

7. Новоселова Н.Н. Формирование лесных насаждений на землях, вышедших из-под сельскохозяйственного использования, в таежной зоне Пермского края. – Екатеринбург, 2007. – 22 с.
8. Соколов Н.Н. Рост и продуктивность сосновых древостоев по старым пашням // Изв. вузов. Лесн. журн. – 1978. – № 4. – С. 22–25.
9. Уткин А.И., Гульбе Т.А., Гульбе Я.И. и др. О наступлении лесной растительности на сельскохозяйственные земли в Верхнем Поволжье // Лесоведение. – 2002. – № 5. – С. 44–52.
10. Шварцман Ю.Г., Болотов Н.Н., Поликин Д.Ю. и др. Геоэкологическое состояние ландшафтов Кенозерья. – URL: <http://kenozherjelive.ru/ken-geoeco.html> (дата обращения 11.04.2015).
- sb. nauch. tr. – Ekaterinburg: Izd-vo Ural. gos. lesotehn. un-ta, 2004. – Vyp. 25. – S. 30–41.
4. Minin N.S., Seryj V.S. Hod rosta i produktivnost' nasazhdenij, formirujushhihsja na zemljah, vyshedshih iz-pod sel'skohozajstvennogo ispol'zovanija // Problemy lesovedenija i lesovodstva: mat-ly vseros. nauch. konf. – Arhangel'sk, 2010. – S. 80–83.
5. Morozov A.M., Nikolaev I.O. Osobennosti lesobrazovatel'nogo processa na pashne i senokose // Vestn. Altajskogo gos. agrar. un-ta. – 2013. – № 5. – S. 082–086.
6. Nevolin O.A., Shishkin N.A., Firsonov N.A. Opyt lesoustrojstva kolhoznyh lesov Severa. – M.: Goslesbumizdat, 1963. – 68 s.
7. Novoselova N.N. Formirovanie lesnyh nasazhdenij na zemljah, vyshedshih iz-pod sel'skohozajstvennogo ispol'zovanija, v tajozhnoj zone Permskogo kraja. – Ekaterinburg, 2007. – 22 s.
8. Sokolov N.N. Rost i produktivnost' sosnovykh drevostoev po starym pashnjam // Izv. vuzov. Lesn. zhurn. – 1978. – № 4. – S. 22–25.
9. Utkin A.I., Gul'be T.A., Gul'be Ja.I. i dr. O nastuplenii lesnoj rastitel'nosti na sel'skohozajstvennye zemli v Verhnem Povolzh'e // Lesovedenie. – 2002. – № 5. – S. 44–52.
10. Shvarcman Ju.G., Bolotov N.N., Polikin D.Ju. i dr. Geojekologicheskoe sostojanie landshaftov Kenozer'ja. – URL: <http://kenozherjelive.ru/ken-geoeco.html> (data obrashhenija 11.04.2015).

Literatura

1. Gul'be A.Ja. Process formirovanija molodnjakov drevesnyh porod na zalezhi v juzhnoj tajge (na primere Jaroslavskoj oblasti). – M., 2009. – 23 s.
2. Degteva S.V., Golovneva L.B. Osobennosti sukcessionnogo rjada lug - serool'shannik // Tr. Komi filiala AN SSSR. – 1987. – Vyp. 82. – S. 67–76.
3. Zalesov S.V., Novoselova N.N., Abramova L.P. Formirovanie nasazhdenij na zemljah, vyshedshih iz-pod sel'skohozajstvennogo ispol'zovanija, v uslovijah srednej podzony tajgi Permskogo kraja // Lesa Urala i hozjajstvo v nih: sb. nauch. tr. – Ekaterinburg: Izd-vo Ural. gos. lesotehn. un-ta, 2004. – Vyp. 25. – S. 30–41.

УДК 575.21 : 597.55–154.5(470.54)

В.Ю. Баранов

ИЗМЕНЕНИЯ ФОРМЫ ТЕЛА САМЦОВ И САМОК РЕЧНОГО ОКУНЯ И ПЛОТВЫ В СИМПАТРИЧЕСКИХ ПОПУЛЯЦИЯХ ВЕРХНЕ-ВЫЙСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА НА ОТДЕЛЬНЫХ ЗВЕНЬЯХ СЕЗОННОГО ЦИКЛА

V.Yu. Baranov

CHANGES IN BODY SHAPE OF MALE AND FEMALE PERCH AND ROACH IN SYMPATRIC POPULATIONS OF THE VERKHNE-VYISKY RESERVOIR AT VARIOUS PHASES OF THE SEASONAL CYCLE

Баранов В.Ю. – канд. биол. наук, науч. сотр. лаб. эволюционной экологии Института экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург. E-mail: vadimb4@yandex.ru

Baranov V.Yu. – Cand. Biol. Sci., Staff Scientist, Laboratory of Evolutionary Ecology, Institute of Plant and Animals Ecology UB RAS, Yekaterinburg. E-mail: vadimb4@yandex.ru

На основе многомерных методов геометрической морфометрии по 21 гомологичной метке проведено исследование изменений формы тела самцов и самок речных окуней *Percafluviatilis* (Linnaeus, 1758) и плотвы *Rutilus rutilus* (Linnaeus, 1758) в совместно обитающих популяциях Верхне-Выйского водохранилища (Средний Урал) во время размножения и нагула. С возрастом и ростом рыб у обоих видов выявлены сходные закономерные изменения формы тела и его структур. Изменчивость формы тела речных окуней и плотвы, обусловленная варьированием размеров гонад на разных звеньях сезонного цикла рыб (размножение и нагул), меньше изменчивости, обусловленной полом, в 1,2 раза, возрастом и ростом рыб – в 4,0 раза. Выявленная разная морфогенетическая реакция самцов и самок речных окуней и плотвы из симпатрических популяций в одних и тех же экологических условиях водоема, скорее всего, связана с видовыми особенностями биологии и экологии данных рыб. Размах половых различий формы тела и его структур больше выражен у речных окуней, нежели у плотвы. Скоординированное однонаправленное сезонное изменение формы тела речных окуней и плотвы обоих полов сопровождается усилением на время размножения морфологических различий между самцами и самками рыб. Трансформирование формы тела от нагульных к нерестовым состояниям особей у речных окуней увеличивается, а в случае плотвы формирует отличия формы тела самцов от самок. Во время нагула различия между особями разных полов меньше и наблюдаются только у речных окуней.

Ключевые слова: изменчивость, речной окунь, плотва, форма тела, геометрическая морфометрия, сезонный цикл.

*On the basis of multivariate methods of geometric morphometrics in 21 homologous landmarks the author studied changes in the body shape of males and females of the perch *Percafluviatilis* (Linnaeus, 1758) and roach *Rutilus rutilus* (Linnaeus, 1758) populations coexisting together in the Verkhne-Vyisky reservoir (the Middle Urals) during breeding and feeding. It was found out that with age and growth the perch and roach had common regulari-*

ties in the changes of the body shape and its individual structures. Periodic changes in the body shape of the perch and roach associated with changes in the gonad size at the various phases of the seasonal cycle (breeding and feeding) were 1.2 times less than variability caused by sex and 4.0 times less than variability caused by age and growth. The different morphogenetic reactions were observed in males and females of the perch and roach from sympatric populations living in the same ecological conditions of the Verkhne-Vyisky reservoir most likely connected with specific biological and ecological peculiarities of the fishes belonging to different taxonomic orders. It was found out that the range of sex differences in body shape was larger in the perch than in the roach. The coordinated unidirectional seasonal changes in the body shape in both sexes of the perch and roach was accompanied by increased morphological differences between males and females. The transformation of the body shape between the feeding and spawning periods increased sex differences in the body shape in the perch; while in the roach it created sex differences in the body shape. During the feeding period the differences between individuals of different sexes were smaller and were observed only in the perch.

Keywords: variability, perch, roach, body shape, geometric morphometrics, seasonal cycle.

Введение. С процессом развития рыбы связаны сезонные циклические изменения в образе жизни, физиологии и строении [1, 2]. Сезонные циклы большинства взрослых половозрелых рыб включают ряд звеньев, которые сопровождаются этологическими, физиологическими и нередко морфологическими изменениями [3]. Поэтому важными и актуальными являются задачи анализа закономерностей сезонных циклических изменений рыб, изучения видовой специфики морфогенетической реакции самцов и самок на сходные климатические, биотические изменения среды на разных звеньях сезонного цикла и оценки вклада их изменчивости в общее морфологическое разнообразие вида. Интерес представляет морфологический анализ изменений по одному набору гомологичных признаков в симпатрических популяциях рыб разных видов при размножении, когда репродуктивные функции рыб максимизированы. Применение мето-

дов геометрической морфометрии для оценки морфогенетических изменений у самцов и самок на отдельных звеньях сезонного цикла дает возможность приблизиться к решению этой проблемы.

Цель исследования: проведение исследования методами геометрической морфометрии изменений формы тела самцов и самок речных окуней и плотвы в совместно обитающих популяциях Верхне-Выйского водохранилища во время размножения и откорма (нагула).

Материал и методы исследования. Выборки рыб взяты синхронно из Верхне-Выйского водохранилища (Средний Урал), построенного в 1965 г. на горном незагрязненном участке р. Выя. Водоем не подвержен значимым антропогенным нагрузкам. Основную часть населения рыб составляют аборигенные виды – плотва и речной окунь. Отловы проводили в начале мая во время нереста и в конце июля во время нагула рыб набором ставных жаберных сетей. Рыбу аккуратно извлекали из сетей, чтобы не деформировать внешние структуры и не допустить вытекания половых продуктов у нерестящихся рыб. Из весенних выборок исключены отнерестившиеся рыбы и рыбы, сбросившие большое количество молок или икры во время процедур отлова. Возраст рыб определяли по чешуе, длину тела измеряли до конца чешуйного покрова. Оценивали стадию зрелости гонад [2] и накопление внутривисцерального жира [4].

При оцифровке использовали свежий материал. Изучено 126 экз. изображений профилей рыб, полученных с помощью фотокамеры Canon EOS 450D. Фотографии латеральных проекций тела рыб анализировали методами геометрической морфометрии [5]. Для описания изменчивости формы тела рыб использовали 21 метку, расставленную в узлах гомологичных элементов структуры тела рыб в латеральной проекции. При многомерном сравнении выборок для выявления характера изменчивости формы тела использовали анализ относительных деформаций (relative warps – RW). По значениям RW проводили межгрупповое сравнение методом канонического анализа. Связь RW с параметрами выборок оценили с использованием ранговой корреляции Спирмена (r). При множественных сравнениях

использовали однофакторный дисперсионный анализ и его непараметрический аналог – тест Краскела-Уоллиса. Для оценки однородности выборочных дисперсий применяли тест Левене. Вычисления выполнены с помощью пакетов прикладных программ TPS и PAST, которые доступны на Интернет-сайте Университета Stony Brook (Нью-Йорк, США) [6], а также Statistica v. 5.5.

Объекты, методы и результаты исследования. Первоначально по набору переменных формы, вычисленных на основе 21 гомологичной метки, оценили влияние линейных размеров и возраста рыб на изменчивость формы тела. По объединенной выборке, включающей оба вида, вычислили 36 относительных деформаций (RW). Среди них выявлены четыре относительные деформации – RW 2 ($r = -0,42$), RW 12 ($-0,21$), RW 14 ($-0,22$) и RW 22 ($0,23$), обнаруживающие значимую связь с линейными размерами рыб, и две относительные деформации – RW 2 ($-0,38$) и RW 14 ($-0,20$), которые оказались связаны с возрастом рыб. Эти переменные формы описывают общие закономерности трансформаций формы тела рыб от младших возрастов к старшим возрастам обоих видов. На основании коэффициента Джоллиффа по кумулятивному вкладу в разнообразие формы тела установлены только первые 9 переменных форм, которые могут рассматриваться как информационно значимые и интерпретируемые. Всего описано 98,77 % общей дисперсии. Основная часть общей дисперсии – 93,75 % приходится на RW 1, вдоль которой речной окунь и плотва, как и ожидалось, хорошо дифференцируются по форме тела. На размерно-возрастную изменчивость рыб в объединенной выборке речных окуней и плотвы приходится 2,61 % общей дисперсии. Можно полагать, что трансформации латеральной конфигурации тела рыб вдоль RW 2, значения которой проявляют значимую и устойчивую корреляционную связь с линейными размерами и возрастом рыб ($p < 0,001$), характеризующуюся наиболее высокими значениями коэффициентов корреляции Спирмена, отражают основные общие и сходные для двух видов закономерности изменений рыб с возрастом и ростом.

При межгрупповом сравнении выборок рыб канонический анализ значений RW четырех

групп, включающих рыб обоих полов и видов, проведен по независимым от видовой принадлежности особей и от размерно-возрастных характеристик выборкам компонентам, описывающим 2,41 % дисперсии формы. Весенние и летние выборки популяций речных окуней и плотвы в данном сравнении были объединены. Установлены значимые межгрупповые различия между выборками рыб ($\Lambda = 0,271$; $F = 1,56$; $d.f.1 = 96$; $d.f.2 = 271,3$; $p = 0,003$) (рис. 1). На первую и вторую канонические переменные (canonical variable – CV) приходится 99,92 % дисперсии. Вдоль CV 1, объясняющей 60,98 % общей дисперсии, проявляются различия между самцами и самками речных окуней. Промежуточное положение занимают выборки плотвы. Вдоль CV 2, которая описывает 38,94 % межгрупповых различий, морфологически различаются самцы и самки плотвы. Особи речных окуней занимают промежуточное положение. В пространстве, образованном CV 1 и CV 2, наблюдается эффект взаимодействия факторов «вид» и «пол». Самцы и самки разных видов, в одном и том же водоеме проявляют разную по направлению морфогенетическую реакцию. Размах изменчивости между полами в популяции речного окуня выражен в 1,6 раз больше, чем различие самцов и самок в популяции плотвы.

На формирование популяционной структуры таких видов, как речной окунь и плотва, значительное влияние оказали отступления и наступления ледников, и так как расселение этих видов происходило равномерно, не исключено, что сходны микрофилогенезы речного окуня и плотвы [7]. Аборигенные популяции речных окуней и плотвы Верхне-Выйского водохранилища совместно сосуществовали продолжительное время в относительном экологическом благополучии – сначала в реке, потом в водохранилище. При смене гидрологического режима оба вида хорошо адаптировались и в настоящее время составляют основную часть его рыбного населения. Поэтому различия в наблюдаемой специфике реакций самцов и самок речных окуней и плотвы в отсутствие сильного техногенного воздействия на популяции рыб в водоеме, по-видимому, трудно объяснить разным происхождением данных популяций или разной реакцией на гидрологическое изменение среды. Можно предположить, что выявленная различная морфогенетическая реакция особей речных окуней и плотвы разных полов в одних и тех же экологических условиях водоема связана с видовыми особенностями рыб.

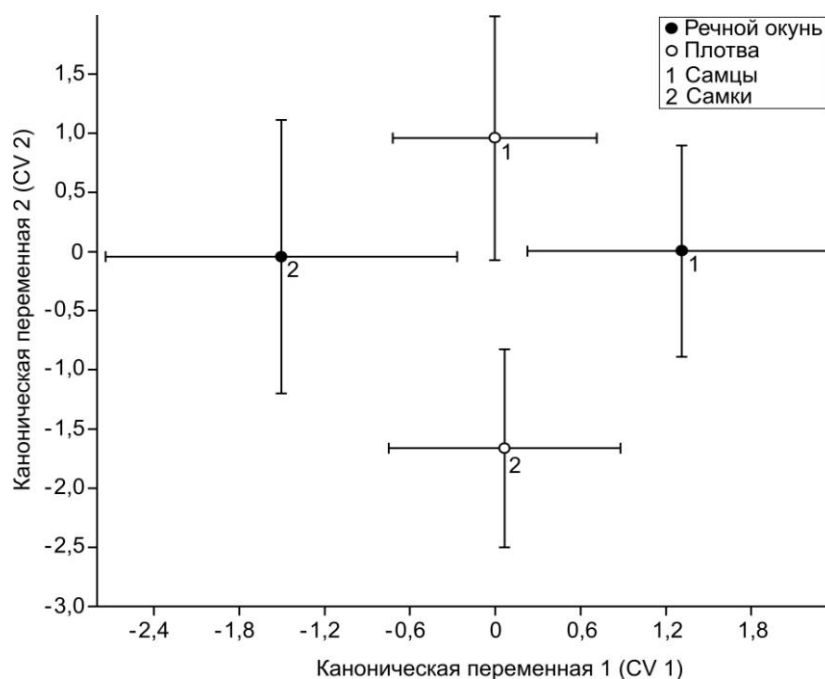


Рис. 1. Результаты ординации выборок самцов и самок речных окуней и плотвы вдоль CV 1 и CV 2 (приведены центриды и среднеквадратичные отклонения для каждой выборки)

Отдельно проанализированы компоненты изменчивости формы тела (RW) с учетом пола и стадий зрелости половых желез (рис. 2). Выборки самцов и самок обоих видов подразделены на две группы, соответствующие весенним и летним срокам проведения отлова (нерестовые и нагульные группы соответственно). Выявлены значимые коэффициенты корреляции Спирмена между значениями RW 3 и полом рыб ($r = -0,50$; $p < 0,001$). Вдоль RW 4 установлена связь ($r = -0,36$; $p < 0,001$) со статусом зрелости половых продуктов в гонадах рыб, обуславливающим варьирование их размеров и, вероятно, различия формы тела между весенними нерестовыми и летними нагульными группами рыб обоих видов. RW 3 и RW 4 объясняют 1,42 % общей дисперсии: на RW 3 приходится 0,77 % дисперсии, на RW 4 – 0,65 %.

Тест Левене не опроверг для сравниваемых выборок гипотезы о равенстве дисперсий значений RW 3, что позволило использовать для множественного сравнения не только тест Краскела-Уоллиса, но и однофакторный дисперсионный анализ. Межгрупповые различия между выборками самцов и самок речных окуней и плотвы, за исключением особей последней из нагульной группы, по значениям RW 3 оказались в обоих случаях значимыми ($H = 38,3$; $d.f. = 7$; $N = 126$; $p < 0,001$ и $F = 7,10$; $d.f.1 = 7$; $d.f.2 = 118$; $p < 0,001$). Различия между самцами и самками обоих видов более четко проявились у рыб из нерестовых групп, после икрометания во время нагула различия между рыбами разных полов меньше и сохраняются только у речных окуней (рис. 2). Тесты Дункана и Ньюмана-Кеулса подтвердили отсутствие различий между дисперсиями значений RW 3 самцов и самок плотвы из нагульной группы рыб. Половой диморфизм формы тела плотвы обусловлен, главным образом, преобразованием конфигурации тела самцов во время нереста, в посленерестовый период самцы плотвы имеют сходную с самками форму тела. Боковые проекции тела у самцов характеризуются удлинненным хвостовым стеблем, низким дорзо-вентральным профилем, наибольшая высота которого смещена в сторону рыла, относительно небольшой заглазничной областью, расположенным ближе к голове грудным плавником. У самок эти пропорции изменены почти на противоположные. В

целом размах половых различий формы тела больше выражен у речных окуней, чем у плотвы. Во втором случае для множественного сравнения использовали только тест Краскела-Уоллиса, так как сравниваемые дисперсии значений RW 4 отличаются ($p < 0,001$). Межгрупповые различия между выборками самцов и самок из нерестовых и нагульных групп речных окуней и плотвы по значениям RW 4 оказались значимыми ($H = 26,94$; $d.f. = 7$; $N = 126$; $p < 0,001$). У обоих полов речных окуней и плотвы на время, в течение которого созревают половые продукты, установлено скоординированное однонаправленное изменение формы тела, которое сопровождается усилением морфологических различий самцов и самок. В нерестовых группах размер брюшной области рыб при росте объема половых желез увеличивается, в том числе в ширину рыбы. Поэтому при фотосъемке на изображении двухмерного бокового профиля расстояние между метками может специфически измениться: профиль тела нерестовых рыб уменьшается в дорзо-вентральном направлении.

Причины изменения размеров и формы брюшной полости рыб могут быть связаны с питанием рыб, накоплением внутривисцеральных жиров, заражением внутривисцеральными паразитами, стадией зрелости половых гонад. В нашем случае у питающихся особей не отмечено полного наполнения пищеварительного тракта пищевыми остатками, которое сопровождалось бы сильным растяжением его стенок и увеличением размеров. Особи, инфицированные внутривисцеральными паразитами, из исследования исключены. Запасы внутривисцерального жира весной у половозрелых рыб на внутренних органах практически не выявлены, а летом во второй половине июля отмечены в виде небольших тяжей и бляшек вдоль кишечника рыб, реже – в виде широкой полоски жира (уровень накопления оценивался 1-2 баллами). Поэтому в качестве основной причины варьирования формы брюшного отдела тела рыб между нерестовыми и нагульными группами можно рассматривать изменения размеров половых желез в зависимости от стадии их зрелости на различных звеньях сезонного цикла. В первую декаду мая зрелость половых гонад рыб соответствовала 4-й и 5-й стадиям, при которых характерно максимальное увеличение объемов желез. В

нагульных группах гонады были минимальных объемов и соответствовали 2-й стадии зрелости. Не исключено, однако, что фактор изменения размеров гонад рыб не только сам по себе, но и в сочетании с другими факторами, меняю-

щимися под воздействием разного гормонального фона во время нагула и размножения рыб, может быть причиной сезонных изменений формы тела речных окуней и плотвы.

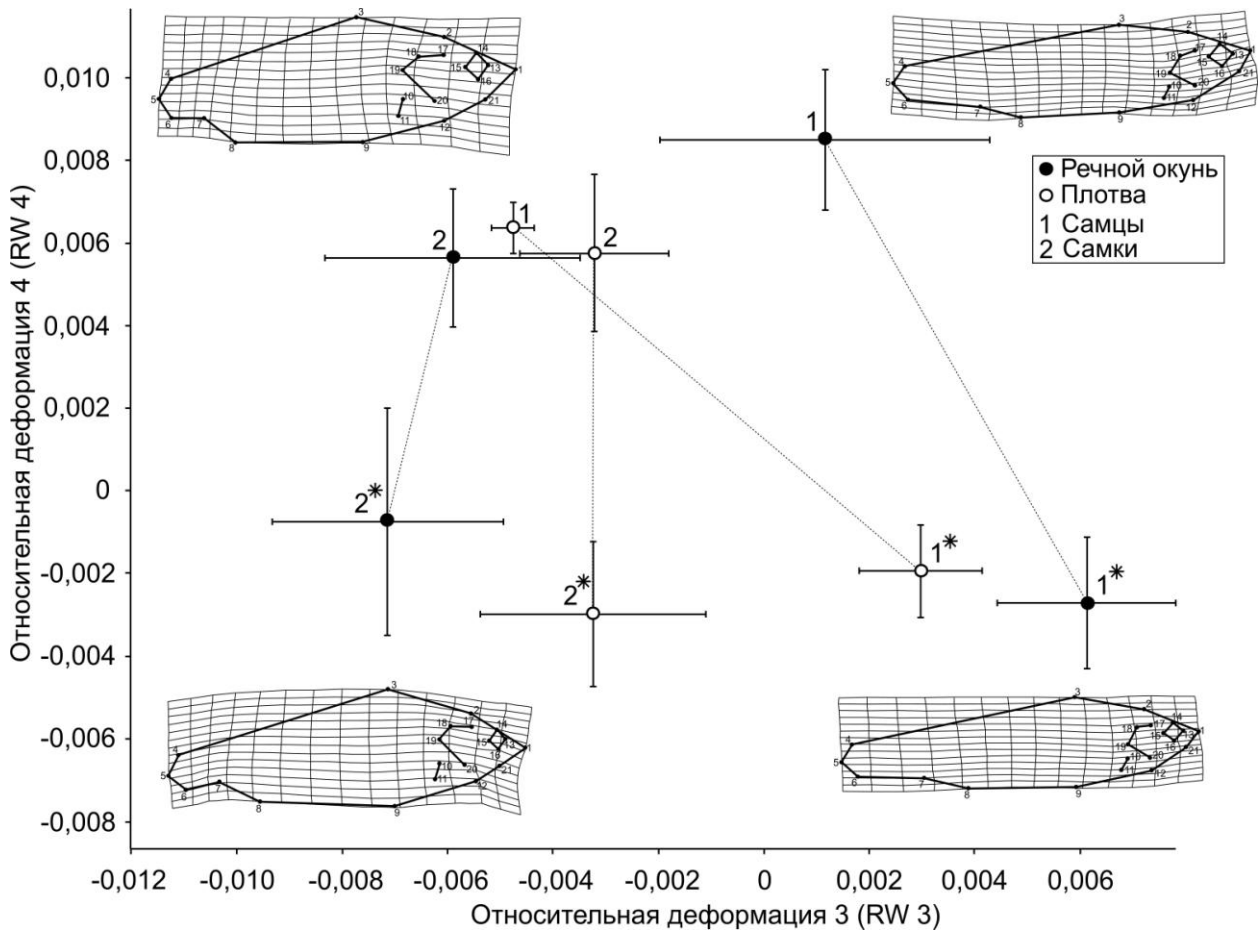


Рис. 2. Расположение выборок нерестящихся и нагульных самцов и самок речных окуней и плотвы в пространстве RW 3 и RW 4 (указаны центры и стандартные ошибки; цифрой со звездочкой обозначены нерестовые группы)

Выводы. Существование в жизненном цикле речных окуней и плотвы Верхне-Выйского водохранилища чередующихся звеньев сезонного цикла, в частности размножения и нагула, вносят дополнительный вклад в разнообразие формы тела данных видов рыб. Изменение формы тела речных окуней и плотвы на разных звеньях сезонного цикла в 4,0 раза меньше изменчивости формы, связанной с ростом и возрастом рыб, и в 1,2 раза меньше размаха изменчивости, обусловленного принадлежностью особей к разным полам. Циклическое функционирование половых желез половозрелых рыб сопровождается изменением размеров гонад, в

том числе размеров и формы брюшного отдела рыб, что приводит к периодическому варьированию формы тела речных окуней и плотвы в целом. Величина дисперсии изменчивости, связанной с разным полом и сезонными изменениями рыб, может составлять более 50 % от величины дисперсии изменчивости формы тела, обусловленной размерно-возрастным преобразованием рыб. Поэтому при межпопуляционных сравнениях речных окуней и плотвы на основе анализа формы тела необходимо учитывать не только пол рыб, но и вклад в разнообразие формы состояний половых желез на

отдельных этапах жизненного и сезонных циклов.

В одних и тех же экологических условиях водохранилища выявлена разная морфогенетическая реакция самцов и самок речных окуней и плотвы, которая, скорее всего, обусловлена видовыми особенностями биологии и экологии данных рыб. Размах половых различий формы тела больше выражен у речных окуней, нежели у плотвы. Наиболее четко различия между самцами и самками обоих видов проявились между рыбами из нерестовых групп, во время нагула различия между рыбами разных полов меньше и наблюдаются только у речных окуней. Обнаружено скоординированное однонаправленное сезонное изменение формы тела речных окуней и плотвы обоих полов на время созревания половых желез, которое сопровождается усилением морфологических различий между самцами и самками рыб.

Литература

1. Васнецов В.В. Этапы развития костистых рыб // Очерки по общим вопросам ихтиологии. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1953. – С. 207–217.
2. Кошелёв Б.В. Экология размножения рыб. – М.: Наука, 1984. – 307 с.
3. Никольский Г.В. Экология рыб. – М.: Высш. шк., 1974. – 367 с.
4. Прозоровская М.Л. К методике определения жирности воблы по количеству жира на кишечнике // Докл. Всесоюз. НИИ морского рыбн. хоз. и океанографии. – 1952. – Вып. 1. – С. 186–193.
5. Павлинов И.Я., Микешина Н.Г. Принципы и методы геометрической морфометрии // Журн. общ. биологии. – 2002. – Т. 63, № 6. – С. 473–493.
6. Morphometrics at SUNY (State University of New York at Stony Brook) Stony Brook. – URL: <http://life.bio.sunysb.edu/morph/index.html>.
7. Касьянов А.Н. Популяционная структура и некоторые вопросы микрофилогенеза плотвы (*Rutilus rutilus* L.) // Микроэволюция пресноводных организмов. – Рыбинск, 1990. – С. 64–86.

Literatura

1. Vasnecov V.V. Jetapy razvitija kostistyh ryb // Oчерки po obshhim voprosam ihtologii. – М.; Л.: Izd-vo AN SSSR, 1953. – S. 207–217.
2. Koshelev B.V. Jekologija razmnozhenija ryb. – М.: Nauka, 1984. – 307 s.
3. Nikol'skij G.V. Jekologija ryb. – М.: Vyssh. shk., 1974. – 367 s.
4. Prozorovskaja M.L. K metodike opredelenija zhirnosti vobly po kolichestvu zhira na kishechnike // Dokl. Vsesojuz. NII morskogo rybн. hoz. i okeanografii. – 1952. – Vyp. 1. – S. 186–193.
5. Pavlinov I.Ja., Mikeshina N.G. Principy i metody geometricheskoj morfometrii // Zhurn. obshh. biologii. – 2002. – Т. 63, № 6. – S. 473–493.
6. Morphometrics at SUNY (State University of New York at Stony Brook) Stony Brook. – URL: <http://life.bio.sunysb.edu/morph/index.html>.
7. Kas'janov A.N. Populjacionnaja struktura i nekotorye voprosy mikrofilogeneza plotvy (*Rutilus rutilus* L.) // Mikroevoljucija presnovodnyh organizmov. – Rybinsk, 1990. – S. 64–86.