

УДК 574.3:575.21:597.554.3

**ИЗМЕНЧИВОСТЬ ФОРМЫ ТЕЛА ОБЫКНОВЕННЫХ ГОЛЬЯНОВ
PHOXINUS PHOXINUS (LINNAEUS, 1758) (CYPRINIDAE, ACTINOPTERYGII)
В КРУПНОМ И МАЛЫХ ВОДОТОКАХ РЕЧНОЙ СИСТЕМЫ р. СЫЛВА
НА СРЕДНЕМ УРАЛЕ**

В. Ю. Баранов

*Институт экологии растений и животных УрО РАН
Россия, 620144, Екатеринбург, 8 Марта, 202
E-mail: vadimb4@yandex.ru*

Поступила в редакцию 21.03.2018 г., после доработки 15.11.2018 г., принята 19.11.2018 г.

Баранов В. Ю. Изменчивость формы тела обыкновенных голянов *Phoxinus phoxinus* (Linnaeus, 1758) (Cyprinidae, Actinopterygii) в крупном и малых водотоках речной системы р. Сылва на Среднем Урале // Поволжский экологический журнал. 2019. № 2. С. 143 – 158. DOI: <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2019-2-143-158>

Методами геометрической морфометрии изучена изменчивость формы тела обыкновенных голянов в популяциях из разных по размеру водотоков речной системы р. Сылва (Средний Урал). Для описания изменчивости формы тела рыб использовали 26 гомологичных меток. Исследованы четыре географически смежные популяции обыкновенных голянов, которые изолированы искусственными и естественными водоподпорными сооружениями. Более 56% дисперсии межгрупповых различий формы тела связано с обитанием голянов в крупном водотоке главной реки (р. Сылва) и ее малых притоках (реки Ломовка, Мусорка и Сарга). Голяны р. Сылва выделяются относительно крупными размерами глаз, низким телом и небольшими короткими челюстями. Форма тела голянов в притоках характеризуется, напротив, относительно высоким телом, небольшими размерами глаз и длинными челюстями. Вместе с обнаруженной существенной дифференциацией изолированных популяций голянов из главной реки и ее притоков выявлен высокий уровень индивидуальных морфологических различий особей, свидетельствующий о направленном изменении траекторий развития рыб в популяции каждого водотока. Корректность определения групповой принадлежности особей достигает 97.9%. Для популяции голянов из крупного водотока р. Сылва с многовидовым ихтиологическим сообществом определено низкое внутригрупповое морфологическое разнообразие. У голянов из малых водотоков рек Ломовка, Мусорка и Сарга с низким видовым разнообразием выявлено повышенное внутригрупповое морфологическое разнообразие. Это косвенно может указывать на изменение онтогенеза особей в малых притоках, связанное с формированием широкого спектра онтогенетических траекторий и свидетельствующее о высокой фенотипической пластичности вида. Предположена роль гидрологического режима в малых водотоках и таксономического разнообразия ихтиоценозов в формировании морфологического разнообразия голянов.

Ключевые слова: обыкновенный голян, изменчивость, геометрическая морфометрия, речная система р. Сылва, Средний Урал.

DOI: <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2019-2-143-158>

ВВЕДЕНИЕ

Высокая морфологическая и экологическая пластичность обыкновенных голянов *Phoxinus phoxinus* (Linnaeus, 1758) позволяют им осваивать лотические биотопы как крупных, так и малых водотоков, где другие виды рыбы практически не встречаются (Мина, 1986; Васильева, 1999), и нередко в небольших ручьях голяны становятся единственными представителями ихтиофауны (Ручин и др., 2016). Многочисленность этого вида небольших непромысловых рыб, заселивших обширный ареал и входящих в состав разных пресноводных ихтиологических комплексов, позволяет исследовать их адаптационные возможности и внутривидовую изменчивость (Госькова, 1992; Андреев и др., 2010; Буторина, Резник, 2015). Интересно было изучить морфологическую изменчивость обыкновенных голянов в условиях крупного и малого водотоков единой речной системы. Для решения поставленной задачи использованы популяции голянов, обитающие на Среднем Урале в крупном водотоке р. Сылва и в некоторых ее притоках – малых водотоках. Методы геометрической морфометрии позволяют многомерно анализировать форму тела рыб (Zelditch et al., 2004, 2006). В ряде работ показана эффективность применения методов геометрической морфометрии при выявлении особенностей протекания морфогенетических процессов у разных видов и внутривидовых групп (Васильев и др., 2016; Zelditch et al., 2004; Sheets, Zelditch, 2013). С изучением формирования и проявления морфогенетических изменений в популяциях вида тесно связана оценка пластичности онтогенеза и мобильности эпигенетической системы популяций (системы потенциальных траекторий развития) (Васильев, 2005). Эта система формируется основной канализованной траекторией развития, ведущей к формированию нормального для популяции фенотипа, и системой уклоняющихся от основного пути траекторий, направленных в ходе развития на реализацию аберрантных фенотипов (Уоддингтон, 1964; Васильев, 2005). Спектр скрытых и зарегулированных нормой путей развития составляет мобилизационный резерв изменчивости. Изменение условий развития может вывести эпигенетическую систему из равновесия и модифицировать траекторию развития (Шишкин, 1987; Васильев, 2005). Предполагается, что дальнейший отбор таких морфозов может приводить к фиксации в популяции соответствующих адаптивных уклонений развития. Следует при этом четко различать модификационные обратимые изменения, носящие характер временных акклимаций на уровне онтогенетических процессов, и необратимые адаптивные преобразования данных особенностей развития на уровне популяции.

Целью исследования является изучение внутривидовой дифференциации и внутривидовой изменчивости географически смежных популяций обыкновенных голянов, населяющих речную систему р. Сылва (Средний Урал), на основе сравнения выборок рыб из главного крупного водотока и его малых притоков с помощью методов геометрической морфометрии формы тела.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Выборки рыб произведены из р. Сылва (бассейн р. Кама) и трех ее притоков на территории Свердловской области (Средний Урал). Одна выборка взята на начальном участке среднего течения р. Сылва в 459 км от устья. Две выборки отобраны из правых притоков – р. Мусорка в 1 км и р. Ломовка в 1.8 км от устья,

впадающих в р. Сылва на 475 и 455 км от ее устья соответственно. Одна выборка осуществлена в 2.1 км от устья р. Сарга – левого притока, впадавшего в р. Сылва на 470 км от устья. Сылвинский пруд с площадью акватории 3.78 км² был создан в первой половине XVIII в. одновременно с постройкой железоделательного завода. Ниже пруда была сооружена плотина Нижне-Сылвинского пруда, площадь которого достигает 1.15 км² (рис. 1).

Длина крупного водотока р. Сылва составляет 493 км. В районе отлова ширина реки достигает 20 – 50 м, русло извилистое, много перекатов с грунтами из валунов и крупной гальки, которые чередуются с плесами глубиной до 3 – 4 м, присутствуют старицы. Для этого участка речной системы главного водотока и

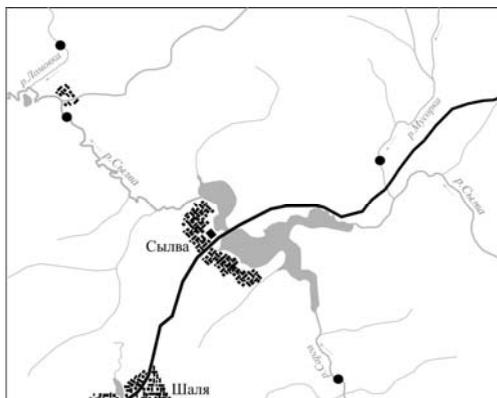


Рис. 1. Карта-схема р. Сылва и ее притоков (реки Мусорка, Сарга и Ломовка) с указанием мест проведения отловов обыкновенных гольянов

его притоков характерно мощное и быстротечное весеннее половодье, которое заканчивается резким спадом воды, а в летне-осенний период на реках наблюдаются дождевые паводки. Реки Ломовка, Мусорка, Сарга можно отнести к малым водотокам, они имеют длину 12, 13 и 20 км соответственно. На р. Сарга в 10 км от устья создан небольшой пруд с площадью акватории около 0.03 км². Створы рек Ломовка и Мусорка недалеко от своих устьев перегорожены бобровыми плотинами, которые образуют каскады из небольших естественных прудов. Территории водосборов рек частично изменены хозяйственной деятельностью человека: организованы покосы и лесопилки, размещены небольшие населенные пункты. В настоящее время водотоки не подвержены существенному техногенному воздействию, железоделательные заводы на р. Сылва и ее притоках закрыты в конце XIX – начале XX в.

Ихтиологическое сообщество, по данным контрольных сетных и неводных уловов (1989 – 2006 гг.), на участке отбора проб на р. Сылва представлено 23 видами рыб. В уловах отмечены европейский хариус, щука, обыкновенный гольян, плотва, обыкновенный елец, укля, голавль, язь, лещ, быстрянка, верховка, пескарь, золотой карась, сазан (карап), подуст, вьюн, щиповка, усатый голец, речной окунь, ерш, ротан, обыкновенный подкаменщик и налим. В реках Ломовка, Мусорка и Сарга встречаются 4 – 5 видов, в уловах чаще отмечаются обыкновенный гольян, пескарь и усатый голец, единичны поимки хариуса и плотвы.

Отлов рыб проводили мальковым мелкочаеистым бреднем и ловушками в конце августа 2005 г. Рыбу фиксировали 10%-ным раствором формалина. Фиксация была кратковременная, единообразная для всех выборок, с одинаковыми небольшими сроками хранения. Искривленные при фиксации тушки рыб не включали в исследование. Биологический анализ, определение возраста рыб производили по общепринятой методике (Правдин, 1966). Длину рыб измеряли от начала рыла

до конца чешуйного покрова. В работе использованы объединенные по полу выборки рыб, которые представлены особями в возрасте от 2⁺ до 5⁺ лет.

Материал оцифрован в год отлова. Оцифрованные изображения боковых проекций тела голяянов с разрешением 1280 на 960 пикселей получены фотокамерой Canon EOS 450D (Canon Inc., Япония) и изучены методами геометрической морфометрии. Всего изучено 242 боковые проекции тела (р. Ломовка – 62 экз., р. Мусорка – 56 экз., р. Сарга – 64 экз., р. Сыльва – 60 экз.). Для описания изменчивости формы тела использовали 26 меток, размещенных в гомологичных точках изображений тела голяянов (рис. 2). Две последние метки – 27 и 28 – ограничивающие один и тот же отрезок, располагали на делениях линейки, приложенной при фотографировании. Эти метки необходимы для масштабирования центроидного размера (CS – centroid size), который интегрально характеризует общие размеры тела. Связь общих размеров рыб и центроидных размеров объектов высока и значима ($R_s = 0.98$, $p < 0.001$). Расстановка меток выполнена с помощью программы экранного дигитайзера tpsDig2 (Rohlf, 2013 a), координаты меток записаны в TPS файлах, созданных в программе tpsUtil (Rohlf, 2013 b).

Формат записи координат меток формы в TPS файлах с помощью программы CoordGen7a (Sheets, 2011) трансформировали в формат файлов, с которым работа-

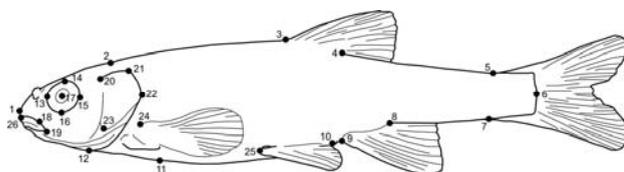


Рис. 2. Расположение 26 меток на боковой проекции тела голяяна: 1 – начало рыла; 2 – дорсальная граница головы и туловища; 3 – начало спинного плавника (основание первого луча); 4 – конец спинного плавника (основание последнего луча); 5 – начало верхнего внешнего луча хвостового плавника; 6 – середина аборального края хвостового стебля; 7 – начало нижнего внешнего луча хвостового плавника; 8 – конец анального плавника (основание последнего луча); 9 – начало анального плавника (основание первого луча); 10 – анальное отверстие; 11 – пересечение перпендикуляра от конца грудного плавника (основания последнего луча) с вентральным краем проекции тела; 12 – вентральная граница головы и туловища; 13 – передний край глаза; 14 – верхний край глаза; 15 – задний край глаза; 16 – нижний край глаза; 17 – центр глаза; 18 – верхний каудальный край верхней челюсти; 19 – угол рта (каудальный нижний край челюсти); 20 – верхний передний край крышечной кости (operculum); 21 – верхний задний край operculum; 22 – аборальный край operculum; 23 – нижний край operculum; 24 – начало грудного плавника (основание первого луча); 25 – начало брюшного плавника (основание первого луча); 26 – передний верхний край верхней челюсти

ет набор прикладных программ пакета IMP (Integrated Morphometrics Package). Чтобы учесть аллометрические эффекты и нивелировать изменчивость формы тела, связанную с разной скоростью роста рыб в популяционных группах, в программе Standard7 (Sheets, 2010 b) на основе регрессионной модели при вычисленном среднем значении натурального логарифма центроидного размера получены «стандартизированные» конфигурации меток формы. Процедуру Прокрустова, канонического, кластерного анализа и анализа главных компонент провели при помощи пакета прикладных программ PAST 2.17c (Hammer et al., 2001). С помощью модуля IMP Manova-

board 6.4 (Sheets, 2006) выполнили однофакторный многомерный дисперсионный анализ MANOVA. При статистических оценках использовали метод бутстрепа на основе 100 повторностей. По стандартизованным координатам формы в программе DisparityBox7 (Sheets, 2010 *a*) рассчитали показатель внутригруппового морфологического разнообразия формы тела в каждой популяционной группе гольянов. Показатель разнообразия формы (D – diversity of shape) вычислен как средний квадрат прокрустовых дистанций соответствующей группы от общего центраида (Foote, 1993). Для оценки моделей распределения точек в пределах полигона изменчивости каждой выборки провели анализ паттерна дистанций между ближайшими соседними точками, который также позволяет оценить внутригрупповое разнообразие (Дэвис, 1990; Hammer, 2009). В программе PAST 2.17с вычисляли средние дистанции (MNND – mean nearest neighbor distance) между ближайшими соседними ординатами над ожидаемыми (ExpNND – expected nearest neighbor distance) дистанциями при случайном пуассоновском рассеивании, а также параметр $R = \text{MNND}/\text{ExpNND}$, Z -критерий и уровень его значимости. В случае $R < 1$ наблюдается агрегированность рассеивания ординат, а при $R = 1$ – пуассоновское рассеивание, при $R > 1$ проявляется сверхрассеивание, которое при значимом отклонении R от 1 указывает на неслучайный характер возрастания морфо-разнообразия. Пакеты прикладных программ TPS, PAST и IMP доступны на Интернет-сайте Университета Stony Brook (Нью-Йорк, США) по электронному адресу <http://life.bio.sunysb.edu/morph/>.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

На основе анализа главных компонент стандартизованных прокрустовых координат, характеризующих изменчивость формы тела, и в соответствии с критерием Джоллиффа (Jolliffe cut-off) было установлено 14 значимых компонент. Большая часть общей дисперсии связана с первыми тремя главными компонентами. Ордината четырех выборок обыкновенных гольянов в плоскости первой (PC1 – principal component), второй (PC2) и третьей (PC3) главных компонент приведена на рис. 3. Выборка гольянов из р. Сыльва существенно смещена по отношению к выборкам гольянов из рек Ломовка, Мусорка и Сарга вдоль PC1 ($H = 128.59$; d.f. = 3; $N = 242$; $p < 0.001$). Вдоль PC 2 выявлено смещение выборки из р. Сарга ($H = 16.76$; d.f. = 3; $N = 242$; $p < 0.001$), вдоль PC3 морфологически отличается выборка из р. Ломовка ($H = 13.42$; d.f. = 3; $N = 242$; $p = 0.038$).

В целях выявления устойчивых изменений формы тела, в наибольшей степени дифференцирующих сравниваемые группы обыкновенных гольянов, по стандартизованным координатам меток формы был выполнен канонический анализ четырех выборок и проведена оценка корректности определения групповой принадлежности особей. Канонический анализ выборок гольянов выявил статистически значимые межгрупповые различия вдоль всех канонических переменных ($p < 0.001$) (табл. 1). Результаты канонического анализа в графической форме представлены на рис. 4. В целом результаты, полученные с помощью метода главных компонент и канонического анализа, сходны. По величине и знакам центроидов сравниваемых выборок вдоль первой канонической переменной (CV1 – canonical variable),

которая описывает 56.67% дисперсии, можно заключить, что по форме тела выборка голянов из р. Сылва хорошо обособилась от выборок рыб из притоков (рек Ломовка, Мусорка и Сарга). Наибольшие различия проявились между голянами из р. Сылва и р. Мусорка. Чтобы нагляднее оценить изменчивость формы тела

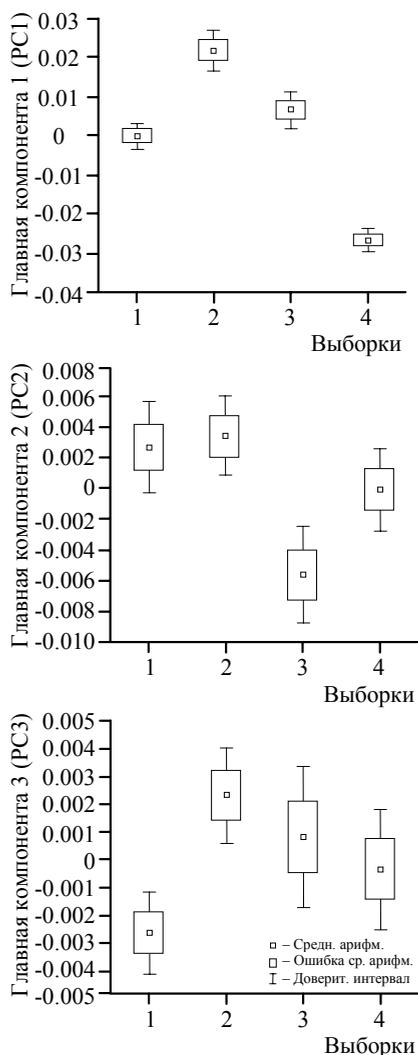


Рис. 3. Сравнение четырех выборок обыкновенных голянов по значениям первых трех главных компонент, характеризующим форму тела: 1 – р. Ломовка, 2 – р. Мусорка, 3 – р. Сарга, 4 – р. Сылва

рыб, результаты анализа были визуализированы. Метки соединены между собой в порядке, позволяющем описать контур тела или внешней структуры рыбы (см. рис. 4). Голяны р. Сылва выделяются относительно крупными размерами глаз, низким телом и небольшими короткими челюстями. Форма тела голянов в притоках, особенно в р. Мусорка, характеризуется, напротив, относительно высоким телом, небольшими размерами глаз и длинными челюстями. Вдоль CV2, объясняющей 35.22% дисперсии, морфологически уклонились рыбы из р. Сарга от голянов из трех других рек. Голяны р. Сарга обладают некрупной головой, медиальным расположением средних по размеру глаз и небольшой жаберной крышки, высоким незаостренным хвостовым стеблем, низко посаженными относительно вентральной линии контура грудными плавниками, которые смещены во фронтальном направлении. Вдоль CV3, описывающей 8.11% дисперсии, обнаружена специфика голянов по форме тела из р. Ломовка. Голяны из этой реки отличаются небольшой головой, крупными глазами, низким положением грудных и вентральных плавников, низким заостренным хвостовым стеблем.

Выборки голянов по стандартизированным переменным формы почти безошибочно дискриминируются, что указывает на наличие существенных морфологических различий между ними (табл. 2). Корректность определения групповой принадлежности особей достигает 97.9%. Тестирование результатов исходной классификации методом джеккнайф подтвердило высокий уровень корректности идентификации, который составил 93.8%. В выборках голянов наблюдаются лишь единичные случаи ошибочного определения.

Таблица 1

Результаты канонического анализа выборок обыкновенных гольянов по стандартизированным координатам меток формы и значения центроидов этих выборок

Выборки из рек, статистические показатели	Канонические переменные (CV)		
	CV1	CV2	CV3
р. Ломовка	-0.079	-0.195	1.890
р. Мусорка	-3.778	-2.189	-0.737
р. Сарга	-0.480	3.461	-0.565
р. Сылта	4.119	-1.448	-0.663
Собственные числа	7.63	4.74	1.09
Λ-критерий Уилкса	0.0097	0.0833	0.4780
Число степеней свободы	144	94	46
Доля дисперсии, %	56.67	35.22	8.11
Уровень значимости, <i>p</i>	< 0.001	< 0.001	< 0.001

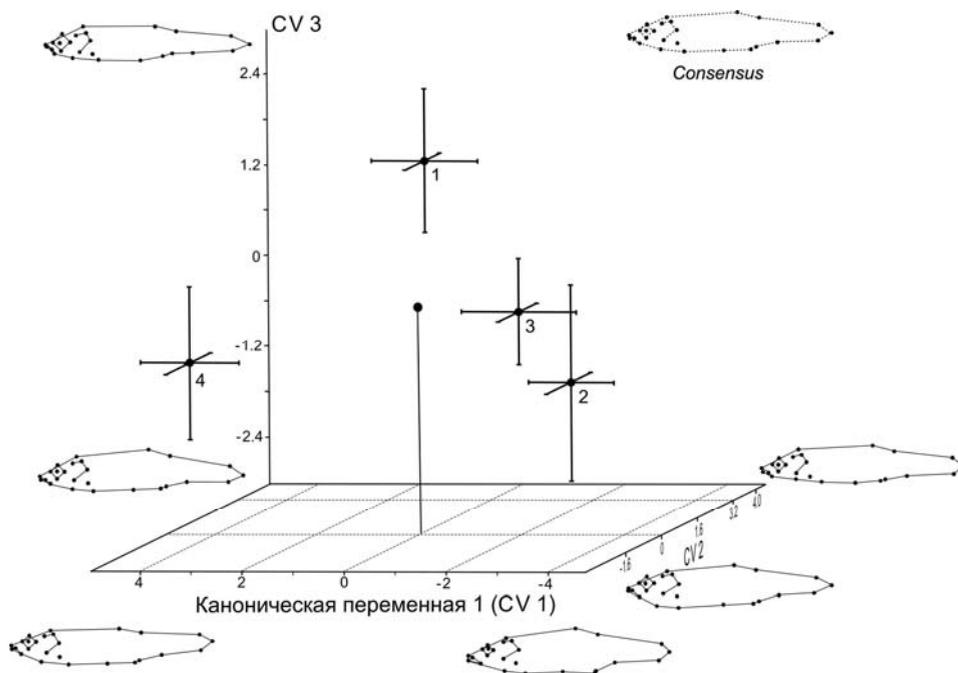


Рис. 4. Результаты ординации выборок обыкновенных гольянов из притоков (р. Ломовка – 1, р. Мусорка – 2 и р. Сарга – 3) и из р. Сылта (4) вдоль трех первых канонических переменных (CV1 – CV3). Приведены центроиды и среднеквадратичные отклонения для каждой выборки из водоемов. Показана усредненная конфигурация расположения меток и консенсусное изображение формы (Consensus), а также крайние (экстремумные) конфигурации боковой проекции тела гольянов, вычисленные для CV1 – CV3

С использованием вычисленной матрицы обобщенных расстояний Махаланобиса (D^2) был выполнен кластерный анализ четырех сравниваемых выборок голья-

нов (рис. 5). В результате выделили группу, которая состоит из рыб, выловленных в притоках. Внутри группы несколько обособлена выборка голянов из р. Мусорка от рыб из рек Ломовка и Сарга. От группы рыб из притоков резко уклонена по форме тела выборка голянов из главной реки (уровень поддержки при бутстреп-тестировании 100%), что отражает большой размах и высокий уровень межгрупповых морфологических различий между рыбами из р. Сылва и рыбами из рек Ломовка, Мусорка и Сарга.

Таблица 2

Оценка корректности идентификации объектов при сравнении формы тела обыкновенных голянов из р. Сылва и ее притоков

Выборки из рек	р. Ломовка	р. Мусорка	р. Сарга	р. Сылва	Корректность идентификации, %
Результаты классификации объектов по группам					
р. Ломовка	61	0	1	0	98.4
р. Мусорка	3	53	0	0	94.6
р. Сарга	0	0	64	0	100.0
р. Сылва	1	0	0	59	98.3
Итого	65	53	65	59	97.9

Морфологические различия между популяциями голянов из малых притоков и из крупного водотока главной реки, скорее всего, связаны с экологическими и биотопическими особенностями разных по размеру водотоков. При этом, несмотря на географическую близость и гидрологическую связь водотоков, проявлению различий и своеобразия формы тела способствует относительная изолированность популяций голянов каждой реки друг от друга. Возникшие в XVIII в. искусственные водные системы с медленно текущей водой и водоподпорными сооружениями, вероятно, могут рассматриваться как существенные барьеры для этого вида рыб, предпочитающего лотические условия обитания. На малых реках Среднего Урала вследствие интенсивного процесса восстановления ареала речного бобра, начавшегося в середине XX в. и сопровождавшегося заселением никогда ранее им не занимаемых антропогенных местообитаний (Большаков и др., 2006), сформировались многочисленные естественные водоподпорные сооружения. Искусственными пре-

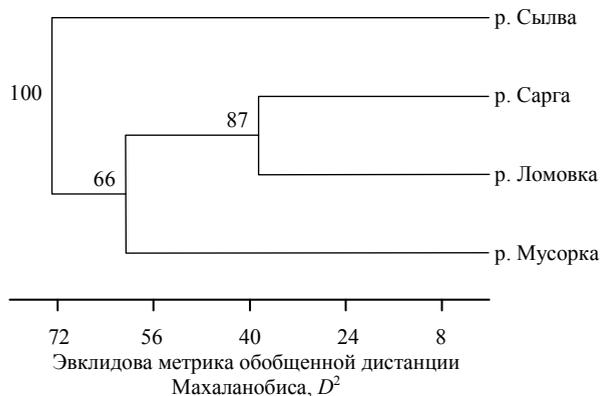


Рис. 5. Результаты кластерного анализа (UPGMA) матрицы обобщенных расстояний Махаланобиса (D^2) между выборками обыкновенных голянов из р. Сылва и ее притоков (указаны проценты бутстреп-поддержки)

ми, вероятно, могут рассматриваться как существенные барьеры для этого вида рыб, предпочитающего лотические условия обитания. На малых реках Среднего Урала вследствие интенсивного процесса восстановления ареала речного бобра, начавшегося в середине XX в. и сопровождавшегося заселением никогда ранее им не занимаемых антропогенных местообитаний (Большаков и др., 2006), сформировались многочисленные естественные водоподпорные сооружения. Искусственными пре-

ИЗМЕНЧИВОСТЬ ФОРМЫ ТЕЛА ОБЫКНОВЕННЫХ ГОЛЬЯНОВ

пятствиями являются Сылвинский и Нижне-Сылвинский пруды, которые изолируют популяции гольянов из рек Мусорка и Сарга, отгораживают их от популяций из р. Сылва и р. Ломовка, обитающих ниже прудов. Места обитания гольянов на р. Сылва и р. Ломовка разделены естественными преградами – каскадом небольших прудов, образованных на участках постоянного поселения бобров на р. Ломовка.

Следующий этап исследования связан с оценкой внутригруппового разнообразия формы тела в популяциях гольянов из главной реки и ее притоков. Расчет значений этого показателя (D) для выборки гольянов показал возрастание разнообразия формы тела в популяциях рыб, населяющих притоки – реки Ломовка, Мусорка и Сарга (табл. 3). Минимальные значения разнообразия формы тела установлены в популяции р. Сылва. Однофакторный многомерный дисперсионный анализ прокрустовых координат формы тела гольянов с использованием процедуры бутстрепа и учетом фактора локализации популяций в водотоках с двумя градациями – рыбы из главной реки и рыбы из притоков – выявил значимые различия по данному фактору ($F = 51.30$; d.f. 1 = 48; d.f. 2 = 11520; $p < 0.01$). Для оценки паттерна дистанций между ближайшими соседними ординатами в каждой группе гольянов мы использовали полигоны изменчивости сравниваемых четырех выборок в плоскости CV1 и CV2, на которые приходится большая часть дисперсии формы тела – 91.89%. Минимальный уровень морфологического разнообразия (MNND) также выявлен в выборке из р. Сылва (см. табл. 3). Величины MNND во всех выборках из притоков оказались более высокими, при этом наблюдался значимый эффект свёрхрассеивания ординат ($R > 1$). У гольянов в выборке из р. Сылва рассеивание ординат носило случайный характер ($R = 1$). Увеличение значений полученных оценок разнообразия (D и MNND) при анализе изменчивости формы объектов можно трактовать как возрастание внутригруппового морфологического разнообразия, т.е. веера онтогенетических траекторий (Васильев и др., 2013; Hammer, 2009).

Таблица 3

Оценка внутригруппового разнообразия формы тела обыкновенных гольянов из водотоков речной системы р. Сылва (I), вычисленная по стандартизированным конфигурациям меток, и оценка модели рассеивания ординат в полигонах изменчивости формы тела рыб вдоль CV1 и CV2 для четырех выборок на основе метода средних дистанций между ближайшими соседними ординатами (MNND) (II)

Выборки из рек	I		II			
	Внутригрупповое разнообразие D (по М. Футу), 10^{-3}	Средняя дистанция MNND	Ожидаемая дистанция ExpNND	R	Z	Уровень значимости (p)
р. Ломовка	0.9892±0.0459	0.4412	0.3412	1.29	2.66	0.0078
р. Мусорка	1.1778±0.1141	0.4140	0.3259	1.27	2.45	0.0143
р. Сарга	1.2570±0.0665	0.4978	0.3410	1.46	4.18	< 0.0001
р. Сылва	0.7929±0.0459	0.3588	0.3285	1.09	0.83	0.4053

От размеров рек может зависеть таксономическое разнообразие лотических сообществ рыб. В крупном водотоке р. Сылва с гольянами синтопно обитают и конкурируют более 20 видов рыб, включая взрослых особей и молодь реофилов,

эврибионтов и лимнофилов, присутствуют рыбы-ихтиофаги. В маловидовых сообществах малых водотоков рек Ломовка, Мусорка и Сарга обычны реофилы, другие группы рыб чаще встречаются в приустьевой части рек. Значение индекса таксономического разнообразия, вычисленного по Шеннону, для сообщества рыб главной реки в 1.5 – 2.0 раза больше значений этого индекса для ихтиоценозов малых притоков. Заметим, что в многовидовом сообществе крупного водотока в условиях конкуренции и под прессом хищников у голянов обнаружено низкое внутригрупповое морфоразнообразие. В популяциях голянов из малых водотоков выявлено высокое разнообразие фенотипов, которые при небольшом таксономическом разнообразии и низком уровне межвидовой конкурентной напряженности в сообществе, практически в отсутствие рыб-ихтиофагов, благополучно сохраняются в популяции. Полученные результаты во многом согласуются с уже известными тенденциями изменения морфологического разнообразия видов в сообществах с разным видовым богатством (Чернов, 2008). Можно предположить, что в регуляции онтогенетических перестроек популяций обыкновенных голянов важную роль играет ихтиоценоз, разнообразие которого во многом определяется размерами водотоков.

В то же время высокие значения оценки эффекта сверхрассеивания ординат для полигонов изменчивости выборок могут косвенно свидетельствовать о недостаточной регуляции развития рыб в локальных условиях обитания (Васильев и др., 2016), когда основной путь развития, характерный для нормальных исходных условий, оказывается неэффективным. Такие оценки установлены для голянов из р. Ломовка ($R = 1.29$), р. Мусорка (1.27) и р. Сарга (1.46). Однако биотопы верхнего участка речной системы р. Сылва не подвержены техногенной нагрузке. На реках Сылва и Сарга заводы были закрыты более ста лет назад, сохранились только небольшие населенные пункты и хозяйственная деятельность (покосы, лесопилки). Антропогенное воздействие на реках Ломовка и Мусорка минимально. Поэтому, техногенная причина дестабилизации развития в популяциях голянов из притоков маловероятна.

В отличие от эврибионтных видов рыб обыкновенные голяны предпочитают проточную воду как в крупной, так и малой реке, стараясь избегать зарастающих и заболоченных участков биотопов. Обыкновенные голяны чувствительны к изменению гидрологического режима реки (Ручин и др., 2016). Поэтому среди потенциальных причин нарушений развития рыб выделяются особенности гидрологического режима в реках Ломовка, Мусорка и Сарга. Голяны обитают в малых водотоках и, вероятно, приспособлены к определенным колебаниям водного режима. Однако искусственное и естественное зарегулирование малых водотоков модифицировало условия обитания голянов на верхних и средних участках речной системы р. Сылва. Ранее голяны в случае критических колебаний водного режима в малом притоке могли сместиться в главный крупный водоток. При наличии водоподпорных сооружений и буферных водоемов с малопроточной водой реофильные виды, такие как голяны, оказываются изолированными в малых притоках. Голянам приходится приспосабливаться к измененным условиям среды. К ним можно отнести резкий спад воды после весеннего половодья, летне-осенние дождевые

ИЗМЕНЧИВОСТЬ ФОРМЫ ТЕЛА ОБЫКНОВЕННЫХ ГОЛЬЯНОВ

паводки, особенно выраженные на малых притоках, нежели на главной реке, а также периодические естественные трансформации водотоков вследствие средообразующей деятельности бобров в местах их поселения на небольших притоках. Эти причины быстро модифицируют гидрологические и экологические условия небольшого водотока с его участками нерестилищ и нагула молоди. Не исключено, что нестабильность гидрологического режима (колебания уровня воды, скорости течения, температуры и др.) создает стрессирующую среду для гольянов из малых притоков, влияющую на перестройку онтогенеза в их популяциях.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На основе методов геометрической морфометрии по переменным, характеризующим изменчивость формы тела, выявлена существенная дифференциация популяций обыкновенных гольянов, изолированных искусственными и естественными водоподпорными сооружениями и продолжительно обитающих в единой речной системе р. Сылва. Более 56% дисперсии межгрупповых различий формы тела связано с обитанием гольянов в крупном водотоке главной реки (р. Сылва) и ее малых притоках (реки Ломовка, Мусорка и Сарга). Популяция гольянов из р. Сылва в морфологическом отношении отличается от всех других изученных популяций. Высокий уровень индивидуальных морфологических различий особей разных популяций свидетельствует о том, что в разных средовых условиях рек происходит направленное изменение траекторий развития рыб. У гольянов из крупного водотока с многовидовым ихтиологическим сообществом установлен низкий уровень внутригруппового разнообразия формы тела. В популяциях из малых водотоков с низким видовым разнообразием наблюдается повышенное внутригрупповое морфологическое разнообразие и значимый эффект сверхрассеивания ординат в пределах полигонов изменчивости выборок. Это косвенно указывает на изменение онтогенеза особей в притоках, связанное с формированием широкого спектра онтогенетических траекторий и свидетельствующее о высокой фенотипической пластичности вида. Не исключено, что формирование морфологического разнообразия гольянов связано с таксономическим разнообразием сообществ и экологическими потребностями разных видов, входящих вместе с гольянами в ихтиоценоз, а также с динамичной сменой гидрологического режима реки, особенно выраженной в малых водотоках.

Автор благодарен старшему научному сотруднику Уральского филиала ФГБНУ «Госрыбцентр» А. В. Лугаськову, разрешившему использовать в настоящей работе ранее неопубликованные данные по контрольным уловам на р. Сылва в период 1989 – 1995 гг.

Работа выполнена в рамках государственного задания Института экологии растений и животных УрО РАН (AAAA-A19-119031890087-7), а также частично поддержана Комплексной программой фундаментальных исследований УрО РАН (проект № 18-4-4-28).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Андреев Р. С., Юрьев А. Л., Вокин А. И., Самусёнок И. В. Биология речного голяна в водоемах верхнего течения реки Лены // Изв. Иркут. гос. ун-та. Сер. Биология. Экология. 2010. Т. 3, № 1. С. 42 – 48.
- Большаков В. Н., Бердюгин К. И., Кузнецова И. А. Млекопитающие Среднего Урала. Справочник-определитель. Екатеринбург : Сократ, 2006. 224 с.
- Буторина Т. Е., Резник И. В. Биологическая характеристика голяна *Phoxinus phoxinus* L. рек Чульман и Унгра (Южная Якутия) // Сиб. экол. журн. 2015. Т. 22, № 1. С. 70 – 79.
- Васильев А. Г. Эпигенетические основы фенетики: на пути к популяционной мерономии. Екатеринбург : Академкнига, 2005. 640 с.
- Васильев А. Г., Большаков В. Н., Васильева И. А., Синева Н. В. Последствия интродукции ондатры в Западной Сибири : морфофункциональный аспект // Рос. журн. биол. инвазий. 2016. № 4. С. 2 – 13.
- Васильев А. Г., Васильева И. А., Городилова Ю. В., Чибиряк М. В. Сопряженная техногенная морфологическая изменчивость двух симпатрических видов грызунов в зоне влияния Восточно-Уральского радиоактивного следа // Вопр. радиационной безопасности. 2013. Спец. вып. С. 4 – 13.
- Васильева Е. Д. Природа России : жизнь животных. Рыбы. М. : АСТ, 1999. 640 с.
- Госькова О. А. Линейный рост речного голяна в разных точках ареала // Изучение экологии водных организмов Восточного Урала / под ред. Л. А. Добринской. Свердловск : УрО РАН, 1992. С. 109 – 115.
- Дэвис Д. С. Статистический анализ данных в геологии : в 2 кн. М. : Недра, 1990. Кн. 2. 427 с.
- Мина М. В. Микроэволюция рыб. М. : Наука, 1986. 207 с.
- Правдин И. Ф. Руководство по изучению рыб. М. : Пищевая пром-сть, 1966. 376 с.
- Ручин А. Б., Артаев О. Н., Клевакин А. А., Морева О. А., Осипов В. В., Лёвин Б. А., Ильин В. Ю., Михеев В. А., Ермаков А. С., Янкин А. В., Варгот Е. В., Алюшин И. В. Рыбное население бассейна реки Суры : видовое разнообразие, популяции, распределение, охрана. Саранск : Изд-во Морд. ун-та, 2016. 272 с.
- Уоддингтон К. Х. Морфогенез и генетика. М. : Мир, 1964. 267 с.
- Чернов Ю. И. Экология и биогеография. Избранные работы. М. : Т-во науч. изд. КМК, 2008. 580 с.
- Шишкин М. А. Индивидуальное развитие и эволюционная теория // Эволюция и биоценотические кризисы. М. : Наука, 1987. С. 76 – 124.
- Footе M. Contributions of individual taxa to overall morphological disparity // Paleobiology. 1993. Vol. 19. P. 403 – 419.
- Hammer Ø. New methods for the statistical analysis of point alignments // Computers and Geosciences. 2009. Vol. 35. P. 659 – 666.
- Hammer Ø., Harper D. A. T., Ryan P. D. PAST : Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis // Palaeontologia Electronica. 2001. Vol. 4, № 1. 9 p.
- Rohlf F. J. TpsDig2, digitize landmarks and outlines, version 2.17 (program). Department of Ecology and Evolution, State University of New York at Stony Brook, 2013 a. Available at: <http://life.bio.sunysb.edu/morph/> (accessed 5 November 2016).
- Rohlf F. J. TpsUtil, file utility program, version 1.60 (program). Department of Ecology and Evolution, State University of New York at Stony Brook, 2013 b. Available at: <http://life.bio.sunysb.edu/morph/> (accessed 12 February 2017).
- Sheets H. D. Manovaboard (program). Buffalo, Canisius College, 2006. Available at: <http://www3.canisius.edu/~sheets/morphsoft.html> (accessed 11 August 2006).

ИЗМЕНЧИВОСТЬ ФОРМЫ ТЕЛА ОБЫКНОВЕННЫХ ГОЛЬЯНОВ

Sheets H. D. Disparity Box. DisparityBox7 (program). Buffalo, NY, Canisius College, 2010 *a*. Available at: <http://www3.canisius.edu/~sheets/imp7.htm> (accessed 12 February 2017).

Sheets H. D. Standardize. Standard7 (program). Buffalo, NY, Canisius College, 2010 *b*. Available at: <http://www3.canisius.edu/~sheets/imp7.htm> (accessed 12 February 2017).

Sheets H. D. Coordinate Generator. CoordGen7a (program). Buffalo, NY, Department of Physics, Canisius College, 2011. Available at: <http://www3.canisius.edu/~sheets/imp7.htm> (accessed 12 February 2017).

Sheets H. D., Zelditch M. L. Studying ontogenetic trajectories using resampling methods and landmark data // *Hystrix*. 2013. Vol. 24, № 1. P. 67 – 73.

Zelditch M. L., Mezey J., Sheets H. D., Lundrigan B. L., Theodore G. J. Developmental regulation of skull morphology II : Ontogenetic dynamics of covariance // *Evolution and Development*. 2006. Vol. 8, № 1. P. 46 – 60.

Zelditch M. L., Swiderski D. L., Sheets D. H., Fink W. L. Geometric morphometrics for biologists : a primer. San Diego : Academic Press, 2004. 443 p.

В. Ю. Баранов

**Body Shape Variability of the Minnow
Phoxinus phoxinus (Linnaeus, 1758) (Cyprinidae, Actinopterygii)
in Large and Small Watercourses of the Sylva River Basin (the Middle Urals)**

Vadim Yu. Baranov, <https://orcid.org/0000-0003-4125-6937>; vadimb4@yandex.ru

*Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences
202 8th March St., Yekaterinburg 620144, Russia*

Received 21 March 2018, revised 15 November 2018, accepted 19 November 2018

Baranov V. Yu. Body Shape Variability of the Minnow *Phoxinus phoxinus* (Linnaeus, 1758) (Cyprinidae, Actinopterygii) in Large and Small Watercourses of the Sylva River Basin (the Middle Urals). *Povolzhskiy Journal of Ecology*, 2019, no. 2, pp. 143 – 158 (in Russian). DOI: <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2019-2-143-158>

This article is an open access article distributed under the terms and conditions of the Creative Commons Attribution 4.0 License.

The body shape variability of minnow populations in different-size watercourses in the Sylva River basin (the Middle Urals) was investigated by geometric morphometrics. 26 homologous landmarks were used to describe the body shape variability of fish. Four geographically adjacent minnow populations isolated by artificial and natural dams were studied. More than 56% of the variance of inter-group morphological differences in minnows is due to the minnow inhabiting the large watercourse of the main stem (the Sylva River) and its small tributaries (the Lomovka River, the Musorka River, and the Sarga River). The main-stem minnows are distinguished by relatively large eye size, low body, and small short jaws. The tributary minnows are characterized, on the contrary, by relatively high body, small eyes, and long jaws. Along with the revealed significant differentiation of the isolated minnow populations from the main stem and its tributaries, a high level of individual morphological differences was discovered, which indicates some directed change of the fish development trajectory in the population from each stream. The discrimination level of individuals reached 97.9%. A low intra-group diversity of body shape was identified for the minnow population in the large watercourse of the Sylva River with its multi-species ichthyologic diversity. The minnows from the small watercourses of the Lomovka, Musorka and Sarga rivers with their low specific diversity have an increased intra-group body shape diversity. It may indirectly indicate some ontogeny change in the individuals from the small tributaries, related to the formation of a wide range of ontogenetic trajectories and suggests a high phenotypic plasticity of the species. The role of the hydrological regime in small watercourses and the taxonomic diversity of fish communities in the formation of the minnow morphological diversity is hypothesized.

Keywords: minnow, variability, geometric morphometrics, Sylva river basin, Middle Urals.

DOI: <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2019-2-143-158>

Acknowledgments: This study was performed under the State Assignment No. AAAA-A19-119031890087-7 to the Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch, Russian Academy of Sciences, and was partially supported by the Integrated Research Program of the Ural Branch, Russian Academy of Sciences (project No. 18-4-4-28).

REFERENCES

- Andreev R. S., Iur'ev A. L., Vokin A. I., Samusenok I. V. Biology of common minnow *Phoxinus phoxinus* (Linnaeus, 1758) from waterbodies of Lena River upstreams. *Bull. of Irkutsk State University, Ser. Biology. Ecology*, 2010, vol. 3, no. 1, pp. 42–48 (in Russian).
- Bol'shakov V. N., Berdiugin K. I., Kuznetsova I. A. *Mlekopitaiushchie Srednego Urala. Spravochnik-opredelitel'* [Mammals of the Middle Urals. Handbook]. Ekaterinburg, Sokrat Publ., 2006. 224 p. (in Russian).
- Butorina T. E., Reznik I. V. Biological Characteristic of *Phoxinus phoxinus* L. in Chulman and Ungra Rivers (Southern Yakutia). *Contemporary Problems of Ecology*, 2015, vol. 8, no. 1, pp. 56–64.
- Vasil'ev A. G. *Epigeneticheskie osnovy fenetiki: na puti k populiatsionnoi meronomii* [Epigenetic basis of phenetics: towards population meronomy]. Ekaterinburg, Akademkniga Publ., 2005. 640 p. (in Russian).
- Vasil'ev A. G., Bol'shakov V. N., Vasil'eva I. A., Sineva N. V. Aftereffects of muskrat introduction in Western Siberia: Morphological and functional aspects. *Russian J. of Biological Invasions*, 2017, vol. 8, no. 1, pp. 1–9.
- Vasilyev A. G., Vasilyeva I. A., Gorodilova Yu. V., Chibiryak M. V. Anthropogenic Morphological Co-variation of Two Sympatric Rodents Species within the East-Urals Radioactive Trace. *J. of Radiation Safety Issues*, 2013, special iss., pp. 4–13 (in Russian).
- Vasil'eva E. D. *Priroda Rossii: zhizn' zhivotnykh. Ryby* [Nature of Russia: Animal Life. Fish]. Moscow, AST Publ., 1999. 640 p. (in Russian).
- Gos'kova O. A. Linear growth of minnow in the different points of species range. In: L. A. Dobrinskaia, ed. *Izuchenie ekologii vodnykh organizmov Vostochnogo Urala* [The study of aquatic organism ecology in the Eastern Urals]. Sverdlovsk, UrO RAN Publ., 1992. pp. 109–115 (in Russian).
- Davis J. C. *Statistics and Data Analysis in Geology*. Moscow, Nedra Publ., 1990, book 2. 427 p. (in Russian).
- Mina M. V. *Mikroevoliutsiia ryb* [Microevolution of Fish]. Moscow, Nauka Publ., 1986. 207 p. (in Russian).
- Pravdin I. F. *Rukovodstvo po izucheniiu ryb* [A Guide to the study of fish]. Moscow, Pishchevaia promyshlennost' Publ., 1966. 376 p. (in Russian).
- Ruchin A. B., Artaev O. N., Klevakin A. A., Moreva O. A., Osipov V. V., Levin B. A., Il'in V. Yu., Mikheev V. A., Ermakov A. S., Iankin A. V., Vargot E. V., Aliushin I. V. *Rybnoe naselenie basseina reki Sura: vidovoe raznoobrazie, populiatsii, raspredelenie, okhrana* [Fishes of Sura river Basin: Species Diversity, Population, Distribution, Conservation]. Saransk, Izdatel'stvo Mordovskogo universiteta, 2016. 272 p. (in Russian).
- Waddington C. H. *New Patterns in Genetics and Development*. Moscow, Mir Publ., 1964. 267 p. (in Russian).
- Chernov Yu. I. *Ecology and Biogeography. Selected works*. Moscow, KMK Scientific Press Ltd., 2008. 580 p. (in Russian).
- Shishkin M. A. Ontogeny and evolutionary theory. In: L. P. Tatarinov, A. P. Rasnitsyn, eds. *Evoliutsiia i biotsenoticheskie krizisy* [Evolution and Biocenotic Crises]. Moscow, Nauka Publ., 1987, pp. 76–124 (in Russian).

- Foote M. Contributions of individual taxa to overall morphological disparity. *Paleobiology*, 1993, vol. 19, pp. 403–419.
- Hammer Ø. New methods for the statistical analysis of point alignments. *Computers and Geosciences*, 2009, vol. 35, pp. 659–666.
- Hammer Ø., Harper D. A. T., Ryan P. D. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontologia Electronica*, 2001, vol. 4, no. 1. 9 p.
- Rohlf F. J. TpsDig2, digitize landmarks and outlines, version 2.17 (program). Department of Ecology and Evolution, State University of New York at Stony Brook, 2013 a. URL: <http://life.bio.sunysb.edu/morph/> (accessed 5 November 2016).
- Rohlf F. J. TpsUtil, file utility program, version 1.60 (program). Department of Ecology and Evolution, State University of New York at Stony Brook, 2013 b. URL: <http://life.bio.sunysb.edu/morph/> (accessed 12 February 2017).
- Sheets H. D. *Manovaboard* (program). Buffalo, Canisius College, 2006. Available at: <http://www3.canisius.edu/~sheets/morphsoft.html> (accessed 11 August 2006).
- Sheets H. D. *Disparity Box*. *DisparityBox7* (program). Buffalo, Canisius College, 2010 a. Available at: <http://www3.canisius.edu/~sheets/imp7.htm> (accessed 12 February 2017).
- Sheets H. D. *Standardize*. *Standard7* (program). Buffalo, Canisius College, 2010 b. Available at: <http://www3.canisius.edu/~sheets/imp7.htm> (accessed 12 February 2017).
- Sheets H. D. *Coordinate Generater*. *CoordGen7a* (program). Buffalo, Department of Physics, Canisius College, 2011. Available at: <http://www3.canisius.edu/~sheets/imp7.htm> (accessed 12 February 2017).
- Sheets H. D., Zelditch M. L. Studying ontogenetic trajectories using resampling methods and landmark data. *Hystrix*, 2013, vol. 24, no. 1, pp. 67–73.
- Zelditch M. L., Mezey J., Sheets H. D., Lundrigan B. L., Theodore G. J. Developmental regulation of skull morphology II: Ontogenetic dynamics of covariance. *Evolution and Development*, 2006, vol. 8, no. 1, pp. 46–60.
- Zelditch M. L., Swiderski D. L., Sheets D. H., Fink W. L. *Geometric morphometrics for biologists: a primer*. San Diego, Academic Press, 2004. 443 p.