

ФЕНОТИПИЧЕСКАЯ ПЛАСТИЧНОСТЬ ИНВАЗИОННЫХ ПОПУЛЯЦИЙ РОТАНА (*PERCCOTTUS GLENII*) ПРИ КОЛОНИЗАЦИИ ВОДОЁМОВ

© 2022 Баранов В.Ю.*, Васильев А.Г.**

Институт экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург, 620144, Россия;
e-mail: *vadimb4@yandex.ru; **vag@ipae.uran.ru

Поступила в редакцию 01.10.2021. После доработки 04.07.2022. Принята к публикации 04.08.2022

Методами геометрической морфометрии сравнили изменчивость формы тела инвазионного вида рыб – ротана *Perccottus glenii* из природных и антропогенных водоёмов Среднего Урала с разной полнотой видового состава. Сравнивали выборки ротана из соседних смежных водоёмов – оз. Шитовское и двух заполненных водой бывших торфяных карьеров. В озере взяты выборки разных сезонов и лет сбора, что позволило соотнести влияние межгодовых условий и сезона на морфогенез ротана. Сообщество рыб озера представлено 10 видами, то есть имеет многовидовой состав: 6 аборигенных видов (плотва, речной окунь, ёрш, линь, золотой карась, щука) и 4 вида-вселенца (лещ, верховка, ротан, сазан). Доля ротана в контрольных уловах на озере составляет не более 3–5%. В водоёмах торфяных карьеров образованы маловидовые сообщества из 2 видов (ротан и золотой карась). Дискриминантный анализ формы тела рыб из озера и торфяных карьеров позволил корректно диагностировать происхождение 93–98% особей. Сравнивая выборки младшей (2+–3+ года) и старшей (4+–7+ лет) возрастных групп рыб, разделённых по полу и биотопу, между биотопическими группировками выявили разное направление изменения формы тела ротана в онтогенезе. Размах возрастных изменений оказался в 5 раз меньше межгрупповых биотопических различий рыб экологически контрастных водоёмов. Сезонная и межгодовая внутривидовая изменчивость формы тела у ротана в озере выражена существенно меньше, чем межгрупповые различия между выборками из озера и карьеров. Половые различия составили всего 6% межгрупповой дисперсии. В многовидовом сообществе озера половые различия с возрастом уменьшаются, а в водоёмах карьеров увеличиваются. Внутривидовое морфологическое разнообразие достоверно выше в выборках из торфяных карьеров. Полученные данные носят ключевой характер, поскольку характеризуют высокую степень фенотипической пластичности ротана и быструю адаптивную перестройку его морфогенеза к условиям естественных и антропогенных водоёмов Среднего Урала.

Ключевые слова: *Perccottus glenii*, ротан, чужеродный вид, инвазия, изменчивость, морфологическое разнообразие, геометрическая морфометрия, Средний Урал.

DOI: 10.35885/1996-1499-15-3-18-37

Введение

Проникновение и расселение чужеродных видов рыб за пределы своего ареала широко распространены и являются фактором, приводящим к изменению состава и структуры автохтонных сообществ рыб, нарушая сбалансированность исторически сложившихся биоценологических отношений [Sakai et al., 2001; Facon et al., 2008; Panarari-Antunes et al., 2012]. Инвазия новых видов может приводить к изменению функционирования сообществ и нарушению функций экосистем [Жерихин, 2003; Павлов, Букварёва, 2007; Strayе, 2012]. Поскольку чужеродные виды попадают в

иные экологические условия, они перестраивают морфогенез в соответствии с новыми требованиями среды, в том числе новым для них биотическим окружением. Поэтому при успешной инвазии начинается формирование новых устойчивых популяций вида-интродуцента, что сопровождается становлением его популяционной структуры и дальнейшей дифференциацией вновь возникающих популяций [Zelikova et al., 2013; Vasil'ev et al., 2017a]. На этом этапе внедрения осуществляются селективные процессы адаптивной перестройки индивидуального развития, скорость которых во многом должна определять

ся исходной фенотипической пластичностью и генетическим разнообразием популяций вида-вселенца [Reshetnikov, 2013]. В этой связи особо актуальным становится эволюционно-экологическое изучение отдалённых последствий инвазии чужеродных видов, включая оценку скоростей и направлений их морфогенетических перестроек.

Преднамеренная и случайная интродукция ротана *Perccottus glenii* Dybowski, 1877 (Odontobutidae, Perciformes) в водоёмы Северной Евразии и последующее интенсивное самостоятельное расселение за пределами естественного ареала (Приморье, Северный Китай, северо-восток полуострова Корея) позволили этому дальневосточному виду рыб за относительно короткий исторический период (100 лет) в несколько раз увеличить ареал [Еловенко, 1981; Атлас..., 2002; Решетников, 2009]. Можно полагать, что инвазия ротана в водоёмы Свердловской обл. (Средний Урал) происходила с территории соседних южных и юго-западных регионов (Пермский край, Республика Башкортостан, Челябинская обл., Курганская обл.). Распространение ротана в водоёмах этих регионов Южного Урала, Предуралья и Зауралья отмечалось в начале и середине 1980-х гг., примерно в этот же период он появился на юге Среднего Урала [Зиновьев и др., 1989; Шайгородский, Решетников, 1994; Бакланов, 2001; Михайлов, 2002; Дьяченко, 2013]. Экспансия ротана по территории Свердловской обл. происходит с юга на северо-восток. С середины 1990-х гг. появление вселенца зафиксировано во всех основных крупных речных бассейнах области – реках Сытва и Чусовая (Волжско-Камский бассейн), реках Пышма, Исеть, Тура, Тавда (Обь-Иртышский бассейн) [Лугаськов, 2008; Решетников, Чибилёв, 2009; Reshetnikov, Ficetola, 2011]. Северная часть области в настоящее время не освоена ротаном. Расселившийся на территории Среднего Урала ротан внедрился в многовидовые и маловидовые ихтиологические комплексы и занял свои характерные местообитания с развитой растительностью в стоячих или слабопроточных, часто заболоченных водоёмах. Как правило, это озёра, пойменные старицы, небольшие заросшие пруды, городские пруды, заполненные водой карьеры.

Ротан обладает высокой экологической пластичностью и выживаемостью, способен подавлять или вытеснять аборигенные виды [Биологические инвазии..., 2004]. Тем самым это приводит к значительному экологическому преобразованию местных водных сообществ водоёмов, часто к упрощению структуры ценоза и снижению его устойчивости к внешним воздействиям [Алимов и др., 2000]. С другой стороны, в приобретённом ареале для вида-вселенца могут оказаться нетипичными новые ценотические взаимоотношения в сообществе и условия обитания, длительное пребывание в них может приводить к экологическим и морфологическим изменениям [Шварц, 1967, 1980; Никольский, 1974; Мина, 1986; Lucek et al., 2012]. В связи с этим интересно было изучить закономерности морфологической изменчивости ротана в условиях экологически контрастных смежных водоёмов единой речной системы в сообществах с разным видовым богатством. Ротан как чужеродный вид рыб, который широко расселился за последние 30–40 лет в малых и крупных водоёмах Среднего Урала, может служить модельным объектом при оценке степени фенотипической пластичности инвайдера в новых экологических условиях далеко за пределами своего исходного ареала.

Для решения подобных задач могут быть применены методы геометрической морфометрии [Rohlf, Slice, 1990; Zelditch et al., 2004; Klingenberg, 2011], которые позволяют отдельно анализировать изменчивость размеров и формы объектов, и допускают морфогенетическую интерпретацию выявляемых различий [Sheets, Zelditch, 2013; Васильев и др., 2018].

Цель исследования – изучение изменчивости размеров и формы тела инвазионных микропопуляций ротана в экологически контрастных смежных водоёмах Среднего Урала на основе сравнения выборок вида из мало- и многовидовых ихтиоценозов с использованием методов геометрической морфометрии.

Материалы и методы

В работе использовали выборки ротана из оз. Шитовское с многовидовым сообществом рыб и двух небольших территориально близких к озеру затопленных торфяных карьеров

с маловидовыми ихтиоценозами. Выборки рыб взяты на территории Свердловской обл. (Средний Урал) из географически смежных водоёмов – оз. Шитовское (57°07'41" с. ш., 60°28'23" в. д.) и заполнившихся водой торфяных карьеров. В озере взяты выборки, различающиеся по сезону и году сбора, что позволило оценить возможное влияние межгодовых условий и фенологии на морфогенез ротана. Места отбора проб в торфяных карьерах условно обозначили как карьер № 1 (57°08'03" с. ш., 60°32'41" в. д.) и карьер № 2 (57°05'46" с. ш., 60°30'07" в. д.). Выборки отобраны из оз. Шитовское в начале лета 15 июня (25 экз.) и конце осени 16 ноября 2009 г. (22 экз.), а также летом 28 июня 2010 г. (25 экз.). Две выборки взяты 22 и 23 июня 2011 г. из карьеров № 1 (55 экз.) и № 2 (19 экз.) (рис. 1). Всего изучено 146 особей (75 экз. самцов и 71 экз. самок).

Озеро Шитовское относится к системе озёр и болот верхнего течения р. Исеть (бассейн р. Тобол). Площадь водоёма – 7.8 км², средняя глубина – 1.3 м, степень зарастания – 35%. Береговая линия изрезана, дно покрыто сапропелем, местами песчаным грунтом с

примесью органических остатков, многочисленны остатки древесины. Озеро является пресным эвтрофным водоёмом [Лугаськова, 2003], высококормным по зообентосу и выше средней кормности по зоопланктону. Периодически наблюдаются зимние и летние заморы рыбы. Карьеры представляют собой систему выемок (канав) и каналов, заполнившихся водой после прекращения добычи торфа (конец 1960-х – начало 1970-х гг.) и впадающих водотоком в озеро. Глубины достигают 0.2–2.0 м. В настоящее время озеро и заполненные водой торфяные карьеры не подвержены существенному антропогенному воздействию.

Рыбное население в оз. Шитовское по данным контрольных сетных и неводных уловов представлено 10 видами. Встречены 6 аборигенных видов (плотва *Rutilus rutilus* (Linnaeus, 1758), речной окунь *Perca fluviatilis* Linnaeus, 1758, ёрш *Gymnocephalus cernuus* (Linnaeus, 1758), линь *Tinca tinca* (Linnaeus, 1758), золотой карась *Carassius carassius* (Linnaeus, 1758), щука *Esox lucius* Linnaeus, 1758) и 4 вида-вселенца (лещ *Abramis brama* (Linnaeus, 1758), верховка *Leucaspius delineatus* (Heckel,

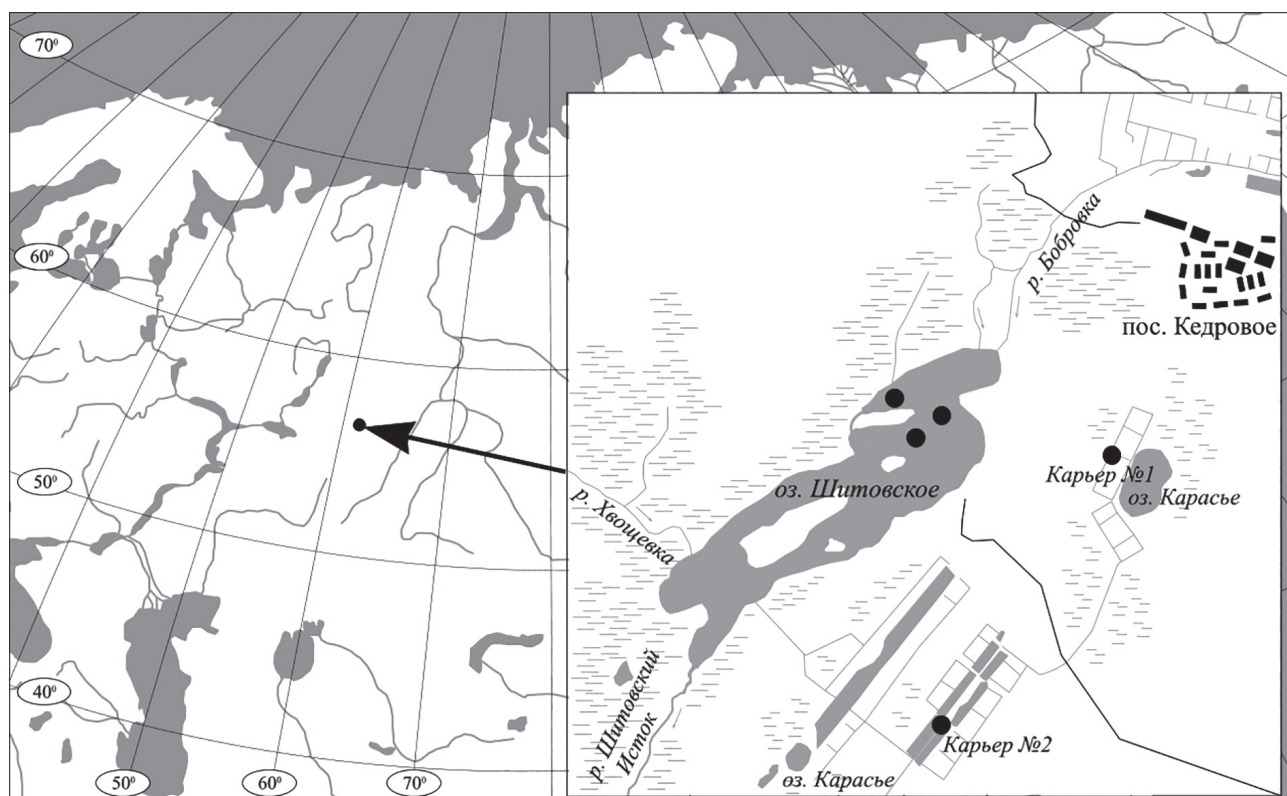


Рис. 1. Карта-схема расположения оз. Шитовское и торфяных карьеров (№ 1 и № 2) с указанием мест проведения отловов ротана.

1843), ротан, сазан (каarp) *Cyprinus carpio* Linnaeus, 1758). Ранее в уловах отмечались налим *Lota lota* (Linnaeus, 1758) и язь *Leuciscus idus* (Linnaeus, 1758). В последние годы (начиная с 2010 г.) в озеро стал заходить вселенец судак *Stizostedion lucioperca* (Linnaeus, 1758) из расположенного ниже водоёма-охладителя оз. Исетское. Доля ротана в контрольных уловах на озере составляет не более 3–5%. В карьерах встречаются 1–2 вида, значительно преобладает ротан, единично отмечается золотой карась. В весеннее половодье из озера по каналу возможен временный заход в водоёмы торфяных карьеров других видов рыб.

Инвазия ротана в оз. Шитовское и затопленные карьеры происходила, по-видимому, в близкие сроки. Первая поимка ротана зарегистрирована в 1995 г. в северной части озера близ устья р. Бобровка [Елин, 1999]. В первой половине 2000-х г. (к 2004 г.) ротан полностью оккупировал северо-восточные торфяные разрезы (пос. Кедровое). Вероятно, к этому времени вселенцами также были колонизированы восточные карьеры, в которых производили взятие проб. При этом до второй половины 2000-х г. ротан практически не регистрировался в контрольных уловах в оз. Шитовское. Численность вселенца в озере начала расти после зимнего замора рыбы в 2007–2008 гг. При этом в течение последующих нескольких лет в озере отмечалась низкая численность щуки. К концу 2000-х г. ротан регулярно встречался в контрольных уловах в озере, особенно вблизи биотопов с развитой водной растительностью, но относительная численность вселенца не превышала 5% в улове.

Отлов ротана проводили набором ставных жаберных сетей с ячейей 20 мм, 25 мм, 30 мм и 35 мм, длиной по 30–50 м, а также ловушками с ячейей 6–10 мм. Биологический анализ и определение возраста рыб выполнены по общепринятой методике [Правдин, 1966]. Возраст рыб устанавливали по чешуе. Длину рыб измеряли от начала рыла до конца чешуйного покрова. Выборки рыб представлены особями от 2+ до 7+ лет. Рыбы были подразделены на две условные возрастные группы: рыбы 2+–3+ года и особи 4+–7+ лет для учёта и анализа возрастных изменений размеров и формы тела. Выборки самцов и самок рас-

сматривали как отдельно, так и в единой совокупности для каждой из сравниваемых популяционных группировок.

Изменчивость оцифрованных изображений боковой проекции тела ротана анализировали методами геометрической морфометрии [Rohlf, Slice, 1990; Zelditch et al., 2004; Klingenberg, 2011]. Фотографирование рыб провели с учётом масштабирующей линейки цифровой однообъективной зеркальной камерой Canon EOS 450D с разрешением 1280×960 пикс. на дюйм, установленной на штативе. Оцифровку изображений провели с помощью пакета программ TPS (tpsUtil, tpsDig2), разработанных Ф.Дж. Рольфом [Rohlf, 2013a, 2013b]. С помощью программы экранного дигитайзера (tpsDig2) на фотографиях рыб для дальнейшей характеристики изменчивости их формы (shape) расставили 22 метки-ландмарки (landmarks) в гомологичных точках боковой проекции тела и внешних структур (рис. 2а). Для оценки реальных размеров дополнительно на центральных делениях линейки разместили две масштабирующие ландмарки (23–24), удалённые друг от друга на 1 см. Косвенную оценку изменчивости общих размеров тела ротана провели по величине центроидного размера (CS – centroid size), представляющего собой квадратный корень из суммы квадратов расстояний от центра изображения до каждой из ландмарок [Rohlf, Slice, 1990]. Исходно поставленные две метки в области анального отверстия и начала брюшного плавника (основание его первого луча), которые не указаны на схеме (см. рис. 2а), были исключены из-за существенной вариации их локализации при разной степени наполнения кишечника. Ротан имеет цилиндрическую форму тела, поэтому предварительно также оценили устойчивость характеристик размеров и конфигурации по 2D боковой проекции левой и правой сторон. Коэффициенты корреляции Пирсона в модельной выборке для значений центроидных размеров левой и правой сторон составили $r = 0.997$ ($p \ll 0.0001$), а для величин первой относительной деформации (RW1 – relative warps) $r = 0.916$ ($p < 0.0001$). Ошибка измерения, оценённая на основе отношения внутригрупповой компоненты к

сумме внутри- и межгрупповой компонент изменчивости при однофакторном дисперсионном анализе с учётом повторных измерений [Yezerinac et al., 1992; Claude, 2008] составила для центроидных размеров 3.15%, а для формы тела ротана, характеризуемой значениями первой относительной деформации, – 5.89%. Таким образом, несмотря на цилиндрическую форму ротана, полученные оценки показали высокую точность измерений и надёжность сравнения конфигурации рыб. Для 2D моделирования изменчивости формы тела рыб применили их каркасные контурные модели – аутлайны (outline) (рис. 2b).

При геометрической морфометрии процедуру суперимпозиции выполнили методом генерализованного Прокрустова анализа

[Rohlf, Slice, 1990], основанного на использовании метода наименьших квадратов (GPA – Generalized orthogonal least-squares Procrustes analysis). При оценке межгрупповых различий применили методы оценки главных компонент (PC), дискриминантного (DA) и канонического (CVA) анализов прокрустовых координат, характеризующих изменчивость формы тела рыб. Для оценки иерархии межгрупповых отношений использовали кластерный анализ на основе алгоритмов UPGMA и Уорда с вычислением бутстреп-поддержек узлов ветвления клад (выбор алгоритма кластерирования производили по величине коэффициента кофенетической корреляции – *Coph. R*, отражающего меру связи финальной матрицы с исходной матрицей).

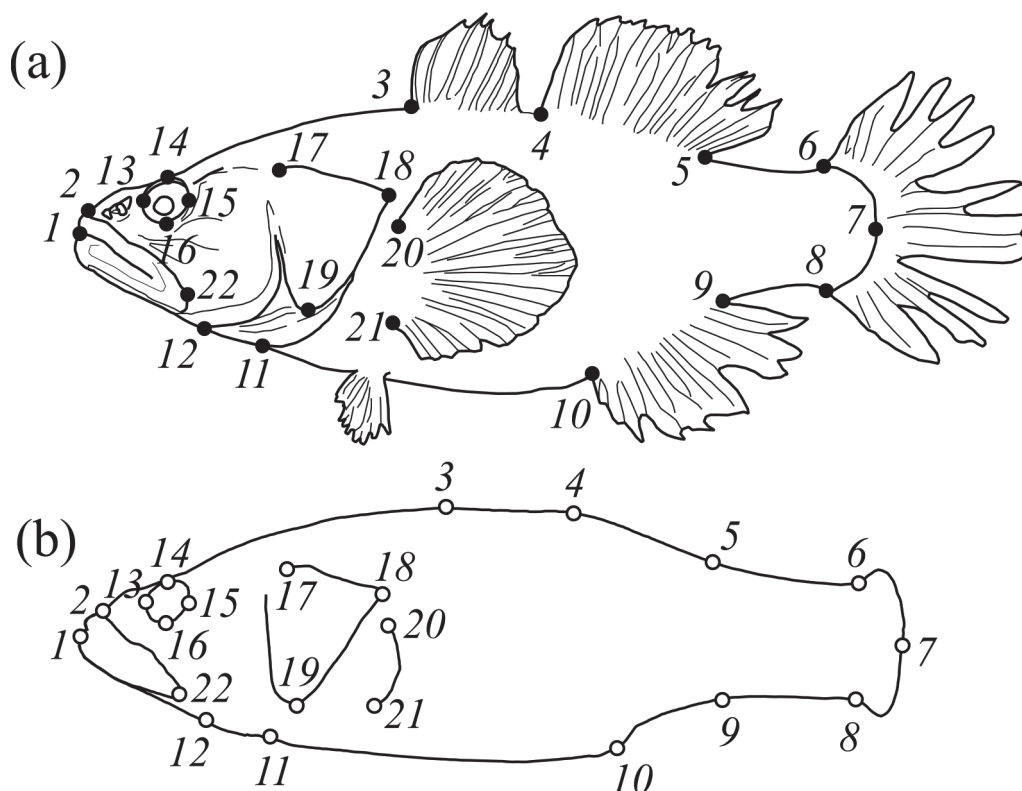


Рис. 2. Схема расстановки меток-ландмарок (1–22) на боковой проекции тела ротана (а), 2D каркасная модель конфигурации ландмарок для визуализации проявлений изменчивости формы (б).

Ландмарки: 1 – начало рыла; 2 – передний верхний край верхней челюсти; 3 – начало первого спинного плавника (основание первого луча); 4 – начало второго спинного плавника (основание первого луча); 5 – конец второго спинного плавника (основание последнего луча); 6 – начало верхнего внешнего луча хвостового плавника; 7 – середина аборального края хвостового стебля; 8 – начало нижнего внешнего луча хвостового плавника; 9 – конец анального плавника (основание последнего луча); 10 – начало анального плавника (основание первого луча); 11 – вентральная граница головы и туловища; 12 – задний нижний край нижней челюсти; 13 – передний край глаза; 14 – верхний край глаза; 15 – задний край глаза; 16 – нижний край глаза; 17 – верхний передний край крышечной кости (operculum); 18 – верхний аборальный край operculum; 19 – нижний край operculum; 20 – начало грудного плавника (основание первого луча); 21 – конец грудного плавника (основание последнего луча); 22 – задний верхний край верхней челюсти.

Внутригрупповое морфологическое разнообразие (morphological disparity) оценили по значениям ординат двух главных компонент методом анализа паттерна ближайших соседних точек (nearest neighbor point pattern analysis) в пределах полигона изменчивости – convex hull [Дэвис, 1990; Hammer, 2009]. В соответствии с этим методом вычисляли показатель R – отношение значения наблюдаемой средней дистанции между ближайшими соседними ординатами ($MNND$ – mean nearest neighbor distance) к величине теоретически ожидаемой средней дистанции ($ExpNND$ – expected nearest neighbor distance), полученной для полигона изменчивости на основе распределения Пуассона. Для снятия краевого эффекта рассеивания ординат в пределах ограниченного полигона изменчивости применяли метод Доннелли [Donnelly, 1978]. Метод анализа паттерна ближайших соседних точек реализован К. Хаммером в программе PAST 4.06 [Hammer et al., 2001; Hammer, 2009].

Показатель R характеризует модель рассеивания ординат: при условии $R < 1$ проявляется агрегирование ординат, при $R = 1$ – случайное пуассоновское рассеивание, а если $R > 1$, то выражен эффект сверхрассеивания (overdispersion). Увеличение значения $MNND$ при анализе изменчивости формы объектов можно интерпретировать как возрастание внутригруппового морфологического разнообразия [Hammer, 2009], а в случае использования методов геометрической морфометрии, как увеличение веера траекторий морфогенеза [Vasil'ev et al., 2015; Васильев и др., 2018]. Уровни внутри- (PDW – partial disparity within groups) и межгруппового (PDB – partial disparity between groups) частного морфологического разнообразия (PD – partial disparity) [Zelditch et al., 2004] оценили с помощью программы DisparityBox7 пакета IMP.

Наряду с методом однофакторного дисперсионного анализа (One-way ANOVA) в случае выявления неоднородности дисперсий с помощью теста Левена, основанного на средних (Levene's test for homogeneity of variance based on means), применяли его непараметрический аналог – тест Краскела – Уоллиса (Kruskal-Wallis test). Для оценки размера эффекта Коэна (Cohen effect size) при

множественных межгрупповых сравнениях применяли критерий – ω^2 . При оценке возможного влияния аллометрических эффектов использовали линейные регрессионные модели и корреляционный анализ согласно общепринятым рекомендациям [Zelditch et al., 2004; Klingenberg, 2011]. В случаях оценки корреляции матриц применяли тест Мантеля (Mantel test). Основные расчёты и статистический анализ выполнены с использованием программ TPS [Rohlf, 2013a, 2013b], PAST 4.05 [Hammer et al., 2001], IMP [Zelditch et al., 2004] и MorphoJ 1.07a [Klingenberg, 2011].

Результаты и их обсуждение

Методом главных компонент ГК (PC) провели ординацию прокрустовых координат, построенную по объединённой выборке ротана. На основании значений коэффициента Джоллиффа (Jolliffe), характеризующего кумулятивный вклад в изменчивость формы объектов, установлены 13 первых главных компонент, которые рассмотрены в дальнейшем как значимые и интерпретируемые. Всего при этом описано 90.16% общей дисперсии формы тела. Расчёт коэффициентов ранговой корреляции Спирмена между значениями главных компонент и биологическими характеристиками особей в выборках (возраст, размер тела, пол) выявил значимую связь для отдельных переменных. Получена также оценка корреляции ГК с видовым богатством ихтиоценозов, которое было формально задано в виде рангов 1 и 2. Ранг 1 – для ротана из торфяных карьеров, в которых кроме ротана единично встречаются крупные особи золотых карасей. Ранг 2 – для ротана из оз. Шитовское, в котором обитают 10 видов рыб.

Наибольшие значения коэффициентов корреляции Спирмена, характеризующие связь главных компонент с размерами тела ($r_s = -0.64$) и возрастом рыб ($r_s = -0.56$) выявлены для второй главной компоненты PC2, вдоль которой с возрастом наблюдается закономерное изменение формы тела. На размерно-возрастную изменчивость формы приходится 14.77% общей дисперсии. С полом выявлена слабая, но значимая связь ($p < 0.05$) для трёх главных компонент – PC5 ($r_s = 0.14$),

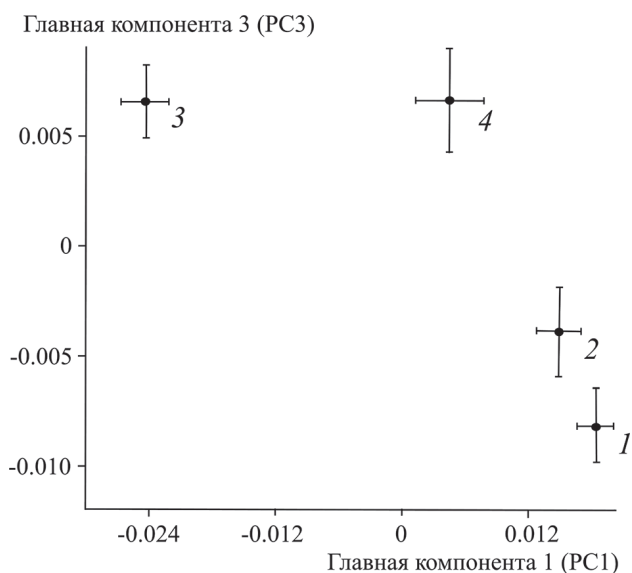


Рис. 3. Ординация центроидов выборок ротана оз. Шитовское (1 – 2009 г., 2 – 2010 г.) и торфяных карьеров (3 – карьер № 1; 4 – карьер № 2) с учётом стандартных ошибок ($\pm SE$ – standard error) в плоскости, образованной главными компонентами PC1 и PC3, характеризующими форму тела ротана и коррелирующими с фактором видового богатства сообществ.

PC8 ($r_s = 0.17$) и PC11 ($r_s = -0.12$). С фактором «видового богатства» сообществ смежных водоёмов установлены значимые корреляционные связи для изменчивости вдоль первой главной компоненты PC1 ($r_s = 0.61$), объяс-

няющей 26.94% общей дисперсии, и третьей компоненты PC3 ($r_s = -0.32$), описывающей 10.62% дисперсии (рис. 3). Из рисунка видно, что центроиды выборок смежных лет из оз. Шитовское близки, а центроиды выборок ротана из карьеров № 1 и № 2 не только удалены от них, но и друг от друга. Определено существенное влияние этого фактора на изменчивость вдоль PC1 ($N = 132.19$; $df = 3$; $p < 0.001$) и PC3 ($N = 40.39$; $df = 3$; $p < 0.001$). Различия между выборками ротана из оз. Шитовское разных лет в 2009 и 2010 гг. были статистически незначимы.

Для оценки наиболее устойчивых межгрупповых различий был проведён канонический анализ 8 выборок самцов и самок ротана, принадлежащих двум возрастным группам, из двух смежных водоёмов – озера и карьера № 1 – по прокрустовым координатам. Результаты ординации центроидов сравниваемых выборок с учётом стандартных ошибок ($\pm SE$) представлены на рис. 4. В итоге расчётов выявлены статистически значимые межгрупповые различия вдоль всех канонических переменных (табл. 1, рис. 4). Для построения усреднённых онтогенетических траекторий, характеризующих трансформацию тела ро-

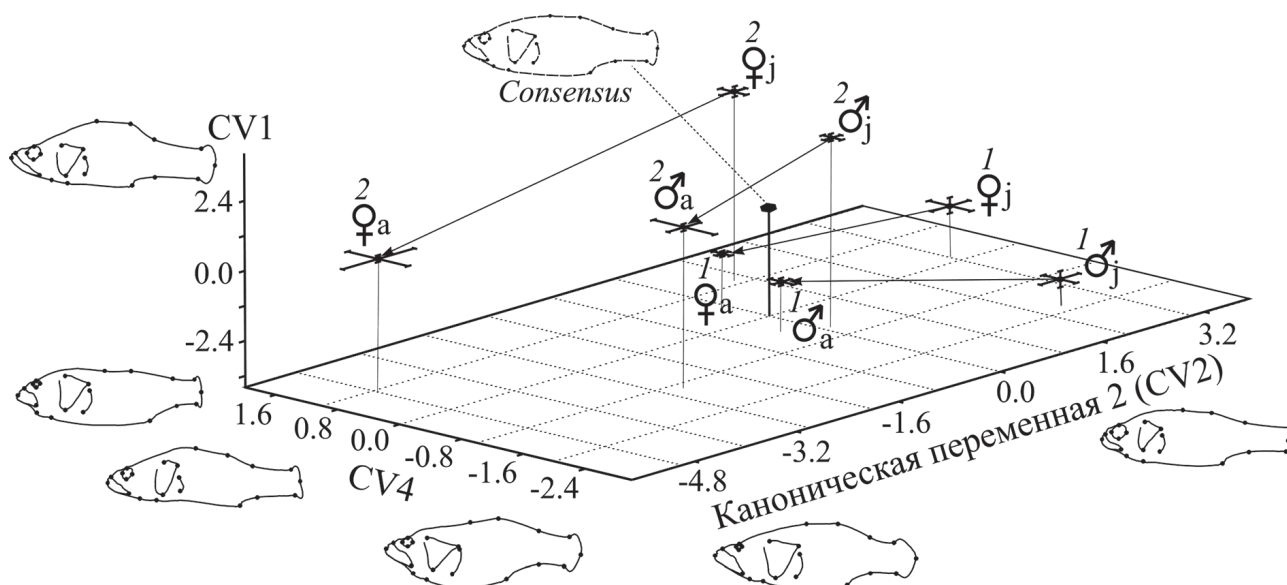


Рис. 4. Результаты ординации центроидов выборок самцов и самок двух возрастных групп ротана (нижние индексы: j – рыбы 2+–3+ лет и a – рыбы 4+–7+ лет) из смежных водоёмов Среднего Урала (верхние индексы) оз. Шитовское (1) и карьера № 1 (2) вдоль трёх канонических переменных (CV1, CV2 и CV4). Стрелки – направления возрастных изменений формы тела ротана. Указаны центроиды выборок и стандартные ошибки ($\pm SE$). Приведены схематичные контурные конфигурации ландшафтов, визуализирующие изменения формы тела ротана, соответствующие минимальным и максимальным значениям вдоль канонических переменных. Показаны консенсусная контурная конфигурация (consensus) и её ордината.

Таблица 1. Результаты канонического анализа прокрустовых координат, отражающих изменчивость формы тела двух возрастных групп самцов и самок в выборках ротана оз. Шитовское и карьера № 1 и значения центроидов этих выборок со стандартными ошибками ($\pm SE$)

| Сравниваемые выборки и статистические показатели | Каноническая переменная (CV) | | | |
|--|------------------------------|--------------------|--------------------|--------------------|
| | CV1 | CV2 | CV3 | CV4 |
| | Центроиды выборок | | | |
| Озеро, самцы 2+–3+ лет | -3.164 ± 0.168 | 2.346 ± 0.306 | 2.655 ± 0.316 | -1.845 ± 0.212 |
| Озеро, самки 2+–3+ лет | -2.268 ± 0.124 | 3.000 ± 0.296 | 1.297 ± 0.182 | 0.155 ± 0.276 |
| Озеро, самцы 4+–7+ лет | -2.278 ± 0.132 | -0.368 ± 0.140 | 0.147 ± 0.118 | -0.431 ± 0.155 |
| Озеро, самки 4+–7+ лет | -2.015 ± 0.116 | -0.173 ± 0.105 | -0.664 ± 0.132 | 0.475 ± 0.110 |
| Карьер, самцы 2+–3+ лет | 3.042 ± 0.142 | 0.093 ± 0.136 | -0.439 ± 0.132 | -0.725 ± 0.124 |
| Карьер, самки 2+–3+ лет | 2.980 ± 0.166 | 0.776 ± 0.195 | 0.500 ± 0.168 | 1.111 ± 0.169 |
| Карьер, самцы 4+–7+ лет | 1.960 ± 0.251 | -2.704 ± 0.132 | 0.337 ± 0.284 | -1.105 ± 0.397 |
| Карьер, самки 4+–7+ лет | 1.049 ± 0.553 | -5.036 ± 0.060 | 2.936 ± 0.288 | 0.919 ± 0.391 |
| Собственные числа | 6.5568 | 1.4314 | 0.6767 | 0.5617 |
| Λ -критерий Уилкса | 0.0099 | 0.0748 | 0.1819 | 0.3049 |
| Критерий χ^2 | 1056.93 | 593.79 | 390.33 | 271.98 |
| Число степеней свободы | 280 | 234 | 190 | 148 |
| Доля дисперсии, % | 65.07 | 14.21 | 6.72 | 5.57 |
| Уровень значимости, p | < 0.0001 | < 0.0001 | < 0.0001 | < 0.0001 |

тана между группами самцов и самок, на рисунке центроиды соответствующих выборок, принадлежащих разным возрастным группам, соединили стрелками, направленными от рыб 2+ и 3+ лет (j) к старшим (a) по возрасту.

Вдоль оси CV1 более 65% межгрупповой дисперсии характеризует биотопическую изменчивость и связано с межгрупповыми различиями формы тела ротана из озера и карьера, причём максимальные различия обнаружены между группами самцов. Различия между младшими возрастными группами из смежных водоёмов оказались больше, чем между группами старшего возраста, сближение которых в значительной степени обусловлено возрастными изменениями формы тела самцов и самок из карьеров.

Несмотря на широкий возрастной диапазон, включающий рыб от 2+ до 7+ лет, было установлено, что проявившиеся вдоль CV2 общие тенденции изменчивости формы тела ротана с возрастом в популяционных группах в 4.6 раза меньше, чем уровень межгрупповых биотопических различий рыб из озера и карьера. С возрастом у ротана увеличивается относительный размер головы, относительная длина рыла (челюстей), относительная

высота тела, уменьшаются относительные размеры глаза и относительная длина хвостового стебля. Отдельные направления размерно-возрастной трансформации элементов формы тела ротана хорошо согласуются с закономерностями возрастных изменений формы, выявленной ранее у ротана [Спановская и др., 1964; Бакланов, 2001; Мандрица, 2010] и других видов рыб [Алеев, 1963; Васильев и др., 2007; Баранов, 2013].

На общие различия самцов и самок ротана по форме тела приходится около 6% межгрупповой дисперсии вдоль CV4, что в 2.6 раза меньше дисперсии формы, связанной с возрастом рыб. Форма тела самцов характеризуется крупным туловищем, постепенно расширяющимся каудально, небольшим выступом во фронтальной части головы, крупными треугольными жаберными крышками, большими грудными плавниками и челюстями, крупным хвостовым стеблем. Самки обладают узким телом, сужающимся каудально, пологой фронтально-дорзальной областью головы, узкими почти прямоугольными жаберными крышками, относительно небольшими грудными плавниками. В онтогенезе ротана из озера и карьера выявлены особые направления биотопической изменчивости

формы тела вдоль CV3, которые объясняют около 7% межгрупповой дисперсии и обуславливают реверсию морфогенетических изменений возрастных групп ротана из смежных водоёмов. Особи младших возрастов из карьеров по форме тела сходны с рыбами старшего возраста из озера и, наоборот, более старшевозрастные рыбы из карьеров становятся похожими на младшевозрастных рыб из озера. Данный эффект взаимодействия «генотип × среда» пока имеет неясную природу и требует дальнейшего анализа и объяснения. Тем не менее, некоторая реверсия морфогенеза в разной среде также может рассматриваться как особое проявление биотопической изменчивости и вероятный адаптивный онтогенетический механизм фенотипической пластичности вида-вселенца.

Кластерный анализ матрицы обобщённых расстояний Махаланобиса (D^2) выявил низкую степень морфологического сходства между возрастными группами разного пола у ротана из озера и карьера, группирующихся в отдельные внутривидовые кластеры (рис. 5).

Выделились два больших кластера выборок, относящихся к разным биотопам: оз. Ши-

товское и торфяной карьер. Каждый из этих кластеров подразделился на выборки младшевозрастных и старшевозрастных особей, которые, в свою очередь, разбились по полу. Поэтому иерархическая структура кластера в порядке убывания ранга агрегирования представлена в последовательности: наибольший уровень различий – биотоп (микрораспространение), средний уровень – возрастная группа и наименьший – пол особей.

Установлено, что в многовидовом сообществе рыб озера, в условиях конкуренции и под прессом хищников различия формы тела между самцами и самками ротана в онтогенезе уменьшаются. В микрораспространении ротана торфяного карьера при небольшом видовом разнообразии сообщества и низком уровне межвидовой конкуренции, практически в отсутствии рыб ихтиофагов других видов, напротив, половые различия формы тела ротана с возрастом увеличиваются (см. рис. 5). При этом уровень возрастных различий в микрораспространениях обоих биотопов приблизительно одинаков.

Для рыб одного и того же возраста (3+) провели сравнение значений центроидного размера (CS), косвенно характеризующего

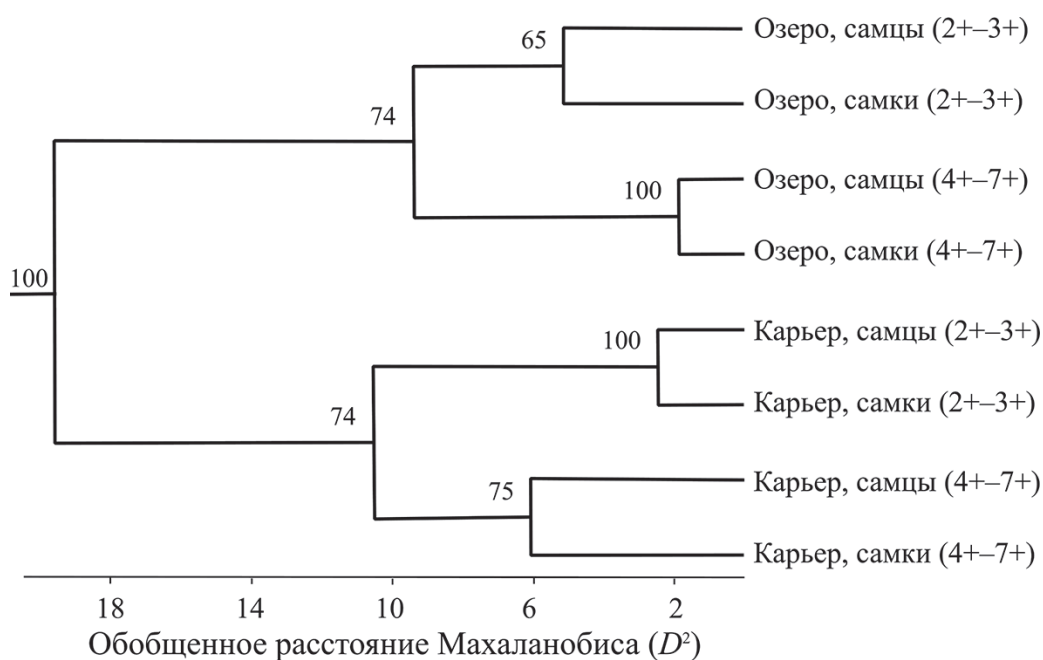


Рис. 5. Результаты кластерного анализа (метод Уорда) матрицы обобщённых расстояний Махаланобиса (D^2) между выборками самцов и самок двух возрастных групп ротана из оз. Шитовское и карьера № 1 (указана бутстреп-поддержка в узлах кластеров, %).

Таблица 2. Результаты однофакторного дисперсионного анализа длины тела (мм) одновозрастных (3+) групп ротана в трёх сравниваемых водоёмах

| Источник изменчивости | Сумма квадратов (SS) | Число степеней свободы (df) | Средний квадрат (MS) | F | Уровень значимости (<i>p</i>) |
|-----------------------|----------------------|-----------------------------|----------------------|-------|---------------------------------|
| Межгрупповая | 3320.69 | 2 | 1660.35 | 13.57 | 0.000027 |
| Внутригрупповая | 5282.18 | 43 | 122.38 | | |
| Общая | 8582.97 | 45 | | | |

их общие размеры, а также длины тела, измеренной в миллиметрах. При множественном сравнении СС этих выборок с помощью теста Краскела – Уоллиса выявлены статистически значимые различия ($H_c = 12.98$; $p = 0.0015$). Такие же результаты получены при однофакторном дисперсионном анализе длины тела рыб в трёх водоёмах (табл. 2, рис. 6). При этом тест Левена не выявил значимых различий между внутригрупповыми дисперсиями ($p = 0.2811$), что делает правомочным применение однофакторного дисперсионного анализа.

В оз. Шитовское средний размер рыб оказался значимо меньше, чем в обоих карьерах (№ 1 и № 2), различия между которыми были недостоверны. Следует также отметить, что показатель размера эффекта Коэна в данном случае составил $\omega^2 = 0.35$, что по принятым Коэном критериям существенно выше среднего уровня межгрупповых различий. Поэтому можно заключить, что различия в длине тела одновозрастных рыб из озера и карье-

ров велики, а также указывают на некоторое угнетение роста тела ротана в озере, но отсутствие такового в обоих карьерах, где ростовые процессы протекают сходно. Такие же межгрупповые различия по длине тела выявлены и у рыб в возрасте 4+ (здесь мы не приводим эти результаты), что указывает на общий характер этого явления.

Разная скорость роста различных частей тела потенциально может приводить к аллометрическим эффектам, которые могут влиять на проявление различий в форме тела. Поэтому мы оценили потенциальные аллометрические эффекты, используя в соответствии с рекомендациями М. Зелдитч с соавт. [Zelditch et al., 2004], оценку линейной регрессии между величинами центроидного размера и значениями первой главной компоненты. Регрессионный анализ выполнили отдельно для каждой выборки. В результате расчётов установлено, что в сравниваемых выборках ротана доля объяснённой регрессионной зависимости колебалась от 0.47 до 4.86%, причём во всех случаях она была статистически незначима (величина p колебалась от 0.2916 до 0.7478). Таким образом, можно заключить, что при интерпретации выявляемых межгрупповых различий в форме тела рыб в данном случае аллометрические эффекты как возможную причину следует исключить.

Поскольку половые и возрастные различия, отражённые в форме тела ротана, были в целом существенно меньше, чем межгрупповые биотопические, мы провели обобщённый канонический анализ формы тела в пяти сравниваемых выборках без учёта пола и возраста рыб. Расчёт проведён по прокрустовым координатам. Результаты канонического анализа представлены на рис. 7. Вдоль первых двух канонических осей проявились биотопические и хронографические (межгодовые и сезонные) различия формы тела ротана (см.

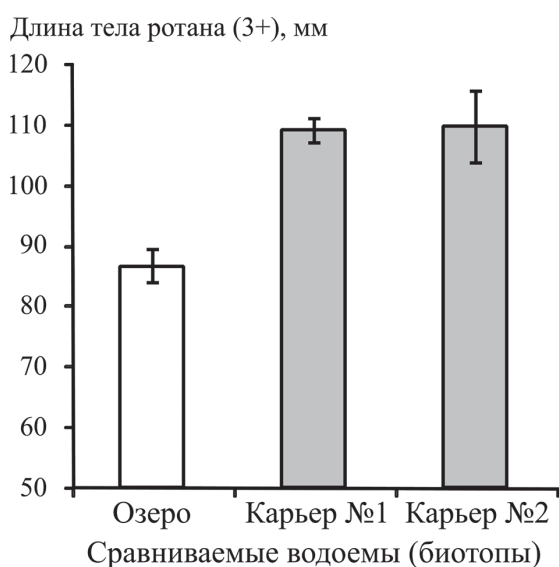


Рис. 6. Сравнение длины тела (мм) с учётом стандартных ошибок ($\pm SE$) в выборках одновозрастных особей ротана (3+) в трёх водоёмах.

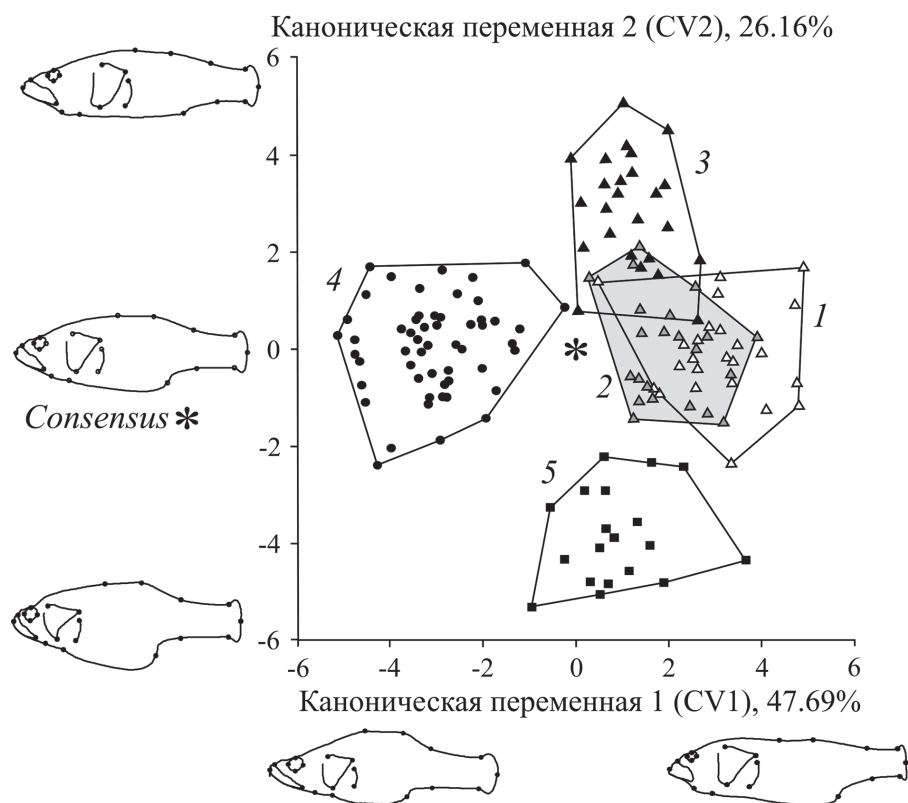


Рис. 7. Результаты канонического анализа прокрустовых координат, характеризующих изменчивость формы тела в объединённых по полу и возрасту выборках ротана на Среднем Урале: оз. Шитовское 1 – 2009 г. (июнь), 2 – 2009 г. (ноябрь), 3 – 2010 г. (июнь); торфяные карьеры (разрезы) 4 – № 1, 2011 г. (июнь), 5 – № 2, 2011 г. (июнь).

рис. 7), на которые приходится 73.85% общей межгрупповой дисперсии.

Вычисленные в итоге проведённого канонического анализа матрицы обобщённых расстояний Махаланобиса (D^2) и Прокрустовых расстояний (D_p) между выборками пропорциональны друг другу и во всех парах сравнений статистически значимы ($p < 0.0001$). Сопоставление матриц расстояний на основе теста Мантеля выявило высокий уровень их корреляции ($R_M = 0.922$; $p = 0.0056$).

Иерархические отношения выборок хорошо иллюстрируют результаты кластерного анализа (UPGMA) матрицы Прокрустовых расстояний (рис. 8). Из рисунка следует, что биотопические различия по форме тела выражены в большей степени, чем межгодовые и сезонные. Можно также заключить, что сезонные изменения в оз. Шитовское сопоставимы по уровню с межгодовыми.

Наибольшие различия проявились между выборками двух экологически контрастных

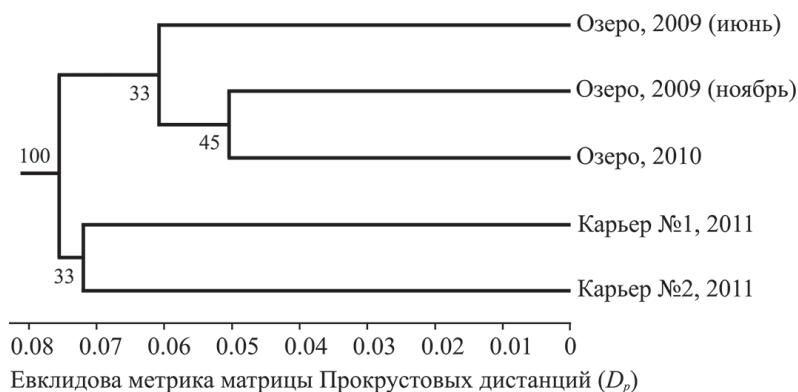


Рис. 8. Результаты кластерного анализа (UPGMA) матрицы Прокрустовых расстояний (D_p) между выборками ротана разных лет и сезонов из экологически контрастных водоёмов (оз. Шитовское и торфяных карьеров) Среднего Урала.

водоёмов – озера и торфяного карьера. Поэтому, завершая сравнение формы тела ротана, мы провели дискриминантный анализ прокрустовых координат между особями, населяющими два этих биотопа. Результаты дискриминантного анализа представлены на рис. 9. Форма тела ротана из озера и карьера значительно различается ($D^2 = 28.73$; $T^2 = 1791.76$; $p < 0.0001$), что позволяет с высокой точностью (97.95%) диагностировать особей каждой группы. Результаты проверочного кросс-валидационного теста (Cross-validation test) выявили практически такую же картину дискриминации (93.15%). Таким образом, в итоге дискриминации около 98% особей безошибочно классифицируются как принадлежащие своим собственным биотопам независимо от возраста и пола рыб. Использование метода построения контурных конфигураций позволяет характеризовать обнаруженные межгрупповые различия по форме тела ротана.

Ротаны из карьеров отличаются конической головой, крупными глазами, длинными узкими челюстями, коротким высоким туловищем, относительно более длинным хвостовым стеблем и вертикальной ориентацией грудного плавника. Горбатая (выпуклая) форма тела ротана позволяет выполнять быстрые маневры под небольшим углом и легче захватывать пищу [Webb, 1984] в местообитаниях со сложной структурированной средой,

сформированной густыми зарослями водных растений в затопленных карьерах. По более крупным глазам, размерам рта и форме головы можно предположить хищный, рыбацкий характер таких рыб. Рыбы из озера имеют массивную высокую голову с широкими короткими челюстями, а также смещённые в дорзальном направлении жаберные крышки и небольшие глаза, низкое, относительно продолговатое и почти прямоугольное туловище, короткий хвостовой стебель и несколько наклонённый назад крупный грудной плавник. Низкий профиль тела ротана снижает сопротивление воды, позволяя эффективно двигаться и поддерживать скорость при небольших затратах энергии. Расположение грудных плавников предполагает, что рыбы способны к быстрому и резкому перемещению [Webb, 1984]. Для сохранения устойчивости тела при движении и поворотах рыбы имеют относительно крупные размеры непарных плавников. Массивная голова и субтерминальный рот рыб из озера может ассоциироваться с преимущественно бентосной стратегией кормления [Wainwright, Richard, 1995].

В настоящее время нельзя утверждать, что различия между двумя биотопическими микропопуляциями ротана обусловлены исключительно антропогенным происхождением карьеров.

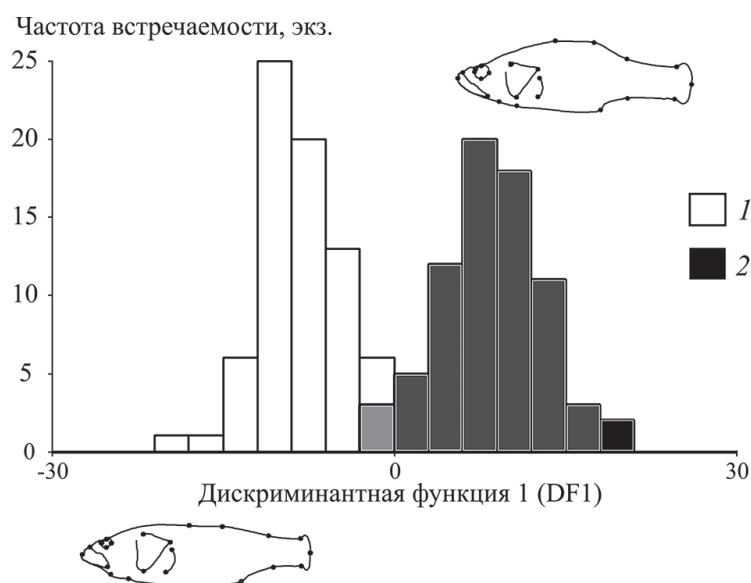


Рис. 9. Результаты дискриминантного анализа прокрустовых координат, характеризующих форму тела инвазионных микропопуляций ротана в двух типах биотопов: 1 – озере и 2 – торфяном карьере на Среднем Урале. Контурные модели формы тела рыб соответствуют минимальному и максимальному значениям дискриминантной функции.

Неполнота состава сообщества рыб в торфяном карьере, в котором обитает микропупуляция ротана, также может усиливать разнообразие морфогенетических траекторий.

Оценка внутри- и межгруппового морфологического разнообразия. Уровни внутри- и межгруппового разнообразия сравнили с помощью программы DisparityBox7 пакета IMP по двум выборкам разных лет из озера и двум выборкам одного года из торфяных карьеров, используя метод оценки частного морфологического разнообразия PD [Zelditch et al., 2004]. Результаты сравнения представлены на рис. 10.

Из рисунка следует, что уровни межгруппового частного морфологического разнообразия (PDB) в микропупуляциях ротана, населяющих биотопы озера и торфяного карьера, совпадают, а соответствующий уровень внутригруппового частного морфологического разнообразия (PDW) достоверно выше в микропупуляции торфяного карьера ($t = 2.8$; $df = 144$; $p < 0.01$).

Напомним, что $PD = PDB + PDW$ [Zelditch et al., 2004] и по этой причине $PD2$ выборки из карьера значимо больше $PD1$ – выборки из озера. Таким образом, биотопические группировки ротана не только различаются по форме тела, но и по уровню её внутригрупп-

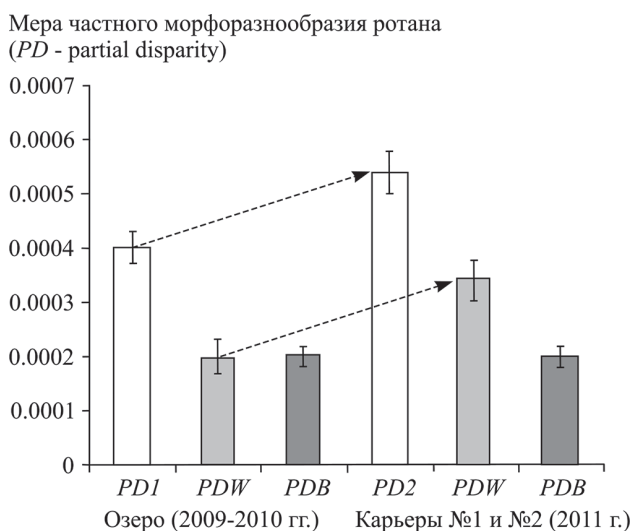


Рис. 10. Соотношение иерархической структуры частного морфологического разнообразия ($PD \pm SE$) формы тела ротана из многовидового сообщества рыб оз. Шитовское ($PD1$) и малопродуктивного сообщества торфяного карьера ($PD2$) с учётом их внутригрупповой (PDW) и межгрупповой (PDB) компонент.

пового морфологического разнообразия, которое значимо выше в микропупуляциях из водоёмов торфяных карьеров, имеющих антропогенное происхождение и малопродуктивной состав сообщества рыб.

Использовали также другой метод оценки внутригруппового морфологического разнообразия – оценку паттерна дистанций между ближайшими соседними ординатами. Для этого в каждой группе ротана были построены полигоны изменчивости сравниваемых выборок в плоскости первой и третьей главных компонент $PC1$ и $PC3$ (см. рис. 3), на которые приходится 37.56% дисперсии формы тела и которые значимо связаны с рангом видового богатства сообществ.

Предварительно с помощью процедуры случайного разрежения состава проб (рарефакции – rarefaction) были сформированы одинаковые по числу наблюдений объёмы выборок. В результате сравнения величин средних дистанций между ближайшими соседними ординатами ($MNND$) для выборок ротана между ними на основе теста Краскела – Уоллиса были выявлены значимые межгрупповые различия ($H = 17.23$; $p < 0.001$). Относительно высокие уровни морфологического разнообразия ($MNND$) проявились в выборках ротана из карьеров, особенно из карьера № 1 (табл. 3).

В двух выборках разных лет из оз. Шитовское величины $MNND$ оказались близкими, но имели низкие значения. Следует обратить внимание на то, что в выборках ротана из всех смежных водоёмов наблюдается значимый эффект неслучайной агрегации ординат, поскольку отношение $R < 1$. Последнее указывает на то, что в каждом водоёме избирательно реализуется крайне узкий спектр траекторий развития, характерный для большинства особей этого водоёма. Другими словами, в конкретных условиях данного водоёма реализуются определённые пути морфогенеза, формирующие у большинства особей типичный фенотип (в каждом водоёме свой особенный), причём случайная компонента внутригрупповой изменчивости формы тела рыб при этом остаётся минимальной. Подобный эффект несколько неожидан, поскольку предполагалось, что у ротана, понав-

Таблица 3. Оценка модели рассеивания ординат в полигонах изменчивости формы тела ротана вдоль PC1 и PC3 для четырёх выборок на основе метода средних дистанций между ближайшими соседними ординатами (*MNND*)

| Выборка, год | Средняя дистанция <i>MNND</i> | Ожидаемая дистанция <i>ExpNND</i> | <i>R</i> | <i>Z</i> | Уровень значимости (<i>p</i>) |
|---------------------|----------------------------------|--------------------------------------|----------|----------|------------------------------------|
| Оз. Шитовское, 2009 | 0.0019 | 0.0031 | 0.61 | -4.08 | < 0.001 |
| Оз. Шитовское, 2010 | 0.0019 | 0.0036 | 0.54 | -4.85 | < 0.001 |
| Карьер № 1, 2011 | 0.0034 | 0.0050 | 0.68 | -3.44 | < 0.001 |
| Карьер № 2, 2011 | 0.0029 | 0.0046 | 0.63 | -3.97 | < 0.001 |

шего в новые условия обитания за пределами естественного видового ареала, и тем более в водоёмы антропогенного происхождения (торфяные карьеры, заполненные водой), должна усилиться именно случайная компонента изменчивости, то есть должно наблюдаться сверхрассеивание ординат, но этого не обнаружено. Напротив, виден противоположный эффект неслучайной реализации и «тиражирования» в водоёме определённого фенотипа (узкого набора фенотипов). Поэтому наблюдающееся возрастание значения *MNND* у рыб из карьеров теоретически могло бы быть ещё большим, если сопоставить с соответствующими величинами *ExpNND* при случайной реализации морфогенеза (см. табл. 3). Можно было бы допустить, что это результат известного генетического эффекта «бутылочного горлышка» за счёт ограниченного числа особей-основателей, но фенотипы (форма тела) ротана из двух пространственно удалённых, но экологически сходных торфяных карьеров, более близки между собой, чем между ближайшими микропопуляциями озера и карьера № 1 (см. рис. 1 и 5). Можно также было предположить действие направленного жёсткого отбора, но такая его эффективность при возможности ежегодного взаимного генетического перемешивания населения рыб разных водоёмов даже при учёте малой пространственной подвижности ротана представляется нереальной (известно, что 3% обмена на поколение теоретически должны обеспечить генетическую нивелировку смежных популяций – [см. Шеппард, 1970; Тимофеев-Ресовский и др., 1973]). В настоящее время мы можем, скорее, объяснить этот парадокс лишь тем, что, вероятно, аборигенные популяции вида в своей исходной природной среде обитания приобрели большой набор потенциальных адаптивных модифика-

ций к широкому спектру биотопов, которые могут быть легко реализованы как один из возможных путей морфогенеза в определённых биотопических условиях. Иными словами, напрашивается вывод о существовании преадаптации ротана к обитанию и развитию в широком спектре водоёмов Среднего Урала, включая затопленные торфяные карьеры.

При попадании особи в определённые условия, например, стресс-индуцирующие эпигенетическую систему [Jablonka, Raz, 2009; Duncan et al., 2014; Burggren, 2016], включаются пороговые эпигенетические механизмы (метилование ДНК, транспозиция мобильных элементов генома и др.), переключающие морфогенез определённым способом в соответствии с необходимой адаптивной модификацией. В дальнейшем изменённый эпигенетический профиль ДНК, «настроенный» на тиражирование определённой группы фенотипов, как показали многие недавние исследования эпигенетиков, способен трансгенерационно устойчиво наследоваться благодаря феномену мягкого наследования [Dickins, Rahman, 2012; Bonduriansky, 2012; Duncan et al., 2014]. Дальнейший молекулярно-генетический анализ микросателлитных локусов ДНК пространственно изолированных смежных микропопуляций ротана на Среднем Урале может способствовать прояснению этого вопроса.

Таким образом, полученные результаты косвенно указывают на то, что веер морфогенетических траекторий у рыб в торфяных карьерах, имеющих антропогенное происхождение, действительно шире, чем в озере, и согласуются с приведёнными выше оценками внутрigrуппового морфологического разнообразия. Природа данного явления пока неясна. Можно предполагать, что высокая локальная плотность микропопуляции и

почти полное отсутствие других видов рыб запускают пороговый «триггерный» механизм изменения морфогенеза, основанный на особом стресс-индуцированном воздействии на эпигенетическую систему. Такие быстрые переключения морфогенеза известны, например, как «эффект группы» у саранчи и ряда других видов в ответ на высокую плотность и наличие в среде определённых биоинформационных химических сигналов [Шварц и др., 1976]. Определённое изменение эпигенетической системы, например перестройка мобильных элементов генома, как это происходит при воздействии тяжёлого теплового шока (ТТШ) на развитие структуры жилок крыла дрозофил [Васильева и др., 1995], обеспечивает характерное переключении морфогенеза, способное трансгенерационно наследоваться [Bonduriansky, 2012; Burggren, 2016; Boskovic, Rando, 2018]. Поэтому, возможно, что подобный плотностнозависимый стресс, возникающий у ротана в маловидовом ихтиоценозе, может быстро переключать развитие в направлении определённой модификации и сохранять её в дальнейших поколениях, если экологическая ситуация не изменится.

Заключение

Наиболее успешно и, вероятно, в первую очередь вид-вселенец осваивал неглубокие водоёмы, малозаселённые другими видами рыб, в том числе антропогенные по происхождению затопленные карьеры. Относительная численность вида оказалась выше в торфяных карьерах, где он полностью доминирует и формирует мало- и одновидовые ихтиоценозы. Многовидовое озёрное сообщество рыб препятствует росту численности ротана, однако, его микропопуляция в оз. Шитовское из года в год устойчиво поддерживается.

В результате проведённого морфометрического исследования было показано, что в разные годы в одном и том же водоёме с высокой полнотой видового состава (оз. Шитовское) ротан относительно мало изменчив и устойчиво сохраняет форму тела. Интересно, что сезонные изменения формы выражены в целом меньше или сопоставимы с межгодо-

вой хронографической компонентой изменчивости. Половые и возрастные различия сравнительно невелики и существенно меньше, чем биотопические, выявленные между представителями двух изученных биотопов: озера и торфяного карьера. Полигоны изменчивости трёх сравниваемых микропопуляций ротана из озера и карьеров № 1 и № 2 чётко разобщены, то есть формируют фенотипически дифференцированные группировки, каждая из которых имеет свой собственный облик. Это обеспечивает при каноническом и дискриминантном методах анализа высокую надёжность диагностики и устойчивую корректность отнесения особей любого пола и возраста к своей собственной микропопуляции. Такой высокий уровень морфологических различий и их надёжности (98%) весьма редко встречается в практике внутривидовых сравнений популяций рыб, тем более населяющих смежные водоёмы.

На первый взгляд создаётся впечатление, что вид в результате жёсткого естественного отбора всего за полтора десятилетия обитания в новой среде резко изменил форму тела, поскольку эта дифференциация морфогенеза локальных микропопуляций ротана явно имеет адаптивную природу. Ранее мы уже предположили, что такой механизм дифференциации маловероятен из-за отсутствия жёсткой пространственной изоляции и возможности генетического обмена между смежными микропопуляциями. С другой стороны, нами при оценке внутригруппового морфологического разнообразия во всех водоёмах обнаружен эффект неслучайной агрегации ординат особей в пределах полигонов изменчивости. Это означает, что все особи в каждой микропопуляции формируют очень узкий и специфичный набор фенотипов, то есть проявляют определённую изменчивость (по Ч. Дарвину). Традиционная трактовка в русле синтетической теории эволюции (СТЭ) о жёстком отборе генотипов и последующей тесной связи генотип – фенотип в этом случае тоже маловероятна. Для таких кардинальных перестроек в каждой популяции, основанных на творческом синтезировании отбором новых адаптивных генотипов и соответственно фенотипов просто не хватило бы ни времени

(числа поколений), ни локальной численности для эффективного направленного отбора. Значительно более правдоподобна иная версия этих адаптивных изменений, которую мы обсуждали выше, связанная с преадаптацией вида к широкому спектру биотопических условий в исходной части ареала и наличием у каждой его особи потенциального спектра доступных для реализации адаптивных модификаций, обусловленных эпигенетическими перестройками. Творческая роль отбора присутствует и в данной модели [West-Eberhard, 2003], но субстрат и механизм изменений в этом случае другие.

Особенности формы тела ротана в водоёмах торфяных карьеров могут быть связаны с вероятным каннибализмом вида, обитающего в маловидовом сообществе при отсутствии других ихтиофагов. Такая модификация развития, допускающая перестройку морфогенеза, обеспечивающую возможность вынужденного каннибализма, также могла быть исторически сформирована в исходной естественной части ареала вида и стала востребована в обеднённых видами сообществах рыб и на Среднем Урале.

Все использованные подходы к анализу внутригруппового морфологического разнообразия в микропопуляциях ротана косвенно указывают на то, что в торфяных карьерах с маловидовым составом сообществ морфологическое разнообразие достоверно выше, чем в оз. Шитовское с многовидовым составом ихтиоценоза. Расширение веера морфогенетических траекторий в микропопуляции ротана, приводящее к увеличению внутригруппового морфологического разнообразия, как уже подчёркивалось, обычно косвенно указывает на дестабилизацию развития в пессимальных условиях. Поэтому можно было бы предполагать, что в торфяных карьерах условия обитания и развития более пессимальны, чем в озере. Возможно, это отчасти именно так, но, вероятно также ещё одна интерпретация данного эффекта. Поскольку мы установили, что рост особей у двух разновозрастных групп ротана (3+ и 4+) в озере угнетён по сравнению с их представителями в торфяных карьерах, можно допустить другое объяснение. Замедленный рост ротана в озере может

быть связан с конкурентным влиянием локального многовидового сообщества рыб и присутствием в нем ихтиофагов, что может порогово запускать определённый путь морфогенеза, ведущий к характерному озёрному фенотипу. Однако это не влияет здесь на разнообразие формы тела, и развитие протекает в целом стабильно. В карьерах ситуация иная. Возможно, что большая скорость роста может, напротив, указывать на более благоприятные для вида условия в торфяных карьерах, а возрастание в них морфологического разнообразия может быть обусловлено следствием проявления принципа компенсации Ю.И. Чернова [Чернов, 2005] как на уровне сообщества, так и на популяционном уровне. Обычно принцип Ю.И. Чернова проявляется как компенсаторное возрастание разнообразия и численности представителей одной из таксономических групп, входящей в состав обеднённого таксонами сообщества. Данный принцип может проявляться и на популяционном уровне [Vasil'ev et al., 2017a, 2017b; Васильев и др., 2018; Baranov, 2020]. Иногда половой диморфизм в строении кормодобывающих структур компенсаторно усиливается на фазах депрессии или низкой численности для снижения трофической конкуренции, но уменьшается или не проявляется на пике численности при благоприятных условиях и избытке кормов.

В случае ротана морфологическое разнообразие также может компенсаторно возрастать в маловидовом или одновидовом сообществах торфяных карьеров в соответствии с принципом Ю.И. Чернова. Следует также обратить внимание на то, что половые различия в многовидовом сообществе рыб оз. Шитовское у ротана с возрастом уменьшались, а в торфяном карьере, напротив, увеличивались. Это также может быть интерпретировано как проявление принципа компенсации Ю.И. Чернова для снижения вероятной трофической конкуренции между полами.

Таким образом, полученные результаты указывают на высокую фенотипическую пластичность и морфогенетическую преадаптацию ротана, позволяющую ему быстро трансформировать развитие и адаптироваться к различным гидробиологическим, меж-

годовым и синэкологическим изменениям осваиваемых новых водоёмов, включая антропогенные.

Благодарности

Авторы благодарят ведущего специалиста лаборатории водных биоресурсов Уральского филиала ФГБНУ «ВНИРО» А.В. Лугаськова за помощь в сборе материала.

Финансирование работы

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

Конфликт интересов

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

Соблюдение этических стандартов

Статья не содержит никаких исследований с участием животных в экспериментах, выполненных кем-либо из авторов.

Литература

Алеев Ю.Г. Функциональные основы внешнего строения рыбы. М.: Изд-во АН СССР, 1963. 248 с.

Алимов А.Ф., Орлова М.И., Панов В.Е. Последствия интродукций чужеродных видов для водных экосистем и необходимость мероприятий по их предотвращению // Сб. научных трудов: Виды-вселенцы в европейских морях России. Апатиты: Изд-во Кольского научного центра РАН, 2000. С. 12–23.

Атлас пресноводных рыб России: В 2 т. / Под ред. Ю.С. Решетникова. М.: Наука, 2002. 632 с.

Бакланов М.А. Головешка-ротан *Percottus glenii* Дуб. в водоёмах г. Перми // Вестн. Удмурт. ун-та. Сер. Биология. 2001. № 5. С. 29–41.

Баранов В.Ю. Изменчивость формы тела в онтогенезе серебряного и золотого карасей в популяциях Южного Урала // Успехи современной биологии. 2013. Т. 133. № 2. С. 141–151.

Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах / Под ред. А.Ф. Алимова, Н.Г. Богуцкой. М.: Тов-во научн. изд. КМК, 2004. 436 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 водоёмах бассейна р. Теча методами геометрической морфометрии // Вопросы радиационной безопасности: науч.-практ. журн. / ПО «Маяк». 2007. № 1. С. 63–77.

Васильев А.Г., Васильева И.А., Шкурихин А.О. Геометрическая морфометрия: от теории к практике. М.: Тов-во научн. изд. КМК, 2018. 471 с.

Васильева Л.А., Ратнер В.А., Забанов С.А., Юдакин А.Я. Сравнительный анализ паттернов локализации мобильных генетических элементов в селекционно-генетических экспериментах на *Drosophila melanogaster* // Генетика. 1995. Т. 31. № 7. С. 920–931.

Дьяченко И.П. Рыбы и рыбные ресурсы Башкортостана: Учебное пособие. Уфа: РИЦ БашГУ, 2013. 152 с.

Дэвис Д.С. Статистический анализ данных в геологии. Кн. 2. М.: Недра, 1990. 427 с.

Елин Д.Г. Межгодовая изменчивость видовой и популяционной структуры рыб эвтрофного водоёма // Развитие идей академика С.С. Шварца в современной экологии: Материалы конференции молодых учёных Уральского региона (Екатеринбург, 2–3 апреля 1999 г.) / Под ред. И.Л. Гольдберг, И.Н. Михайловой, И.Б. Головачева. Екатеринбург: Изд-во Екатеринбург, 1999. С. 52–53.

Еловенко В.Н. Систематическое положение и географическое распространение рыб семейства Eleotrididae, интродуцированных в водоёмы Европейской части СССР, Казахстана и Средней Азии // Зоол. журн. 1981. Т. 60. № 10. С. 1517–1522.

Жерихин В.В. Избранные труды по палеоэкологии и филогенетике. М.: Тов-во научн. изд. КМК, 2003. 542 с.

Зиновьев Е.А., Устюгова Т.В., Пушкин Ю.А. Вековые изменения в составе ихтиофауны р. Кама, новые виды // Опыт кадастровой характеристики, результаты учётов, материалы к кадастру по непромысловым птицам, пресмыкающимся, земноводным и рыбам: Тезисы докладов Всесоюзного совещания по проблеме кадастра и учёта животного мира. Ч. 3. Уфа: Башкирское книжное изд-во, 1989. С. 342–344.

Лугаськов А.В. Распространение, биология и морфология ротана в водоёмах Урала // Современное состояние водных биоресурсов: Материалы международной конференции (Новосибирск, 26–28 марта 2008 г.) / Под ред. И.В. Морузи, Е.В. Пищенко, П.В. Белоусова. Новосибирск: Изд-во Агрос, 2008. С. 149–154.

Лугаськова Н.В. Видовая специфика цитогенетической стабильности рыб в условиях эвтрофного водоёма // Экология. 2003. № 3. С. 235–240.

Мандрица С.А. К размерно-возрастной изменчивости головешки-ротана (*Percottus glenii* Dybowski, 1877) // Вестник пермского университета. Биология. 2010. Вып. 1 (1). С. 4–11.

Мина М.В. Микроэволюция рыб. М.: Наука, 1986. 207 с.

Михайлов Т.В. К вопросу об экологии ротана (*Percottus glenii*) в Курганской области // Проблемы биологической науки и образования в педагогических вузах: Материалы II Всероссийской конференции (Новосибирск, 21–23 марта 2002 г.). Вып. 2 / Под ред. А.Ю. Харитоновой, Л.Н. Сивохиной. Новосибирск: Изд-во НГПУ, 2002. С. 123–126.

Никольский Г.В. Экология рыб. М.: Высш. шк., 1974. 368 с.

- Павлов Д.С., Букварёва Е.Н. Биоразнообразие, экосистемные функции и жизнеобеспечение человечества // Вестник РАН. 2007. Т. 77. № 11. С. 974–986.
- Правдин И.Ф. Руководство по изучению рыб. М.: Пищевая пром-сть, 1966. 376 с.
- Решетников А.Н. Современный ареал ротана *Perccottus glenii* Dybowski, 1877 (Odontobutidae, Pisces) в Евразии // Российский журнал биологических инвазий. 2009. Т. 1. С. 22–35.
- Решетников А.Н., Чибилёв Е.А. Распространение ротана (*Perccottus glenii* Dybowski, 1877) в бассейне р. Иртыш и анализ возможных последствий для природы и человека // Сибирский экологический журнал. 2009. № 3. С. 405–411.
- Спановская В.Д., Савваитова К.А., Потапова Т.Л. Об изменчивости ротана (*Perccottus glehni* Dyb., Fam. Eleotridae) при акклиматизации // Вопросы ихтиологии. 1964. Т. 4, вып. 4(33). С. 632–643.
- Тимофеев-Ресовский Н.В., Яблоков А.В., Глотов Н.В. Очерк учения о популяции. М.: Наука, 1973. 278 с.
- Чернов Ю.И. Видовое разнообразие и компенсационные явления в сообществах и биотических системах // Зоол. журн. 2005. Т. 84, вып. 10. С. 1221–1238.
- Шайгородский Э.А., Решетников М.А. Обзор фауны рыб Челябинской области (1874–1994 гг.) // Материалы по флоре и фауне Челябинской области. Миасс, 1994. С. 48–53.
- Шварц С.С. Популяционная структура вида // Зоол. журн. 1967. Т. 46, вып. 10. С. 1456–1469.
- Шварц С.С. Экологические закономерности эволюции. М.: Наука, 1980. 277 с.
- Шварц С.С., Пястолова О.А., Добринская Л.А., Рункова Г.Г. Эффект группы в популяциях водных животных и химическая экология. М.: Изд-во Наука, 1976. 152 с.
- Шеппард Ф.М. Естественный отбор и наследственность. М.: Просвещение, 1970. 216 с.
- Baranov V.Y. Body shape variability of the minnow *Phoxinus phoxinus* (Linnaeus, 1758) (Cyprinidae, Actinopterygii) in large and small watercourses of the Sylva River Basin (Middle Urals) // Biology Bulletin. Russian Academy of Sciences. 2020. Vol. 47. Iss. 10. P. 1285–1292. DOI: 10.1134/S1062359020100039
- Bonduriansky R. Rethinking heredity, again // Trends in Ecology and Evolution. 2012. Vol. 27. No. 6. P. 330–336.
- Boskovic A., Rando O.J. Transgenerational epigenetic inheritance // Annual Rev. Genet. 2018. Vol. 52. P. 21–41. DOI: 10.1146/annurev-genet-120417-031404
- Burggren W. Epigenetic inheritance and its role in evolutionary biology: re-evaluation and new perspectives // Biology. 2016. Vol. 5. No. 24. P. 2–22. DOI: 10.3390/biology5020024
- Claude J. Morphometrics with R. NY: Springer Science+Business Media, LLC, 2008. 316 p. DOI: 10.1007/978-0-387-77790-0
- Dickins T.E., Rahman Q. The extended evolutionary synthesis and the role of soft inheritance in evolution // Proc. of the Royal Soc. B. 2012. Vol. 279. P. 2913–2921. DOI: 10.1098/rspb.2012.0273
- Donnelly K.P. Simulations to determine the variance and edge effect of total nearest neighbor distance // Simulation studies to archeology / Ed. by Hodder I. Cambridge: Cambridge Univ. Press., 1978. P. 91–95.
- Duncan E.J., Gluckman P.D., Dearden P.K. Epigenetics, plasticity and evolution: How do we link epigenetic change to phenotype? // J. Exp. Zool. Part B. Molec. and Develop. Evol. 2014. Vol. 322. P. 208–220. DOI: 10.1002/jez.b.22571
- Facon B., Genton B.J., Shykoff J., et al. A general eco-evolutionary framework for understanding bioinvasions // Trends in Ecology and Evolution. 2008. Vol. 21. No. 3. P. 130–135. DOI: 10.1016/j.tree.2005.10.012
- Hammer Ø. New methods for the statistical analysis of point alignments // Computers & Geosciences. 2009. Vol. 35. P. 659–666. DOI: 10.1016/j.cageo.2008.03.012
- Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. Palaeontologia Electronica 4(1). 2001. 9p. (Program). // Available online: (http://palaeoelectronica.org/2001_1/past/issue1_01.html). Accessed on 01.04.2020.
- Jablonka E., Raz G. Transgenerational epigenetic inheritance: prevalence, mechanisms, and implications for the study of heredity and evolution // Quart. Rev. Biol. 2009. Vol. 84. P. 131–176. DOI: 10.1086/598822
- Klingenberg C.P. MorphoJ: an integrated software package for geometric morphometrics // Molecular Ecology Resources. 2011. Vol. 11. P. 353–357. DOI: 10.1111/j.1755-0998.2010.02924.x
- Lucek K., Sivasundar A., Seehausen O. Evidence of adaptive evolutionary divergence during biological invasion // PLOS ONE. 2012. Vol. 7. Iss. 11. e49377. P. 1–6. DOI: 10.1371/journal.pone.0049377
- Panarari-Antunes R.S., Prioli A.J., Prioli S.M.A.P., Gomes V.N., et al. Genetic divergence among invasive and native populations of *Plagioscion squamosissimus* (Perciformes, Sciaenidae) in Neotropical regions // J. of Fish Biol. 2012. Vol. 80. P. 2434–2447. DOI: 10.1111/j.1095-8649.2012.03290.x
- Reshetnikov A.N. Spatio-temporal dynamics of the expansion of rotan *Perccottus glenii* from West-Ukrainian centre of distribution and consequences for European freshwater ecosystems // Aquatic Invasions. 2013. Vol. 8. Iss. 2. P. 193–206. DOI: <http://dx.doi.org/10.3391/ai.2013.8.2.07>
- Reshetnikov A.N., Ficetola G.F. Potential range of the invasive fish rotan (*Perccottus glenii*) in the Holarctic // Biol. Invasions. 2011. Vol. 13. P. 2967–2980. DOI: 10.1007/s10530-011-9982-1
- 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: (<http://life.bio.sunysb.edu/morph/>). Accessed on 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: (<http://life.bio.sunysb.edu/morph/>). Accessed on 12.02.2017.
- Rohlf F.J., Slice D. Extension of the Procrustes method for the optimal superimposition of landmarks // Syst. Zoolo-

- gy. 1990. Vol. 39. No. 1. P. 40–59. DOI: 10.2307/2992207
- Sakai A.K., Allendorf F.W., Holt J.S., et al. The population biology of invasive species // *Annual Rev. Ecol. Syst.* 2001. Vol. 32. P. 305–332. DOI:10.1146/annurev.ecolsys.32.081501.114037
- Sheets H.D., Zelditch M.L. Studying ontogenetic trajectories using resampling methods and landmark data // *Hystrix, the Ital. Journal of Mammal.* 2013. Vol. 24. No.1. P. 67–73. DOI: 10.4404/hystrix-24.1-6332
- Stray D.L. Eight questions about invasions and ecosystem functioning // *Ecology Letters.* 2012. Vol. 15. P. 1199–1210. DOI: 10.1111/j.1461-0248.2012.01817.x
- 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 Journal of Biological Invasions.* 2017a. Vol. 8 (1). P. 1–9. DOI: 10.1134/S2075111717010143
- Vasil'ev A.G., Vasil'eva I.A., Gorodilova Yu.V., Dobrinskii N.L. Chernov's compensation principle and the effect of rodent community completeness on the variability of Bank vole (*Clethrionomys glareolus*) population in the Middle Urals // *Russian Journal of Ecology.* 2017b. Vol. 48. No. 2. P. 161–169. DOI: 10.1134/S1067413617020096
- Vasil'ev A.G., Vasil'eva I.A., Kourova T.P. Analysis of coupled geographic variation of three shrew species from southern and northern Ural taxocenes // *Rus. J. of Ecology.* 2015. Vol. 46. No. 6. P. 552–558. DOI: 10.1134/S1067413615060223
- Wainwright P.C., Richard B.A. Predicting patterns of prey use from morphology of fishes // *Environ. Biol. Fish.* 1995. Vol. 44. P. 97–113. DOI: 10.1007/BF00005909
- Webb P.W. Body form, locomotion and foraging in aquatic vertebrates // *Amer. Zool.* 1984. Vol. 24. Iss. 1. P. 107–120. DOI: 10.1093/icb/24.1.107
- West-Eberhard M.J. Developmental plasticity and evolution. New York: Oxford Univ. Press, 2003. 816 p.
- Yezerinac S.M., Loogheed S.C., Handford P. Measurement error and morphometric studies: statistical power and observer experience // *Systematic Biology.* 1992. Vol. 41. No. 4. P. 471–482. DOI: 10.2307/2992588
- Zelditch M.L., Swiderski D.L., Sheets H.D., et al. Geometric morphometrics for biologists: a primer. Elsevier: Acad. Press, 2004. 437 p.
- Zelikova T.J., Hufbauer R.A., Reed S.C., Wertin T., et al. Eco-evolutionary responses of *Bromus tectorum* to climate change: implications for biological invasions // *Ecology and Evolution.* 2013. Vol. 3. No. 5. P. 1374–1387. DOI: 10.1002/ece3.542

PHENOTYPIC PLASTICITY OF THE AMUR SLEEPER (*PERCCOTTUS GLENII*) INVASIVE POPULATIONS DURING THE COLONISATION OF WATER BODIES

© 2022 Baranov V.Yu.*, Vasil'ev A.G.**

Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch of the RAS
Yekaterinburg, 620144, Russian Federation;
e-mail: *vadimb4@yandex.ru; **vag@ipae.uran.ru

The variability of the body shape in invasive fish species – Amur sleeper (*Percottus glenii*) - from natural and anthropogenic water bodies of the Middle Urals with different completeness of the species composition was studied by the use of geometric morphometrics methods. We compared samples of the Amur sleeper from neighboring adjacent water bodies – Lake Shitovskoye and two peat quarries filled with water. Samples of different seasons and years of collection were taken in the lake, which allowed us to correlate the influence of climate and season on the morphogenesis of the Amur sleeper. According to the control catches, the fish community of the lake is represented by 10 species, i.e. it has a poly-species composition: 6 native species (roach, river perch, ruff, tench, crucian carp, and pike) and 4 alien species (bream, belica, Amur sleeper, carp). The share of the Amur sleeper in the control catches in the lake was no more than 3–5%. In the water bodies of peat quarries, oligoid communities of 2 species were formed (Amur sleeper and crucian carp). Discriminant analysis of the body shape of fish from the lake and peat pits allowed us to reveal the origin of 93–98% of individuals. Comparing the samples of the younger (2+–3+ years) and older (4+–7+ years) age groups of fish divided by sex and biotope, different directions of changes in the shape of the Amur sleeper body in ontogenesis were revealed between the biotopic groups. The range of age variability was almost 5 times lesser than the intergroup biotopic differences of fish from ecologically contrasting water bodies. Seasonal and inter-annual intra-population variability of body shape in the Amur sleeper in the lake is significantly lesser pronounced than the intergroup differences between samples from the lake and peat quarries. Sex differences accounted for only 6% of the intergroup variance (3 times lower than the level of age differences), and in the poly-species lake community, sex differences decrease with age, and in the water bodies of quarries, on the contrary, they increase. Within-group morphological disparity (*MNND*) is significantly higher in samples from peat quarries. The data obtained are of a key character, since they characterize a high degree of phenotypic plasticity of the Amur sleeper and a rapid adaptive restructuring of its morphogenesis to different conditions of natural and anthropogenic water bodies of the Middle Urals.

Keywords: *Percottus glenii*, the Amur sleeper, alien species, invasion, variability, morphological variability, geometric morphometrics, the Middle Urals.