как формы подвидового ранга, причем слабо дифференцированные. Оба подвида имеют одинаковое число хромосом ($2n=50$: Hitotsumachi et al., 1969; Sofradinija, Vukovii, 1979).

Распространение. Европа от р. Дуэро и Эбро в Испании до Уральских гор, исключая южную и среднюю Италию, Грецию (кроме бассейна р. Вардар), север Шотландии, Норвегию и большинство водоемов бассейна Северного Ледовитого океана (но есть в верхнем и среднем течении Северной Двины и Печоры); по-видимому, также бассейн р. Кубань (Северное Предкавказье) (рис. 2а).

Материал. Всего 94 экз., из них 15 остеологических препаратов (ТП): ЗИН — № 4912, Австрия (1); № 5098, Дунай (2); 2068, р. Урал (1); № 9044, р. Кунгур, бассейн р. Камы (1); № 12066, р. Волхов (2); № 15144, р. Язелица в окрестностях г. Бобруйска, Белоруссия (6); № 15229, р. Ерик, Оренбургская область (4); № 46520, Южная Богемия, система р. Влтава (15); № 52593, р. Дёржа, бассейн р. Волги в Тверской обл. (1); № 52594, р. Малая Истра, Московская обл. (1); № 52595, р. Гжелка, Московская обл. (4+2ТП); № 52596, р. Скамба, Московская обл. (2+2ТП). ЗМ МГУ — № 18548, р. Мурафа (басс. Днестра) (15); № 2022, р. Шайратны, Башкирия (10); № 3074, Самара (10). ИПЭЭ (некаталогизированные

¹⁰ Следует отметить, что Олива и Читравадивелу (Oliva, Chitradivvelu, 1974, р. 124) относили к подвиду *toni* только забайкальские популяции.

материалы) — р. Дёржа, Тверская обл. (8+2ТП); р. Малая Истра, Московская обл. (4ТП); р. Клязьма, Московская обл. (5ТП); р. Белая выше ст. Абадзехской (Краснодарский Край: Респ. Адыгея) (1).

***Orthrias potaninorum* Prokofiev, sp. nova** — Усатый голец Потаниных
Рис. 18

Голотип — ЗИН, № 8121, Китай? (точное место сбора на этикетке не указано; согласно маршруту экспедиции – Северный Китай, пров. Ганьсу на границе с Монголией, верховья системы р. Эдзин-Гол — рис. 23), сборы Г.В. Потанина, 1887 г.

Диагноз. Голец из рода *Orthrias* s.str., характеризующийся очень мелкими, однородными, редко расположенными эпидермальными бугорками на голове и теле; непрерывной супратемпоральной комиссурой; расставленными ноздрями; слабо развитыми латеральными долями нижней губы; 6 ветвистыми лучами спинного плавника; прикреплением брюшных плавников впереди вертикали начала спинного; короткими грудными плавниками; 42 позвонками; невральным комплексом, по форме близким к ладьевидной; развитым чешуйным покровом.

Описание (рис. 18). D III 6; A III 5; P I 10; V I 6; C I+8+8+I. Vert. 4+37+1=42. Некоторые измерения: в % SL: lc 20,95; H 10,95; h 8,6; w 11,9; lcp 16,2; aD 56,7;

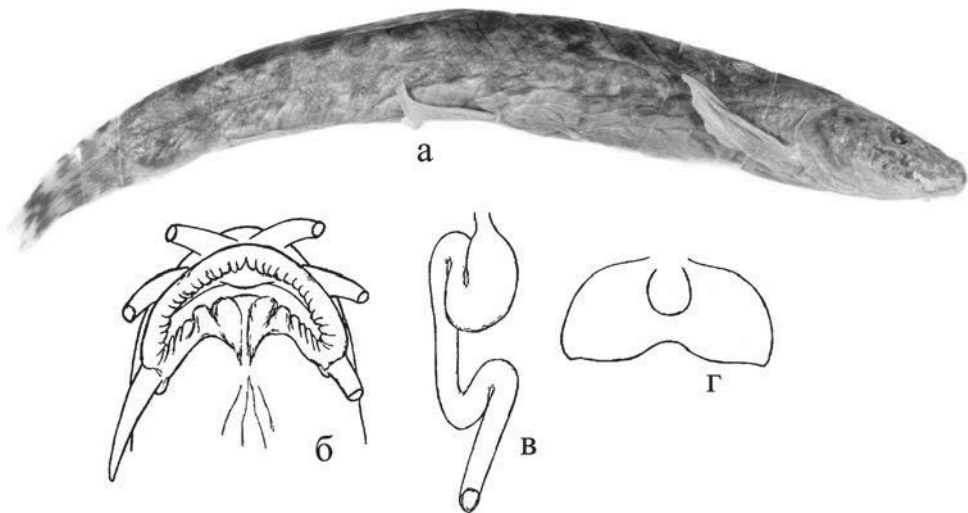


Рис. 18. *Orthrias potaninorum*, sp. nova: а — общий вид (SL 105 мм); б — строение рта; в — кишечник; г — капсула плавательного пузыря (схематично).

aV 54,3; aA 75,2; PV 33,3; VA 21,9; IP 13,8; IV 12,4; IDb 11,4; lAb 6,7; hD 16,2; hA 11,9; lClat=lCmed 16,2; в % lc: ao 36,4; oo 13,6; io 27,3; lb1 18,2; lb2 25,0; lb3 25,0.

Тело толстое, цилиндрическое, равномерно высокое, его дорсальный профиль параллелен вентральному, лишь слегка суживающееся к основанию хвостового плавника. Наибольшая ширина тела несколько превышает максимальную высоту, которая 9,1 раза содержится в SL. Перед спинным плавником хорошо выражена продольная бороздка. Хвостовой стебель сжат с боков, короче длины головы; его длина 6,2 раза содержится в SL. Высота хвостового стебля содержится в его длине 1,9 раза и 11,7 раза в SL.

Голова коническая, уплощенная, ее длина содержится 4,8 раза в SL. Рыло короче посторбитальной длины головы, не сжато с боков, тупо закруглено на вершине, его длина содержится 2,75 раза в длине головы. Глаза небольшие, расположены дорсолатерально; горизонтальный диаметр орбиты вдвое меньше ширины межглазничного промежутка и 7,3 раза содержится в длине головы.

Строение рта (рис. 18б). Рот нижний, подковообразный, окружен тремя парами усиков. Нижняя губа прервана посередине, имеет конические, выступающие ментальные доли и короткие (менее $\frac{1}{5}$ длины усика 3-й пары) латеральные доли; верхняя губа цельная. Губы заметно мацерированы, однако, все же на них (особенно на нижней) хорошо заметны складки. Зубовидный отросток очень слабый. Третья пара усиков достигает задней трети орбиты.

Передняя и задняя ноздря соизмеримы по величине, расставлены на расстояние примерно 1,5 диаметра ноздри. Носовой клапан короткий, треугольный, будучи пригнутым назад достигает переднего края ноздри второй пары.

Сейсмосенсорная система. Супраорбитальный канал (cso) сплошной, не слит с инфраорбитальным каналом (cio); супратемпоральная комиссура (cst) слита с cio, не прервана и содержит 3 поры. Пор cso 7, cio 10–12. Верхняя пора преоперкуло-мандибулярного канала (сrm) расположена на середине расстояния между верхним краем рта и cio; число пор в этом канале — 7. Боковая линия (cLL) полная, содержит около 70 пор.

Чешуйный покров и эпидермальные образования. Задняя половина тела (позади начала спинного плавника) покрыта мелкой, частично растущей в кожу чешуей; в передней половине туловища чешуйный покров заметно редуцирован. На дорсальной и латеральной поверхностях головы и на боках туловища выше грудных плавников, а также на лучах последних имеются мелкие (много меньше диаметра зрачка), однородные, редко разбросанные эпидермальные бугорки (промежутки между которыми заметно превышают диаметр отдельных бугорков); на остальной части туловища бугорки не определяются. Кожные гребни (даже зачаточные) на хвостовом стебле отсутствуют.

Плавники. Начало спинного плавника расположено заметно ближе к основанию хвостового плавника, чем к концу рыла; будучи пригнутым назад, этот плавник отчетливо не достигает вертикали начала анального; его верхний край прямой. Нижний край анального плавника выпуклый. Анус отстоит от на-

чала анального плавника примерно на один диаметр орбиты. Грудные плавники довольно короткие, содержатся в PV 2,4 раза; их вершина образована 2–3-м ветвистым лучом справа и 3–4-м — слева, округлая. Передние 5 ветвистых лучей грудного плавника расширены. Начало брюшных плавников расположено немного впереди вертикали начала спинного. Брюшные плавники далеко не достигают ануса; их вершина образована 2–3-м ветвистыми лучами. Хвостовой плавник усеченный, короче длины головы, но равен длине хвостового стебля.

Анатомия. Кишечник короткий, с двумя петлями (рис. 18в). Свободная часть плавательного пузыря в брюшной полости отсутствует. Перитонеум светлый, но густо покрыт бурыми меланофорами. Экземпляр является половозрелой самкой с икрой V стадии зрелости; икринки желтоватого цвета, диаметром до 0,5 мм.

Окраска. Основной фон желтовато-коричневый, более темный на спине; нижняя поверхность головы и тела желтая. На спине и боках тела разбросаны довольно крупные (часто больше диаметра глаза), округлые, хорошо обособленные от основного фона, темно-коричневые пятна. Дорсальная и латеральная поверхность головы покрыты пятнами, которые на боках головы формируют сетчатый рисунок. На лучах спинного, грудных и хвостового плавников имеются темные пятнышки, наиболее яркие на хвостовом. На грудных плавниках эти пятнышки трудно различимы. Брюшные и анальный плавники без пятен.

Размеры. SL голотипа и единственного известного экземпляра — 105 мм.

Рентгенограмма. Praemaxillare с длинным восходящим отростком. Этмоидный отдел как у *O. barbatulus toni*. Interhyale не прирастает к epihyale. Mesosogasoideum свободное. Три цилиндрические радиалии грудного плавника. Тазовые кости спереди несут глубокую выемку, разделяющую лобковый отросток этих костей на две узкие части равной длины. Позвонки цилиндрические, туловищные — с короткими парапофизами. Плевральные ребра длинные, сильные. Межмышечные косточки хорошо развиты. Костная капсула плавательного пузыря с небольшим, округлым задним латеральным отверстием и короткими задними отростками (рис. 18г). Manubrium хорошо выражено. Невральный комплекс по форме близок к ладьевидному.

Хвостовой скелет. Невральный отросток 2-го преурального позвонка длинный, слит с телом; гемальный отросток этого позвонка сочленяется с телом, дистально расширен. Невральный и гемальный отростки 3-го преурального позвонка дистально раздвоены. Уростилярный позвонок несет короткий и широкий невральный отросток pu-1. Epurale одно, свободное. Uroneuralia нет. Имеется пять гипуралий и parhypurale, из которых только hypurale-2 срастается с терминальным центром, остальные — аутогенные. Parhypurale аутогенное. Гипуральная диастема хорошо выражена.

Этимология. Вид назван в честь известных центральноазиатских путешественников, супругов Г.Н. и А.В. Потаниных.

Сравнение. Такие признаки как мелкие однородные и разреженные эпидермальные бугорки на голове и туловище, далеко разобщенные ноздри и небольшое число позвонков (42) сближают описанный вид с *O. barbatulus toni* и *O. dgebuadzei*. Положение начала брюшных плавников впереди вертикали начала спинного характерно для *O. dgebuadzei*, однако, от этого вида *O. potaninorum* хорошо отличается непрерывной *cst*, содержащей 3 поры, короткими латеральными долями нижней губы, развитым чешуйным покровом в задней половине тела, несколько меньшим числом позвонков (42 против 43–45) и формой неврального комплекса. Как редкое отклонение, положение брюшных плавников впереди вертикали начала спинного отмечено для некоторых популяций *O. b. toni*, однако, от последнего рассматриваемый вид отличают малая разница между наибольшей и наименьшей высотой тела, очень короткие грудные плавники (13,8% SL), только 6 ветвистых лучей в спинном плавнике (у других представителей *O. barbatulus*-complex их 7 или 8; 6, как редкое исключение, отмечено только у европейских и верхнеобских (из оз. Салдан-Коль) *O. barbatulus*) и несколько иная окраска, больше схожая с таковой у *Triplophysa orientalis* и *T. scleroptera*, от которых *O. potaninorum* отличается прежде всего отсутствием свободной части плавательного пузыря в брюшной полости и расставленными ноздрями.

Материал. Только голотип.

***Orthrias golubtsovi* Prokofiev, 2003** — Бугорчатый усатый голец, голец Голубцова. Рис. 15к; 19–21а–в; 22

Nemacheilus cobdonensis (part.): Гундризер, 1973, с. 77; 1975, с. 23; 1979, с. 27, рис. 2 (бассейн р. Кобдо).

Nemachilus barbatulus toni (part.): Баасанжав и др., 1983, с. 209 (р. Хонгор-Улэн, верховья р. Кобдо).

Orthrias golubtsovi: Прокофьев, 2003, с. 727, рис. 1 (р. Чеди-Тей, бассейн р. Моген-Бурен в системе Кобдо).

Диагноз. Гонец из рода *Orthrias* s.str. с крупными (примерно равными диаметру зрачка), тесно расположенными эпидермальными бугорками, покрывающими все тело и голову и придающими рыбе «вельветовый» вид, промежутки между этими бугорками заметно меньше диаметра самого бугорка и также покрыты мельчайшими бугорочками. Степень развития эпидермальных образований не зависит от возраста и пола рыбы. Супратемпоральная комиссура не прервана, содержит 3 или 5 пор. Латеральные доли нижней губы составляют $\frac{1}{2}$ – $\frac{1}{3}$ длины усика 3-й пары; усики относительно короткие (lb3 в среднем 22,8% lc, усики 3-й пары не заходят за вертикаль середины орбиты); ноздри расставлены. Модальное число ветвистых лучей спинного плавника 7. Начало брюшных плавников расположено под началом спинного или под его передней третью у 80%

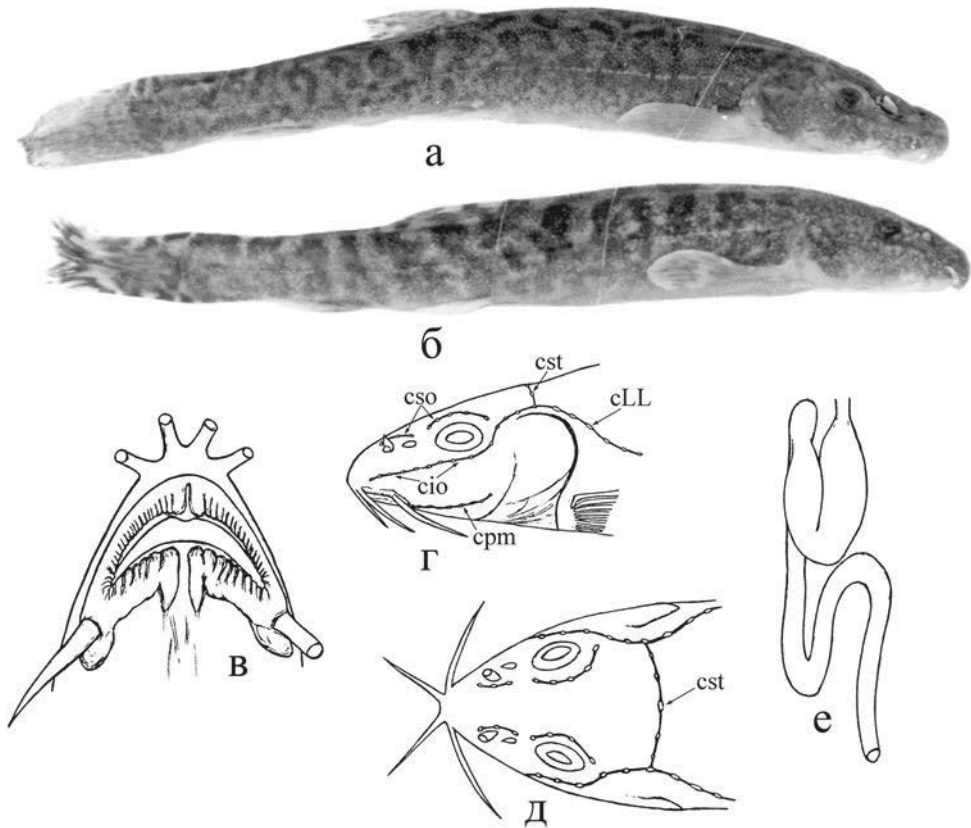


Рис. 19. *Orthrias golubtsovi*: а — голотип, ЗИН № 52251, SL 112 мм, общий вид; б — паратип, ЗИН № 52252, SL 90 мм, общий вид; в — строение рта; г, д — конфигурация сейсмодатчика системы головы; е — кишечник.

рыб. Чешуи нет. Нет basibranchiale-4 и контакта между parietale и pteroticum. Позвонков 45–47; невральный комплекс ладьевидной формы.

Описание (рис. 19). D III–IV 7(8); A II–III 5-6; P I–II 12–14; VI 7–8; C I+8+8+I, как исключение, 9+9¹¹. Vert. 4+40-42+1=45-47 (в среднем 46). Промеры приведены в табл. 2.

Тело толстое, брусковидное; дорсальный профиль почти параллелен вентральному или слегка выпуклый; хвостовой стебель короткий и сжатый с боков. Наибольшая высота тела содержится 6,6–7,9 раз в стандартной длине (SL). Хвостовой стебель короче длины головы, 5,3–6,8 (7,0) раз содержится в SL; его

¹¹ У некоторых экземпляров внешние главные лучи разделены надвое до половины своей длины и, таким образом, неветвистые лучи отсутствуют.

Таблица 2. Некоторые пластические признаки *Orthrias golubtsovi*, *O. dgebuadzei* и *O. sawadai*

Признак	<i>O. golubtsovi</i>			<i>O. dgebuadzei</i>			<i>O. sawadai</i>		
	n=20, SL 38–133 мм			n=30, SL 67–141 мм			n=20, SL 48–150 мм		
	Lim	M±m	σ	Lim	M±m	σ	Lim	M±m	σ
B % SL									
lc	21,3–26,6	24,7±0,32	1,42	21,0–27,6	24,7±0,27	1,47	23,3–27,3	24,3±0,39	1,22
H	12,2–15,6	13,8±0,21	0,96	10,3–14,3	12,2±0,78	0,97	13,4–16,0	14,7±0,27	0,86
h	5,9–8,8*	7,8±0,13	0,62	5,9–9,3	7,7±0,18	0,96	7,3–9,6	8,5±0,28	0,89
w	11,0–13,8	12,7±0,20	0,87	10,3–13,3	11,6±0,15	0,82	12,8–15,6	14,0±0,29	0,90
lcp	14,2–18,8	16,4±0,31	1,43	15,9–21,7	19,5±0,36	1,99	16,7–22,3	19,5±0,50	1,64
aD	56,2–59,2	57,8±0,21	0,88	53,1–58,9	55,8±0,34	1,81	52,5–61,1	55,4±0,67	2,22
aA	73,6–80,8	76,8±0,32	1,47	70,7–79,7	74,2±0,39	2,05	72,5–81,1	75,4±0,79	2,37
aV	55,5–59,2	57,2±0,22	0,95	51,4–58,2	53,9±0,27	1,39	52,5–61,1	56,3±0,75	2,48
PV	29,3–34,3	32,2±0,28	1,33	27,8–34,6	30,7±0,37	1,98	30,0–35,6	31,7±0,74	2,22
VA	18,7–22,6	20,6±0,25	1,14	16,5–23,5	20,1±0,35	1,87	19,1–21,7	20,4±0,25	0,79
IP	13,3–18,2	16,2±0,27	1,17	14,3–19,4	16,8±0,27	1,48	15,0–20,0	17,6±0,57	1,80
IV	11,3–14,1	12,8±0,18	0,76	12,2–15,3	13,8±0,19	1,01	12,2–17,8	14,7±0,50	1,59
IDb	7,8–10,5	9,0±0,14	0,56	8,2–12,0	9,7±0,16	0,86	8,0–11,2	10,1±0,35	1,12
hD	13,3–17,2	15,5±0,23	0,97	14,9–19,4	16,6±0,23	0,21	15,8–18,3	17,2±0,28	0,90
lAb	5,5–7,2	6,3±0,94	0,39	5,5–9,6	7,5±0,15	0,83	5,3–7,8	6,8±0,25	0,77
hA	10,6–13,8	12,2±0,20	0,84	11,3–16,4	13,7±0,20	1,06	12,7–16,7	14,5±0,40	1,25
lClat	13,3–18,7	16,1±0,32	1,40	13,6–21,6	16,8±0,33	1,72	16,0–21,1	17,2±0,49	1,56
lCmed	12,0–16,0	14,0±0,30	1,10	11,6–19,3	14,7±0,29	1,55	12,7–17,8	14,5±0,45	1,41
B % lc									
ao	40,0–50,0	44,2±0,59	2,57	40,0–47,6	44,3±0,40	2,06	45,0–52,5	47,9±0,83	2,63
oo	13,5–17,7	15,4±0,37	1,47	13,2–23,3	17,5±0,51	2,78	9,8–15,6	13,2±0,56	1,67
io	17,9–26,7	21,4±0,50	2,00	17,9–25,5	21,6±0,35	1,92	17,9–26,7	20,1±0,83	2,77
lb1	12,1–20,0	15,1±0,58	2,31	13,4–25,0	18,0±0,51	2,77	12,0–18,2	16,0±0,56	1,68
lb2	18,2–26,3	22,8±0,55	2,13	20,9–30,0	24,9±0,49	2,71	15,7–23,8	20,0±0,88	2,65
lb3	18,2–26,3	23,1±0,50	1,98	21,2–35,7	26,2±0,61	3,31	17,1–25,0	20,9±0,74	2,33

* Как правило, не менее 7% SL.

высота составляет 1,8–2,4 раза от его длины и 11,3–14,2 раза от SL. Голова при взгляде сверху треугольная; рыло сжато с боков и более или менее заострено. Длина головы содержится 3,8–4,7 раз в SL. Длина рыла примерно равна посторбитальной длине головы, содержится в длине головы 2,0–2,4 раза. Глаза расположены дорсолатерально; диаметр орбиты заметно меньше ширины межглазничного промежутка и составляет (5,7) 5,9–7,4 раза от длины головы.

Тело голое, но вся поверхность головы и туловища, включая грудь и брюхо, густо покрыта крупными (примерно равными диаметру зрачка) эпидермальными бугорками, становящимися мельче и реже в нижней части тела и придающими рыбе «вельветовый» или «бородавчатый» вид (рис. 20). Эти бугорки одинаково развиты у обоих полов и хорошо выражены наименьшего из изученных нами экземпляров (38 мм SL). Промежутки между бугорками заметно меньше, чем диаметр отдельных бугорков и, в свою очередь, покрыты мельчайшими эпи-

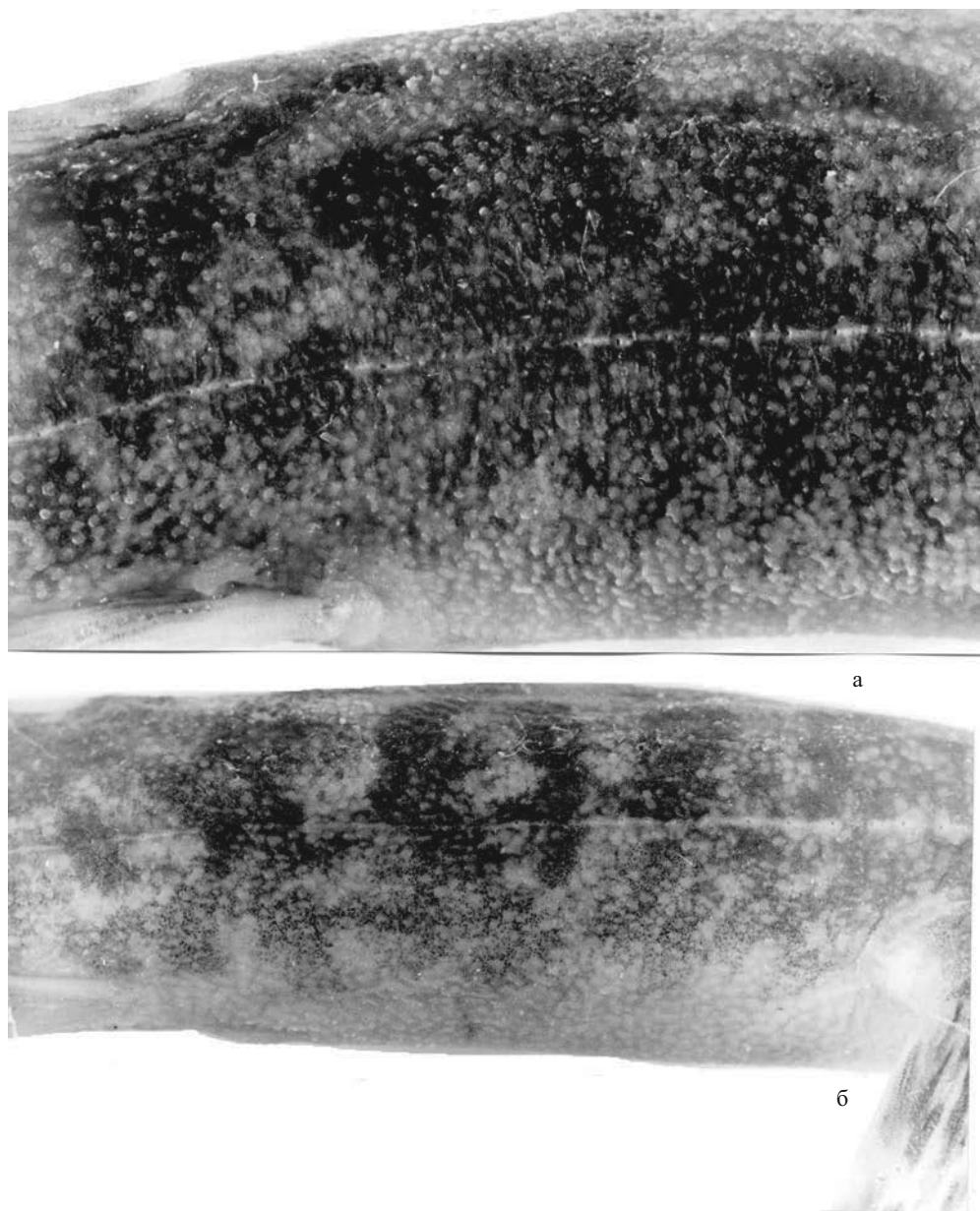


Рис. 20. *Orthrias golubtsovi*, кожные покровы голотипа (а) и паратипа (самца в нерестовом наряде из той же пробы, SL 90 мм) (б) (а — $\times 9$, б — $\times 7$).

дермальными бугорочками. Мелкие крючковидные эпидермальные выросты имеются на лучах грудных плавников; они гораздо лучше выражены у самцов. Жировых килей нет; на хвостовом стебле могут быть (и у самцов и у самок) только зачаточные жировые складки, скрывающие неразвитые лучи хвостового плавника, иногда отсутствуют и они.

Строение рта (рис. 19в). Рот нижний, подковообразный; губы с умеренно развитыми складками, верхняя несет глубокую медиальную вырезку; нижняя губа прервана, с хорошо развитыми ментальными и латеральными долями. Ментальные доли конические, латеральные составляют обычно от половины до трети длины усика третьей пары. Край нижней челюсти прямой или со слабой медиальной выемкой. Зубовидный отросток слабый, но имеется всегда. Три пары усиков вокруг рта; усики второй пары не заходят за заднюю ноздрю, усики третьей пары не заходят далее вертикали середины орбиты.

Передняя и задняя ноздри расставлены на 0,5–1,0 диаметра последней (чаще на один диаметр ноздри), примерно одинаковых размеров; носовой клапан треугольный или листовидный, будучи пригнутым не заходит назад далее заднего края второй ноздри. Ольфакторный орган с 18–30 пластинами, число которых возрастает с ростом рыбы.

Сейсмочувствительная система (рис. 19 г, д). Супраорбитальный канал (cso) разорван на носовой (cn, 3 поры) и надглазничный (so, 4–5 пор) отрезки, не сливается с подглазничным каналом (cio). Последний сливается с супратемпоральной комиссурой (cst) и туловищным каналом боковой линии (cLL). Cst никогда не прервана, содержит 3 или 5 пор. Боковая линия доходит до основания хвостового плавника, но часто имеет короткие перерывы, лишённые пор. Верхняя пора преоперкуло-мандибулярного канала (cpm) лежит примерно на уровне верхнего края рта. Число пор: cso — 7–8; cio 12–14 (15); cst 3 или 5; cpm 7–8; cLL 65–85.

Плавники. Спинной плавник начинается ближе к основанию хвостового плавника, чем к вершине рыла; будучи прижатым никогда не заходит своим концом за вертикаль начала анального плавника (обычно оканчивается немного впереди последней). Верхний край спинного плавника прямой, нижний край анального прямой или слегка выпуклый. Анус отстоит от начала анального плавника примерно на один диаметр орбиты. Грудные плавники с округлыми или слегка приостренными вершинами, образованными 2–3-м (чаще) или только 3-м ветвистыми лучами; их длина содержится 1,8–2,3 раза в пектоцентральной длине (PV). Начало брюшных плавников обычно под началом спинного, редко немного впереди или позади него. Эти плавники заходят своими концами за анус, их вершина образована 2-м или 2–3-м ветвистыми лучами. Хвостовой плавник усеченный или со слабой выемкой, с округлыми лопастями, короче длины головы.

Анатомия. Кишечник с двумя петлями (рис. 19 е). Нет свободной части плавательного пузыря в брюшной полости. Перитонеум буроватый. Жаберные

тычинки короткие, треугольные, 5–10 на 1-й жаберной дуге. Половозрелые самки с ооцитами II–III стадии зрелости. В желудках содержится преимущественно детрит.

О к р а с к а. Общий фон сероватый или серовато-желтоватый, становящийся почти белым на нижней поверхности головы и туловища. На нем расположены черные поперечные или диагональные волнистые полосы (числом 10–14) и вертикально вытянутые пятна, формирующие «тигroidный» рисунок. Темные пестрины имеются на всех плавниках, но наиболее яркие — на спинном и хвостовом.

П о л о в о й д и м о р ф и з м. Слабо выражен — у самцов (по вскрытию) передние лучи грудного плавника несколько шире и толще, чем у самок.

Р а з м е р ы. SL наиболее крупного известного экземпляра — 133 мм.

О с т е о л о г и я. Нейрокраний (рис. 21 а–в) уплощенный, довольно узкий; его наибольшая ширина (на уровне pterotica) составляет 2,0–2,3 от его длины. Задняя фонтанель удлинненно-цилиндрическая, ее длина составляет около чет-

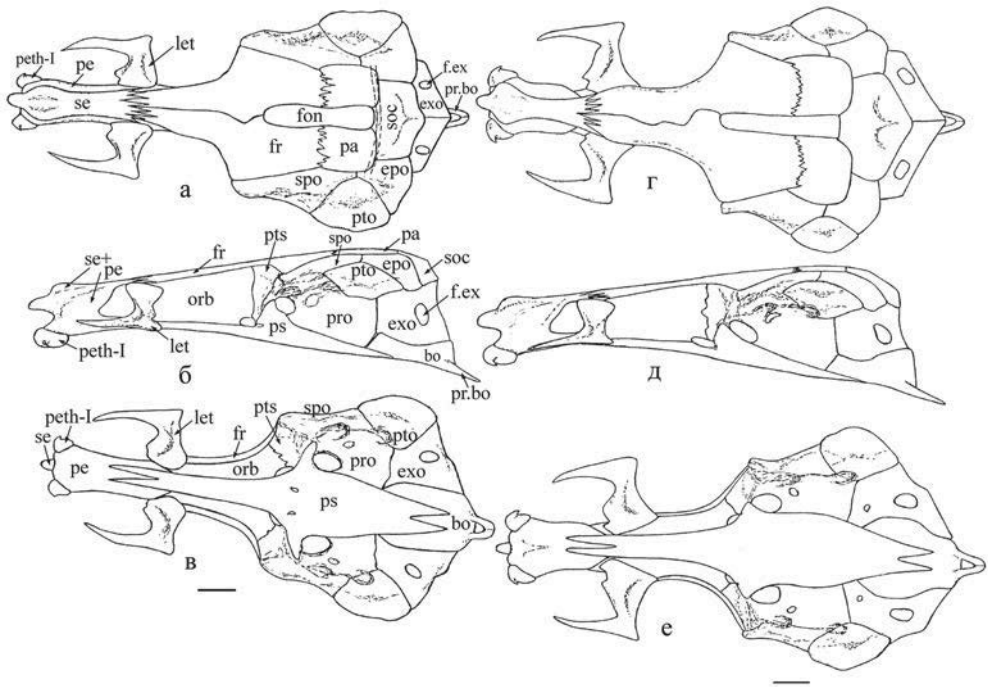


Рис. 21. Нейрокраний *Orthrias golubtsovi* (а–в) и *O. dgebuadzei* (г–е): а, г — сверху; б, д — сбоку; в, е — снизу. Размер линейки — 1 мм.

верти длины нейрокrania. Шов между frontale и parietale зубчатый. Parietale и pteroticum разьединены контактом между sphenoticum и epitoticum. Этмоидный отдел узкий и удлинненный, содержится 2,6–3,3 раз в длине нейрокrania. Supraethmoideum-ethmoideum слит с prevomer. Строение этмоидной области черепа как у *O. barbatulus toni*.

В и с ц е р о к р а н и й (рис. 22). Premaxillare (рис. 22а) с длинным восходящим отростком, длина которого содержится 1,0–1,1 раза в длине альвеолярной ветви. Processus anterior праемахиллае слабо или совсем не выражен; вентральный край альвеолярной ветви праемахиллае вогнутый, дорсальный — выпуклый. Maxillare (рис. 22 б, в) — крупная кость почти прямоугольных очертаний с изломанными контурами, имеет хорошо развитый, бугристый, массивный латеральный отросток (pr. lateralis maxillae) для крепления lig. maxillo-palatini. Зад-

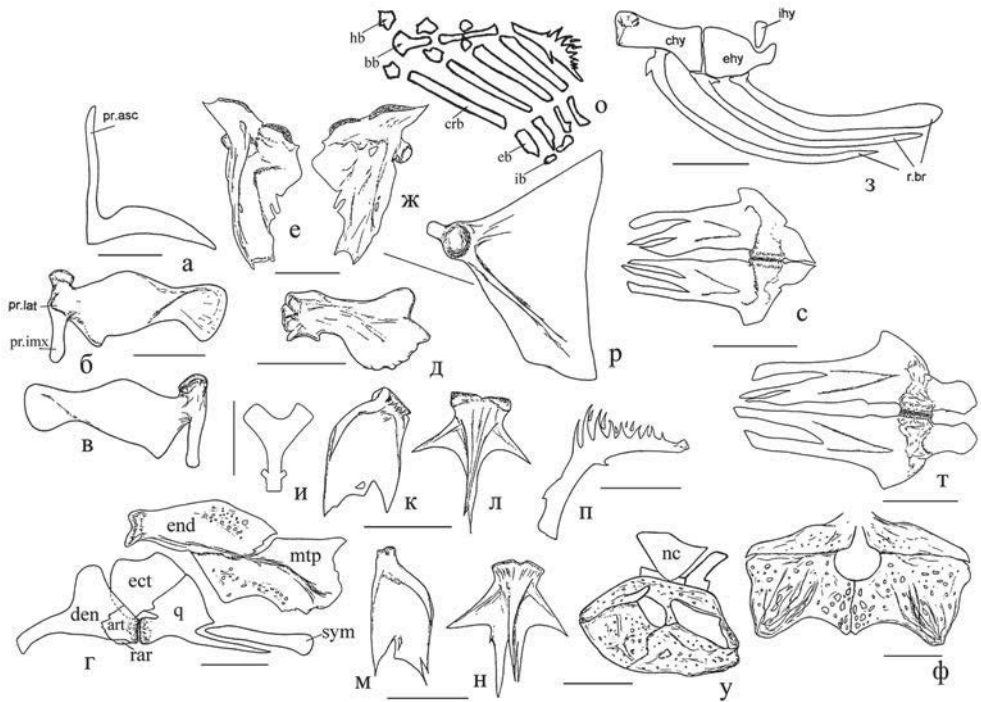


Рис. 22. *Orthrias golubtsovi*, отдельные кости скелета: а — premaxillare; б, в — maxillare (б — снаружи; в — изнутри); г — нижняя челюсть и квадрато-птеригоидный комплекс; д — autopalatinum (сверху); е, ж — hyomandibulare (е — снаружи; ж — изнутри); з-н — элементы гиоидной дуги (и — basihyale; к-н — варианты строения urohyale: к, м — сбоку, л, н — сверху); о — жаберный аппарат; п — глоточная кость; р — operculum (изнутри); с, т — тазовые кости (варианты строения); у — капсула плавательного пузыря сбоку; ф — то же снизу. Размер линейки — 2 мм.

няя пластинка *maxillare* почти трапециевидной формы, несколько изменчива по ширине, дорсально и вентрально отделена выемками от остальной части кости. *Pr. rostralis maxillaris* прямой, не превышает высоту кости.

Элементы подвеса и нижней челюсти изображены на рис. 22 г–ж. *Autopalatinum* (рис. 22 д) прямоугольной формы, с полностью обособленной суставной поверхностью для этmoidного отдела. Передне-вентральный угол пластинки *quadratum* образует направленный вперед шиловидный отросток. *Symplecticum* палочковидное, слабо расширяющееся кзади. *Hyomandibulare* (рис. 22 е, ж) с широкой передней пластинкой, не имеющей выемки, и хорошо разоб- щенными суставными поверхностями, ее ширина содержится 1,7–2,2 раза в дли- не. Пластинка *hyomandibulare* по форме приближается к треугольной.

Бранхиостегальных лучей 3, один причленяется к *ceratohyale*, один — к мес- ту сочленения *ceratohyale* и *epihyale*, и один — к *epihyale*. *Interhyale* не срastaет- ся с *epihyale* (рис. 22 з); *basihyale* Y-образное (рис. 22 и). *Urohyale* (рис. 22 к–н) довольно высокое (отношение высоты к длине 1 : 2,0 – 2,3), с длинными (около половины-трети длины кости) латеральными отростками и несколькими глубо- кими вырезками на заднем крае пластинки. В жаберном аппарате (рис. 22 о) три *basibranchialia* и парных *hypobranchialia* (*basibranchiale-4* и *hypobranchialia-4* от- сутствуют); два *infrapharyngobranchialia* с каждой стороны, связанные с 1–2-м и 2–3-м *epibranchialia*, соответственно. *Epibranchiale-4* лишено пластиновидного отростка. Глоточные кости (рис. 22 п) изогнутые, тонкие несут 3–5 тонких, длин- ных функциональных зубов дистальнее от которых имеется еще 4–7 значитель- но более мелких, но срощенных с костью зубов; обычно имеется также несколь- ко замещенных зубов, лежащих свободно. На внутреннем крае глоточных кост- ей часто имеется направленный вперед шип. *Operculum* с сильным продоль- ным гребнем на внутренней поверхности кости (рис. 22 р).

П о я с а п а р н ы х п л а в н и к о в. В строении плечевого пояса нет отличий от *O. barbatulus toni*. Тазовые кости с длинными, широкими, хорошо обособлен- ными *processi «isciadici»*; лобковый отросток разделен глубокой выемкой на ла- теральную и медиальную части, последняя длиннее и несколько шире латераль- ной. Нередко, по крайней мере, с одной стороны, медиальный отросток раздво- ен (рис. 22 с, т). В остальном строение тазового пояса как у *O. barbatulus toni*.

К о с т н а я к а п с у л а п л а в а т е л ь н о г о п у з ы р я (рис. 22 у, ф) ячеистая, закрыта сзади, ее заднее латеральное отверстие по форме близко к прямоуголь- ному. *Cornua posteriorum* (задние отростки нисходящей ветви парапофиза 4-го позвонка — *pr. descendens-4*) короткие. *Manubrium* хорошо развитое. Невраль- ный комплекс имеет ладьевидную форму.

П о з в о н к и цилиндрические с продольными гребнями. Невральные отростки передних туловищных позвонков расширены в узкие пластинки. Туловищ- ные позвонки несут короткие парапофизы; плевроальные ребра длинные, силь- ные. *Epineuralia* и *epipleuralia* вильчатые, хорошо развиты начиная с передних туловищных позвонков, не срastaются с несущими их элементами, доходят по-

чти до конца позвоночного столба. Отмечены нарушения закладки последних хвостовых позвонков (часто имеется отдельно лежащий дополнительный невральный отросток между неуропофизами второго и третьего преуральных позвонков).

Хвостовой скелет (рис. 15 к). Невральный отросток второго преурального позвонка длинный, слит с телом, гемальный — сочленен с телом позвонка. Терминальный хвостовой позвонк образован слившимися первым преуральным, первым и вторым уральным позвонками, несет длинный уростиль и очень короткий, пригнутый назад невральный отросток первого преурального позвонка, слитый с его телом. Parhypurale сочленено с терминальным центром, несет parhypurapophysis. Гипуралий пять, из них только hypurale 2 приращено к терминальному центру, остальные — аутогенные. Имеется гипуральная диастема. Одно свободное палочковидное epurale. Uroneuralia нет.

Сравнение. Своеобразное исключительно сильное развитие эпидермальных образований, не зависящее от возраста и пола, и несколько большее число позвонков (45–47) отличают новый вид от всех известных представителей рода. Помимо этого, *O. golubtsovi* отличается от *O. dgebuadzei* непрерывной супратемпоральной комиссурой, более короткими усиками (Ib3 в среднем 22,8% Ic, против 26,3% у *O. dgebuadzei*), положением начала брюшных плавников в 80% случаев на вертикали начала спинного или позади нее, отсутствием basibranchiale-4

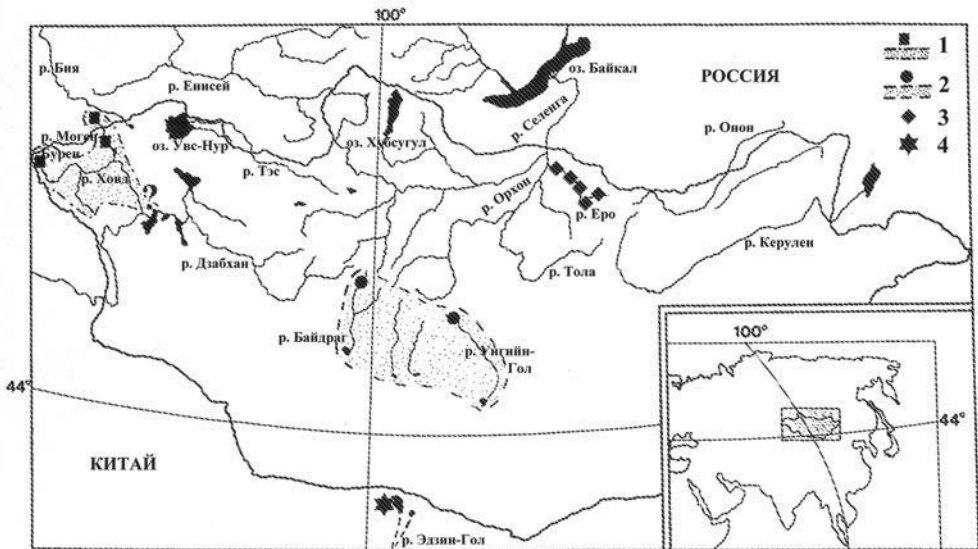


Рис. 23. Распространение четырех видов гольцов рода *Orthrias* (для *O. golubtsovi* и *O. dgebuadzei* значками указаны достоверные места поимки, а прерывистой линией — границы предполагаемого ареала в целом; возможность присутствия *O. golubtsovi* за пределами системы р. Ховд (= Кобдо) не ясна): 1 — *O. golubtsovi*; 2 — *O. dgebuadzei*; 3 — *O. sawadai*; 4 — *O. potaninorum*.

и ладьевидной формой неврального комплекса, а от *O. sawadai* — расставленными ноздрями, более длинными латеральными долями нижней губы, меньшим модальным числом лучей спинного плавника (7 против 8) и отсутствием контакта между *parietale* и *pteroticum*. В отличие от *O. barbatulus* новый вид имеет более развитые латеральные доли нижней губы.

«Тигроидный» тип окраски нового вида имеет аналогию только в популяции «тупорылых» голецов из р. Чулышман, провизорно относимых нами к *O. barbatulus toni*, и у *O. sawadai*.

Распространение (рис. 23). Наш материал происходит из р. Чеди-Тей и оз. Акхоль (бассейн р. Моген-Бурен в системе р. Кобдо) (Прокофьев, 2003). Учитываемая косвенные данные (Гундризер, 1973; 1975; Баасанжав и др., 1983), этот вид, возможно, имеет более широкое распространение в бассейне р. Кобдо (Тува и Монголия).

Материал. Всего 27 экз., из них 5 остеологических препаратов (ТП): ЗИН — № 52251 (1, голотип) и № 52252 (15+5ТП, паратипы, собраны вместе с голотипом), р. Чеди-тей, приток р. Моген-Бурен, бассейн р. Кобдо; № 52253, оз. Акхоль в бассейне р. Чеди-тей (1, нетиповой). ЗМ МГУ — № 20413, р. Чеди-тей, приток р. Моген-Бурен, бассейн р. Кобдо (5, паратипы, собраны вместе с голотипом).

***Orthrias dgebuadzei* Prokofiev, 2003** — Усатый голец Дгебуадзе,
голец Долины озер. Рис. 15 и; 21 г–е; 24, 25

Noemacheilus barbatulus toni: Дгебуадзе и др., 1991, с. 675 (р. Зар).

Orthrias dgebuadzei: Прокофьев, 2003, с. 730, рис. 2 (р. Зар).

Диагноз. Голец из рода *Orthrias* s.str., характеризующийся очень мелкими, однородными, редко расположенными эпидермальными бугорками на голове и теле; прерванной супратемпоральной комиссурой, содержащей, как правило, 2+2 поры; расставленными ноздрями; длинными (обычно не менее половины длины усика 3-й пары) латеральными долями нижней губы; относительно длинными (Ib3 в среднем 26,3% Ic) усиками; модальным числом ветвистых лучей спинного плавника 7; прикреплением брюшных плавников всегда немного впереди вертикали начала спинного; отсутствием контакта между *parietale* и *pteroticum*; наличием в жаберном аппарате *basibranchiale*-4; 43–45 позвонками; невральным комплексом, имеющим форму равнобедренного треугольника (рис. 25 п). Чешуйный покров, как правило, полностью отсутствует (у 90% изученных рыб).

Описание (рис. 24). D III–IV 7; A II–III 5-6; P I 10–13; V I 6-8; C I+8+8+I, редко I+7+7+I. Vert. 4+38-40+1=43-45 (обычно 44–45). Промеры приведены в табл. 2.

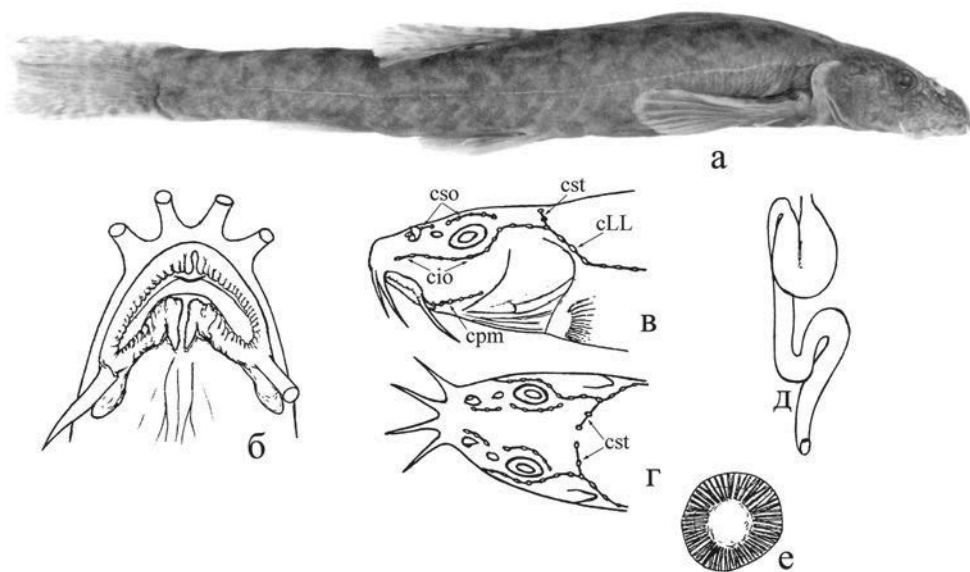


Рис. 24. *Orthrias dgebuadzei*: а — общий вид (голотип, ЗИН № 52051, SL 114 мм); б — строение рта; в, г — конфигурация сейсмосенсорной системы; д — кишечник; е — чешуя.

Тело толстое, брусковидное, его дорсальный профиль почти параллелен вентральному или немного выпуклый, за затылком может иметься небольшой горб; хвостовой стебель короткий и сжатый с боков. Наибольшая высота тела составляет 7,0–9,7 раз от SL. Хвостовой стебель короче длины головы, его длина содержится 4,6–6,3 раз в SL; высота хвостового стебля составляет 2,3–2,7 раза от его длины и 11–17 раз от SL. Голова коническая, 3,6–4,8 раз в SL; рыло тупое, широко закругленное, не сжато с боков, иногда приплюснуто дорсовентрально. Длина рыла примерно равна посторбитальной длине головы и содержится 2,1–2,5 раз в длине головы. Глаза расположены дорсолатерально, диаметр орбиты заметно меньше ширины межглазничного промежутка и составляет 4,3–7,6 раз от длины головы.

Тело обычно голое; как исключение, единичные, очень мелкие (около 0,25 мм в диаметре), редко разбросанные, вросшие в кожу, рудиментарные чешуйки присутствуют на дорсальной и латеральной поверхностях хвостового стебля. Чешуйки (рис. 24 е) округлые, с крупным центральным узлом и разорванными склеритами, некоторые из которых дихотомируют. На дорсальной и латеральной поверхностях головы, рыла и туловища и на грудных плавниках имеются однородные, очень мелкие, разреженные эпидермальные бугорки. На хвостово-

вом стебле имеются зачаточные жировые кили, скрывающие неразвитые лучи хвостового плавника.

Строение рта (рис. 24б). Рот нижний, подковообразный, губы слабоскладчатые; верхняя губа с глубокой медиальной выемкой, нижняя — прервана, имеет хорошо развитые ментальные и латеральные доли. Ментальные доли выступающие, конические; латеральные — крупные, как правило, составляют около половины длины усика третьей пары. Край нижней челюсти прямой. Зубовидный отросток имеется, но развит слабо. Рот окружен тремя парами усиков; усики второй пары не достигают переднего края орбиты, усики третьей пары достигают середины — заднего края орбиты.

Передняя и задняя ноздри расставлены на 1–1,5 диаметра ноздри, примерно одинаковой величины; носовой клапан треугольный или листовидный, будучи пригнутым не заходит далее середины задней ноздри. Ольфакторный орган с 20–24 пластинами.

Сейсмосенсорная система. Типичная конфигурация каналов сейсмосенсорной системы изображена на рис. 24 в, г. Cso разорван на носовой (cn, 3 поры) и надглазничный (so, 4–5(6)¹² пор) отрезки, у одних экземпляров слит с cio, у других — не слит. В cio могут иметься короткие перерывы, с этим каналом соединяются cst и cLL. Cst парная, отрезки соседних сторон не слиты посередине, содержит по 2 поры с каждой стороны головы (как исключение 3 поры с одной стороны). Боковая линия полная, но в задней части может иметь короткие перерывы. Верхняя пора cpm лежит примерно на уровне верхнего края рта. Число пор: cso — 7–8; cio 12–14; cst 2+2(3+2); cpm 7–9; cLL 68–79.

Плавники. Спинной плавник начинается ближе к основанию хвостового плавника, чем к концу рыла, будучи пригнутым достигает своей вершиной вертикали, проведенной через середину основания анального плавника, но у двух наиболее крупных экземпляров (SL 137 и 141 мм) — лишь едва достигает вертикали начала анального плавника. Верхний край спинного плавника прямой; нижний край анального — несколько выпуклый. Анус отстоит от начала анального плавника примерно на один диаметр орбиты. Грудные плавники с округлой или слегка приостренной вершиной, образованной обычно 2-м или 2–3-м ветвистыми лучами, редко 1–2-м, в этом случае вершина оказывается наиболее заостренной. Длина грудных плавников содержится 1,8–2,4 раза в PV. Брюшные плавники всегда прикрепляются более или менее впереди вертикали начала спинного, у одних экземпляров заметно заходят своими концами за анус, у других — даже не достигают его. Вершина брюшного плавника образована 2-м или 2–3 ветвистыми лучами. Хвостовой плавник с неглубокой выемкой и округленными концами лопастей, всегда короче длины головы.

¹² Шесть пор в виде исключения и только с одной стороны.

Анатомия. Кишечник с двумя петлями (рис. 24 д). Свободная часть плавательного пузыря сильно редуцирована или отсутствует. Перитонеум буровато-серый. Жаберные тычинки короткие, треугольные, 9–11 на 1-й дуге. В желудках содержатся личинки водных насекомых (Plecoptera, Odonata, Ephemeroptera).

Окраска. Общий фон желтовато-серый, желтовато-коричневый или желтовато-оливковый; брюхо и нижняя часть головы желтоватые или беловатые. На этом фоне расположены диффузные, сильно размытые, часто сливающиеся друг с другом и с основным фоном темные пятна и поперечные полосы, формирующие мраморный или пятнисто-полосатый рисунок (но никогда не сливающиеся с образованием продольных полос). На спине пятна различной формы часто формируют более или менее выраженные поперечные полосы. На дорсальной и латеральной поверхности головы темный пигмент образует сетчатый рисунок, часто почти полностью скрывающий основной фон. Все плавники с пятнышками, но, как правило, эти пятна плохо различимы на брюшных и анальном плавниках.

Половой диморфизм. Как у *O. barbatulus toni*.

Размеры. SL наиболее крупного известного экземпляра — 141 мм.

Остеология. Нейрокраний (рис. 21 г–е) дорсовентрально уплощенный, его максимальная ширина (на уровне pterotica) 2,1–2,4 раза содержится в его длине. Задняя фонтанель в форме сильно удлиненного цилиндра с выпуклым передним и срезанным задним концами, содержится около 4 раз в длине нейрокрания. Шов между frontale и parietale мелкозубчатый. Parietale и pteroticum разъединены контактом между sphenoticum и epioticum. Этмоидная часть нейрокраниума содержится 2,4–2,5 раз в длине нейрокраниума. Supraethmoideum-ethmoideum слит с prevomer. Строение этмоидной области черепа как у *O. barbatulus toni*.

Висцерокраний (рис. 25). Praemaxillare с длинным processus ascendens, примерно равным длине альвеолярной ветви этой кости. Processus anterior praemaxillae слабо выражен или отсутствует; вентральный край альвеолярной ветви praemaxillare вогнутый, дорсальный — выпуклый (рис. 25 а, б). Maxillare (рис. 25 в, г) — крупная кость с изломанными контурами, pr. lateralis maxillae хорошо развит, часто раздвоен. Задняя пластинка maxillare широко-округлой формы, дорсально и вентрально отделена выемками от остальной части кости. Pr. rostralis maxillaris прямой, не превышает высоту кости.

Кости подвеска и нижней челюсти изображены на рис. 25 д–к. Autopalatinum (рис. 25 е) цилиндрической формы, с хорошо развитой медиальной пластинкой и обособленными суставными поверхностями. Передне-вентральный угол пластинки quadratum образует направленный вперед отросток иногда причудливой формы. Symplecticum палочковидное, слабо расширяющееся кзади. Передняя пластинка hyomandibulare (рис. 25 и, к) несет выемку, отношение ее ширины к высоте 1:1,7–2,1. Бранхиостегальных лучей 3, один причленяется к

ceratohyale, один — к месту сочленения ceratohyale и epihyale, и один — к epihyale. Interhyale не срастается с epihyale (рис. 25 ж). Basihyale Y-образной формы (рис. 25 з). Urohyale (рис. 25 л) сильно варьирует по форме и высоте (отношение высоты к длине колеблется от 1 : 2,2 до 1 : 1,1), на заднем крае имеет одну или несколько глубоких вырезов, иногда почти полностью разделяющих пластинку этой кости. Латеральные отростки urohyale длинные, составляют около половины – трети длины кости. В жаберном аппарате (рис. 25с) четыре basibranchialia и три парных hypobranchialia (маленькое basi-branchiale-4 имеется, но hypobranchialia-4 отсутствуют); два infrapharyngo-branchialia с каждой стороны, связанные с 1–2-м и 2–3-м epibranchialia, соответственно. Epibranchiale-4 без пластиновидного отростка. Глоточные кости (рис. 25 м) изогнутые, несут 6–15 крючковидных функциональных зубов, между которыми имеются мелкие замещенные зубы. Передние три функциональных глоточных зуба вдвое и более длиннее последующих. Нет шипа на глоточных костях. Operculum (рис. 25 н) с коротким и довольно слабым продольным гребнем на внутренней поверхности.

П о я с а п а р н ы х п л а в н и к о в. В строении плечевого пояса нет отличий от *O. barbatulus toni*. Тазовые кости (рис. 25 о) с длинными, узкими, хорошо обособленными processi «isciadici»; лобковый отросток разделен глубокой выемкой на латеральную и медиальную части, последняя длиннее и уже латеральной. В остальном строение тазового пояса как у *O. barbatulus toni*.

К о с т н а я к а п с у л а плавательного пузыря (рис. 25 п, р) ячеистая, с сильно вытянутым продольно задним латеральным отверстием, иногда приобретающим щелевидную форму, сзади закрыта; ее невральный комплекс имеет форму равнобедренного треугольника. Очертания капсулы несколько варьируют за счет формы задних краев нисходящих отростков парапофиза 4-го позвонка (pr. descendens-4). Cornua posteriorum слабо выражены или отсутствуют. Manubrium хорошо развитое.

П о з в о н к и цилиндрические с продольными гребнями. Невральные отростки передних туловищных позвонков расширены в узкие пластинки. Туловищные позвонки несут короткие парапофизы; плевральные ребра длинные, сильные (особенно передние). Epineuralia и epipteuralia вильчатые, хорошо развиты начиная с передних туловищных позвонков, не срастаются с несущими их элементами, доходят почти до конца позвоночного столба. Нередки нарушения закладки последних хвостовых позвонков.

Х в о с т о в о й с к е л е т (рис. 15 и). Невральный отросток второго преурального позвонка длинный, слит с телом, гемальный — сочленен с телом позвонка. Терминальный хвостовой позвонок образован слившимися первым преуральным, первым и вторым уральными позвонками, несет длинный уростиль и очень короткий, широкий невральный отросток первого преурального позвонка, слитый с его телом. Parhypurale сочленено с терминальным центром, несет parhypurapophysis. Гипуралий пять, из них только hypurale 2 приращено к терминальному центру, остальные — аутогенные. Имеется гипуральная диастема.

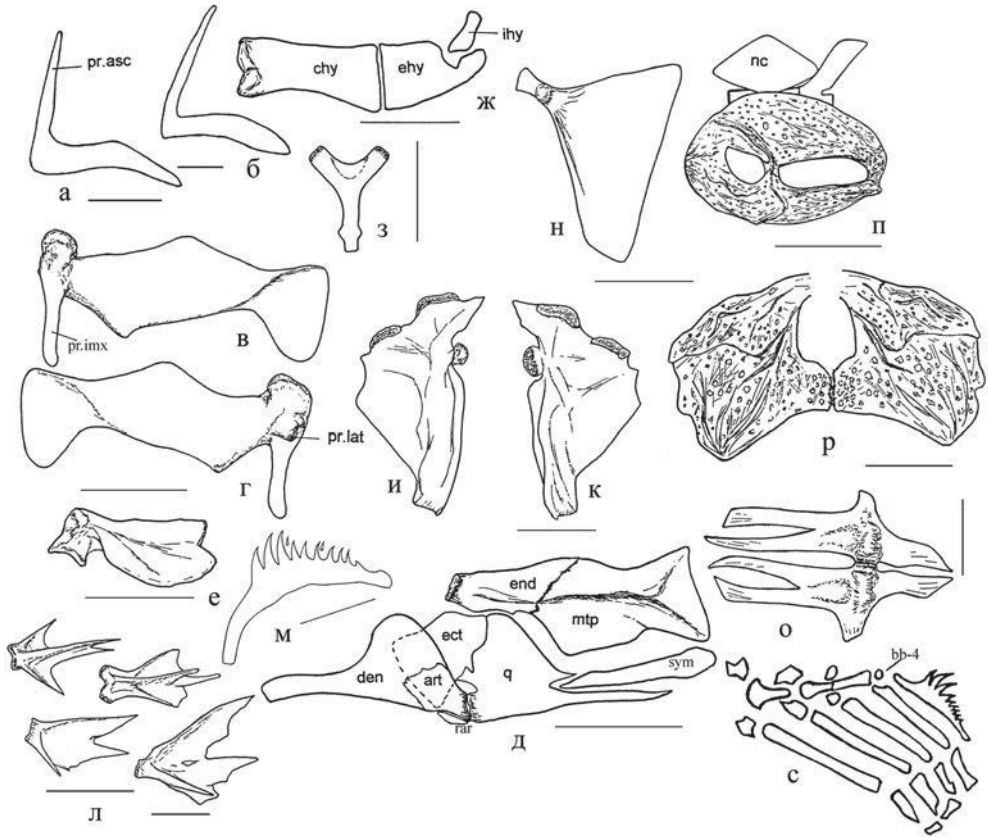


Рис. 25. *Orthrias dgebuadzei*, отдельные кости скелета: а, б — premaxillare (варианты строения); в, г — maxillare (в — изнутри; г — снаружи); д — нижняя челюсть и квадрато-птеригойдный комплекс; е — autopalatinum (сверху); ж, з — элементы гиоидной дуги (з — basihyale); и, к — hyomandibulare (и — снаружи; к — изнутри); л — варианты строения urohyale; м — глоточная кость; н — operculum (изнутри); о — тазовые кости; п — капсула плавательного пузыря сбоку; р — то же снизу; с — жаберный аппарат. Размер линейки — 2 мм.

Ерurale одно, свободное или срастающееся с невральным отростком терминального центра. Uroneuralia нет.

С р а в н е н и е. От других видов рода *O. dgebuadzei* отличается прерванной супратемпоральной комиссурой, положением начала брюшных плавников несколько впереди вертикали начала спинного, треугольной формой неврального комплекса и наличием в жаберном аппарате basibranchiale-4. От всех видов рода, кроме *O. golubtsovi*, новый вид отличается длинными латеральными долями нижней губы. В отличие от *O. golubtsovi* и *O. sawadai* у *O. dgebuadzei* эпидермальные бугорки разреженные, иная окраска тела, кроме того, от *O. golubtsovi* он отличается мелкими (существенно меньше диаметра зрчка) эпидермальными бугорками, более длинными усиками и несколько меньшим числом позвонков (43–45 против

45–47), а от *O. sawadai* — отсутствием контакта между *parietale* и *ptericum*, расставленными ноздрями, в среднем меньшим числом ветвистых лучей спинного плавника (7 против 7–9, наичаще 8 у *O. sawadai*) и редукцией чешуи.

Распространение (рис. 23). Известен из типового местонахождения (р. Заг, Долина озер, Монголия) и из р. Унгийн-Гол, также в Долине озер. Возможно, к этому же виду принадлежат гольцы из других водоемов Долины озер, указываемые под названием *Nemacheilus barbatus toni* (Dgebuadze, 1995: 239). Однако, следует отметить, что в р. Унгийн-Гол существует и собственно *O. b. toni*, который, по-видимому, проник сюда из верховьев Селенги.

Замечания. *O. dgebuadzei* в р. Унгийн-Гол существует совместно с *O. b. toni*, хотя полная их симпатрия не доказана. Экземпляры из Унгийн-Гол, относимые нами к *O. b. toni* (ЗИН, № 53125 и № 53191), хорошо согласуются по своим признакам с этим видом, а не с *O. dgebuadzei*. В то же время, в нашем распоряжении имеется проба из сборов 1977 г., которая принадлежит к последнему виду. Экземпляры находятся в плохой сохранности, однако, их идентификация не вызывает сомнений. Для всех них характерно положение начала брюшных плавников отчетливо впереди вертикали начала спинного и на четырех приготовленных препаратах установлены присутствие окостеневшего *basibranchiale-4* и треугольная форма неврального комплекса. В этой пробе несколько чаще встречается непрерывная супратемпоральная комиссура, чем в сборах из типового местообитания (у 5 из 15 имеющихся рыб). Вопрос о границах распространения и взаимоотношениях этих видов в Долине озер нуждается в дальнейшем изучении.

Касательно присутствия в р. Унгийн-Гол *O. b. toni* можно предполагать, что этот вид проник сюда из верховьев Селенги позже времени дивергенции *toni* и *dgebuadzei*. Контакт между верховьями бассейна Селенги (бассейн р. Тэлийн-Гол) и водоемами Центральноазиатского бессточного бассейна и обмен ихтиофауной вполне возможен; в частности, в верхних притоках р. Телийн обнаружены алтайские османы (*Oreoleuciscus humilis*) (Дгебуадзе и др., 2003), вполне вероятно, являющиеся мигрантами из бассейна Долины озер. В случае с гольцами, очевидно, наблюдается обратный случай — проникновение сибирского гольца в Центральноазиатский бассейн. В многочисленных сборах гольцов из бассейна Тэлийн-Гол *O. dgebuadzei* не обнаружен. Нет сомнений в том, что оба вида гольцов экологически подобны, поэтому возможность обнаружения гольца Дгебуадзе в бассейне Тэлийн-Гол крайне сомнительна; с другой стороны, вполне вероятны конкурентные отношения между двумя видами гольцов в бассейне р. Унгийн-Гол.

Материал. Всего 42 экз., из них 16 остеологических препаратов (ТП): ЗИН — № 52051 (1, голотип) и № 52052 (18+9ТП, паратипы, собраны вместе с голотипом), р. Заг, бассейн р. Байдраг-Гол, Монголия. ИПЭЭ — р. Заг, бас-

сейн р. Байдраг-Гол, Монголия (3ТП, нетиповые, собраны вместе с экземплярами типовой серии); ИПЭЭ, 6/№, р. Унгийн-Гол (11+4ТП).

***Orthrias sawadai* Prokofiev, sp. nova — Усатый голец Савады**

Рис. 26–29

Голотип — ЗИН, № 52054, р. Урам, бассейн р. Еро (система р. Селенга, Монголия), сборщик Ю.Ю. Дгебуадзе, 20 июля 2001 г.

Диагноз. Голец из рода *Orthrias* s.str., характеризующийся мелкими, однородными, но густо сидящими (хотя бы на голове и нижней поверхности туловища промежутки между бугорками меньше диаметра самих бугорков) эпидермальными бугорками; непрерывной супратемпоральной комиссурой, содержащей 3 поры; как правило, сближенными ноздрями; короткими (около $\frac{1}{4}$ – $\frac{1}{5}$ длины усика 3-й пары) латеральными долями нижней губы; короткими усиками (Ib3 в среднем 20,9% Ic; у взрослых рыб усик 3-й пары не заходит за вертикаль середины орбиты); модальным числом ветвистых лучей спинного плавника 8; началом брюшных плавников, расположенным на вертикали начала спинного; наличием контакта между parietale и pteroticum; отсутствием в жаберном аппарате basibranchiale-4; 39–44(46) позвонками; невральным комплексом трапецевидной или ладьевидной формы; развитым (хотя бы позади вертикали начала D) чешуйным покровом, все чешуи которого имеют крупный центральный узел (рис. 27е).

Описание (рис. 26, 27). D III–IV 7–9 (наичаще 8; птеригиофоров D — 9–11); A II–III 5–6; P I 10–12; V I 6–8; C I+8+8+I. Vert. 4+34–39(41)+1=39–44(46). Промеры приведены в табл. 2.

Тело толстое, брусковидное, его дорсальный профиль почти параллелен вентральному или немного выпуклый, за затылком может присутствовать небольшой горб; хвостовой стебель короткий и сжатый с боков. Наибольшая высота тела 6,25–7,5 раз содержится в SL. Хвостовой стебель заметно короче длины головы, его длина содержится 4,5–6,0 раз в SL; высота хвостового стебля составляет (1,9)2,1–2,6 раза от его длины и 10–14 раз от SL. Голова коническая, 3,7–4,3 раза в SL; рыло не сжато с боков, притуплено; у взрослых рыб часто немного сжато дорсовентрально и образует слабый ростр. Длина рыла примерно равна посторбитальной длине головы или немного превышает последнюю, 1,9–2,2 раза содержится в длине головы. Глаза расположены дорсолатерально, диаметр орбиты заметно меньше ширины межглазничного промежутка и составляет 6,4–10,2 раза от длины головы.

Тело покрыто неналегающей чешуей, обычно сильно редуцированной на участке от cleithrum до вертикали начала спинного плавника, но и иногда хорошо развитой и в передней половине тела (рис. 27в–д). Чешуйки (рис. 27 е) до 0,5 мм в диаметре, округлые, с крупным ($\frac{2}{3}$ – $\frac{3}{4}$ диаметра чешуи) центральным узлом и разорванными склеритами, многие из которых дихотомируют. Всю поверхность головы и туловища, включая жаберную перепонку, грудь и брюхо густо покрывают однородные, довольно мелкие (заметно меньше диаметра зрачка) эпидер-

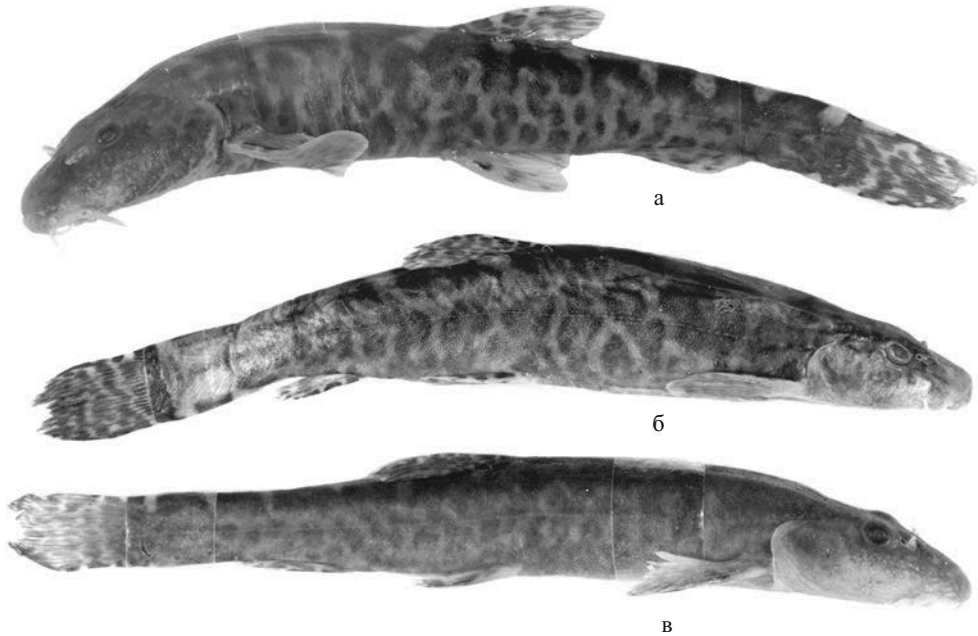


Рис. 26. *Orthrias sawadai*, sp. nova: а — голотип, ЗИН № 52054, SL 117 мм; б — паратип, ЗИН № 52056, SL 155 мм; в — паратип, ЗИН № 52056, SL 107 мм.

мальные бугорки. На спине и боках тела промежутки между бугорками могут быть несколько больше диаметра самого бугорка, но на голове и нижней поверхности тела они, как правило, расположены очень тесно, особенно у половозрелых самцов. У неполовозрелых особей степень развития бугорков вариабельна. На хвостовом стебле, как правило, имеются зачаточные жировые кили, скрывающие неразвитые лучи хвостового плавника.

Строение рта (рис. 27а). Рот нижний, подковообразный, губы слабоскладчатые; верхняя губа с глубокой медиальной выемкой, нижняя — прервана, имеет конические, выступающие ментальные и короткие (около $\frac{1}{4}$ – $\frac{1}{5}$ длины усика третьей пары) латеральные доли. Край нижней челюсти прямой. Зубовидный отросток слабо или умеренно развит. Рот окружен тремя парами усиков; усики второй пары не достигают переднего края орбиты, усики третьей пары у молоди достигают заднего края орбиты, у рыб крупнее 80 мм обычно не заходят далее середины последней.

Передняя и задняя ноздри, как правило, сближены (передний край задней ноздри расположен непосредственно у заднего края носового клапана, лишь у 3 (SL 45–68 мм) из 56 экземпляров отстоит от последнего примерно на 0,5 диаметра ноздри), примерно одинаковой величины; носовой клапан треугольный

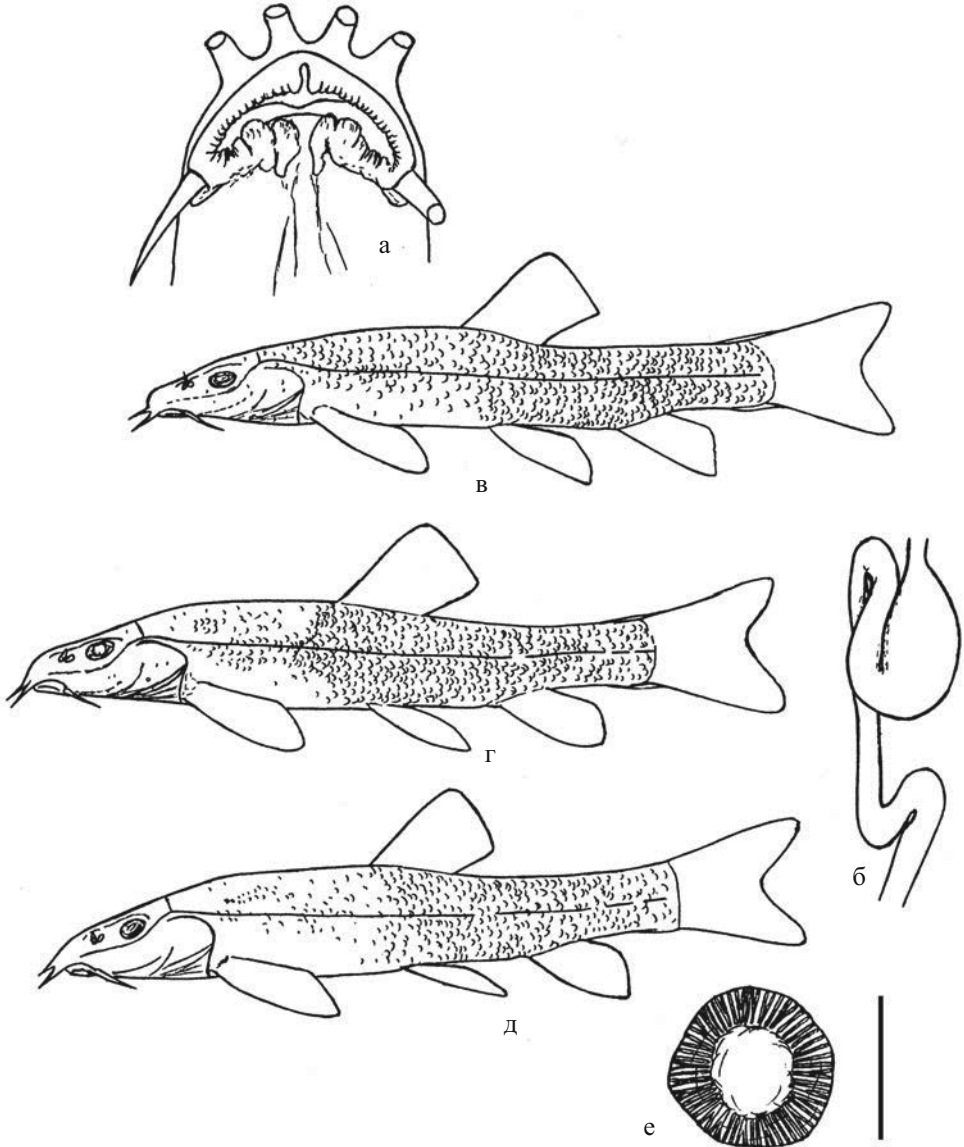


Рис. 27. *Orthrias sawadai*, sp. nova: а — строение рта; б — кишечник; в-д — варианты развития чешуйного покрова; е — чешуя. Размер линейки — 0,5 мм.

или листовидный, будучи пригнутым не заходит за заднюю ноздрю. Ольфакторный орган с 18–24 пластинами.

Сейсмосенсорная система. При типичной конфигурации каналов сейсмосенсорной системы *cs0* сплошной или разорван на носовой (*sn*, 3 поры¹³) и надглазничный (*so*, 4–5 пор) отрезки, не слит с *с10*. *Cst* соединяет *с10* соседних сторон головы, непрерывная, содержит 3 поры. Боковая линия полная, но в задней части может иметь короткие перерывы. Верхняя пора *сpm* лежит на примерно на уровне верхнего края рта. У ювенильных (менее 70 мм SL) экземпляров надглазничный отрезок *cs0* может быть разорван, а *cst* — прервана (у четырех изученных экземпляров). Число пор: *cs0* — 7(8); *с10* 10–12; *cst* 3(4); *сpm* 7–8; *cLL* ~ 60–90.

Плавники. Спинной плавник начинается ближе к основанию хвостового плавника, чем к концу рыла, будучи пригнутым никогда не заходит своей вершиной за вертикаль начала анального плавника, чаще не достигает последней. Верхний край спинного плавника прямой, нижний край анального обычно выпуклый. Анус отстоит от начала анального плавника примерно на один диаметр орбиты. Грудные плавники с округлой или несколько приостренной вершиной, образованной обычно 1–2-м, 2-м, 2–3-м, редко 3–4-м (обычно 2-м или 2–3-м) ветвистыми лучами. Длина грудных плавников содержится в PV 1,5–2,3 (как правило, менее двух) раза. Начало брюшных плавников расположено на вертикали начала спинного, эти плавники немного не достигают своими концами ануса. Вершина брюшного плавника образована 2-м или 2–3-м (как исключение, только 3-м) ветвистыми лучами. Хвостовой плавник выемчатый, с округленными концами лопастей; всегда короче длины головы.

Анатомия. Кишечник с двумя петлями (рис. 27 б). Свободная часть плавательного пузыря сильно редуцирована или отсутствует. Перитонеум бурый или серовато-черный. Жаберные тычинки короткие, плоские, треугольные, 5–10 на 1-й дуге, у крупных рыб могут полностью исчезать. В желудках содержатся личинки водных насекомых (у экз. SL 47 мм в желудке обнаружена личинка стрекозы длиной около 10 мм), часто в большом количестве присутствует песок.

Окраска. Основной фон окраски светлый, серый или почти белый, иногда с коричневатым оттенком на спине и боках тела и красноватыми плавниками. На спине расположено 6–12 (чаще 7–9) поперечных полос, часто сливающихся с полосам на боках тела. На боках тела, как правило, присутствуют поперечные, часто волнистые и сливающиеся с соседними, полосы, формирующие «тигroidный» или «мраморный» рисунок и на хвостовом стебле обычно дробящиеся на отдельные, хаотично расположенные пятна; иногда на всем теле полосы фрагментированы на отдельные пятнышки. Между полосами часто имеются отдельные пятнышки, иногда образующие сетчатый рисунок. Иногда пятна имеются

¹³ У одного экземпляра с левой стороны отмечено 4 поры *sn*.

на брюхе. На дорсальной и латеральной поверхности головы темный пигмент образует сетчатый рисунок, почти полностью скрывающий основной фон.

Продольные ряды ярких темных пятнышек присутствуют на всех плавниках (на брюшных и анальном не обнаружены только у одного ювенильного экземпляра).

Половой диморфизм. У самцов эпидермальные бугорки заметно гуще и многочисленнее, чем у самок и неполовозрелых рыб; передние ветвистые лучи грудных плавников более расширены и утолщены.

Размеры. SL наиболее крупного известного экземпляра — 150 мм.

Остеология. Нейрокраний (рис. 28) дорсовентрально уплощенный, его максимальная ширина (на уровне pterotica) содержится в его длине 1,8–2,2 раза. Задняя фонтанель цилиндрическая, расширенная дистально, содержится в длине нейрокrania около 4 раз. Pteroticum граничит с parietale, разделяя sphenoticum и epitoticum; контакт pteroticum и parietale имеется уже при длине 47 мм SL. Шов между frontalia и parietalia зубчатый. Этмоидная часть нейрокrania узкая, ее длина 2,5–3,0 раза содержится в длине нейрокrania. Supraethmoideum-ethmoideum слит с prevomer. Строение этмоидного отдела черепа как у *O. barbatus*.

Висцерокраний (рис. 29). Praemaxillare с длинным processus ascendens, примерно равным длине альвеолярной ветви этой кости. Processus anterior praemaxillae слабо выражен или отсутствует; вентральный край альвеолярной ветви praemaxillare вогнутый, дорсальный — выпуклый (рис. 29 а). Maxillare (рис. 29 б, в) — крупная кость с изломанными контурами, pr. lateralis maxillae небольшой, треугольный, расположен на переднем крае maxillare. Задняя пластинка maxillare трапециевидной формы, дорсально и вентрально отделена выемками от остальной части кости. Pr. rostralis maxillaris прямой, не превышает высоту кости.

Кости подвеска и нижней челюсти изображены на рис. 29 г–е, 29 и. Autopalatinum (рис. 29 г) цилиндрической формы, с хорошо развитой, субпрямоугольной медиальной пластинкой. Ectopterygoideum узкое. Вентральный край metapterygoideum несет неглубокую полукруглую выемку. Symplecticum палочковидное, расширенное дистально. Nyomandibulare довольно широкое, его передний край почти прямой или со слабо намеченной выемкой, отношение ширины к высоте 1 : 1,2 – 1 : 1,4. Бранхиостегальных лучей 3, один причленяется к ceratohyale, один — к месту сочленения ceratohyale и epihyale, и один — к epihyale. Interhyale не срастается с epihyale (рис. 29 ж). Basihyale (рис. 29 з) Y-образной формы, но иногда выемка его переднего края очень слабая. Urohyale (рис. 29 к, л) маленькое, со слабо изрезанным задним краем; отношение его высоты к длине составляет около 1 : 1,7. Латеральные отростки urohyale не превышают 1/3 длины кости. В жаберном аппарате (рис. 29 м) три basibranchialia и парных hypobranchialia (basibranchiale-4 и hypobranchialia-4 отсутствуют); два infrapharyngobranchialia с каждой стороны, связанные с 1–2-м и 2–3-м epibranchialia, соответственно. Epibranchiale-4 без пластиновидного отростка. Глоточные кости (рис. 29 н) изогнутые, с направленным вбок шипом на наружной поверхности; несут около 10 почти прямых функциональных зубов, между которыми могут быть мелкие замещенные зубы. Величина глоточных зубов плавно уменьша-

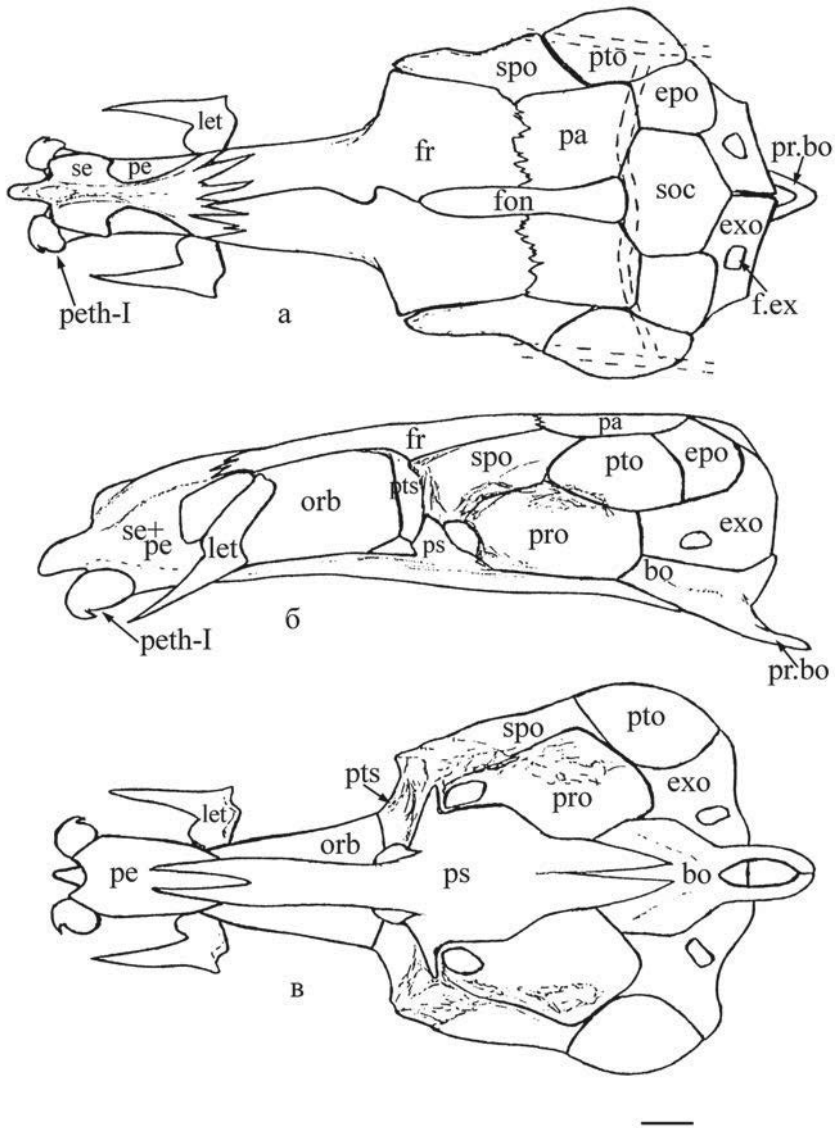


Рис. 28. *Orthrias sawadai*, sp. nova, нейрокраний: а — сверху; б — сбоку; в — снизу. Размер линейки — 1 мм.

ется к дистальному концу кости. Пластинка oreculusum относительно узкая, с хорошо развитым продольным гребнем на внутренней поверхности (рис. 29 о).

П о я с а п а р н ы х п л а в н и к о в. В строении плечевого пояса нет отличий от *O. barbatulus toni*. Тазовые кости (рис. 29 п) с длинными, узкими, хорошо обособленными processi «isciadici» и массивными, треугольными «pr. iliaci»; лобковый отросток разделен глубокой выемкой на латеральную и медиальную

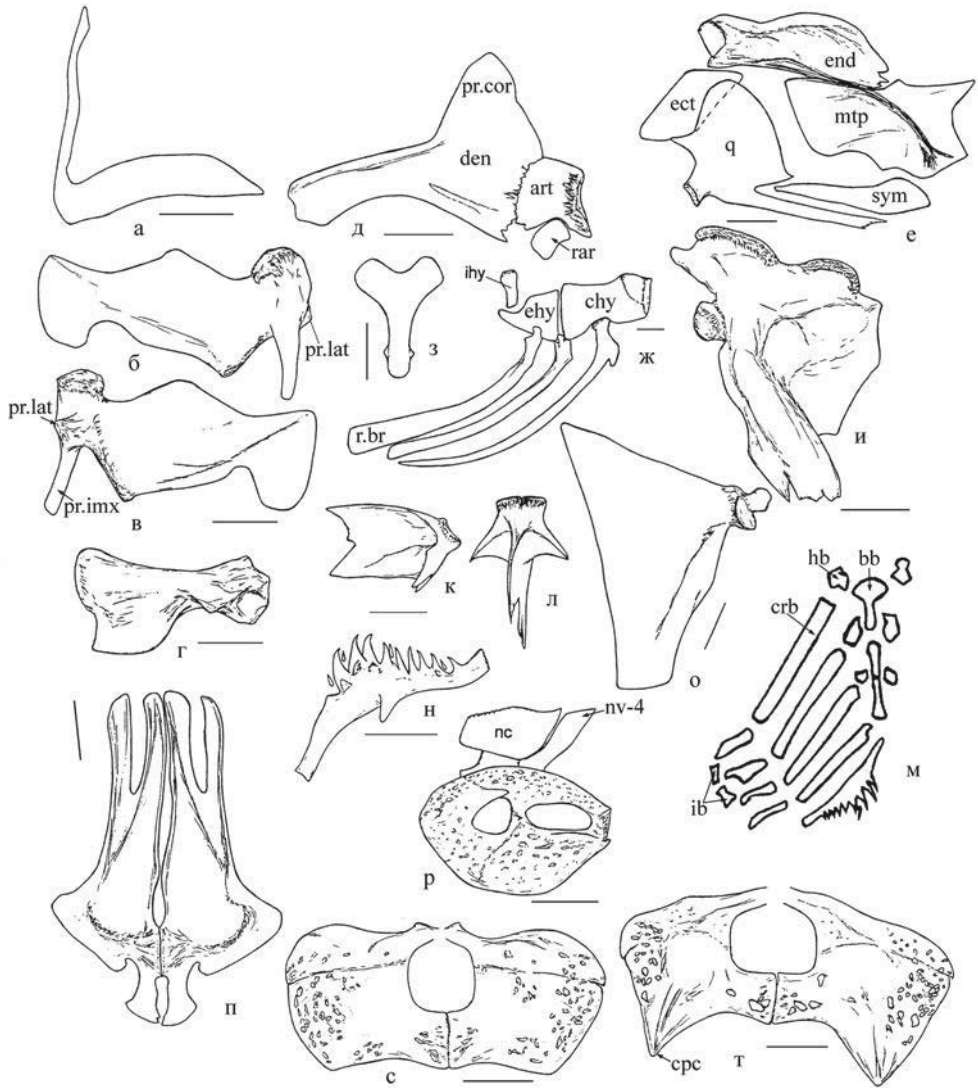


Рис. 29. *Orthrias sawadai*, sp. nova, отдельные кости скелета: а — premaxillare; б, в — maxillare (б — изнутри; в — снаружи); г — autopalatinum (сверху); д — нижняя челюсть; е — квадратоптеригоидный комплекс; ж, з — элементы гиоидной дуги (з — basihyale); и — hyomandibulare (снаружи); к, л — urohyale (к — сбоку, л — сверху); м — жаберный аппарат; н — глоточная кость; о — operculum (изнутри); п — тазовые кости; р — капсула плавательного пузыря сбоку; с, т — то же снизу (варианты строения). Размер линейки — 1 мм.

части, примерно равные по длине и ширине. В остальном строение тазового пояса как у *O. barbatulus toni*.

Костная капсула плавательного пузыря (рис. 29 р–т) ячеистая, закрытая сзади; форма ее заднего латерального отверстия варьирует от почти округлой до щелевидной. Невральный комплекс трапециевидной или ладьевидной формы, его верхний край часто фестончатый. Степень развития задних отростков (*cornua posteriorum*) сильно варьирует (от практически полного отсутствия до половины длины капсулы — рис. 29 с, т). *Manubrium* хорошо развитое.

Позвонки цилиндрические с продольными гребнями. Невральные отростки передних туловищных позвонков пластиновидно расширены. Туловищные позвонки несут короткие парапофизы; плевральные ребра длинные, сильные (особенно передние). *Epineuralia* и *epipleuralia* вильчатые, хорошо развиты начиная с передних туловищных позвонков, не срастаются с несущими их элементами, доходят почти до конца позвоночного столба. Отмечены аномалии строения последних хвостовых позвонков.

Хвостовой скелет (рис. 15 л, м). Невральный отросток второго преурального позвонка длинный, слит с телом, гемальный — сочленен с телом позвонка. Терминальный хвостовой позвонок образован слившимися первым преуральным, первым и вторым уральным позвонками, несет длинный уростиль и короткий, широкий невральный отросток первого преурального позвонка, слитый с его телом. *Parhypurale* сочленено с терминальным центром, часто сливается с *hypurale* 1. *Parhypurapophysis* слабо выражен. Гипуралий пять, из них только *hypurale* 2 приращено к терминальному центру, остальные — аутогенные. Имеется гипуральная диастема. *Epurale* одно, свободное. *Uroneuralia* нет.

Этимология. Вид назван в честь японского ихтиолога Юкио Савады (*Yukio Sawada*), внесшего значительный вклад в изучение кобитоидных рыб.

Сравнение. Внешние отличия *O. sawadai* от центрального вида рода — *O. barbatulus* — менее существенны, чем между последним и ранее описанными видами (*O. golubtsovi* и *O. dgebuadzei*). Основным отличием нового вида является наличие контакта между *ptericum* и *parietale*, чего не отмечено (даже в качестве редкой вариации) ни у одного видов рода *Orthrias*. В пользу видового статуса новой формы свидетельствует и симпатричное обитание с *O. barbatulus toni*, по крайней мере, в самой р. Еро. Кроме того, в отличие от всех азиатских представителей рода у *O. sawadai* ноздри сближены (как у европейских *O. barbatulus barbatulus*), а бугорки на голове и теле хотя и густо сидящие (в отличие от *O. barbatulus* и *O. dgebuadzei*), но мелкие (мельче диаметра зрачка) и однородные (в отличие от *O. golubtsovi*). От других видов *O. sawadai* отличается также большим модальным числом ветвистых лучей D (8 против 7); от всех, кроме *O. golubtsovi* — более короткими усиками у взрослых рыб, и от *O. golubtsovi* и *O. dgebuadzei* — короткими латеральными долями нижней губы и хорошо развитым (по крайней мере, позади вертикали начала D) чешуйным покровом. Кроме того, отличается от *O. golubtsovi* несколько меньшим числом позвонков, а от *O. dgebuadzei* — непрерыванной супратем-

поральной комиссурой, положением начала брюшных плавников на вертикали начала спинного, отсутствием *basibranchiale-4*, формой неврального комплекса и деталями окраски. Наконец, от *O. barbatulus* новый вид отличается отсутствием на теле чешуи с маленьким эксцентричным узлом.

Для *O. sawadai* характерна тенденция к редукции жаберных тычинок на 1-й жаберной дуге. По характеру окраски *O. sawadai* близок к *O. golubtsovi* и «тупорылым» гольцам из р. Чулышман.

Распространение (рис. 23). Известен только из бассейна р. Еро (Еро-гол), впадающей в р. Селенга (Монголия), где в ряде случаев симпатричен с *O. barbatulus toni*.

Материал. Кроме голотипа, 55 экз., паратипы, из них 9 остеологических препаратов (ТП), все в ЗИНе: № 52055, р. Урам, бассейн р. Еро (система р. Селенга, Монголия) (3, собраны вместе с голотипом); № 52056, р. Еро у Хонин Нуга, Монголия (12+3ТП); № 52254, р. Ата, приток р. Шарлан, бассейн р. Еро, Монголия (19°10'N, 107°30'E) (9+2ТП); № 53145, р. Буссейн-Гол, впадающая в р. Тэлийн-Гол (1); № 53150, р. Тэлийн (за мостом) (21+4ТП).

Гольцы из р. Цаган-Чулут (бассейн р. Еро)

Рис. 30

Два экземпляра из р. Цаган-Чулут (ЗИН, № 52258) затруднительно отнести к какому-либо из рассмотренных выше видов, поэтому считаем целесообразным привести их описание отдельно.

Описание. D III 7; A III 5; P I 10–12; V I 6–7; C I+8+8+I. Некоторые измерения: в % SL: lc 24,8–25,4; H 17,7–18,6; h 7,2–7,7; w 15,4–16,5; lcp 15,2–16,9; aD 54,6–57,9; aV 56,9–59,3; aA 73,8–75,2; PV 30,0–33,4; VA 20,0–20,7; IP 16,9–17,2; IV 12,4–13,1; lDb 10,0–10,8; lAb 5,4–6,9; hD 15,2–18,5; hA 10,8–13,1; lClat 16,9–19,3; lCmed 14,6–17,9; в % lc: ao 41,7–45,5; oo 15,2–19,4; io 24,2–27,8; lb1 16,7–24,2; lb2 22,2–27,3; lb3 22,2–30,3.

Тело толстое, немного сжатое с боков; его дорсальный профиль слабо дуговидный; хвостовой стебель в основании толстый, к концу немного сжатый с боков. Наибольшая высота тела 5,4–5,7 раз содержится в SL. Хвостовой стебель заметно короче длины головы, его длина содержится 5,9–6,6 раз в SL; высота хвостового стебля составляет 2,1–2,2 раза от его длины и 13,0–13,8 раз от SL. Голова коническая, 3,7–4,3 раза в SL; рыло тупое, не сжато с боков, у одного экземпляра спереди довольно высокое. Длина рыла примерно равна посторбитальной длине головы, 2,2–2,4 раза содержится в длине головы. Глаза расположены дорсолатерально, диаметр орбиты заметно меньше ширины межглазничного промежутка и содержится 5,1–6,6 раза в длине головы.

Тело покрыто редкой, вросшей в кожу чешуей; в его передней половине чешуйный покров сильно редуцирован, на нижней поверхности тела — практически от-



Рис. 30. Вероятные гибриды *Orthrias sawadai* × *O. barbatulus toni* (SL 65 и 73 мм; р. Цаган–Чулут, ЗИН № 52258).

сутствует. Чешуйки около 0,25–0,5 мм в диаметре, округлые, с узлом и разорванными склеритами. На всей поверхности головы и туловища, включая жаберную перепонку, грудь и брюхо имеются густо сидящие (промежутки между ними значительно меньше диаметра самого бугорка), однородные, довольно мелкие (заметно меньше диаметра зрачка) эпидермальные бугорки, значительно лучше развитые у экз. SL 73 мм. Жировых килей, даже зачаточных, на хвостовом стебле нет.

Строение рта. Рот нижний, подковообразный, губы почти гладкие; верхняя губа с глубокой медиальной выемкой, нижняя — прервана. Ментальные доли хорошо обособлены, плоские, латеральные доли составляют около $\frac{1}{4}$ длины усика третьей пары. Край нижней челюсти прямой. Зубовидный отросток слабый. Рот окружен тремя парами усиков; усики второй пары заметно не достигают переднего края орбиты, усики третьей пары в большей или меньшей степени заходят за вертикаль середины орбиты.

Передняя и задняя ноздри расставлены примерно на один диаметр ноздри, одинаковой величины; носовой клапан треугольный, короткий, будучи пригнутым не заходит за заднюю ноздрю.

Сейсмочувствительная система. Cso разорван на носовой (cn, 3 поры) и надглазничный (so, 4–5 пор) отрезки (so может быть разорван с одной стороны; в одном случае cso сплошной); не слит с cio. Пор cio — 10–12. Cst соединяет cio соседних сторон головы, не прервана, содержит 3 поры. Верхняя пора срп лежит на примерно на уровне верхнего края рта, в этом канале 7–8 пор. Боковая линия доходит только до начала хвостового стебля или полная (до основания хвостового плавника), но на хвостовом стебле прерывистая, содержит 60–65 пор.

Плавники. Спинной плавник начинается ближе к основанию хвостового плавника, чем к концу рыла, будучи пригнутым назад достигает своей вершиной вертикали начала анального плавника. Верхний край спинного и нижний край анального плавника прямой. Анус отстоит от начала анального плавника

примерно на один диаметр орбиты. Грудные плавники с округлой или слегка приостренной вершиной, образованной 2-м или 2–3-м ветвистыми лучами. Длина грудных плавников содержится в P–V 1,8–2,3 раза. Начало брюшных плавников расположено под передней третью спинного, эти плавники немного не достигают своими концами ануса. Вершина брюшного плавника образована 2-м ветвистым лучом. Хвостовой плавник с неглубокой выемкой и округленными концами лопастей, всегда короче длины головы.

К и ш е ч н и к с двумя петлями. Свободная часть плавательного пузыря отсутствует. Перитонеум буроватый. Жаберные тычинки на 1-й жаберной дуге редуцированы. Оба экземпляра (SL 65–73 мм) — самки с икрой IV–V стадии зрелости.

О к р а с к а. Основной фон желтоватый, светлеющий книзу. Экземпляр SL 65 мм имеет темный сетчатый рисунок из мелких пятнышек на дорсальной и латеральной поверхности головы и туловища, в передней половине почти значительно скрывающий основной фон и 8 коротких поперечных дорсальных полос. У экз. SL 73 мм передняя половина тела почти однотонная, серовато-желтая; позади спинного плавника различимы только 4 темные дорсальные полосы.

Сравнение. Учитывая малочисленность материала, мы не проводили детального остеологического исследования этого морфотипа гольцов. У экз. SL 73 мм *parietale* и *pteroticum* разделены контактом между *sphenoticum* и *epioticum*. По большинству исследованных признаков эти экземпляры сходны с *O. barbatulus toni*, однако, характером распределения эпидермальных бугорков (особенно экз. SL 73 мм) и редукцией жаберных тычинок они более соответствуют *O. sawadai*. Учитывая симпатрическое обитание обоих видов в р. Еро, описанные гольцы, вероятно, имеют гибридное происхождение.

Сложность идентификации вызывают также 8 экз. из р. Хуйтен-Гол (бассейн Еро) (ЗИН, № 53147). У двух из них ноздри сближены, а у остальных – расставлены. Три экземпляра из этой пробы имеют короткие усики. *Sphenoticum* контактирует с *epioticum*. Окраска промежуточная: нечеткие пятна на светлом фоне формируют у части рыб некоторое подобие тигроидного рисунка. Не исключено гибридное происхождение этих рыб. Симпатричное обитание *O. sawadai* и *O. b. toni*

отмечено в р. Буссейн-Гол, впадающей в р. Тэлийн-Гол, где оба вида встречаются в одной пробе, однако, промежуточных экземпляров здесь не обнаружено.

Историческое развитие рода *Orthrias*

Реконструкция исторического развития гольцов сильно затруднена из-за скудности палеонтологических данных. Ископаемые находки Nemacheilinae единичны и явно недостаточны для полноценного анализа. Помимо *Triplophysa opinata* из миоцена Киргизии, являющегося единственным видом, бесспорно принадлежащим к Nemacheilinae, к этому подсемейству относится, вероятно, также плохо известный «?*Nemacheilus*» *tener* из миоцена Центральной Европы (Laube, 1901; Obrhelova, 1967). Кроме того, немахилины отмечены в среднем плейстоцене Западной Монголии (Сычевская, 1983а; 1983б)¹⁴ и в нижнем плейстоцене Европейской России (лихвинское местонахождение) (Лебедев, 1960)¹⁵. Сведения о палеонтологической истории группы этим исчерпываются. Тем не менее, накопленные к настоящему моменту сведения об истории ихтиофауны Внутренней Азии (Сычевская, 1983а; 1983б; 1986; 1988; 1989) и данные по морфологии и распространению современных представителей подсемейства позволяют высказать некоторые общие предположения.

Вероятным центром происхождения подсемейства Nemacheilinae в целом (и Cobitoidea вообще) является Юго-Восточная Азия (Южный Китай и прилегающие территории) (Menon, 1954; 1984; Banarescu, 1960; 1968; 1970; 1990; 1992; Sawada, 1982). Савада (1982) указал, что из этого региона происходят предковые формы всех кобитоидных подсемейств. По мнению Бэнэреску и Савады расселение Cobitoidea проходило двумя путями: через Восточную Азию и Сибирь в Европу и через Индокитай и Южную Азию в Переднюю Азию. К сожалению находки ископаемых кобитоидов из Южного Китая до сих пор не известны, однако, древнейший представитель надсемейства (*Hexapsephus* из Cobitidae) отмечен в раннем эоцене Суматры (Sanders, 1934), что подтверждает юго-восточноазиатское происхождение Cobitoidea. Приморские территории материковой Юго-Восточной Азии на протяжении всего кайнозоя испытывали неоднократные трансгрессии и регрессии (Синицын, 1962; Линдберг, 1972; Stoneley, 1974; Ле Минь Вьен, 1976); в связи с этим, эволюция древних кобитоидов, вероятно, исходно была связана с возвышенными участками суши, что подтверждается реофильностью большинства современных видов.

Род *Orthrias* филогенетически тесно связан с нагорноазиатскими родами *Triplophysa* и *Hedinichthys* (Prokofiev, 2004b). Следует отметить, что ортриасы могут быть сближены с наиболее генерализованными по признакам полового

¹⁴ Остаток представляет собой изолированную глоточную кость (Е.К. Сычевская, личн. сообщ.).

¹⁵ Лихвинский экземпляр отнесен В.Д. Лебедевым к европейскому гольцу (*O. barbatulus*), однако, для него указано 20 ветвистых лучей хвостового плавника (Лебедев, 1960: 207), что не соответствует ни одному из известных видов Nemacheilinae. Экземпляр в настоящее время утерян.

диморфизма видами рода *Triplophysa*, которые разделяют с рассматриваемым родом такую аутапоморфную особенность, как три костных *radialia* грудного плавника. Не исключено, что эти два рода следует объединить (Prokofiev, 2002b), а неспецифический характер полового диморфизма у *Orthrias* имеет реверсивное или атавистическое происхождение. В любом случае, не вызывает сомнения наличие общего предка у этой пары родов.

Центром видового разнообразия *Orthrias*, который населяют все известные виды этого рода, являются внутренние бассейны Западной и Центральной Монголии (Котловина Больших озер, Долина озер), Северо-Западного Китая и прилегающих горных районов юга Западной и Средней Сибири (Алтай, Прибайкалье) и Северной Монголии (бассейн Селенги), ныне принадлежащих к бассейну Северного Ледовитого океана. Дифференцировка современных видов рода, по-видимому, была тесно связана с коренными перестройками географии этого региона в неогене, однако, происхождение этого рода, очевидно, гораздо более раннее, палеогеновое. В раннем неогене Центральной Азии уже документировано присутствие гольцов рода *Triplophysa*, практически не отличающихся от современных (Яковлев, 1959; Турдаков, 1963; Wu, Wu, 1992). *T. opinata* Yak. из миоцена Киргизии наиболее сходна с современными видами групп *T. labiata* и *T. dorsalis-kungessana* (sensu Prokofiev, 2002b; 2004a) (Прокофьев, 2007), т.е. с теми видовыми комплексами рода *Triplophysa*, которые наиболее близки к *Orthrias* s.str. Происхождение нагорноазиатской ихтиофауны и, в частности, фауны гольцов нередко связывают с эпохой палеоценового пенеплена Центральной Азии (Турдаков, 1963), и этому в последние годы появилось достаточно убедительное палеонтологическое доказательство. Во всяком случае, в олигоцене Зайсанской котловины уже были достаточно многочисленны и разнообразны рашчепобрюшие (*Schizothoracinae*), наряду с гольцами составляющие ядро современной нагорноазиатской ихтиофауны (Сычевская, 1986). Гольцы в этих местонахождениях не обнаружены, вероятно, только потому, что условия для успешного захоронения остатков мелких реофильных рыб здесь отсутствовали (все находки фрагментарны и происходят из русловых участков рек).

Таким образом, можно принять, что род *Orthrias* формируется не позднее конца олигоцена – начала миоцена (к этому времени следует относить расхождение его с родом *Triplophysa*) на территории Западной Монголии и прилегающих районов юга Сибири и Северо-Западного Китая (где он представлен всеми видами современной фауны). Здесь с начала олигоцена существовали пологие сводовые поднятия (Маринов, 1954), с которых могли стекать небольшие речки горного и полугорного типа, несущие массу грубообломочного материала. Вероятнее всего, начальные этапы дифференцировки родов *Orthrias* и *Triplophysa* были обусловлены чисто экологическими приспособлениями, а именно реофильностью и стенотермностью (холодноводностью) первого. Среди ортриасов не известны строго лимнофильные виды с развитой свободной частью плавательного пузыря в брюшной полости, тогда как большинство триплофиз, наиболее

сходных с *Orthrias* морфологически, ее имеют. Хотя редукция свободной части у триплофиз происходит независимо во многих линиях и этому признаку не стоит придавать большого филогенетического значения (Prokofiev, 2004a), вероятнее всего, наиболее примитивные виды этого рода его имели и, возможно, унаследовали его от древних форм, подобных *Lefua* и *Yunnanilus*, которые являются сестринскими группами ко всем прочим гольцам (Prokofiev, 2004b). Не без оснований считается (Турдаков, 1963), что ранняя эволюция *Triplophysa* проходила главным образом в озерах. Эти гольцы также легко образовывали озерно-речные формы, и воздымание Гималайской горной страны привело к смещению ареалов этих гольцов на периферию горного массива. Горные речные бассейны были тогда заселены представителями других филогенетических линий триплофиз, большинство из которых лишены свободной части плавательного пузыря (например, *T. stoliczkae*). В связи с этим, следует отметить, что не известно случаев сосуществования в одном бассейне триплофиз, подобных *T. stoliczkae*, и видов *Orthrias*, тогда как случаи сосуществования с триплофизами линии *dorsalis-kungessana* известны, например, в бассейне р. Кобдо (неопубликованные данные автора). Характер изменений состава ихтиофауны горных рек в связи со скоростью течения подробно обсуждается Г.В. Никольским (1938), отмечаящим в частности, что верхняя граница распространения эврибионтных форм лимнофильного происхождения (такowymi являются *T. dorsalis* и *T. labiata*) зависит не только от собственно скорости течения, но и от конкуренции со стороны реофильных форм. Последний фактор, очевидно, способствовал независимому развитию родов *Orthrias* и *Triplophysa*. Вселение *O. barbatulus* в водоемы равнинного типа в Европе и Сибири, вероятно, оказалось возможным благодаря отсутствию здесь конкурентных лимнофильных видов гольцов.

Исключительно высокая изменчивость и зачастую слабая дифференциация современных видов *Orthrias*, очевидно, связана с явной молодостью рецентных видов. Очевидно, исходные для современных видов морфотипы гольцов существовали до плио-плейстоценового похолодания и тектогенеза, однако, видовая дифференцировка, скорее всего, имеет пост-плиоценовый возраст. К этому времени озерная равнина Западной Монголии (Сычевская, 1989) и пенепленезированное плоскогорье Нагорной Азии (Турдаков, 1952; 1963), широко сообщавшиеся между собой и с евросибирскими и сино-индийскими бассейнами, и имевшие устойчивую озерно-речную систему, оказываются расчлененными и изолированными от прилегающих районов в результате поднятия горных хребтов. В этот период происходят неоднократные существенные перестройки прежней гидросети. С одной стороны, это способствовало некоторому обмену фауной, с другой — водоемы в период орогенеза, очевидно, характеризовались крайне неустойчивым режимом (Сычевская, 1989), что привело к элиминации большей части исходной фауны. При этом выклинивание активных минерализованных вод в горных и предгорных участках рек могло способствовать активности микроэволюционных процессов; влияние этого фактора на разнообразие генотипов

предполагается и в настоящее время (Митрофанов, 1989). Ихтиофауна, вероятно, была сосредоточена в основном в реках, питаемых ледниками, тогда как для межгорных бассейнов озерного типа предполагается осолонение (Марков и др., 1968; Сычевская, 1989).

Исходя из предложенной картины, не вызывает удивления высокая изменчивость *O. barbatulus*-complex в водоемах Монголии и Горного Алтая, и распадание его на несколько более или менее отличных морфотипов, устойчивость которых не вполне ясна. Симпатричные с *O. barbatulus* виды (*O. golubtsovi* в бассейне Кобдо и *O. sawadai* в бассейне Еро) могли присутствовать здесь и ранее, сохранившись в рефугиумах, каковыми были стекавшие с гор потоки (в пользу относительной древности *O. sawadai* свидетельствует сохранение у этого вида примитивного признака — контакта *parietale* и *pteroticum*); небольшой современный ареал этих видов, возможно, обусловлен сохранением их в небольшом рефугиуме или вытеснением *O. barbatulus*, поскольку к концу плейстоцена тектогенез значительно затухает, а интенсивное таяние ледников приводит к расширению межгорных бассейнов и их опреснению. В это время горные виды заселяли озера, не встречая конкуренции со стороны первичной озерной ихтиофауны (Сычевская, 1989). Водоемы Долины озер в это время широко сообщались между собой (и, по-видимому, с соседними бассейнами), а уровень воды существенно превышал современный (Мурзаев, 1948). Проникновение гольцов группы «*barbatulus*» в Долину озер и образование здесь особого вида — *O. dgebuadzei*, возможно, имело место именно тогда, хотя не исключено, что он существовал здесь и ранее, сохраняясь в речках, стекавших с Хангая и, возможно, Монгольского Алтая. Окончательное расчленение и в значительной мере пересыхание бассейнов на территории Монголии относится уже к позднечетвертичному времени (Сычевская, 1989); эти процессы способствовали дальнейшему обособлению популяций гольцов из различных бассейнов. Такая гипотеза позволяет объяснить, почему при исключительно обширном ареале рода в целом, большинство видов *Orthrias* имеют ограниченное распространение на периферии родового ареала, причем ареалы этих видов приурочены к неогеновой Внутреннеазиатской озерно-речной стране, а также чрезвычайно высокому из-

менчивость этих гольцов в горных районах юга Сибири и Монголии по сравнению с равнинными территориями Европы и большей части Сибири.

Благодарности

Автор глубоко признателен Ю.Ю. Дгебуадзе, А.С. Голубцову и А.А. Цесарскому (ИПЭЭ), собравшим и передавшим мне значительную часть материала, положенного в основу настоящей работы; А.В. Балускину, Г.А. Волковой и В.В. Федорову (ЗИН) за безотказную помощь в работе с коллекциями ЗИН РАН и передачу материалов во временное пользование; В.Д. Циновскому (Институт океанологии РАН – ИОРАН) за рентгеносъемку рыб и С.Н. Иванову (ИПЭЭ) за прекрасные фотографии. Искренне благодарен Е.К. Сычевской (Палеонтологический институт РАН), Ю.Ю. Дгебуадзе и А.С. Голубцову (ИПЭЭ), А.В. Балускину, О.С. Воскобойниковой и М.В. Назаркину (ЗИН), М.В. Мине (Институт биологии развития РАН) и Н.В. Парину (ИОРАН) за помощь, критические замечания и ценные советы, высказанные на различных этапах работы над рукописью. Существенную помощь во время полевых работ в Забайкалье оказали учитель географии средней школы с. Тарбальджей В.П. Багринцева и ее сын Роман. Материалы на территории Монголии собирались в рамках Советско-Монгольской и Российско-Монгольской комплексной биологической экспедиции. Сбор материала на Алтае и в Республике Тува оказался возможным благодаря содействию руководителя проекта «Алтае-Саянский Экорегион» А.Е. Субботина.

Summary

The common stone loach genus *Orthrias* Jordan et Fowler, 1903 is revised. This genus is restricted to the «*barbatulus*» — species group (sensu Prokofiev, 2003), which includes presently six or seven valid species, two of which are described here as new (*O. potaninorum* and *O. sawadai*). The Siberian stone loach *O. toni* is treated here as a subspecies of *O. barbatulus* only. Moreover, the subspecific status of *O. b. toni* is accepted conditionally. This subspecies represents several groups of populations, which can be distinguished from each other by statistical differences, or these differences need further investigations because of the paucity of material available at present. The Transcaucasian and Near East species previously included in *Orthrias* by Bănărescu and co-authors (1982; 1995) are transferred to the separate genus *Oxynoemacheilus*, which is not closely related to *Orthrias*, as was depicted earlier (Prokofiev, 2003; 2004). *Orthrias* sensu stricto is most closely related to the High Asian genera *Triplophysa* and *Hedinichthys* rather than to any other nemacheiline genera.

The genus *Orthrias* in strict sense is characterized by the following combination of characters: rather large body size, presence of three bony pectoral radials, sexual dimorphism represented by widely distributed epithelial tubercles on the head, body and pectoral fins, not arranged in separate pads; presence of separate preethmoids-I, etc. The generic name *Orthrias* instead of *Barbatula* Link, 1789 is accepted here, following revision of Bănărescu and Nalbant (1995). However, the valid name of this genus should be fixed by special Opinion of the International Trust for Zoological Nomenclature. The species and subspecies of *Orthrias* can be distinguished from each other in the following key:

- 1(2) Overall surface of head and body covered by large and rough, densely distributed epithelial tubercles with minute tubercles included between them; these tubercles are well-developed in all sexes and ontogenetic stages and give a warty or velvet-like appearance for fish skin [nares widely separated; basibranchial-4 absent; parietal and pterotic separated by sphenotic and epiotic; neural complex of boat-like shape; 45–47 vertebrae]; distributed in the Chovd Gol River system, Mongolia *O. golubtsovi*
- 2(1) Epithelial tubercles always small and uniform, usually well separated (may be densely distributed on head and ventral surface of body in *O. sawadai*), much better developed in the breeding males [vertebrae 45 or less] 3
- 3(4) Mental and lateral lobes of lower lip completely absent; distributed in the Kelanghe interior basin, Xinjiang *O. altayensis*
- 4(3) Mental and lateral lobes of lower lip always present 5
- 5(6) Supratemporal commissure usually interrupted (medial pore absent), with 2+2 pores; pelvic fins inserted always in front of vertical of dorsal-fin origin; neural complex triangular in outline; basibranchial-4 present [parietal and pterotic separated by sphenotic and epiotic]; interior basin of the Valley of Lakes in Mongolia *O. dgebuadzei*
- 6(5) Supratemporal commissure usually uninterrupted and contains three pores; pelvic fins usually inserted on the same vertical with dorsal-fin origin or behind it (except *O. potaninorum*); neural complex trapezoidal or boat-like in outline; basibranchial-4 absent 7

- 7(14) Parietal and pterotic separated by contact of sphenotic and epiotic; modal count of the branched dorsal-fin rays 6 or 7; many if not most of scales on body have small eccentric focal zone 8
- 8(9) Dorsal fin with six branched rays; pelvic fins inserted in front of dorsal-fin origin [scale cover well-developed; 42 vertebrae; North China] *O. potaninorum*
- 9(8) Dorsal fin usually with seven branched rays; pelvic fins usually inserted on the same vertical with dorsal-fin origin or behind it (exceptions are very rare) 10
- 10(11) Europe, Western Ciscaucasia and North Asia ... (*O. barbatulus*) 12
- 11(10) Eastern Ciscaucasia *O. merga*
- 12(13) Nares commonly closely spaced; vertebrae usually less than 41; Europe
..... *O. b. barbatulus*
- 13(12) Nares commonly well-separated (distance between anterior and posterior nares usually exceeds half-diameter of the latter); vertebrae usually more than 41; North Asia
..... *O. b. toni*
- 14(7) Parietal contacting pterotic, sphenotic and epiotic divided by contact between parietal and pterotic; modal count of branched dorsal-fin rays 8; all scales on body have large, central focal zone [nares closely spaced]; Ero River system, Selengha River basin in Mongolia *O. sawadai*

The taxonomic position of *O. merga* is not clear; this species is not studied here. *O. merga* is possibly not belonged to *Orthrias* but can be a species of *Oxyneomacheilus*, closely related to *O. angorae*. All the other species mentioned above are described and figured in details, including external and soft morphology, sensory system, and osteology. The detailed synonymy of each species is given.

The origin and evolution of the genus *Orthrias* are discussed. This genus was originated in Inner Asia (in limits given by Sytchevskaya, 1986, 1989), and the recent species have Late Neogene – Quaternary origin. The species differentiation was connected with dramatic climatic, orogenic and glacial events in Inner Asia during this time.

Литература

Баасанжав Г., Дзгебуадзе Ю.Ю., Демин А.Н., Дулмаа А. и др. 1983. Обзор видов ихтиофауны МНР // Рыбы Монгольской Народной Республики. М.: Наука. С.102–224.

Баасанжав Г., Цэнд-Аюуш Я. 2001. Монгол орны загас. Улан-Батор. 180 с.

Берг Л.С. 1899. Данные по ихтиофауне Кавказа // Изв. Кавказск. музея. Т. I. Вып. 3. С. 1–36.

Берг Л.С. 1906. Заметка о рыбах из оз. Косокола // Тр. Троицкосавско-Кяхтинского отд. Приамурского отд. Русского географич. о-ва. Т. 8. Вып. 3. С. 64–70.

Берг Л.С. 1909. Рыбы бассейна Амура // Зап. Имп. Акад. наук. Сер. 8. Физ.-мат. отд. Т. 24. № 9. vii+270 с.

Берг Л.С. 1912. Рыбы бассейна Кубани // Ежегодник Зоол. Музея. Т. XVII. С. 116–122.

Берг Л.С. 1916. Рыбы пресных вод Российской империи. М. 563 с.

Берг Л.С. 1933. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Изд 3-е. Часть II. Л.: Всесоюзн. инст. озерн. и речн. рыбн. хоз-ва. С. 545–903.

Берг Л.С. 1949. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Т. 2. М.-Л.: Изд-во Академии Наук СССР. С. 469–925.

Богуцкая Н.Г., Насека А.М. 1996. Круглоротые и рыбы бассейна озера Ханка // Научные тетради. Вып. 3. С.-Петербург. 89 с.

Богуцкая Н.Г., Насека А.М. 2004. Каталог бесчелюстных и рыб пресных и солоноватых вод России с номенклатурными и таксономическими комментариями. М.: Товарищество научных изданий КМК. 389 с.

Ван И.-К. 1958. Систематика рыб Китая. Пекин. 598 с. (на кит. яз.).

Варнаховский Н.А. 1897. Данные по ихтиологической фауне бассейна реки Оби. 1 // Ежегодник Зоол. музея Имп. Акад. наук. Т. 2. С. 241–271.

Васильев В.П. 1985. Эволюционная кариология рыб. М.: Наука. 300 с.

Васильев В.П. 1995. Кариологическое разнообразие и таксономическая неоднородность *Cobitis* «taenia» (Pisces, Cobitidae) // Докл. РАН. Т. 342. № 6. С. 839–842.

Васильева Е.Д. 1998. Сем. 15. Balitoridae Swainson, 1839 — Балиторовые // Аннотированный каталог круглоротых и рыб континентальных вод России. М.: Наука. С. 94–97.

Васильева Е.Д., Васильев В.П. 1998. Виды-двойники в роде *Cobitis* (Cobitidae). 1. Южнорусская щиповка *Cobitis rossomeridionalis* sp. nova // Вопр. ихтиол. Т. 38. № 5. С. 604–614.

Герценштейн С.М. 1888. Научные результаты путешествий Н.М. Пржевальского по Центральной Азии, изданные Академией Наук. Отдел зоологический. Т. III. Ч. 2. Рыбы. Вып. 1. Санкт-Петербург. С. 1–90.

Грацианов В.И. 1907. Опыт обзора рыб Российской Империи в систематическом и географическом отношении // Труды отдела ихтиологии Императорского Русского общества акклиматизации животных и растений. Т. 4. 567 с.

Грунче Р., Димовски А. 1976. Морфолошка карактеристика на представителите од родот *Noemacheilus* (Pisces, Cobitidae) во Македонија // *Posebno izd. Mus. Macedonici Sci. Natur.* Т. 7. С. 27–37.

Гундризер А.Н. 1973. К изучению рыб западномонгольской ихтиогеографической провинции (в пределах СССР) // *Водоемы Сибири и перспективы их рыбохоз. использования.* Томск: Томский ун-т. С. 77–78.

Гундризер А.Н. 1975. Рыбы Тувинской АССР. Автореферат дисс. на соиск. уч. степ. д-ра биол. наук. Томск: Томский гос. ун-т им. В.В. Куйбышева. 48 с.

Гундризер А.Н. 1978. Особенности биологии рыб Тувы // *Вопросы биологии.* Томск: ТГУ. С. 45–52.

Гундризер А.Н. 1979. К биологии серого низкотелого гольца *Nemacheilus dorsalis humilis* Gundriser (1962) и кобдинского гольца *Nemacheilus cobdonensis* Gundriser (1973) водоемов Тувы // *Новые данные о фауне и флоре Сибири.* Томск. С. 23–30.

Гундризер А.Н., Иоганзен Б.Г., Кафанова В.В., Кривошецов Г.М. 1981. Рыбы Телеского озера. Новосибирск: Наука. Сибирское отделение. 160 с.

Дгебуадзе Ю.Ю., Дулмаа А., Мунхбаяр Х. 2003. О нахождении представителей рода *Oreoleuciscus* (Cyprinidae) в бассейне р. Селенги // *Вопр. ихтиол.* Т. 43. № 3. С. 420–422.

Дгебуадзе Ю.Ю., Кяминас В.А., Дулмаа А., Ермохин В.Я. 1991. Численность и биомасса рыб двух малых рек Монголии // *Вопр. ихтиол.* Т. 31. Вып. 4. С. 674–677.

Дыбовский В. 1876. Рыбы озера Байкал // *Изв. Сиб. отд. Рус. геогр. о-ва.* Т. 7. № 1/2. С. 1–25.

Дыбовский В. 1877. Рыбы системы вод Амура // *Изв. Сиб. отд. Рус. геогр. о-ва.* Т. 8. № 1/2. С. 1–29.

Жуков П.И. 1965. Рыбы Белоруссии. Минск: Наука и техника. 415 с.

Кесслер К. 1877. Рыбы, водящиеся и встречающиеся в Арало-Каспийско-Понтийской ихтиологической области // *Тр. Арало-Каспийской экспедиц.* Вып. IV. СПб. 380 с. 8 табл.

Кириллов Ф.Н. 1972. Рыбы Якутии. М.: Наука. 360 с.

Ключарева О.А. 1967. Ихтиофауна лагунных озер острова Кунашир (Курильские острова) // *Зоол. Журн.* Т. 46. Вып. 3. С. 384–392.

Ле Минь Вьен. 1976. К истории формирования пресноводной ихтиофауны и территории Южно-Китайского моря // *Зоогеография и систематика рыб.* Л.: Изд-во Зоол. ин-та АН СССР. С. 37–49.

Лебедев В.Д. 1960. Пресноводная четвертичная ихтиофауна Европейской части СССР. М.: Изд-во Московского ун-та. 404 с.

Линдберг Г.У. 1972. Крупные колебания уровня океана в четвертичный период. Л.: Наука. 548 с.

Линдберг Г.У., Дулькейт Г.Д. 1929. Материалы по рыбам Шантарского моря // *Изв. Тихоокеанск. науч.-промысл. Станции.* Вып. 3. Ч. 1. С. 1–140.

Маринов Н.А. 1954. Древнее оледенение Монголии // *Изв. АН СССР. Сер. геогр.* № 6. С. 28–40.

Марков К.К., Величко А.А., Лазуков Г.И., Николаев В.А. 1968. Плейстоцен. М.: Высшая школа. 304 с.

Международный кодекс зоологической номенклатуры. Издание 4-е. Принят Международным союзом биологических наук: Пер. с англ. и фр. СПб. 2000. 221 с.

Меньшиков М.И. 1938. Об ихтиофауне оз. Марка-Куль // Учен. записки Пермского ун-та. Т. 3. Вып. 2. С. 119–144.

Митрофанов В.П. 1966. Дополнительные данные о гольцах оз. Марка-куль // Биология и география. Алма-ата: Минвуз КазССР. Вып. 3. С. 85–91.

Митрофанов В.П. 1989. Род *Noemacheilus* van Hasselt, 1823 — Голец // Рыбы Казахстана. Т. 4. С. 6–63.

Мурзаев Э.М. 1948. Котловина Больших Озер в Западной Монголии и происхождение ее ландшафтов // Труды 2-го Всесоюз. геогр. съезда. М.: Географгиз. Т. 1. С. 367–378.

Никольский Г.В. 1938. Рыбы Таджикистана. М.:Л.: Изд-во АН СССР. 228 с.

Никольский Г.В. 1956. Рыбы бассейна Амура (Итоги Амурской ихтиологической экспедиции 1945-1949). М.: Изд-во АН СССР. 551 с.

Новиков А.С. 1966. Рыбы реки Колымы. М.: Наука. 135 с.

Питоян С.Х. 1998. Новый для фауны Армении вид — пескарь *Gobio gobio* (Cyprinidae) // Вопр. ихтиол. Т. 38. № 4. С. 479–484.

Прокофьев А.М. 2003. Материалы к ревизии усатых гольцов (Balitoridae: Nemacheilinae: Orthrias Jordan et Fowler, 1903) Монголии и сопредельных территорий. I. Два новых вида из водоемов Тувы и Монголии // Вопр. ихтиол. Т. 43. № 6. С. 725–738.

Прокофьев А.М. 2004. Остеология и родственные отношения гольцов рода *Dzhunia* (Osteichthyes, Balitoridae) // Зоол. журн. Т. 83. № 7. С. 826–838.

Прокофьев А.М. 2005. Остеология *Oreonectes platycephalus* Gunther, 1868 (Balitoridae: Nemacheilinae) с замечаниями о составе рода и его филогенетических отношениях // Вопр. ихтиол. Т. 45. № 4. С. 460–474.

Прокофьев А.М. 2007. Переописание ископаемого гольца *Triplophysa opinata* (Yakowlew, 1959) из миоцена Киргизии (Balitoridae: Nemacheilinae) // Вопр. ихтиол. Т. 47. № 1. С. 31–36

Рогатных А.Ю., Кузицин К.В. 1992. О распространении гольца рода *Noemacheilus* (Cobitidae) в реках материкового побережья Охотского моря // Вопр. ихтиол. Т. 32. Вып. 6. С. 169–171.

Русский М.Д. 1920. Рыбы р. Томи // Изв. Ин-та исслед. Сибири. (2). Тр. естеств.-историч. отд. Вып. 1. С. 29–41.

Сафронов С.Н., Никифоров С.Н. 2003. Список рыбообразных и рыб пресных и солоноватых вод Сахалина // Вопр. ихтиол. Т. 43. № 1. С. 42–53.

Синицын Д.Ф. 1900. Список и описание коллекции // Зоол. кабинет Варшавского университета. № 6. 57 с.

Синицын В.М. 1962. Палеогеография Азии. М.-Л.: Изд-во АН СССР. 268 с.

Сычевская Е.К. 1983а. История формирования ихтиофауны Монголии и проблема фаунистических комплексов // Рыбы Монгольской Народной Республики. М.: Наука. С. 225–250.

Сычевская Е.К. 1983б. К истории пресноводной ихтиофауны Монголии // Проблемы современной палеоихтиологии. М.: Наука. С. 76–87.

- Сычевская Е.К. 1986. Пресноводная палеогеновая ихтиофауна СССР и Монголии // Труды Совм. Сов.-Монг. палеонтол. экспед. Вып. 29. 157 с.
- Сычевская Е.К. 1988. Происхождение сиговых рыб в свете исторического развития лососевидных (Salmonoidea) // Биология сиговых рыб. М.: Наука. С. 17–28.
- Сычевская Е.К. 1989. Пресноводная ихтиофауна неогена Монголии // Труды Совм. Сов.-Монг. палеонтол. экспед. Вып. 39. 144 с.
- Токранов А.М. 2001. Нахождение сибирского усатого гольца *Barbatula toni* (Valitoridae) на Камчатке // Вопр. ихтиол. Т. 41. № 2. С. 268–269.
- Турдаков Ф.А. 1952. Рыбы Киргизии. Изд-во КиргизФАН, Фрунзе. 172 с.
- Турдаков Ф.А. 1963. Рыбы Киргизии. 2-е изд. Изд-во АН КиргССР, Фрунзе. 283 с.
- Шейко Б.А., Федоров В.В. 2000. Глава 1. Рыбообразные и рыбы // Каталог позвоночных Камчатки и сопредельных морских акваторий. Петропавловск-Камчатский: Камчатский печатный двор. С. 7–69.
- Яковлев В.Н. 1959. Рыбы из миоценовых отложений Киргизии // Палеонтол. журн. № 3. С. 107–111.
- Якубовский М. 1970. Методы выявления и окраски системы каналов боковой линии и костных образований у рыб // Зоол. журн. Т. 49. № 9. С. 1398–1401.
- Bacescu-Mester L. 1967. Contribution on the study of the genus *Noemacheilus* (Pisces, Cobitidae) // Trav. Mus. Hist. Natur. «Gr. Antipa». Vol. 7. P. 357–370.
- Balon E., Frank S. 1953. Fund der goldenen Aberration der Bartgrundel (*Nemachilus barbatulus* aberr. *erythrina* Berg 1933) in Schlesien // Vestn. Cs. spol. zool. Sv. 17. P. 143–148.
- Bănărescu P. 1960. Einige Fragen zur Herkunft und Verbreitung der Süßwasserfischfauna der europaeisch-mediterranen Unterregion // Arch. Hydrobiol. Bd. 57. Hf. 1/2. S. 16–134.
- Bănărescu P. 1968. Recent advances in teleost taxonomy and their implications on freshwater zoogeography // Rev. Roum. Biol. Zool. Vol. 13. No. 3. P. 153–160.
- Bănărescu P. 1970. Principles and problems of zoogeography. NOLIT Publishing House, Belgrade. 214 p.
- Bănărescu P. 1990. Zoogeography of fresh waters. Vol. 1. Wiesbaden: AULA-Verlag. P. 1–511.
- Bănărescu P. 1992. Zoogeography of fresh waters. Vol. 2. Wiesbaden: AULA-Verlag. P. 519–1091.
- Bănărescu P., Nalbant T.T. 1966. Cobitidae (Pisces) from Afganistan and Iran // Vidensk. Medder. dansk naturh. Foren. Vol. 129. P. 149–186.
- Bănărescu P., Nalbant T.T. 1975. A collection of Cyprinoidei from Afghanistan and Pakistan with description of a new species of Cobitidae (Pisces, Cypriniformes) // Mitt. Hamburg. Zool. Mus. Inst. Bd. 72. S. 241–248.
- Bănărescu P., Nalbant T.T. 1995. A generical classification of Nemacheilinae with description of two new genera (Teleostei: Cypriniformes: Cobitidae) // Trav. Mus. Hist. nat. «Gr. Antipa». Vol. 35. P. 429–495.
- Bănărescu P., Nalbant T.T., Goren M. 1982. The noemacheiline loaches from Israel (Pisces: Cobitidae: Noemacheilinae) // Israel J. Zool. Vol. 31. No. 1. P. 1–25.

- Blanc M., Gaudet J.-L., Bănărescu P., Hureau J.C.* 1971. European inland water fishes. A multilingual catalogue. London: Fishing News (Books) Ltd. P. 1-24+393 figs.+i-xix.
- Bleeker P.* 1864 (1865). Description de deux espèces inédites de Cobitoides // *Nederl. Tijdschr. Dierk.* Jg. 2. P. 11–14.
- Delmastro G.B.* 1982. Un nuovo cobite dai tributari del Mar Nero in Asia Minore (Osteichthyes, Cobitidae) // *Rivista Piemont. Stor. Nat.* Vol. 3. P. 53–59.
- Dgebuadze Yu.Yu.* 1995. The land/inland-water ecotones and fish population of Lake Valley (West Mongolia) // *Hydrobiologia.* Vol. 30. No. 3. P. 235–245.
- Doadrio I.* 1986. Nuevas localidades de *Noemacheilus barbatulus* (L. 1758) (Ostariophysi, Homalopteridae) en Espana // *Misc. Zool.* Vol. 10. P. 391–392.
- Dorko J.* 1964. Morfologicko-systematicka charakteristika sliuoa obyiajneho *Nemachilus barbatulus* (Linne) z Ondavy i jei pritokov // *Sbornik ped. fak. Univ. P.J. Safarika v Prepove.* Vol. 3. No. 1. P. 61–68.
- Dybowski B.* 1869. Vorläufige Mittheilungen über die Fischfauna des Onon-Flusses und de Ingoda in Transbaikalien // *Verh. Zool. Bot. Ges. Wien.* Bd. 19. S. 945–958.
- Dybowski B.* 1874. Die Fische des Baikal-Wassersystemes // *Verh. Zool. Bot. Ges. Wien.* Bd. 24. N. 3/4. S. 384–394.
- Eschmeyer W.N.* 1990. Catalog of the genera of recent fishes. San Francisco, California Academy of Sciences. 697 p.
- Eschmeyer W.N.* (ed.) 1998. Catalog of Fishes. San Francisco, California Academy of Sciences. 3 vols. 2905 p.
- Fatio V.* 1890. Faune des vñrtñbres de la Suisse. Vol. IV-V. Histoire naturelle des poissons. Geneve. Pt. II. 576 p.
- Fowler H.W.* 1899(1900). Notes on a small collection of Chinese fishes // *Proc. Acad. Natur. Sci. Philad.* 1899 (1900). P. 179–182.
- Fowler H.W.* 1924. Some fishes collected by the Third Asiatic Expedition in China // *Bull. Amer. Mus. Natur. Hist.* V. L. Art. VII. P. 373–405.
- Georgi I.G.* 1775. Bemerkungen einer Reise im Russischen Reich im Jahre 1772. Bd. I. Berlin. 970 S.
- Gonzales G., Dominguez J., Pen J.C.* 1989. Primera cita de *Noemacheilus barbatulus* Linnaeus, 1758 (Cypriniformes, Homalopteridae) en la cuenca del Rio Duero // *Misc. Zool.* V. 13. P. 201–202.
- Goto A.* 1987. Freshwater fishes in Japan. Tokyo: Tokai University Press. 187 p.
- Heckel J.J., Kner R.* 1858. Die Sñsswasserfische der Osterreichischen Monarchie mit Rucksicht auf der angrenzenden Lander. Leipzig: Engelmann. xii+3885 p.
- Hitotsumachi S., Sasaki M., Ojima Y.* 1969. A comparative karyotype study in several species of Japanese loaches (Pisces, Cobitidae) // *Jap. J. Genet.* Vol. 44. No. 3. P. 157–161.
- Holuik J., Pivniuka K.* 1969. Notes on collection from Mongolia with description of *Microphysogobio tungtingensis anudarini* ssp. n. and discovery of some new or little known fishes // *Annot. Zool. Bot. Bratislava.* Sv. 56. P. 1–25.
- Hubbs C.L., Lagler K.E.* 1958. Fishes of the Great Lakes region // *Cranbook Inst. of Sci., Bull.* 26. 213 p.

- Jordan D. S.* 1917. The genera of fishes, from Linnaeus to Cuvier, 1758–1833, seventy-five years, with the accepted type of each. A contribution to the stability of scientific nomenclature. Leland Stanford Junior Univ. Publ. Univ. Ser. 161 p.
- Jordan D.S., Fowler H.W.* 1903. A review of the Cobitidae or loaches of the rivers of Japan // Proc. U.S. Nat. Mus. Vol. 26. P. 765–774.
- Karaman S.* 1924. Pisces Macedoniae. Split: Hrvatska ptamparija. 90 p.
- Kim I.-S.* 1997. Illustrated encyclopedia of fauna and flora of Korea. Vol. 37. Freshwater fishes. Seoul. 629 p.
- Kobayashi H., Moriyama S.* 1957. On the development of a loach, *Barbatula toni oreas* (Jordan & Fowler) // Jap. J. Ichthyol. Vol. 6. No. 2. P. 177–183.
- Kottelat M.* 1987. Nomenclatural status of the fish names created by J.C. van Hasselt (1823) and of some cobitoid genera // Jap. J. Ichthyol. Vol. 33. No. 4. P. 368–375.
- Kottelat M.* 1990. Indochinese nemachilines: A revision of nemachiline loaches (Pisces: Cypriniformes) of Thailand, Burma, Laos, Cambodia a. southern Viet Nam. Мюнхен: Pfeil. 262 p.
- Kottelat M.* 1997. European freshwater fishes // Biologia (Bratislava). Sect. Zool. Vol. 52. Suppl. 5. P. 1–271.
- Kovau V.* 1987. Morphology of slovak and mongolian populations of the stone loach, *Noemacheilus barbatulus* (Linnaeus, 1758) with notes on its systematics // Acta Fac. Rerum Natur. Univ. Comen. Zool. Vol. 29. P. 79–129.
- Ladiges W., Vogt D.* 1979. Die Süßwasserfische Europas. Hamburg, Berlin: Parey. 299 S.
- Laube G.* 1901. Synopsis der Wirbeltierfauna der böhmischen Braunkohlenformation // Abh. Dt. Na. Med. Ver Böhmen «Lotos». Bd. 2. No. 4. S. 107–157.
- Linck H. F.* 1789. Versuch einer Eintheilung der Fische nach den Zähnen // Magaz. f das Neueste aus der Physic und Naturgeschichte. Gotha. Bd. 6. No. 3. S. 28–38.
- Linnaeus C.* 1758. Systema naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis. T. 1. Editio decimo, reformato. Holmiae: Salvius. 824 p.
- Makino S.* 1941. The chromosomal relation between the two allied species of the loach (Cobitidae - Pisces) // Cytologia. Vol. 12. No. 1. P. 79–82.
- Masuda H., Amaoka K., Araga C. et al.* (eds) 1985. The fishes of the Japanese Archipelago. Tokyo: Tokai University Press. V. 1. Text. xxii+437 p. Vol. 2. Plate. 370 pls.
- Menon A.G.K.* 1954. Fish geography of the Himalayas // Proc. Nat. Inst. Sci. India. Vol. 20. No. 4. P. 467–493.
- Menon A.G.K.* 1984. Zoogeography of loaches of the superfamily Cobitoidea (Cobitidae and Homalopteridae) // Bull. zool. Surv. India. Vol. 6. P. 65–73.
- Mori T.* 1928. A catalogue of the fishes of Korea // Pan-Pacific Research Inst. V. III. No. 3. P. 3–8.
- Mori T.* 1930. On the fresh water fishes from the Tumen River, with description of new species // J. Chosen Nat. Histor. Soc. No. 11. P. 1–11.
- Müller H.* 1983. Fische Europas. Neumann Verlag Leipzig-Radebeul. 320 S.
- Nichols J.T.* 1925. Nemachilus and related loaches in China // Amer. Mus. Novit. No. 171. P. 1–7.

- Nichols J.T.* 1943. The Freshwater Fishes of China. The American Museum of Natural History, New York. 322 p.
- Obrhelova N.* 1967. Cyprinoidei (Pisces) aus dem hangenden des miozänen Braunkohlenflusses nordböhmens // *Palaeontographica* Abt. A. Bd. 126. S. 141–179.
- Oliva O.* 1952. К поглавному диморфизму мренку (*Nemachilus barbatulus* L.) // *Иас. Нбр. Musea*. Vol. 121. P. 85–87.
- Oliva O., Chitravadivelu K.* 1974. Note on systematics of the stone-loach, *Noemacheilus barbatulus* (Linnaeus, 1758) (Osteichthyes: Cobitidae) // *Vestn. Ис. spol. zool. Sv.* 38. No. 2. P. 117–126.
- Perdices A., Doadrio I.* 2000. Diversification patterns in *Cobitis calderoni* (Osteichthyes: Cobitidae) and relationships with some *Cobitis* lineages // *Folia Zool.* V. 49. Suppl. No. 1. P. 45–54.
- Prokofiev A.M.* 2002a. 32. Nemacheiline loaches (Balitoridae) from Mongolia and adjacent [regions]. P. 38–39 // First International Symposium on Fish Biodiversity of the Amur River and adjacent rivers freshwaters. Ed. V.A. Belyaev. 29 Oct.-1 Nov. 2002. Khabarovsk, Russia. 66 p.
- Prokofiev A.M.* 2002b. Stone loaches (Balitoridae: Nemacheilinae) from the Uvs-Nuur Lake basin at the boundary of Tuva and Mongolia // *J. Ichthyol.* V. 42. Suppl. No 1. P. S45–S59.
- Prokofiev A.M.* 2004a. Revision of the species-complex of *Triplophysa labiata* with description of a new species, *T. kaznakowi* sp. n. (Osteichthyes, Balitoridae, Nemacheilinae) // *Senckenberg. biol.* Bd. 83. Hf. 2. P. 181–208.
- Prokofiev A.M.* 2004b. Phylogenetic relationships of the nemacheiline loaches (Teleostei: Balitoridae: Nemacheilinae) // *Integr. Sci. J. N.* 8(100). P. 71–74.
- Rendahl H.* 1933. Studien über Innerasiatische Fische // *Arkiv för Zool.* Vol. 25. Ser. A. No. 11. P. 1–51.
- Rendahl H.* 1952. Studien über die Nominatform des *Nemacheilus barbatulus* (Lin.) // *Arkiv för Zool.* Ser. 2. Bd. 3. Hf. 5–6. S. 527–537.
- Rolik H.* 1990. Charakterystyka morfologiczna *Noemacheilus barbatulus* (L.) z rzeki Solinki w Bieszczadach (Pisces, Cobitidae) // *Fragmenta Faunistica.* T. 33. Nr. 10. S. 139–147.
- Sanders M.* 1934. Die fossilen Fische der alttertiären Süßwasserablagerungen aus Mittel-Sumatra // *Verh. geol.-mijnb. genoot. Nederland (I).* Bd. 11. 143 S.
- Sauvonsaari J.* 1971. Biology of the stone loach (*Nemachilus barbatulus* L.) in the lakes Рдјдане and Рдлкднеvesi, southern Finland // *Ann. Zool. Fenn.* Vol. 8. P. 187–193.
- Sawada Y.* 1982. Phylogeny and zoogeography of the superfamily Cobitoidea (Cyprinoidei, Cypriniformes) // *Mem. Fac. Fish. Hokkaido Univ.* Vol. 28. No. 2. P. 65–223.
- Shaw T.-H., Tchang T.-L.* 1931. A review of the cobitoid fishes of Hopei province and adjacent territories // *Bull. Fan. Mem. Inst. Biol.* Vol. 2. P. 65–84.
- Sideleva V.G.* 2001. List of fishes from Lake Baikal with descriptions of new taxa of cottoid fishes // *Труды Зоол. ин-та РАН, Санкт-Петербург.* Т. 287. С. 45–79.
- Sivkov Y.S.* 1991. Morphological characterization of the stone loach *Nemacheilus barbatulus* (L.) (Pisces, Cobitidae) from Bulgaria // *Acta zool. Bulgar.* Vol. 42. P. 27–33.

- Smith H.M.* 1945. The freshwater fishes of Siam, or Thailand // *Smiths. Inst. U.S. Natl Mus. Bull.* 188. 622 p.
- Sofradiojia A., Vucoviu T.* 1979. Hromosomi brkice — *Nemachilus barbatulus* (Linnaeus, 1758), Cobitidae, Pisces // *Ichthyologia*. Vol. 11. No. 1. P. 43.
- Steindachner F.* Über einige neue und seltene Fischarten aus der ichthyologischen sammlung des Nat.-Hist. Hofmuseums // *Denkschr. Akadem. Wiss. Wien.* 1892. Bd. 59. S. 357–384.
- Stoneley R.* 1974. Evolution of the continental margins bounding a former southern Tethys // *The geology of Continental Margins*. Berlin. P. 889–903.
- Tchang T.-L.* 1932. Notes on some fishes of Ching-po Lake // *Bull. Fan Memor. Inst. Biol.* Vol. 3. No. 8. P. 109–117.
- Tchang T.-L.* 1933. The study of Chinese cyprinoid fishes. Part 1. // *Zool. Sinica* (Peiping). Ser. B. Vol. 2. No. 1. P. i-vi+247.
- Vladykov V.* 1931. Poissons de la Russie Sous-Carpathique (Tchecoslovaquie) // *Мѣт. Soc. Zool. France*. T. 29. P. 217–374.
- Wheeler A.* 1969. The fishes of the British Isles and North-West Europe. London etc.: McMillian. 613 p.
- Wu Y., Wu C.* 1992. The fishes of the Qinghai-Xizang Plateau. Chengdu, Sichuan Publishing House of Science and Technology). 599 p. [in Chinese].
- Zhu S.-q.* 1989. The loaches of the subfamily Nemacheilinae in China (Cypriniformes: Cobitidae). Jiangsu Science and Technology Publishery House, Nanjing. x+150 p. [in Chinese].
- Zhu S.-Q.* 1992. Three new species of Nemacheilinae fishes from China (Cypriniformes: Cobitidae) // *Acta zootaxon. sin.* Vol. 17. No. 2. P. 241–247. [in Chinese].
- Zhu S.-Q.* 1995. Synopsis of freshwater fishes of China. Jiangsu Science and Technology Publishery House, Nanjing. v+549 p. [in Chinese].

Содержание

Введение	5
Материал и методы	9
Систематические описания	12
Историческое развитие рода <i>Orthrias</i>	95
Summary	100
Литература	102
