

П. Н. Ершов

**О ГЕОГРАФИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ МЕРИСТИЧЕСКИХ
ПРИЗНАКОВ У БЕЛЬДЮГИ *ZOARCES VIVIPARUS* (L.)
И КЕРЧАКА *MYOXOCEPHALUS SCORPIUS* (L.)**

Исследование морфологической изменчивости вида в пределах ареала имеет большое значение для решения различных вопросов в области популяционной структуры и экологии рыб. Определенный интерес в этом отношении представляют бельдюга *Zoarces viviparus* (L.) и керчак *Myoxocephalus scorpius* (L.), имеющие широкий ареал. Литературные данные, посвященные морфологии бельдюги, довольно многочисленны. Обстоятельное изучение рас *Zoarces viviparus* (L.) в бассейне Северного и Балтийского морей было проведено в начале XX века Дж. Шмидтом [33, 34, 35, 36], а затем эта работа была продолжена В. Эге [14]. На основе большого материала из 61 выборки Дж. Шмидт [33] обнаружил значительные отличия по средним значениям некоторых меристических признаков (числа позвонков, колючих лучей в спинном плавнике, лучей в грудных плавниках, пигментных пятен) между локальными расами и популяциями бельдюги из различных участков моря вокруг Дании и прилегающих соседних районов Северного и Балтийского морей. Количество позвонков, один из наиболее важных расовых признаков у бельдюги, варьировало в среднем от 108 до 119,2 в пределах исследованного региона. Общая индивидуальная изменчивость меристических признаков рыб также была высокой: число позвонков колебалось от 101 до 126, колючих лучей в спинном плавнике — от 0 до 17, лучей в грудных плавниках — от 16 до 22 и пигментных пятен — от 7 до 22. Последующие экспериментальные и лабораторные работы были посвящены в основном выяснению причин наблюдаемых расовых и популяционных отличий у бельдюги [14, 35, 36]. Литературные данные по морфологии бельдюги из других участков обширного ареала малочисленны или отсутствуют вовсе, поэтому общая картина меристической изменчивости у данного вида остается неполной. Специальных популяционных исследований морфологической изменчивости керчака не проводилось. Некоторые данные по меристическим признакам этого вида присутствуют в таксономических сводках [1, 2, 6], однако они весьма скудны. В связи с этим целью настоящей работы являлось изучение особенностей географической изменчивости меристических признаков у бельдюги и керчака из разных частей ареала.

Материалы и методы исследований. Ареалы бельдюги и керчака, а также районы взятия проб показаны на рис. 1 и 2 соответственно. Общая характеристика материала и орудий лова приведена в табл. 1. В работе изучены следующие меристические признаки рыб: числа позвонков и лучей в спинном (D), анальном (A) и грудном (P) плавниках. Определение числа позвонков у рыб осуществляли по рентгеновским снимкам под бинокуляром. У обоих видов уростиль был включен в общее число позвонков. Некоторые экземпляры, у которых наблюдалось слияние позвонков или другие очевидные нарушения в строении позвоночника, были исключены из анализа. Количество лучей в спинном и анальном плавниках у бельдюги подсчитывали согласно принятой в систематике данной группы рыб методике [1, 25]. Общая выборка для изучения керчака включала 137 рыб из Северного, 71 экземпляр из Белого и 32 экземпляра из Балтийского морей. Выборки для исследования бельдюги из Северного, Балтийского и Белого морей составили 57, 28 и 44 экземпляра соответственно. Обработка материала проведена стандартными статистическими методами.

Результаты исследований. Данные по 5 меристическим признакам керчака из Северного, Балтийского и Белого морей представлены в табл. 2. Сравнение полученных

© П. Н. Ершов, 2003

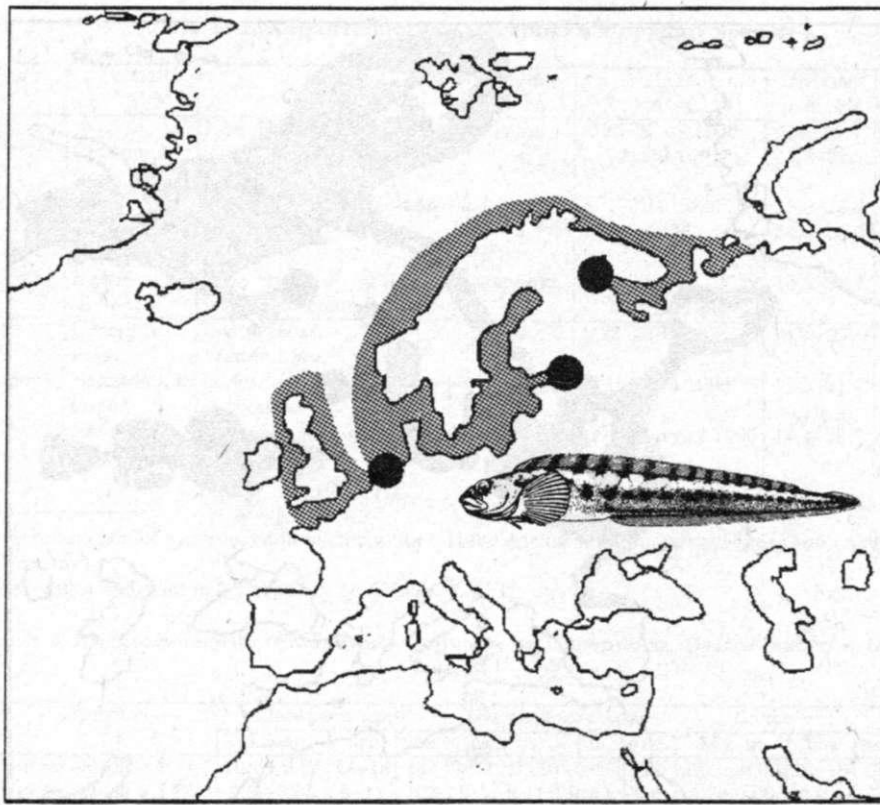


Рис. 1. Ареал (из: Whitehead et al. [41]) и места лова бельдюги.
Места лова обозначены точками.

данных показало, что рыбы из рассматриваемых популяций достоверно отличаются по 3 параметрам: по числу лучей в анальном (А), втором спинном (II D) плавниках и по числу позвонков (t-test, $p < 0,05$). Керчак из Белого и Балтийского морей имел сходное число лучей в грудных плавниках (Р), однако отличался существенно по данному признаку от керчака из Северного моря ($p < 0,01$). Среди проанализированных признаков только число лучей в первом спинном плавнике (I D) оказалось стабильным у рыб из рассматриваемых географических регионов. Число лучей в анальном и втором спинном плавниках, а также число позвонков у рыб из Белого моря было выше по сравнению с популяциями из Балтийского и Северного морей. Вместе с тем эти параметры у керчака из Балтийского моря оказались выше, чем у рыб из Северного моря. Корреляционный анализ не выявил существенной взаимосвязи между признаками в каждой из выборок, наибольший коэффициент корреляции наблюдался между числом лучей в анальном и спинном плавниках (I D и А, $r = 0,37$; II D и А, $r = 0,38$).

Данные по 4 меристическим признакам бельдюги из Северного, Балтийского и Белого морей приведены в табл. 3. Сравнение показало, что по числу лучей в грудных плавниках межпопуляционных отличий у бельдюги не обнаружено, тогда как по остальным признакам имеются достоверные отличия ($p < 0,01$). Число позвонков и лучей в анальном и спинном плавниках у рыб из бассейна Белого моря было существенно боль-

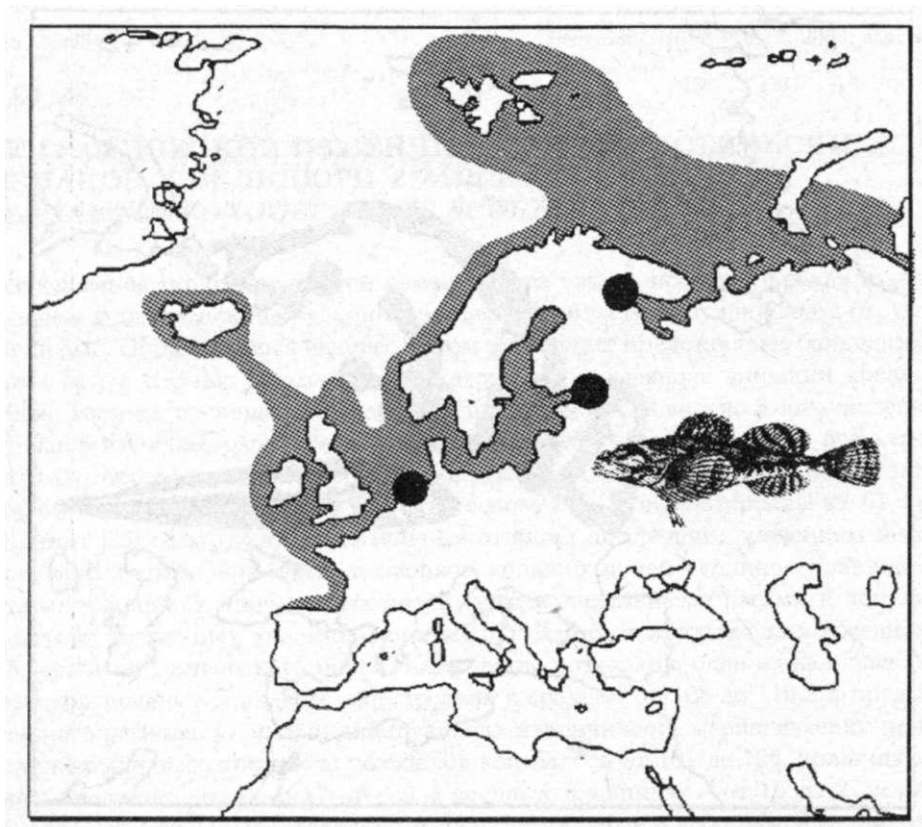


Рис. 2. Ареал (из: Whitehead et al. [41]) и места лова керчака. Места лова обозначены точками.

ше, чем у рыб из Северного моря (см. табл.3). Во всех выборках обнаружен высокий уровень корреляции между числом позвонков и числом лучей в анальном и спинном плавниках ($r = 0,74 - 0,96$). Между числом лучей в грудных плавниках и остальными признаками скоррелированности не выявлено.

Обсуждение результатов. В литературе представлены единичные сведения по меристическим признакам керчака. Так, согласно данным А. П. Андрияшева [1], число позвонков у керчака у берегов Норвегии колеблется от 34 до 36, а варибельность числа лучей у рыб из Белого и Баренцева морей составляет: I D 9-11, II D 14-18, A 11-14. Наши данные по индивидуальной изменчивости аналогичных признаков у керчака из Белого моря подтверждают приведенные выше сведения. Полученные нами результаты свидетельствуют также о наличии морфологических особенностей у керчака из бассейнов Северного, Балтийского и Белого морей по числам позвонков и лучей во втором спинном и анальном плавниках. Кроме того, следует отметить закономерное увеличение средних величин рассматриваемых признаков у керчака от южной к северной частям ареала.

Литературные данные, посвященные морфологии бельдюги, гораздо многочисленнее. Наиболее полные сведения по меристическим признакам бельдюги из локальных популяций приведены в работах Дж. Шмидта [33, 34, 35, 36]. Он подразделил регион,

Таблица 1. Характеристика материала и орудий лова

Вид	Регион	Место лова	Орудие лова	Дата лова	Длина рыб, см	Кол-во рыб
Керчак	Северное море	East Frisian Wadden Sea	трал	25-27.07.1995	5,2-18,1	75*
		Tieffe-Rinne, Helgoland	»	21.09.1995	12,2-22,7	49**
	Балтийское море	Tieffe-Rinne, Helgoland	»	20.10.1996	16,6-28,2	13**
		Различные участки	»	1996	14,6-25,5	32**
Белое море	губа Чупа, Кандалакшский залив	ловушка, сеть	июль-август 1996	10,5-31,7	71	
Бельдюга	Северное море	East Frisian Wadden Sea	трал	25-27.07.1995	10,2-27,0	57*
	Балтийское море	восточная часть Финского залива	удочка	1-10.04.1996	13,5-21,7	28
	Белое море	губа Чупа, Кандалакшский залив	ловушка	июль-август 1996	17,4-23,7	44

* Материал собран в совместной экспедиции с Институтом полярных исследований (AWI, Bremerhaven, Germany).

** Материал любезно предоставлен M.Gautier (AWI).

Таблица 2. Меристические признаки у керчака из Северного, Балтийского и Белого морей

Признак	Северное море			Балтийское море			Белое море		
	M±m	lim	экз.	M±m	lim	экз.	M±m	lim	экз.
Число лучей в P	16,6±0,04	14-18	137	16,2±0,09	15-17	32	16,3±0,06	16-18	70
Число лучей в I D	9,6±0,05	9-11	107	9,5±0,11	9-11	32	9,7±0,06	9-11	70
Число лучей в II D	14,5±0,07	12-16	108	15,3±0,09	14-16	32	15,9±0,06	15-18	70
Число лучей в A	10,8±0,07	9-12	111	11,8±0,13	10-13	32	12,6±0,08	11-14	71
Число позвонков	34,8±0,07	33-36	97	35,1±0,08	34-36	31	36,8±0,08	35-38	64

Примечание. Приведены средние значения с ошибками (то же для табл.3).

Таблица 3. Меристические признаки у бельдюги из Северного, Балтийского и Белого морей

Признак	Северное море			Балтийское море			Белое море		
	M±m	lim	экз.	M±m	lim	экз.	M±m	lim	экз.
Число лучей в P	18,3±0,08	17-20	57	18,5±0,12	18-20	28	18,3±0,09	17-19	39
Число лучей в D	115,8±0,40	113-119	26	120,4±0,56	117-122	12	122,2±0,28	120-125	22
Число лучей в A	92,3±0,34	90-95	26	96,3±0,53	93-98	18	98,0±0,25	96-100	20
Число позвонков	110,9±0,26	107-114	51	115,3±0,38	112-118	26	116,5±0,18	114-119	44

где проводил исследования, на 4 части: западная и восточная части Северного моря, западная и восточная части Балтийского моря. Популяции бельдюги, обитающие в каждой из этих частей ареала, характеризуются, согласно его данным, морфологическими особенностями (табл.4). Вследствие высокой корреляции чисел позвонков и лучей в спинном и анальном плавниках Дж. Шмидт [33] не использовал количество лучей в указанных плавниках в своем популяционном анализе. По этой причине ниже мы рассматриваем изменчивость только двух признаков — числа позвонков и числа лучей в грудных плавниках. Обобщенные данные по этим признакам у бельдюги из

восточной части Северного моря и восточной Балтики приведены в табл. 5. Видно, что бельдюги из района восточных Фризских островов [наши данные, Langeoog, Германия] и прибрежных вод Голландии (Zuider Zee, Texel) по числу позвонков были сходны. Наименьшие значения числа позвонков у рыб из восточной части Северного моря наблюдались в ряде популяций бельдюги из прибрежных вод Дании. В целом выборочные средние по числу позвонков у бельдюги от острова Тексель (Голландия) до Лимфиорда (Nissum Bredning, Дания) варьировали незначительно, хотя между рядом локальных популяций обнаружены достоверные отличия ($p < 0,05$). Полученные нами результаты по числу лучей в грудных плавниках полностью соответствовали литературным данным.

Таблица 4- Средние значения меристических признаков у бельдюги из различных частей Северного и Балтийского морей (из: Шмидт [33])

Регион		Признак			
		Число			
		позвонков	лучей в Р	колочих лучей в D	пигментных пятен
Северное море	западная часть	116,2	18,71	7,2	12,7
	восточная часть	111,2	18,48	6,0	12,3
Балтийское море	западная часть	117,7	19,35	8,0	14,3
	восточная часть	117,2	18,66	11,1	12,3

Таблица 5. Число позвонков и лучей в грудном плавнике у бельдюги из восточной части Северного моря, восточной Балтики и Ботнического залива

Регион и место лова		Признак		Источник данных
		Число		
		позвонков	лучей в Р	
Восточная часть Северного моря	Langeoog (Германия)	110,9	18,3	Наши данные
	Texel (Голландия)	110,9	18,3	Шмидт [33]
	Busum (Германия)	111,5	18,6	»
	Graadyb (Дания)	111,3	18,5	»
	Nymindegab (Дания)	109,7	19,1	»
	Ringkjoberg (Дания)	109,3	19,0	»
	Nissum Fjord (Дания)	110,1	19,0	»
Восточная часть Балтики	Nissum Bredning (Дания)	111,5	19,0	»
	Bornholm (Швеция)	117,9	18,7	»
	Memel (Германия)	118,7	18,7	»
	Stockholm (Швеция)	116,6	18,4	»
Ботнический залив	Финский залив (Россия)	115,3	18,5	Наши данные
	Hudiksvall (Швеция)	116,4	18,9	Шмидт [33]

В восточной части Балтики общая популяционная изменчивость числа позвонков у бельдюги составила 115,3-118,7 (табл.5). Бельдюга из восточной части Финского залива имела наименьшее число позвонков по сравнению с имеющимися данными. Популяционная изменчивость числа лучей в грудных плавниках была существенно ниже. В целом бельдюги из восточной части Балтики и Ботнического залива имели более высокие числа позвонков по сравнению с рыбами из популяций юго-восточной части Северного моря.

В литературе практически отсутствуют сведения по меристическим признакам бель-

дьюги из северных частей ареала. А. П. Андрияшев [1] указал 114 позвонков для одного экземпляра из Кольского залива (Баренцево море) и 118 позвонков для другого экземпляра из Белого моря. Число лучей в анальном плавнике у баренцевоморской и беломорской бельдюги составило 85-95, а число лучей в грудных плавниках — 18-20 [2]. По нашим данным, бельдюга из Кандалакшского залива Белого моря имела большее число лучей в анальном плавнике (см. табл. 3).

Сравнение полученных результатов по беломорской бельдюге с данными по рыбам из других частей ареала обнаруживает весьма необычную картину. Число позвонков у бельдюги из северной части ареала (Белое море) оказалось очень близко к средним значениям этого признака для различных популяций бельдюги из западной части Северного моря, прибрежных вод Дании и северной Балтики, несмотря на большие региональные различия в температуре воды. Самые низкие значения данного признака наблюдались в популяциях бельдюги из юго-восточной части Северного моря, а число позвонков у рыб в некоторых популяциях из восточной Балтики, западной Балтики, проливов Каттегат, Скагеррак и прибрежных вод Дании было выше по сравнению с таковым для бельдюги из Белого моря ($p < 0,05$). В отношении числа лучей в грудных плавниках можно сказать, что каких-либо закономерных изменений данного признака в выборках из разных частей ареала не обнаружено.

В результате проведенного анализа можно заключить, что бельдюга из юго-восточной части Северного моря существенно отличается от других популяций более низкими значениями трех меристических признаков. Гораздо более высокие значения числа позвонков и соответственно числа лучей в спинном и анальном плавниках наблюдались в популяциях бельдюги из Балтики, прибрежных вод Дании, пролива Скагеррак, западной части Северного моря и Белого моря. У бельдюги помимо региональной наблюдается также высокая локальная изменчивость меристических признаков. Например, в районе пролива Каттегат, где наблюдаются чрезвычайно разнообразные по своему температурному режиму условия в многочисленных мелководных фиордах, число позвонков у рыб в некоторых популяциях было сходно с аналогичными показателями для бельдюги из юго-восточной части Северного моря. Дж. Шмидт [33] отмечал также, что у бельдюги из внутренних участков фиордов Дании и западной Балтики среднее число позвонков, число колючих лучей в D и число пигментных пятен было ниже по сравнению с рыбами из внешних участков тех же фиордов. Проведенный сравнительный анализ подтверждает основное заключение Дж. Шмидта [33] о высокой изменчивости меристических признаков у бельдюги в пределах ареала.

В нашем исследовании сходные черты географической изменчивости некоторых меристических признаков были отмечены для популяций керчака и бельдюги из северных и южных частей ареала. В связи с этим естественно возникает вопрос: почему популяции керчака и бельдюги из южной части Северного моря имеют более низкие значения чисел позвонков и лучей в плавниках по сравнению с популяциями из других рассматриваемых регионов? В литературе довольно большое количество работ посвящено исследованию влияния факторов внешней среды на меристические признаки различных видов рыб [16, 18, 19, 38]. Считается, что среди внешних факторов, воздействующих на меристические параметры рыб, температура имеет определяющее значение. Известно, что число позвонков, например, в значительной степени зависит от температуры в течение периода формирования сомитов у эмбрионов рыб. В экспериментах было показано, что число позвонков уменьшается с повышением температуры инкубации в течение критических периодов развития, и наоборот [13, 16, 17, 22, 27, 30, 31, 32]. Однако эффект влияния температуры на число позвонков может быть различным у разных

видов и зависит от стадии развития, типа температурного изменения и других факторов [24, 28, 30, 32, 36, 38]. Значительные популяционные различия по числу позвонков были также обнаружены и у рыб, имеющих широкий ареал. В общем, число позвонков у рыб обычно уменьшается с севера на юг и от холодных условий обитания к более теплым [9, 21, 23, 26, 39, 40]. Многие авторы полагают, что рыбы, обитающие в северных регионах, подвержены влиянию холодных вод и поэтому имеют большее число позвонков по сравнению с популяциями из южных частей ареала. В отношении числа лучей в плавниках, однако, строгой закономерности в связи с изменениями факторов внешней среды не выявлено. Обычно число лучей в плавниках зависит от температуры воды так же, как и число позвонков, т.е. существует обратная связь с температурой воды [22; 29, 40]. Однако эти признаки могут варьировать в разном направлении от севера к югу и показывать различные ответные реакции на влияние температуры [8, 26, 28, 33, 34, 37, 38]. В своей работе о влиянии разных факторов на число позвонков у бельдюги Дж. Шмидт [35] показал, что этот важный расовый признак у данного вида изменяется главным образом под воздействием температуры на ранних стадиях развития. Помимо температуры в качестве фактора, влияющего на меристические признаки бельдюги, рассматривалась и соленость воды. Однако сравнение выборок бельдюги со станций с различной соленостью воды показало, что число позвонков и лучей в грудных плавниках не подвержено влиянию данного фактора [33]. А. П. Андрияшев [1] полагает, что изменчивость числа позвонков у керчака больше обусловлена температурными условиями, чем соленостью воды.

Лабораторные эксперименты показали, что в изменчивости меристических признаков бельдюги и других видов рыб важно учитывать как средовые, так и наследственные факторы [3, 4, 5, 7, 14, 35, 36]. Между локальными популяциями бельдюги из Балтики и прибрежных вод Дании помимо морфологических были обнаружены и генетические различия по частотам аллелей EstIII, HbI, PgmI и PgmII [10, 11, 12, 15, 20]. Нам представляется очевидным, что между популяциями бельдюги и керчака из других частей ареала также существуют генетические отличия. Однако роль генетических факторов в закономерной географической изменчивости рассматриваемых признаков у обоих видов скорее всего невелика. Поэтому мы полагаем, как и другие исследователи (Дж. Шмидт, А. П. Андрияшев), что характер и особенности морфологической модификационной изменчивости у бельдюги и керчака в пределах ареала определяются прежде всего влиянием температурного фактора.

В заключение можно сказать, что существуют морфологические отличия между различными популяциями бельдюги и керчака из бассейна Северного, Балтийского и Белого морей по числу позвонков и лучей в плавниках. В популяциях керчака и бельдюги из южных частей ареала число позвонков и лучей в плавниках у рыб было ниже по сравнению с популяциями из других частей ареала. По-видимому, основным фактором, определяющим географическую изменчивость меристических признаков у обоих видов в пределах ареала, является температура воды.

Статья рекомендована проф. Л. С. Краюшкиной.

Summary

Yershov P.N. Geographic variation in meristic characters in the eelpout *Zoarces viviparus* (L.) and shorthorn sculpin *Myoxocephalus scorpius* (L.).

The present investigation concerns populational variation in meristic characters of eelpout and shorthorn sculpin from the North, Baltic and White seas. The populations of both species from these regions are

significantly distinguished by the number of vertebrae and fin rays. Different temperatures in the North, Baltic and White seas are interpreted as the cause of decrease of vertebral number and fin rays in both species from northern to southern part of distribution area.

Литература

1. Андрияшев А. П. Рыбы северных морей СССР. М.; Л., 1954.
2. Берг Л. С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Ч.3. М.; Л., 1949.
3. Изюмов Ю.Г., Касьянов А.Н. О наследственной обусловленности числа позвонков у плотвы *Rutilus rutilus* // Вопр. ихтиол. 1995. Т. 35. Вып. 5. С. 594-597.
4. Кирпичников В. С. Генетические основы селекции рыб. Л., 1979.
5. Кирпичников В.С. Генетика и селекция рыб. Л., 1987.
6. Неелов А. В. Сейсмочувствительная система и классификация керчаковых рыб (Cottidae: Muoxosephalinae, Artediellinae). Л., 1979.
7. Николукин Н.И. Межвидовая гибридизация рыб. Саратов, 1952.
8. Татарко К. И. Влияние температуры на меристические признаки рыб // Вопр. ихтиол. 1968. Т.8. Вып. 3. С. 425-439.
9. Bailey R.M., Gosline W.A. Variation and systematic significance of vertebral counts in the American fishes of the family Percidae // Misc. Publ. Mus. Zool. 1955. N93.
10. Christiansen F.B., Frydenberg O. Geographical patterns of four polymorphisms in *Zoarces viviparus* as evidence of selection // Genetics. 1974. Vol. 77, N 3. P. 765-770.
11. Christiansen F. B., Frydenberg O., Hjorth J.P., Simonsen V. Genetics of *Zoarces* populations. IX. Geographic variation at the three phosphoglucosyltransferase loci // Hereditas. 1976. Vol.83, N2. P.245-256.
12. Christiansen F. B., Simonsen V. Geographic variation in protein polymorphisms in the eelpout, *Zoarces viviparus* (L.) // NATO conference series: IV, Marine Sciences. 1978. Vol.2. P. 171-194.
13. Dannevig A. The influence of the environment on number of vertebrae in plaice // Rep. Norweg. Fish, and Mar. Invest. 1950. Vol. 9. P. 1-6.
14. Ege V. A transplantation experiment with *Zoarces viviparus* L. // C.-R. Lab. Carlsberg, 1942. Vol. 23, N17. P. 271-385.
15. Frydenberg O., Gyldenholm A.O., Hjorth J.P., Simonsen V. Genetics of *Zoarces* populations. III. Geographic variation in the esterase polymorphism EstIII // Hereditas. 1973. Vol. 73, N2. P. 233-238.
16. Gabriel M. L. Factors affecting the number and form of vertebrae in *Fundulus heteroclitus* // J. Exp. Zool. 1944. Vol.95, N1. P. 105-143.
17. Hempel G., Blaxter J.H.S. The experimental modification of meristic characters in herring (*Clupea harengus* L.) // J. Cons. Perm. Intern. Explor. Mer. 1961. Vol.26, N3. P. 336-346.
18. Heuts M. J. Experimental studies on an adaptive evolution in *Gasterosteus aculeatus* L. // Evolution. 1947. Vol. 1. P. 89-102.
19. Heuts M. J. Racial divergence in fin ray variation patterns in *Gasterosteus aculeatus* // J. Genet. 1949. Vol.49. N1, P. 185-192.
20. Hjorth J. P., Simonsen V. Genetics of *Zoarces* populations. VIII. Geographic variation common to the polymorphic loci HbI and EstIII // Hereditas. 1975. Vol.81, N2. P. 173-184.
21. Hubbs C.L. Geographic variation of *Notemigonus crysoleucas* — an American minnow // Trans. Illinois State Acad. Sci. 1921. Vol.11. P. 147-151.
22. Hubbs C.L. Variations in the number of vertebrae and other meristic characters of fishes correlated with the temperature of water during development // Amer. Nat. 1922. Vol.56, N645. P. 360-372.
23. Hubbs C.L. The structural consequences of modifications of the developmental rate in fishes, considered in reference to certain problems in evolution // Amer. Nat. 1926. Vol. 60, N 666. P. 57-81.
24. Itazawa Y. Influence of temperature on the number of vertebrae in fish // Nature. 1959. Vol. 183, N4672. P. 1408-1409.
25. Jensen A. S. The North-European and Greenland Licodinae // The Danish Ingolf-Expedition. Vol.2. P. 4. Copenhagen, 1904.
26. Kruger W.H. Meristic variation in the fourspine stickleback, *Apeltes quadracus* // Copeia. 1961. N4. P. 442-450.
27. Kubo T., Kobayashi T. Some populations of dog salmon *Oncorhynchus keta* (Walbaum) in Ishikari River system, Hokkaido, and the number of their vertebrae and lateral-line scales // Bull. Jap. Soc. Sci. Fish. 1953. Vol. 19. P. 297-302.
28. Lindsey C. C. Temperature-controlled meristic variation in the paradise fish *Macropodus opercularis* (L.) // Can J. Zool. 1954. Vol. 32, N2. P. 87-98.
29. Lindsey C.C. Distribution and taxonomy of fishes in the Mackenzie drainage of British Columbia // J. Fish. Res. Bd. Can. 1956. Vol. 13, N6. P. 759-789.
30. Lindsey C.C, Ali M.Y. The effect of alternating temperature on vertebral count in the medaka (*Oryzias latipes*) // Can. J. Zool. 1965. Vol.43, N1. P.99-104.
31. Ogawa N.M. Effect of temperature on the number of vertebrae with special reference to temperature-effective period in the medaka (*Oryzias latipes*) // Ann. Zool. Jap. 1971. Vol.44, N3. P. 125-132.
32. Orska J. The influence of temperature on the development of the skeleton in teleosts // Zool. Pol. 1957. Vol.7. N3. P. 271-325.
33. Schmidt J. *Zoarces viviparus* L. and local races of the same // C.-R. Trav. Lab. Carlsberg. 1917. Vol. 13, N3. P. 277- 396.
34. Schmidt J. Racial studies in fishes. II. Experimental investigations with *Lebistes reticulatus* (Peters) Regan // J. Genetics. 1919. Vol.8, N3. P. 147-153.
35. Schmidt J. Racial investigations. V. Experimental investigations with *Zoarces viviparus* L. // C.-R. Trav. Lab. Carlsberg. 1920. Vol. 14, N 9. P. 1-14.
36. Schmidt J. Racial investigations. VII. Annual fluctuations of racial characters in *Zoarces viviparus* L. // C.-R. Trav. Lab. Carlsberg. 1921. Vol. 14, N 15. P. 1-24.
37. Schultz L. P. Temperature-controlled variation in the golden shiner, *Notemigonus crysoleucas* // Pap. Mich. Acad. Sci. 1926. Vol.7. P. 417-432.
38. Taning A. V. Experimental study of meristic characters in fishes // Biol. Rev. Cambridge Phil. Soc. 1952. Vol.271, N2. P.169-193.
39. Vladykov V.D. Environmental and taxonomic characters of fishes //

Trans. Roy. Canad. Inst. 1934. Vol.20. P.99-140. **40**. *Weisel G.F.* Variations in the number of fin rays of two cyprinid fishes correlated with natural water temperatures // Ecology. 1955. Vol.36, N1. P. 1-6. **41**. Fishes of the North-eastern Atlantic and the Mediterranean / Ed by P. J. P. Whitehead, M. L. Bauchot, J.C. Hureau, J.C.Nielsen, E. Tortonese. Bungay, 1986.

Статья поступила в редакцию 14 июня 2003 г.