

Изменчивость размеров и формы костей речного окуня *Perca fluviatilis* Linnaeus, 1758 в водоемах-хранилищах жидких радиоактивных отходов

В. Ю. БАРАНОВ

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

Статья поступила 17.03.2023

После доработки 07.04.2023

Принята к печати 10.04.2023

АННОТАЦИЯ

Методами геометрической морфометрии изучена изменчивость размеров и формы трех костей речного окуня из смежных водоемов верховьев р. Теча (Южный Урал) – хранилищ жидких радиоактивных отходов Теченского каскада, подверженных более 50 лет техногенному загрязнению, и контрольного оз. Иртяш. Установлено, что кости окуня в смежных популяциях различаются по форме и характеризуются сходными темпами роста. Половая изменчивость формы костей оказалась в среднем в 5,4 раза меньше межпопуляционных различий. Показано, что с возрастом рост лобной кости замедляется, предкрышечной кости – не меняется, а клейтрума – увеличивается. В популяции окуня из Теченского каскада установлен половой диморфизм размеров костей у старшевозрастных рыб и выявлено снижение уровня половых различий формы лобной и предкрышечной кости. Полученные данные характеризуют высокую степень фенотипической пластичности речного окуня и адаптивную перестройку его морфогенеза к локальной среде техногенных водохранилищ.

Ключевые слова: речной окунь, изменчивость, скелет, геометрическая морфометрия, радиоактивное и химическое загрязнение, Южный Урал.

ВВЕДЕНИЕ

Речной окунь успешно освоил разнотипные водные биотопы с широкими градиентами среды, в том числе антропогенной природы [Покровский, 1951; Биология речного окуня, 1993; Hjelm et al., 2000]. Антропогенная деятельность приводит к нарушению сбалансированности исторически сложившихся условий, вынуждая виды перестраивать морфогенез в соответствии с новыми требованиями среды. Фенотипическая пластичность вида – один из

факторов, определяющих течение селективных процессов адаптивной перестройки индивидуального развития [Васильев и др., 2018]. Поэтому изучение морфологической изменчивости окуня в антропогенно модифицированных средах является актуальной задачей экологических исследований, решение которой поможет понять экологические механизмы эволюции и адаптации рыб в техногенных условиях водоемов.

Обширное применение в морфологии рыб приобрел анализ формы тела и его структур, в том числе остеологических, основанный на методах геометрической морфометрии [Rohlf, Slice, 1990; Zelditch et al., 2004; Klingenberg, 2011]. Остеологический материал часто используется в практике ихтиологических исследований для решения задач филогении и систематики, популяционной биологии и экологии рыб [Яковлев и др., 1988; Глубоковский, 1995; Васильева, 1997]. Изучение изменчивости элементов скелета помогает понять механизмы варьирования размеров и формы тела рыб [Cao et al., 2021]. Изменчивость формы может быть интерпретирована морфогенетическими причинами [Sheets, Zelditch, 2013; Васильев и др., 2018].

Цель исследования – изучить изменчивость размеров и формы лобной (*os frontale*), предкрышечной (*os preoperculum*) костей черепа и кости плечевого пояса конечностей – клейтрума (*os cleithrum*) – речного окуня в популяции, населяющей водоемы-хранилища жидких радиоактивных отходов Теченского каскада, и контрольной группе из смежного природного водоема. Особое внимание уделено изучению закономерностей половой изменчивости окуня, что имеет существенное значение при оценке адаптивного значения полового диморфизма, выявлении механизмов изменчивости и формирования биологического разнообразия [Васильева, 1997]. Поскольку окунь является объектом аквакультуры [Pimakhin et al., 2015], то сведения об изменчивости окуня являются ценной практической информацией для выращивания

и искусственного воспроизводства этого вида [Sirakov et al., 2012].

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Остеологические коллекции речного окуня представлены синхронно отобранными выборками из популяций, населяющих водоемы верхнего течения р. Теча Челябинской обл. – оз. Иртяш (контрольный водоем) и Теченский каскад водохранилищ – ТКВ (импактные водоемы) (рис. 1, б). Популяции окуня обитают в водоемах единой гидрологической системы и близки по происхождению [Васильев и др., 2007]. Озеро Иртяш (55°48'56" с. ш. 60°44'31" в. д.) – источник питьевого водоснабжения г. Озерска, принадлежит к системе Каслинско-Кыштымских проточных пресных озер. В нескольких километрах ниже по течению р. Теча расположены водоемы ТКВ (55°43'23" с. ш. 60°55'46" в. д.), подверженные радиоактивному и химическому загрязнению [Смагин, 2007]. Водоемы ТКВ (В-4, В-10, В-11) созданы в период с начала 1950-х по середину 1960-х годов. В них хранится около 330 кКи бета-излучающих радионуклидов. Основная часть активности депонирована в донных отложениях водоемов. В воде водохранилищ отмечено повышение содержания органических веществ, сульфатов, превышение допустимых концентраций тяжелых металлов, установленных для рыбохозяйственных водоемов [Пряхин и др., 2011]. Краткая характеристика водоемов и качества воды приведены в табл. 1. Озеро и водохранилища являются высококормными водоемами. В озе-

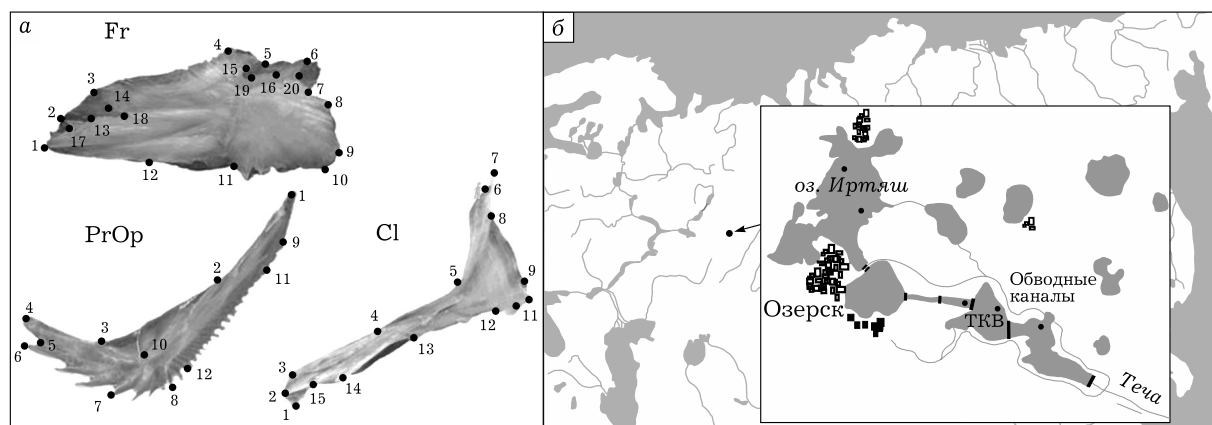


Рис. 1. Расположение меток на лобной (Fr), предкрышечной (PrOp) костях и клейтруме (Cl) речного окуня (а). Карта-схема расположения оз. Иртяш и ТКВ с указанием мест проведения отловов (б)

ре отмечено 13 видов рыб, из них 9 – аборигенных и 4 – вселенца. В ТКВ обитают семь местных видов рыб. По каждой выборке собраны данные о длине (SL), возрасте и поле особей, полученные на основе общепринятых в ихтиологии методов. Выборки представлены неполовозрелыми и половозрелыми рыбами. В работе использовали объединенную выборку из ТКВ. Всего изучено 85 особей (в выборке из озера – 45 экз., из ТКВ – 40 экз.). Состав выборки из оз. Иртыш: 14 экз. самцов, 31 экз. самок; особи 3+ лет (1 экз.), 4+ (10 экз.), 5+ (21 экз.), 6+ (10 экз.) и 7+ (3 экз.). Состав выборки из ТКВ: 15 экз. самцов, 25 экз. самок; особи 3+ лет (1 экз.), 4+ (13 экз.), 5+ (14 экз.), 6+ (10 экз.) и 7+ (2 экз.).

Изучены три кости окуня. Лобная кость участвует в образовании крыши осевого черепа. Предкрышечная кость входит в состав жаберной крышки висцерального отдела черепа рыбы. Клейтрум является основным опорным элементом в плечевом поясе костистых рыб. Изображения верхнего (лобная кость) и бокового (предкрышечная кость, клейтрум) профиля костей получены с помощью сканера Epson Perfection V200 Photo. Для описания формы лобной кости использовали 20 меток, предкрышечной кости – 12 меток, и клейтрума – 15 меток, расставленных в гомологичных точках на изображениях проекций костей (рис. 1, а). Изменчивость формы костей анализировали методами геометрической морфометрии [Rohlf, Slice, 1990; Zelditch et al., 2004; Klingenberg, 2011]. Изменчивость размеров костей оценивали по величине центроидного размера (ЦР), представляющего собой квадратный корень из суммы квадратов расстояний от центра изображения до каждой из меток. Для того чтобы учесть аллометрические эффекты и нивелировать изменчивость формы костей, связанную с разной скоростью роста рыб в популяциях, на основе регрессионной модели при вычисленном среднем значении натурального логарифма ЦР получены стандартизированные конфигурации меток формы. Процедуру суперимпозиции выполнили методом генерализованного прокрустового анализа, основанного на использовании метода наименьших квадратов. В работе применяли непараметрический тест Краскела – Уоллиса, ранговую корреляцию Спирмена, тест Мантеля, анализ главных компонент, дис-

Т а б л и ц а 1
Характеристика водоемов и качества воды

Параметр	оз. Иртыш	ТКВ
Площадь, км ²	61,8	64,1
Средняя глубина, м	8,7	4,2
Максимальная глубина, м	18,6	12,3
Объем, млн м ³	537,7	316,4
pH	8,2	8,8
Минерализация, мг/л	210	928
⁹⁰ Sr (вода), Бк/л	0,03	3533,3
¹³⁷ Cs (вода), Бк/л	0,19	118,3

криминантный, канонический и кластерный анализ. Метрику дистанций при проведении кластерного анализа выбирали на основе наибольшего значения коэффициента кофенетической корреляции, отражающего меру связи финальной матрицы с исходной матрицей. Использованы пакеты прикладных программ TPS [Rohlf, 2013a, b], IMP [Zelditch et al., 2004], PAST 4.05 [Hammer et al., 2001] и MorphoJ 1.07a [Klingenberg, 2011].

РЕЗУЛЬТАТЫ

Для каждой кости были рассчитаны относительные ЦР – доли от суммы квадратов ЦР всех костей особи, которые составляют “размерный остеологический профиль” индивидуума. На основании вычисленных значений коэффициентов корреляции Спирмена обнаружено, что с возрастом окуня относительные размеры лобной кости в таком профиле уменьшаются ($r_s = -0,57$; $p < 0,001$), предкрышечной кости – не меняются ($r_s = -0,11$; $p = 0,299$), а клейтрума увеличиваются ($r_s = 0,63$; $p < 0,001$). С помощью теста Краскела – Уоллиса установлены существенные межгрупповые различия по значениям относительных ЦР лобной кости и клейтрума между младшевозрастными (3+ и 4+ лет), средневозрастными (5+ и 6+) и старшевозрастными (7+) группами рыб (табл. 2).

В трех возрастных классах 4+, 5+ и 6+ лет, преобладающих в выборках окуня, оценили половой диморфизм размеров окуня (рис. 2, а). Самки 5+ и 6+ лет из выборки ТКВ были существенно больше по длине

Сравнение значения относительных центроидных размеров (ЦР) лобной (Fr), предкрышечной (PrOp) костей и клейтрума (Cl) в разновозрастных группах речного окуня из оз. Иртяш и ТКВ

Возрастная группа, статистический показатель	Относительные ЦР костей, %					
	оз. Иртяш			ТКВ		
	Fr	PrOp	Cl	Fr	PrOp	Cl
3+ и 4+ лет	30,41	21,30	48,29	30,22	20,97	48,81
5+ и 6+ лет	28,84	20,78	50,39	27,83	21,01	51,16
7+ лет	25,73	21,08	53,20	25,12	20,96	53,92
Тест Краскела – Уоллиса (H), d. f. = 2	11,15	3,25	12,60	14,42	0,16	12,59
Уровень значимости, p	0,004	0,197	0,002	0,001	0,922	0,002

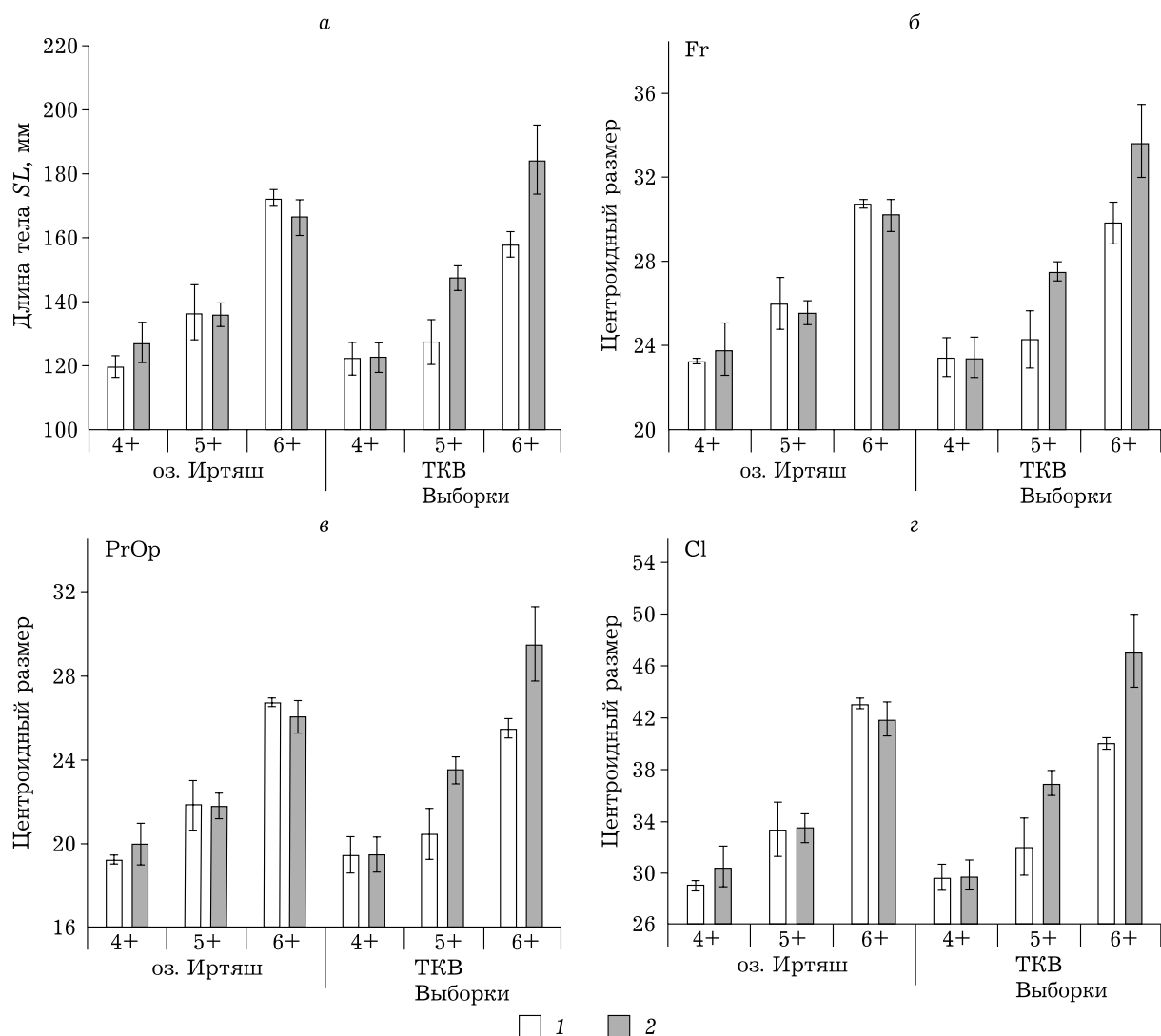


Рис. 2. Сравнение длины тела и центроидных размеров лобной (Fr), предкрышечной (PrOp) костей и клейтрума (Cl) с учетом стандартных ошибок в выборках одновозрастных самцов (1) и самок (2) речного окуня 4+, 5+ и 6+ лет

тела одновозрастных самцов ($N = 48,71$; d. f. = 11; $p < 0,001$). В одновозрастных выборках из оз. Иртяш и выборке особей 4+ лет из ТКВ половой диморфизм размеров окуня не обнаружен. Выявлена сильная положительная корреляция между значениями длины тела и значениями ЦР фронтальной ($r_s = 0,97$; $p < 0,001$), предкрышечной ($r_s = 0,98$; $p < 0,001$) костей и клейтрума ($r_s = 0,98$; $p < 0,001$). По аналогии в возрастных классах окуня 4+, 5+ и 6+ лет провели сравнение значений ЦР, вычисленных отдельно для каждой кости (рис. 2, б–г). В возрастных группах 5+ и 6+ лет из популяции ТКВ обнаружены значимые различия ЦР лобных ($N = 49,18$; d. f. = 11; $p < 0,001$), предкрышечных ($N = 46,57$; d. f. = 11; $p < 0,001$) костей и клейтрума ($N = 47,97$; d. f. = 11; $p < 0,001$) между одновозрастными самцами и самками. Кости самок, в отличие от костей самцов, характеризуются высокими значениями ЦР. В выборках 4+ лет значимых различий между значениями ЦР самцов и самок из ТКВ не обнаружено. Кости самок и самцов в трех возрастных классах из озера имели сходные значения ЦР, различия между которыми были недостоверны. При парном сравнении значений ЦР одновозрастных рыб разных полов из смежных водоемов обнаружено отличие самок 6+ лет из ТКВ от рыб из оз. Иртяш ($p < 0,05$). В остальных возрастных классах межгрупповые различия самцов и самок из соседних локаций по этому показателю не значимы. Сопоставление одновозрастных объединенных по полу рыб из оз. Иртяш и ТКВ по величине ЦР костей не выявило значимых различий ($p > 0,05$).

На основании анализа регрессии между логарифмированными значениями ЦР, косвенно характеризующих общие размеры костей, и прокрустовыми координатами, описывающими изменения их формы, установлен небольшой процент объясненной регрессионной зависимости (3,18–3,46 %), которая оказалась статистически значимой ($p < 0,001$). Эффекты, вызванные аллометрическим ростом, были нивелированы с помощью процедуры стандартизации координат меток в программе Standard7 из пакета IMP.

Многомерную ординацию стандартизированных прокрустовых координат, построенную для каждой кости, провели методом главных компонент (ГК). Корреляция с полом

обнаружена для главных компонент формы лобной кости ГК5 ($r_s = 0,28$; $p < 0,011$), предкрышечной кости ГК5 ($r_s = -0,28$; $p < 0,010$) и клейтрума ГК4 ($r_s = -0,36$; $p < 0,001$), на которые приходится от 6,30 до 8,24 % общей дисперсии. Самцы и самки окуня существенно различаются по форме лобной ($N = 6,28$; d. f. = 1; $p < 0,05$), предкрышечной ($N = 6,22$; d. f. = 1; $p < 0,05$) костей и клейтрума ($N = 9,84$; d. f. = 1; $p < 0,01$). Различия формы костей визуализированы с помощью контурных конфигураций, которые были совмещены с трансформационной решеткой и стрелками, указывающими направления изменений относительно консенсуса (рис. 3). Проекция костей самцов вытянутые и узкие, у самок – сжатые и широкие. Лобные кости самцов характеризуются удлинненным каудальным краем, узкими отверстиями каналов. Кости самок, напротив, обладают коротким каудальным краем и широкими отверстиями каналов. Угол между верхним и нижним концом предкрышечной кости и клейтрума у самок более острый, чем у самцов. Верхний конец предкрышечной кости самцов заострен, у самок нижний конец и центральная область расширены. Клейтрум самцов почти прямой с коротким верхним концом, у самок он Г-образный с массивной центральной областью. С фактором локализации популяций в ТКВ и оз. Иртяш связаны главные компоненты формы лобной кости: ГК1 ($r_s = -0,55$; $p < 0,001$) и ГК3 ($r_s = -0,37$; $p < 0,001$), описывающие в сумме 46,47 % дисперсии, а также ГК1 формы предкрышечной кости ($r_s = -0,63$; $p < 0,001$), характеризующей 35,58 % дисперсии, и ГК1 формы клейтрума ($r_s = 0,20$; $p < 0,05$), определяющей 36,64 % дисперсии. Вдоль этих компонент установлены значимые различия между выборками окуня из озера и водохранилищ по форме лобной ($N = 23,65$; d. f. = 1; $p < 0,001$ и $N = 13,41$; d. f. = 1; $p < 0,001$), предкрышечной ($N = 34,54$; d. f. = 1; $p < 0,001$) костей и клейтрума ($N = 5,59$; d. f. = 1; $p < 0,05$).

Наибольшие различия формы костей проявились между выборками из оз. Иртяш и ТКВ, причем для лобной кости по нескольким направлениям ГК. Поэтому мы провели дискриминантный анализ стандартизированных прокрустовых координат между остеологическими выборками окуня, населяющего два этих водоема. Результаты дискриминантного анализа

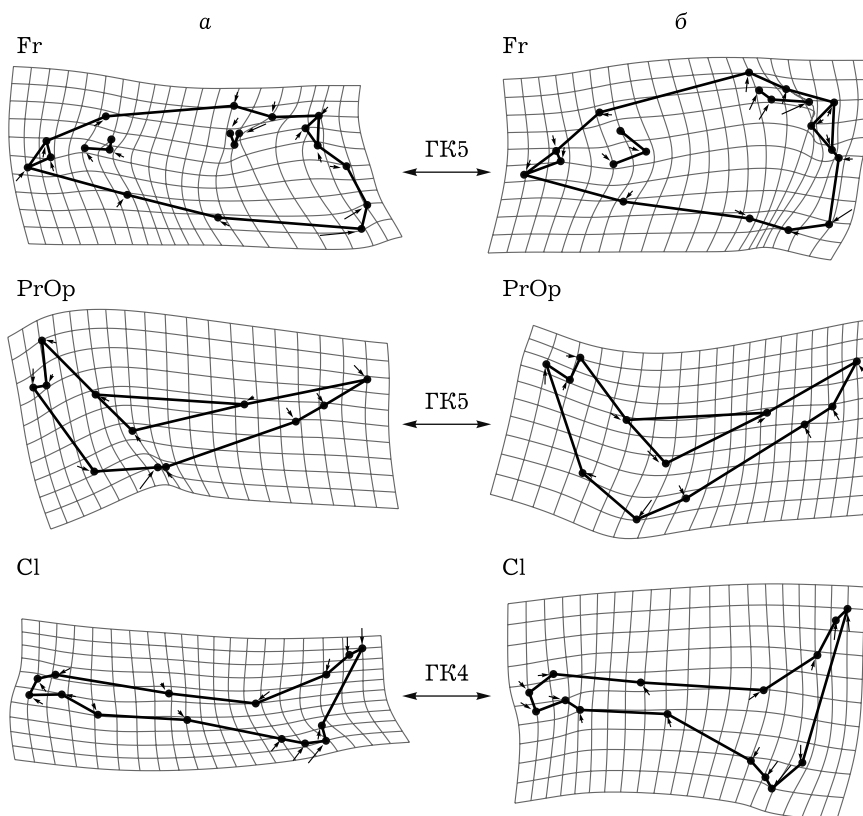


Рис. 3. Сравнение крайних (экстремумных) пар вычисленных конфигураций проекции лобной (Fr), предкрышечной (PrOp) костей и клейтрума (Cl) речного окуня для главных компонент, связанных с полом рыб (а – самцы; б – самки)

представлены на рис. 4. Форма лобных костей из смежных водоемов значительно различается ($D^2 = 4,41$; $T^2 = 380,22$; $p < 0,001$), что позволяет с высокой точностью (97,47 %) диагностировать кости особей каждой группы. Результаты проверочного кроссвалидационного теста выявили высокую степень дискриминации (87,34 %). Сходная картина дискриминации выборки обнаружена по форме предкрышечной кости ($D^2 = 2,48$; $T^2 = 120,72$; $p < 0,001$) и клейтрума ($D^2 = 2,80$; $T^2 = 153,90$; $p < 0,001$). Корректность определения групповой принадлежности по конфигурации предкрышечной кости составила 87,34 %, после проверочного тестирования результатов исходной классификации – 78,48 %. Точность диагностирования по форме клейтрума достигла 89,87 %, уровень корректности идентификации после тестирования составил 77,22 %. В итоге дискриминации от 87 до 97 % особей безошибочно классифицируются по форме костей как принадлежащие своим локациям. Окунь из ТКВ отличается удлинненным фронтальным краем лобной кости, небольшими отверстия-

ми каналов в ее центральной области, укороченным нижним краем предкрышечной кости, широким крючкообразным нижним и сглаженным центральным краем клейтрума. Рыбы из оз. Иртяш характеризуются противоположными пропорциями формы обследованных костей.

В целях выявления устойчивых изменений формы костей, в наибольшей степени дифференцирующих сравниваемые группы самцов и самок, по стандартизированным прокрустовым координатам меток был выполнен канонический анализ. Во всех сравнениях, проводимых по каждой кости отдельно, канонический анализ выявил статистически значимые межгрупповые различия вдоль всех канонических переменных (КП) ($p < 0,001$) (табл. 3–5). С фактором размещения популяций окуня во всех сравнениях значимо коррелируют значения первой КП, установленные для лобной ($r_s = 0,86$; $p < 0,001$), предкрышечной ($r_s = -0,79$; $p < 0,001$) костей и клейтрума ($r_s = 0,81$; $p < 0,001$). По величине и знакам центроидов сравниваемых выборок вдоль КП1 можно заключить, что форма костей

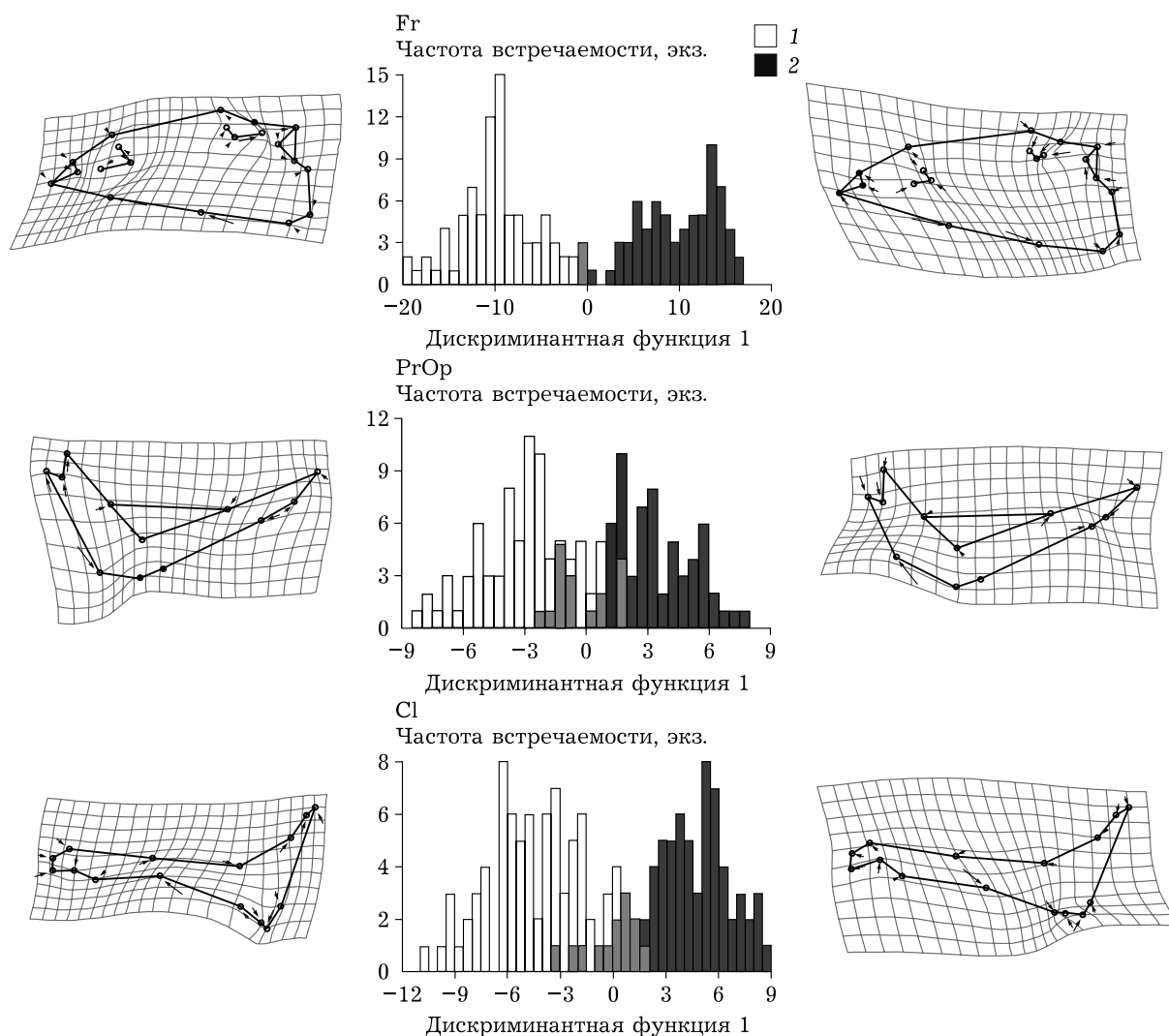


Рис. 4. Результаты дискриминантного анализа стандартизованных прокрустовых координат, характеризующих форму лобной (Fr), предкрышечной (PrOp) костей и клейтрума (Cl) речного окуня в оз. Иртяш (1) и ТКВ (2). Контурные деформации формы костей соответствуют минимальному и максимальным значениям дискриминантной функции

окуня из оз. Иртяш отличается от формы костей из ТКВ. Наибольшие значения дисперсий межгрупповых различий определены для лобных и предкрышечных костей, наименьшее значение – для костей клейтрума. С полом рыб коррелируют значения КП2 в сравнениях формы лобной ($r_s = -0,47$; $p < 0,001$) и предкрышечной ($r_s = -0,47$; $p < 0,001$) костей, а также значения КП3 в сравнениях формы клейтрума ($r_s = -0,51$; $p < 0,001$). Вдоль КП3, характеризующей изменчивость формы лобной и предкрышечной костей, выявлены различия между самцами окуня (см. табл. 3 и 4). Самки занимают промежуточное положение.

Для изменчивости формы клейтрума установлена аналогичная закономерность, но только вдоль КП2 (см. табл. 5). В итоге канонического анализа выборок по форме каждой кости были вычислены матрицы обобщенных расстояний Махаланобиса (D^2), по которым выполнен кластерный анализ и оценены иерархические отношения выборок в морфопространстве лобной, предкрышечной костей и клейтрума (рис. 5). В результате выделили две группы, соответствующие популяциям из оз. Иртяш и ТКВ. Выборки, соответствующие разным полам, объединились внутри своих популяций. Длина ветвей дендрограмм

Т а б л и ц а 3

**Результаты канонического анализа стандартизованных прокрустовых координат
формы лобной кости самцов и самок окуня**

Выборка, статистический показатель	Каноническая переменная (КП)		
	КП1	КП2	КП3
оз. Иртыш, самцы	-1,77	2,54	-0,46
оз. Иртыш, самки	-2,04	-0,47	0,07
ТКВ, самцы	3,24	0,52	0,52
ТКВ, самки	2,44	-0,23	-0,23
Собственные числа	4,88	0,74	0,31
Λ-критерий Уилкса	0,088	0,389	0,631
Число степеней свободы	108	70	34
Доля дисперсии, %	82,28	12,57	5,16
Уровень значимости, <i>p</i>	< 0,001	< 0,001	< 0,010

Т а б л и ц а 4

**Результаты канонического анализа стандартизованных прокрустовых координат
формы предкрышечной кости самцов и самок окуня**

Выборка, статистический показатель	Каноническая переменная (КП)		
	КП1	КП2	КП3
Оз. Иртыш, самцы	1,24	1,09	0,89
Оз. Иртыш, самки	1,04	-0,24	-0,18
ТКВ, самцы	-1,24	0,92	-0,66
ТКВ, самки	-1,29	-0,32	0,27
Собственные числа	1,41	0,28	0,17
Λ-критерий Уилкса	0,225	0,558	0,798
Число степеней свободы	60	38	18
Доля дисперсии, %	75,84	14,98	9,18
Уровень значимости, <i>p</i>	< 0,001	< 0,001	< 0,050

Т а б л и ц а 5

**Результаты канонического анализа стандартизованных прокрустовых координат формы
клейтрома самцов и самок окуня**

Выборка, статистический показатель	Каноническая переменная (КП)		
	КП1	КП2	КП3
оз. Иртыш, самцы	-0,44	1,68	1,56
оз. Иртыш, самки	-1,46	-0,22	-0,19
ТКВ, самцы	1,60	-1,51	0,93
ТКВ, самки	1,52	0,44	-0,51
Собственные числа	2,13	0,64	0,44
Λ-критерий Уилкса	0,136	0,424	0,696
Число степеней свободы	78	50	24
Доля дисперсии, %	66,37	19,98	13,65
Уровень значимости, <i>p</i>	< 0,001	< 0,001	< 0,001

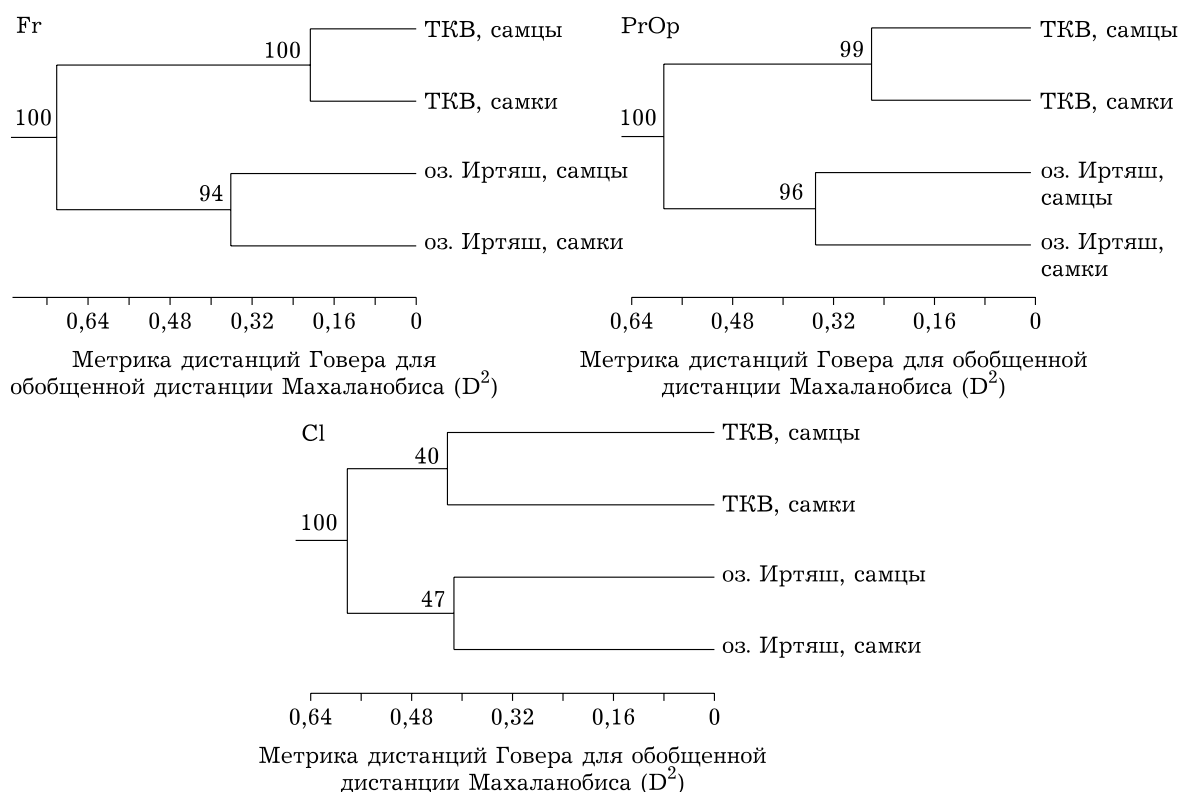


Рис. 5. Результаты кластерного анализа (UPGMA) матриц обобщенных расстояний Махаланобиса (D^2), вычисленных по переменным формы лобной (Fr), предкрышечной (PrOp) костей и клейтрума (Cl), между выборками самцов и самок речного окуня из смежных водоемов (указаны проценты бутстреп-поддержки)

лобной и предкрышечной костей для выборок самцов и самок окуня из ТКВ меньше, чем из оз. Иртяш, что отражает меньший размах морфологических различий между полами рыб из водоемов-хранилищ. Высокий уровень поддержки ветвлений при бутстреп-тестировании дендрограмм (94–100 %) указывает на высокий уровень внутривидовой дифференциации обеих костей черепа окуня. В морфопространстве клейтрума иерархические отношения половых различий окуня в оз. Иртяш сопоставимы по уровню с таковыми в ТКВ.

Корреляция матриц дистанций, вычисленных по переменным формы лобной и предкрышечной костей, оценена на основе теста Мантеля и имеет высокое значение коэффициента ($R_M = 0,99$; $p = 0,035$), тогда как корреляция этих матриц с матрицей дистанций, вычисленной по прокрустовым координатам формы клейтрума, не обнаружена. Сравнение матриц дистанций, рассчитанных по средним значениям ЦР для одновозрастных выборок самцов и самок 4+, 5+ и 6+ лет из оз. Иртяш

и ТКВ, не выявило значимой корреляции с матрицами дистанций, вычисленных по переменным формы костей ($p > 0,05$).

ОБСУЖДЕНИЕ

Уменьшение относительных размеров лобной кости и увеличение относительных размеров клейтрума с возрастом согласуются с закономерностями онтогенетических изменений формы тела рыб [Алеев, 1963], в частности с уменьшением относительных размеров головы у окуней [Васильев и др., 2007]. Судя по тому, что с возрастом снижается относительный размер лобной кости, а относительный размер предкрышечной кости в разных возрастных группах остается почти постоянным, можно предположить, что замедление относительного роста головы преимущественно связано с костями осевого, а не висцерального черепа. Такой рост костей черепа также может быть связан в онтогенезе окуня с дорсальным смещением глаз, сопровождающимся уменьшением их относительных размеров.

Тенденции варьирования размеров тела являются результатом функциональных адаптаций, связанных с изменением физиологии, среды обитания или кормового рациона [Norton et al., 1995]. Обычно самки речного окуня растут быстрее и достигают больших размеров, чем самцы [Fontaine et al., 1997]. Связанный с полом диморфный рост окуня, судя по общей длине тела и значениям ЦР костей в разных возрастных классах, установлен в ТКВ только для рыб 5+ и 6+ лет. Самки этих возрастов оказались значительно крупнее, чем самцы. Величина полового диморфизма размеров непостоянна для разных популяций и зависит от экологических параметров водоема, например, таких как прозрачность и температура воды, совокупное влияние которых на интенсивность питания окуня носит гендерно-зависимый характер [Estlander et al., 2015]. Половой диморфизм размеров, как правило, не приводит к пространственной сегрегации окуня [Prchalová et al., 2022], т. е. различные по размерам самцы и самки обитают вместе в одинаковых условиях биотопа. Очевидно, существует причина, вследствие которой старшевозрастные самки в ТКВ растут быстрее, чем самцы-сверстники. Часто диморфный рост самцов и самок окуня появляется на ранних стадиях жизни при длине тела 110 мм и коррелирует с началом вителлогенеза и сперматогенеза [Craig, 2000]. В популяции ТКВ различия в размерах между полами проявились при длине особей в среднем 146 мм (5+ лет) и 170 мм (6+ лет). В младшевозрастной группе уже половозрелого окуня 4+ лет и средней длиной тела 122 мм таких различий не обнаружено. То есть различие роста самцов и самок оказалось непосредственно не связано с половой зрелостью рыб. Можно предположить, что развитие окуня в ТКВ проходит в средовых условиях, которые могут обеспечить самкам окуня по сравнению с самцами более высокую скорость питания или раннее начало рыбоядности, вследствие чего темп роста самок увеличивается [Биология речного окуня, 1993; Pimakhin et al., 2015; Prchalová et al., 2022]. Тем не менее половой диморфизм размеров окуня, который носит адаптивный характер и потенциально может снизить конкурентную напряженность в использовании средовых ресурсов [Laporte et al., 2018], реализовался в популя-

ции ТКВ и не проявился в соседней контрольной популяции окуня. Размер самки является одним из основных демографических признаков, определяющих репродуктивный успех популяции рыб [Estlander et al., 2015]. Можно сделать предположение, что на фоне снижения плодовитости взрослых особей и увеличения частоты пороков развития у потомства окуня [Пряхин и др., 2018] генерации крупных самок 5+ и 6+ лет вносят существенный вклад в поддержание численности этого вида в популяции ТКВ, обитающей в условиях хронического радиоактивного и химического загрязнения. Способность окуня локально реагировать на изменения экологических условий, вероятно, позволяет в некоторой степени компенсировать негативное влияние среды. Данный эффект компенсации антропогенного влияния на популяцию окуня требует дальнейшего изучения.

При интерпретации выявляемых межгрупповых различий в форме костей окуня аллометрические эффекты могут объяснить лишь небольшую часть изменчивости, поскольку, даже несмотря на широкий диапазон возрастных классов обследованных образцов, установлена малая доля дисперсии (менее 5 %) формы костей, связанная с ростом рыб. Величина этой дисперсии оказалась почти в 1,7 раза меньше дисперсии формы тела, также обусловленной фактором роста окуня [Васильев и др., 2007]. Видимо, аллометрическая вариация формы тела определяется аллометрической изменчивостью структур не только скелета, но и других систем организма, а также совместной компоновкой этих структур в строении тела.

Иерархия межгрупповых различий формы в целом сходна для всех трех костей. Наибольшие межгрупповые различия установлены между выборками из разных биотопов оз. Иртяш и ТКВ, наименьший ранг агрегирования выявлен по полу особей. Можно полагать, что искусственный биотоп водоемов-хранилищ и техногенное воздействие радиационного и химического загрязнения являются определяющими причинами морфологических различий смежных популяций окуня из водоемов ТКВ и контрольного оз. Иртяш. Морфологические различия между популяциями рыб часто отражают пространственные отличия экологических

условий и адаптацию к ним [Svanback, Eklov, 2002], а также могут быть следствием различий в использовании ресурсов [Schluter, 1995]. Судя по величинам межгрупповых дисперсий, дифференциация смежных популяций окуня по форме лобных и предкрышечных костей (76–82 % дисперсии) выражена сильнее, чем по форме клейтрума (около 66 % дисперсии). Различное варьирование формы обследованных костей окуня при сочетанном влиянии факторов в конкретных условиях импактной и контрольной локаций, вполне вероятно, отражает функциональный компромисс между специализированными для разных ресурсов среды морфами [Алеев, 1963; Schluter, 1995; Hjelm et al., 2000]. Ранее нам удалось показать возможность избирательного воздействия техногенного загрязнения водоема и гидродинамического фактора на направления и масштаб изменчивости формы костей головы и плечевого пояса леща [Баранов, 2013]. В популяциях окуня установлены направления межгрупповой изменчивости формы костей головы (КПЗ, 5–9 % дисперсии) и плечевого пояса (КП2, около 20 % дисперсии), по которым максимальные различия обнаружены между самцами из соседних локаций. Поэтому можно предположить наличие в соседних популяциях окуня из оз. Иртяш и ТКВ факторов среды, селективно действующих на кости не только разных отделов скелета, но и разных по полу рыб. Повышенная минерализация исходно пресной воды в водоемах вследствие техногенного загрязнения также может оказывать влияние на морфогенез остеологических структур окуня, связанных, например, с сейсмодатированной системой головы рыбы [Kotegov, 2017].

Кости самцов и самок окуня хорошо различаются между собой по форме. Считается, что половой диморфизм элементов черепа не зависит от выраженности половых различий во внешнем облике рыб [Васильева, 1997], но, можно заметить, что ранее нами также были выявлены устойчивые различия формы тела самцов и самок в популяциях окуня на Урале [Васильев и др., 2007; Баранов, 2016]. Более стройные кости характерны для самцов, массивные кости – для самок. Вероятно, эта закономерность свойственна всем скелетным структурам окуня, поскольку сходные тенденции изменчивости формы

установлены для костей из разных отделов черепа и пояса верхних конечностей. Предположительно, причина формирования объемных костей у самок окуня связана с необходимостью функциональной компенсации опорно-двигательного аппарата рыб-хищников для их эффективного маневрирования в воде в период созревания крупных гонад. Форма костей самцов может определяться селективным выбором самок, которые оценивают самцов, способных к определенной локомоции во время нереста, или преимуществом при их взаимодействии с другими самцами на нерестилищах. Сходные причины часто указывают в качестве факторов, которые могут влиять на различия в форме тела между полами рыб [Spoljaric, Reimchen, 2008]. Между самцами и самками речного окуня были выявлены различия по некоторым морфометрическим показателям плавников [Sirakov et al., 2012], что также свидетельствует об особенностях локомоции рыб разного пола. Не исключены экологические факторы, включающие внутривидовую конкуренцию за ресурсы и использование среды обитания, которые могут оказывать дополнительное давление на различия в форме структур тела самцов и самок рыб [Shine, 1989].

Самцы и самки в водоемах ТКВ более единообразны по форме костей и морфофункционально подобны друг другу. Это может быть вызвано низкой нагрузкой на связанные с полом свойства костей, которые обеспечивают эффективную локомоцию как самцам, так и самкам [Laporte et al., 2018]. В озере повышенная дифференциация формы этих костей у разных полов свидетельствует об усиленной функциональной нагрузке на их половую специализацию. Снижение половых различий формы окуня в ТКВ можно рассматривать как адаптацию, которая развивается после колонизации местообитаний с ограниченным пространством ниши. “Экологические возможности” водоемов связаны с комбинированными эффектами конкуренции, хищничества и неоднородности среды обитания и во многом определяют фенотипическую изменчивость рыб, демонстрирующую их адаптацию к вакантным или недостаточно используемым экологическим нишам [Spoljaric, Reimchen, 2008]. Водоемы ТКВ существенно меньше озера по объему и обладают более однородным

рельефом дна, что может снизить половые различия формы костей в импактной популяции окуня. В условиях хорошей кормовой базы водохранилищ окунь формирует высокую численность [Смагин, 2007]. На пике численности и при избытке кормов, как было показано на примере строения кормодобывающих структур у грызунов, половой диморфизм может уменьшаться или не проявляться [Vasil'ev et al., 2020]. Высокая численность крупных самок окуня – потенциальных ихтиофагов, и щуки в ТКВ [Смагин, 2007] может способствовать селективному изъятию из популяции самцов окуня во время нагула, выделяющихся по особенностям локомоции, которая во время нереста обеспечивает им преимущество перед другими самцами при преследовании самки на нерестилищах. Сходный механизм обнаружен в популяциях гуппи, диморфизм полов которых увеличивался в сообществах с низкой плотностью ихтиофагов и, наоборот, уменьшался при их высокой концентрации [Hughes et al., 2013]. Не исключено, что у популяции окуня, заселившего искусственные водоемы-хранилища ТКВ, меньше доступного нишевого пространства, чем у их сородичей из соседнего озера, вследствие хронического техногенного воздействия жидких радиоактивных отходов. Повышенный уровень траты онтогенетических ресурсов на репаративные процессы окуня в ТКВ может ограничивать морфологическую модуляцию рыб обоих полов, так как лишь незначительное количество энергии доступно для морфологической пластичности рыб.

Лобные кости осевого черепа и предкрышечные кости висцерального черепа окуня характеризуются синхронной изменчивостью формы, что, видимо, связано с морфогенезом покровных костей головы. Разный уровень различий формы костей между самцами и самками в соседних популяциях оказался согласованным не для всех костей. Форма клейтрума характеризуется в смежных популяциях окуня примерно сходным уровнем различий между полами, что свидетельствует о жесткой зарегулированности морфогенеза кости плечевого пояса рыбы, обеспечивающей ведущую функциональную роль в локомоции. Закладка костных элементов клейтрума происходит одной из первых, и это связано с опорной функцией кости [Воскобойникова,

Гречанов, 2002]. В целом обнаруженные разные морфологические реакции костей окуня в ходе формирования межпопуляционных различий согласуются с представлением о плеядах признаков организмов, в неодинаковой степени коррелирующих между собой при морфологической диверсификации [Терентьев, 1959].

Судя по объединенным по полу выборкам, особенности роста трех костей окуня в оз. Иртяш и ТКВ сходны, но их форма существенно различается между смежными популяциями. В водохранилищах обнаружен половой диморфизм размеров костей у старшевозрастных рыб и для двух костей головы определено снижение степени половых различий формы. В итоге изменчивость размеров и изменчивость формы костей окуня в условиях ТКВ, видимо, слабо зависят друг от друга и отражают разные закономерности межгрупповой изменчивости.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате морфометрического исследования показано, что форма трех костей окуня из популяции ТКВ, подверженных более 50 лет хроническому радиоактивному и химическому воздействию жидких радиоактивных отходов, и популяции из смежного контрольного оз. Иртяш существенно различается. Наиболее дифференцирующими структурами выступают лобные и предкрышечные кости окуня (76–82 % дисперсии). Окуни из ТКВ отличаются маленькими отверстиями каналов и длинным фронтальным краем лобной кости, коротким нижним краем предкрышечной кости, широким крючкообразным нижним и сглаженным центральным краем клейтрума. Поскольку эти особенности формы костей позволяют дискриминировать 87–97 % особей теченской популяции, то можно предполагать, что за период существования этой группировки в водоемах-хранилищах в изолированном состоянии произошли существенные морфогенетические перестройки, которые, видимо, носят адаптивный характер. С возрастом рыб относительный размер лобной кости уменьшается, клейтрума увеличивается и предкрышечной кости сохраняется, что свидетельствует о разной скорости роста костей. В целом темп роста костей и тела оку-

ня из ТКВ близок к темпу роста окуня из соседнего оз. Иртяш. Исключение составляют старшевозрастные самки из ТКВ, у которых на поздних этапах онтогенеза рост усиливается, вследствие чего в популяции проявляется половой диморфизм размеров костей и тела рыб. Предположено, что крупные самки 5+ и 6+ лет могут повышать репродуктивный успех окуня в ТКВ, отчасти компенсируя негативное влияние хронического техногенного загрязнения на популяцию рыб. Самцы и самки хорошо различаются между собой по форме костей. Проекция костей самцов вытянутые и узкие, а самок – сжатые и широкие. Масштаб половой изменчивости формы костей в среднем в 5,4 раза меньше межпопуляционных различий рыб из смежных водоемов. Низкий уровень половых различий формы лобных и предкрышечных костей, проявившийся в формировании сходных морфотипов самцов и самок в популяции ТКВ, может указывать на ограниченность экологических возможностей водоемов-хранилищ, обусловленных сочетанием эффектов однородности среды, давления хищников, низкой конкуренции при недостатке корма, а также не следует исключать фактор хронического воздействия жидких радиоактивных отходов. Для формы клейтрума характерна сходная степень половых различий в смежных популяциях окуня, что свидетельствует о жесткой регуляции формообразования этой кости, связанной с ее высокой функциональной значимостью для локомоции обоих полов, занимающихся активным поиском корма. Тенденции изменчивости размеров и формы костей окуня в популяциях оз. Иртяш и ТКВ формируют разные закономерности межгрупповых различий и проявляются относительно независимо друг от друга.

Работа выполнена в рамках государственного задания ФГБУН Института экологии растений и животных УрО РАН (№ 122021000091-2).

ЛИТЕРАТУРА

- Алеев Ю. Г. Функциональные основы внешнего строения рыбы. М., 1963. 248 с.
- Баранов В. Ю. Изменчивость формы костей скелета интродуцированного леща в популяциях Урала // Вест. Удмуртского ун-та. Сер. Биология. Науки о земле. 2013. Вып. 2. С. 62–71.
- Баранов В. Ю. Изменения формы тела самцов и самок речного окуня и плотвы в симпатрических популяциях Верхне-Выйского водохранилища на отдельных звеньях сезонного цикла // Вест. Красноярского гос. агр. ун-та. 2016. № 5 (116). С. 32–38.
- Биология речного окуня / отв. ред. М. И. Шатуновский. М.: Наука, 1993. 128 с.
- Васильев А. Г., Баранов В. Ю., Чибиряк М. В., Смагин А. И. Изучение изменчивости размеров и формы тела речного окуня (*Perca fluviatilis* L.) в контрольных и импактных водоемах бассейна р. Теча методами геометрической морфометрии // Вопр. радиац. безопасности. 2007. № 1. С. 63–77.
- Васильев А. Г., Васильева И. А., Шкурихин А. О. Геометрическая морфометрия: от теории к практике. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2018. 471 с.
- Васильева Е. Д. Размерная изменчивость и половой диморфизм черепа костистых рыб: определяющие факторы и основные тенденции // Вопр. ихтиологии. 1997. Т. 37, № 3. С. 293–306. [Vasil'eva E. D. Size variability and sexual dimorphism of the Teleostean skull: determining factors and principal patterns // J. Ichthyol. 1997. Vol. 37, N 5. P. 331–343].
- Воскобойникова О. С., Гречанов И. Г. Развитие скелета в онтогенезе речного окуня *Perca fluviatilis* // Вопр. ихтиологии. 2002. Т. 42, № 3. С. 368–380. [Voskoboinikova O. S., Grechanov I. G. Development of the skeleton during the ontogenesis of the river perch *Perca fluviatilis* // J. Ichthyol. 2002. Vol. 42, N 4. P. 322–333].
- Глубоковский М. К. Эволюционная биология лососевых рыб. М.: Наука, 1995. 343 с.
- Покровский В. В. Материалы по исследованию внутривидовой изменчивости окуня (*Perca fluviatilis* L.) // Тр. Карело-Фин. отд-ния ВНИОРХ. 1951. Т. 3. С. 95–149.
- Пряхин Е. А., Тряпицына Г. А., Дерябина Л. В., Андреев С. С., Духовная Н. И., Осипов Д. И., Обвинцева Н. А., Стяжкина Е. В., Костюченко В. А., Попова И. Я., Акеев А. В., Стукалов П. М., Иванов И. А., Мокров Ю. Г., Медведев А. Г. Современное состояние экосистем водоемов В-11, В-10, В-4, В-17 и В-9 ПО «Маяк» // Вопр. радиац. безопасности. 2011. № 5. С. 5–23.
- Пряхин Е. А., Тряпицына Г. А., Осипов Д. И., Атаманюк Н. И., Шапошникова И. А., Егорейченков Е. А., Стяжкина Е. В., Могильникова Н. И., Андреев С. С., Шишкина Е. А., Перетькин А. А., Алдибекова А. Е., Тюхай М. В., Трапезников А. В., Иванов И. А., Тарасов О. В., Мокров Ю. Г., Акеев А. В. Биосенсоры водоемов теченского каскада // Вопр. радиац. безопасности. 2018. № 4. С. 71–79.
- Смагин А. И. Экология промышленных водоемов предприятия ядерного топливного цикла на Южном Урале. Озерск: Ред-изд. центр ВРБ, 2007. 190 с.
- Терентьев П. В. Метод корреляционных плеяд // Вест. Ленингр. ун-та. 1959. № 9. С. 137–141.
- Яковлев В. Н., Кожара А. В., Изюмов Ю. Г., Касьянов А. Н., Зеленецкий Н. М. Фены карповых рыб и обыкновенного окуня // Фенетика природных популяций. М.: Наука, 1988. С. 53–64.
- Cao X., Zhao J., Li C., Zhu S., Hao Y., Cheng Y., Wu H. Morphological and skeletal comparison and ecological adaptability of Mandarin fish *Siniperca chuatsi* and big-eye Mandarin fish *Siniperca kneri* // Aquacul. and Fisheries. 2021. Vol. 6. P. 455–464.
- Craig F. J. Percid fishes: systematics, ecology and exploitation. Blackwell, Oxford, 2000. 352 p.
- Estlander S., Nurminen L., Mrkvička T., Olin M., Rask M., Lehtonen H. Sex-dependent responses of perch to

- changes in water clarity and temperature // *Ecol. Freshw. Fish.* 2015. Vol. 24 (4). P. 544–552.
- Fontaine P., Gardeur J. N., Kestemont P., Georges A. Influence of feeding level on growth, intraspecific weight variability and sexual growth dimorphism of Eurasian perch, *Perca fluviatilis* L., reared in a recirculation system // *Aquaculture*. 1997. Vol. 157. P. 1–9.
- Hammer Ø., Harper D. A. T., Ryan P. D. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis // *Palaeontol. Electron.* 2001. Vol. 4, N 1. 9 p.
- Hjelm J., Persson L., Christensen B. Growth, morphological variation and ontogenetic niche shifts in perch (*Perca fluviatilis*) in relation to resource availability // *Oecologia*. 2000. Vol. 122. P. 190–199.
- Hughes K. A., Houde A. E., Price A. C., Rodd F. H. Mating advantage for rare males in wild guppy populations // *Nature*. 2013. Vol. 503. P. 108–110.
- Klingenberg C. P. MorphoJ: an integrated software package for geometric morphometrics // *Mol. Ecol. Res.* 2011. Vol. 11. P. 353–357.
- Kotegov B. G. Variability of quantitative features of the head seismosensory system in European perch *Perca fluviatilis* L. under conditions of anthropogenic mineralization of ponds and medium-size reservoirs // *Rus. J. Ecol.* 2017. Vol. 48, N 1. P. 51–59.
- Laporte M., Berrebi P., Claude J., Vinyoles D., Pou-Rovira Q., Raymond J.-C., Magnan P. The ecology of sexual dimorphism in size and shape of the freshwater blenny *Salaria fluviatilis* // *Curr. Zool.* 2018. Vol. 64 (2). P. 183–191.
- Norton S. F., Luczkovich J. L., Motta P. J. The role of ecomorphological studies in the comparative biology of fishes // *Environ. Biol. Fishes.* 1995. Vol. 44. P. 287–304.
- Pimakhin A., Kouřil J., Stejskal V., Žák J. The effect of geographical origin of perch (*Perca fluviatilis* L. 1758) populations on growth rates under natural and aquaculture conditions: a review // *J. Appl. Ichthyol.* 2015. Vol. 31 (Suppl. 2). P. 56–63.
- Prchalová M., Žák J., Říha M., Šmejkal M., Blabolil P., Vašek M., Matěna J., Peterka J., Sedá J., Kubečka J. Sexual size dimorphism of two common European percid fish: linkage with spatial distribution and diet // *Hydrobiologia*. 2022. Vol. 849. P. 2009–2027.
- Rohlf F. J. TpsDig2, digitize landmarks and outlines, version 2.17. Department of Ecology and Evolution, State University of New York at Stony Brook, 2013a (program). Available online: URL: [http://life.bio.sunysb.edu/morph/] (accessed: 05.11.2016).
- Rohlf F. J. TpsUtil, file utility program, version 1.60. Department of Ecology and Evolution, State University of New York at Stony Brook, 2013b (program). Available online: URL: [http://life.bio.sunysb.edu/morph/] (accessed: 12.02.2017)
- Rohlf F. J., Slice D. Extension of the Procrustes method for the optimal superimposition of landmarks // *Syst. Zool.* 1990. Vol. 39, N 1. P. 40–59.
- Schluter D. Adaptive radiation in sticklebacks: trade-offs in feeding performance and growth // *Ecology*. 1995. Vol. 76 (1). P. 82–90.
- Sheets H. D., Zelditch M. L. Studying ontogenetic trajectories using resampling methods and landmark data // *Hystrix Ital. J. Mammal.* 2013. Vol. 24, N 1. P. 67–73.
- Shine R. Ecological causes for the evolution of sexual dimorphism: a review of the evidence // *Q. Rev. Biol.* 1989. Vol. 64. P. 419–461.
- Sirakov I., Staykov Y., Ivancheva E., Nikolov G., Atanasov A. Morphometric characteristic of European perch (*Perca fluviatilis*) related to sex dimorphism // *Agric. Sci. Technol.* 2012. Vol. 4, N 3. P. 203–207.
- Spoljaric M. A., Reimchen T. E. Habitat-dependent reduction of sexual dimorphism in geometric body shape of Haida Gwaii threespine stickleback // *Biol. J. Linn. Soc.* 2008. Vol. 95. P. 505–516.
- Svanback R., Eklov P. Effects of habitat and food resources on morphology and ontogenetic growth trajectories in perch // *Oecologia*. 2002. Vol. 131. P. 61–70.
- Vasil'ev A. G., Bol'shakov V. N., Vasil'eva I. A. Intra- and interpopulation odontological variability in the Gray Red-backed Vole (*Craseomys rufocanus*) and Yu. I. Chernov's compensation principle // *Rus. J. Ecol.* 2020. Vol. 51, N 1. P. 1–10.
- Zelditch M. L., Swiderski D. L., Sheets H. D., Fink W. L. Geometric morphometrics for biologists: a primer. Elsevier: Acad. Press, 2004. 437 p.

Size and shape variability of bones in perch *Perca fluviatilis* Linnaeus, 1758 in the storage reservoirs of liquid radioactive wastes

V. Yu. BARANOV

*Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch of RAS
620144, Yekaterinburg, 8 Marta str., 202
E-mail: vadimb4@yandex.ru*

The size and shape variability of three bones of the river perch from two adjacent reservoirs in the upper reaches of the river Techa (the Southern Urals) – Techa storage reservoir cascade of liquid radioactive wastes contaminated with technogenic pollution (over 50 years) (TRC) and control lake Irtyash was studied using geometric morphometrics methods. Perch bones in adjacent populations differed in shape and characterized by similar growth rates. The range of sex variability of the bone shape was on average 5.4 times less than the intergroup differences of perch population. It was found out that with age the frontal bone growth has slows down, the praeoperculum growth does not change, and the cleithrum growth increases. The sexual dimorphism in bone sizes of older age fish and low level of sex differences in the shape of frontal bone and praeoperculum in the Techa cascade population was revealed. The obtained data characterize a high degree of phenotypic plasticity of the perch and adaptive restructuring of its morphogenesis associated with local environment of technogenic reservoirs.

Key words: perch, variability, skeleton, geometric morphometrics, radioactive and chemical contamination, the Southern Urals.