

Изменчивость речного окуня *Perca fluviatilis* Linnaeus, 1758 на горном и полугорном участках р. Лозьва и в смежных с ней озерах (Северный Урал)

В. Ю. БАРАНОВ

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

Статья поступила 31.03.2020

После доработки 01.07.2020

Принята к печати 03.07.2020

АННОТАЦИЯ

Изучена изменчивость формы тела речного окуня в популяциях из горных и полугорных участков р. Лозьва и смежных озер Простаптур и Елесинское (Северный Урал). Использован метод описания формы с помощью рамочной конструкции из 23 дистанций, вычисленных между 11 расставленными гомологичными метками на изображениях боковых проекций рыб. Около 33 % общей дисперсии формы связано с обитанием окуня в градиенте расположения локаций вдоль течения реки. Размах изменчивости формы тела окуней, населяющих разные участки водотока, в 1,3 раза больше размаха изменчивости, связанной с обитанием рыб в условиях реки и озер, и в 1,6 раза больше масштаба локальных морфологических отличий, обусловленных средой проживания окуня в оз. Простаптур. Для популяций окуня из озер с периодическим дефицитом растворенного в воде кислорода определен низкий уровень внутригруппового разнообразия формы тела. У окуня из реки с высокой турбулентностью горных течений, изменчивыми уровнями водотока и траекториями потоков выявлено повышенное внутригрупповое морфологическое разнообразие. Оценки морфоразнообразия в популяциях косвенно указывают на изменение онтогенеза рыб в условиях горного и полугорного протекания реки и могут свидетельствовать о большей приспособленности окуня к периодическому недостатку кислорода в озерах, чем к изменениям гидродинамического режима горной реки.

Ключевые слова: речной окунь, изменчивость, геометрическая морфометрия, речная система р. Лозьва, Северный Урал.

В ряде научных работ показана пластичность биологии, экологии и морфологии речного окуня [Покровский, 1951; Зеленецкий, 1990; Попова и др., 1993; Шатуновский, Рубан, 2013; Попов, 2017], благодаря которой изменчивость этого вида в разных регионах его широкого ареала обитания и естественных экстремальных экологических условиях является актуальным предметом исследова-

ний. Речной окунь – многочисленный и широко распространенный вид пресноводных рыб Свердловской области. Он входит в большинство аборигенных ихтиологических комплексов проточных и слабопроточных водоемов. Окунь населяет преимущественно равнинные водоемы, в быстрых и холодных горных ручьях он отсутствует. В реках окунь избегает сильного течения [Богданов и др., 2006] и оби-

тает, как правило, на их нижних и средних участках [Попов, 2017]. Мало изученной остается тема исследования этого озерно-речного вида рыб, приспособленного к жизни в прибрежной зарослевой зоне, в верхнем незарегулированном течении рек в относительно быстром гидродинамическом окружении их местообитаний, например, на участках с горными условиями протекания рек. Верхнее и начало среднего течения р. Лозьва – средней по размеру реки на севере Свердловской области – характеризуются естественными горными и полугорными условиями протекания водотока. Несмотря на высокие скорости водных потоков, на данных участках реки существуют немногочисленные зоны, подходящие для обитания речного окуня.

Целью исследования стало изучение внутривидовой дифференциации и внутрипопуляционного разнообразия речного окуня, населяющего лотические и лентические водные системы в условиях горного и полугорного протекания р. Лозьва (Северный Урал), на основе сравнения выборок рыб из реки и смежных озер с помощью методов геометрической морфометрии формы тела.

Традиционные ихтиологические дистанции не совсем подходят для характеристики изменений формы. Многократное использование традиционных ориентиров – начало рыла и заднего конца хвостового стебля – приводит к дублированию информации в данных и неравномерному описанию формы, которая детально характеризуется в одних областях тела и редко в других отделах. Многие промеры выровнены по одной, как правило, продольной оси, информация об изменениях в наклонных направлениях отсутствует. Поэтому для описания изменений формы тела рыб используется метод геометрической морфометрии, основанный на измерении дистанций между гомологичными метками-ландмарками, образующими последовательный ряд соединенных многоугольников – “рамочную (стропильную) конструкцию” (box truss, truss network system) [Strauss, Bookstein, 1982]. Данный метод морфометрии преодолевает недостатки традиционных измерений. Он позволяет обнаруживать различия формы в наклонном, горизонтальном и вертикальном направлениях и обеспечивает равномерное описание конфигурации объекта. Ме-

тод является эффективным инструментом для выявления различий формы между группами и популяциями рыб, а также для дифференциации видов со сходной конфигурацией тела [Cadrin, Friedland, 1999; Cavalcanti et al., 1999]. Метод используется для решения задач в областях таксономии [Gupta et al., 2018] и онтогенеза рыб [Hard et al., 1999], применяется в вопросах практического изучения морфологии рыб [Wessels et al., 2010] и для количественной оценки изменений состояния рыбы в лабораторных и полевых исследованиях [Fitzgerald et al., 2002]. При разработке стратегий управления в рыбохозяйственной деятельности и сохранения промысловых видов рыб метод геометрической морфометрии получил наиболее обширное распространение для сбора информации о структуре населения рыб [Cadrin, Silva, 2005].

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Выборки речного окуня произведены на трех участках р. Лозьва и из двух смежных с рекой озер (рис. 1). Исток реки расположен на восточном склоне Северного Урала. Длина реки составляет 637 км. В местах проведения отловов – на первом участке, в 516 км от устья, и втором, в 503 км от устья, – река носит горный характер с высокими скоростями течения и обилием порогов. Глубокие ямы формируют подпорожные зоны. На третьем участке отлова, в 413 км от устья, река приобретает черты полугорного водотока: скорость течения уменьшается, но все еще остается большой, снижается количество порогов, возрастает число длинных стариц и глубоких протяженных плесов, русло начинает сильно меандрировать (табл. 1). Весной уровень воды может подниматься в среднем на 2,0–2,5 м. Грунт галечный, заиление характерно на плесах, в заливах, старицах и устьях притоков. Большинство правых притоков реки берут начало с гор, левые притоки текут из болотных массивов и обогащают воду органическим веществом. На большей части верхнего течения реки поддерживается благоприятный для оксифильных видов рыб газовый режим. Экологическое состояние р. Лозьва на не подверженных техногенному воздействию участках отбора проб можно считать удовлетворительным. Зоопланктон развит

слабо, по показателям развития зообентоса участки реки можно отнести к высококормным водоемам. Озера, на которых осуществлялся отлов, расположены среди заболоченных понижений ландшафта (см. табл. 1). Озеро Простаптур находится в 3,5 км от левого берега главной реки. Водоем округлой формы. Дно ровное, илистое. Сток из озера впадает в р. Большая Манья, устье которой расположено в 515 км от устья р. Лозьва. Озеро Елесинское располагается в 0,5 км от правого берега главной реки. Озеро имеет овальную форму. Дно озера сглаженное, покрыто слабоструктурированными иловыми отложениями. Устье стока из озера расположено в 511 км от устья р. Лозьва. Русло и пойма водотоков, соединяющих озера и реку, захламлены завалами леса, на них расположены бобровые плотины, затрудняющие миграцию рыб между рекой и озерами. Водное питание озер осуществляется в основном за счет местного поверхностного стока. Водоемы быстро прогреваются. В подледный период для озер характерен периодический дефицит растворенного в воде кислорода. По показателям развития зоопланктона и зообентоса оз. Елесинское можно отнести к средnekормным водоемам, оз. Простаптур – к высококормным. Обитание в озерах рачков-бокоплавов повышает их кормовую ценность [Лугаськов, 2009].

В составе ихтиологического сообщества по данным контрольных сетных и неводных уловов на участках отбора проб на р. Лозьва отмечено 11 видов рыб. Постоянно в реке присутствуют сибирский хариус *Thymallus arcticus* (Pallas, 1776), сибирский голец-

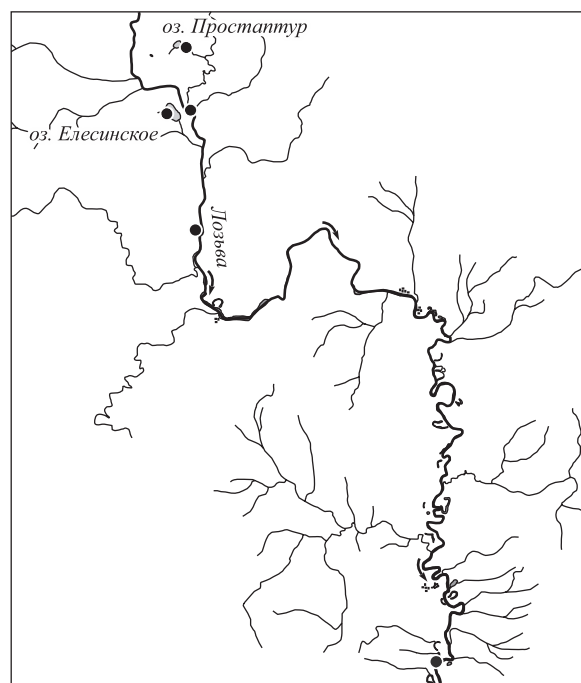


Рис. 1. Карта-схема участка р. Лозьва и смежных с рекой озер с указанием мест проведения отловов речного окуня

усач *Barbatula toni* (Dybowski, 1869), обыкновенный таймень *Hucho taimen* (Pallas, 1773) и налим *Lota lota* (Linnaeus, 1758). Ерш *Gymnocephalus cernuus* (Linnaeus, 1758), пескарь *Gobio gobio* (Linnaeus, 1758) и тугун *Coregonus tugun* (Pallas, 1814) встречаются главным образом на нижнем обследованном участке. Немногочисленные местообитания щуки *Esox lucius* (Linnaeus, 1758), речного окуня, плотвы *Rutilus rutilus* (Linnaeus, 1758) и сибирского ельца *Leuciscus leuciscus*

Т а б л и ц а 1

Координаты и гидрологические показатели озер и реки в местах отлова окуня

| Место сбора | Координаты, с. ш., в. д. | Скорость течения, м/с | Площадь, км ² | Ширина, м | Глубина, м |
|-----------------------------|-----------------------------|--------------------------|--------------------------|-----------|--|
| Первый участок р. Лозьва | 61°25'49", 60°08'23" | До 2,3 | – | 50–70 | |
| Второй участок р. Лозьва | 61°20'11", 60°09'39" | До 2,3 | – | 50–70 | 1,5–3,0 (плесы), до 0,3 (перекаты), до 6,0 (ямы) |
| Третий участок р. Лозьва | 61°00'45", 60°32'31" | 1,2–1,4 | – | 50–90 | |
| Оз. Простаптур | 61°28'46", 60°07'33" | – | 0,30 | – | 1,3–1,5 |
| Оз. Елесинское | 61°25'43", 60°07'07" | – | 1,36 | – | 1,1–1,2 |

baicalensis (Dybowski, 1874) в реке сосредоточены в устьях притоков, старицах и речных затонах. Относительная численность окуня в верхнем течении реки низкая [Лугаськов, 2009]. Разнообразие состава рыб в ихтиоценозах озер включает 3–4 вида. В уловах преобладает речной окунь (64–76 %), значительно меньше плотвы, единичны поимки щуки и сибирского ельца.

Отлов рыб осуществляли ставными жаберными сетями. Возраст определяли по чешуе, стандартную длину (SL) измеряли от начала рыла до конца чешуйного покрова. Оценивали стадию зрелости гонад, накопление внутривисцерального жира и наполнение пищеварительного тракта рыб пищевыми остатками. Выборки представлены преимущественно особями в возрасте от 4+ до 6+ лет.

Материал оцифрован в свежем виде. Изображения боковых проекций тела речного окуня с разрешением 1280 на 960 пикселей получены фотокамерой Canon EOS 450D. Всего изучено 167 боковых проекций. Изменения формы характеризовали с помощью дистанций (D) между 11 метками, размещенными в гомологичных точках изображений тела окуня (рис. 2). При расстановке меток использовали программу экранного дигитайзера tpsDig2 [Rohlf, 2013a] и программу tpsUtil [Rohlf, 2013b] для создания TPS-файлов.

Для стандартизации дистанций D применили уравнение регрессии, которое устраняет отклонения, вызванные аллометрическим ростом [Elliott et al., 1995]:

$$M_{adj} = M \left(\frac{SL_s}{SL_o} \right)^b,$$

где M_{adj} – скорректированная (стандартизированная) дистанция D с поправкой на размер особи; M – исходная дистанция D ; SL_s – средняя стандартная длина всех особей из всех популяций; SL_o – стандартная длина особи. Параметр b оценен для каждой дистанции D с использованием всех рыб по наклону (коэффициенту) регрессии для логарифмированных значений исходной дистанции ($\log M$) и стандартной длины ($\log SL_o$). Для оценки однородности выборочных дисперсий применяли тест Левене. В зависимости от результатов теста использовали однофакторный дисперсионный анализ или его непараметрический аналог – тест Краскела – Уоллиса. Скорректированные данные анализировали методом главных компонент и кластерным анализом. Оценивали связь переменных формы с размерами, полом и экологическими факторами с использованием коэффициентов ранговой корреляции Спирмена. Оценку внутригруппового морфологического разнообразия выполняли методом анализа паттерна дистанций между ближайшими соседними точками в пределах полигона изменчивости каждой выборки [Hammer, 2009]. Для оценки моделей распределения точек в пределах полигона изменчивости вычисляли средние дистанции (MNND) между соседними ординатами, ожидаемые (ExpNND) дистанции при случайном пуассоновском рассеивании,

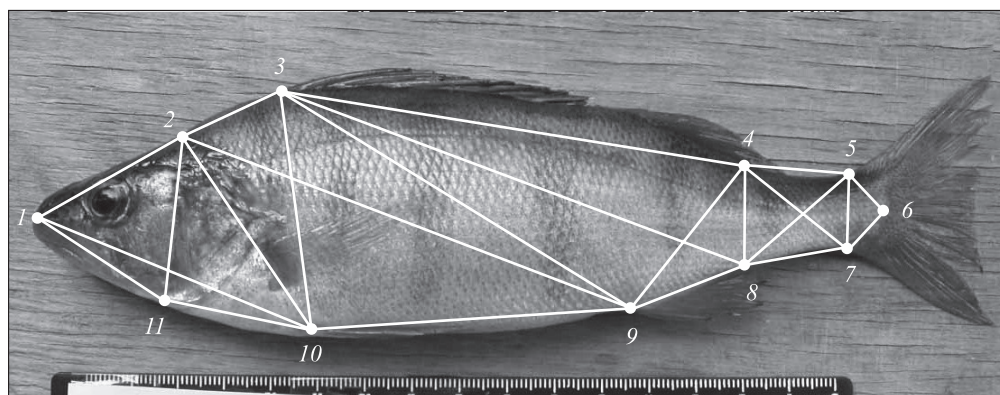


Рис. 2. Рамочная конструкция формы тела с 11 метками-ландмарками и 23 дистанциями в виде наложения на оцифрованное изображение боковой проекции окуня. Метки: 1 – начало рыла; 2 – дорсальная граница головы и туловища; 3 – начало первого спинного плавника; 4 – конец второго спинного плавника; 5 – начало верхнего внешнего луча хвостового плавника; 6 – середина аборального края хвостового стебля; 7 – начало нижнего внешнего луча хвостового плавника; 8 – конец анального плавника; 9 – начало анального плавника; 10 – начало брюшного плавника; 11 – вентральная граница головы и туловища

параметр $R = \text{MNND}/\text{ExpNND}$, Z-критерий и уровень его значимости. В случае $R < 1$ наблюдается агрегированность рассеивания ординат, а при $R = 1$ – пуассоновское рассеивание, при $R > 1$ проявляется сверхрассеивание.

Измерения дистанций D, кластерный анализ, анализ главных компонент, вычисление показателей внутригруппового разнообразия провели при помощи пакета прикладных программ PAST 2.17c [Hammer et al., 2001], которые доступны на Интернет-сайте Университета Stony Brook (Нью-Йорк, США) по электронному адресу <http://life.bio.sunysb.edu/morph/>.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Важно было стандартизировать исходные данные, чтобы избежать смещения морфологических оценок при межгрупповых сравнениях из-за возможной вариации темпов роста окуня в разных локациях. После процедуры преобразования данных ни у одной из 23 дистанций D не выявлено значимой корреляции с размерами рыб ($p > 0,05$), что указывает на нивелирование аллометрического эффекта. Межгрупповые различия между выборками по 19 дистанциям из 23 оказались значимыми ($p < 0,05$). По объединенной выборке окуня вычислили 23 главные компоненты (ГК). В соответствии с критерием отсеивания (правило сломанной трости – Broken stick model) определено пять первых информационно значимых ГК, объясняющих 78,81 % общей дисперсии. Ни одна из ГК значимо не связана с полом рыб ($p > 0,05$), поэтому в сравнениях использовали выборки, включающие самцов и самок. Необходимо было определить переменные формы, изменчивость которых сопряжена с расположением локаций в пространстве речного водотока и различиями среды лотических и лентических биотопов. На основе матрицы значений ГК оценили корреляции компонент с уровнем воздействия данных факторов. Факторы формально были заданы в виде разных рангов, отражающих расстояние между локациями и подвижность (скорость) водной среды.

Влияние фактора разобщения мест обитания в пространстве речного стока установлено только для изменчивости формы тела вдоль ГК1 ($R_s = -0,53$; $p < 0,001$). Первая ГК

объясняет 32,66 % общей дисперсии. Ординация выборок вдоль ГК1 хорошо согласуется с градиентом расположения локаций по течению реки (рис. 3). Окунь из первого участка р. Лозьва с примкнувшими к ним рыбами из озер Простаптур и Елесинское, окунь из второго и третьего участков реки значительно различаются между собой по форме тела ($H = 46,78$; d. f. = 4; $N = 167$; $p < 0,001$ и $F = 13,91$; d. f.1 = 4; d. f.2 = 162; $p < 0,001$). Апостериорные тесты Дункана и Ньюмана – Келлса подтвердили значимые различия между дисперсиями формы тела окуня из второго и третьего участков. В то же время эти тесты не выявили значимых различий по форме между выборками рыб из озер и из первого участка реки. Распределение выборок по ГК1 определяется трансформацией формы дорсальных и аборальных частей тела, боковой профиль которых увеличивается у рыб из локаций верхнего течения реки. Максимальные величины компонентных нагрузок установлены для D 3_4 (0,55), D 3_8 (0,43) и D 3_9 (0,40) (табл. 2). На рис. 4 приведено изображение рамочной конструкции из 23 дистанций, характеризующих изменения латерального профиля тела окуня, и наглядно показано, какие дистанции (признаки) D вносят максимальный вклад в ГК.

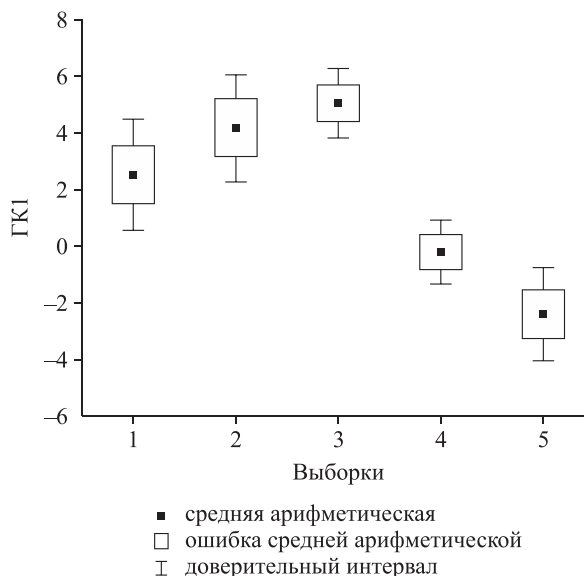


Рис. 3. Сравнение выборок окуня из пяти локаций вдоль ГК1. Выборки: 1 – оз. Простаптур, 2 – оз. Елесинское, 3 – первый участок р. Лозьва, 4 – второй участок р. Лозьва, 5 – третий участок р. Лозьва

Значения нагрузок собственных векторов на главные компоненты для 23 признаков формы тела окуня

| Дистанция D | ГК1 | ГК2 | ГК3 | ГК4 | ГК5 |
|--------------|-------|-------|-------|-------|-------|
| 1_2 | 0,05 | 0,13 | 0,29 | -0,27 | -0,20 |
| 1_10 | 0,09 | 0,32 | 0,35 | -0,08 | -0,08 |
| 1_11 | 0,09 | 0,13 | 0,43 | -0,17 | 0,11 |
| 2_3 | -0,29 | 0,35 | -0,12 | 0,55 | 0,19 |
| 2_9 | 0,15 | 0,29 | -0,28 | 0,01 | 0,22 |
| 2_10 | 0,18 | 0,22 | 0,20 | 0,11 | 0,18 |
| 2_11 | 0,12 | 0,14 | 0,26 | -0,13 | 0,07 |
| 3_4 | 0,55 | -0,35 | -0,07 | 0,22 | 0,00 |
| 3_8 | 0,43 | -0,15 | -0,04 | 0,03 | -0,12 |
| 3_9 | 0,40 | 0,01 | -0,11 | -0,18 | 0,22 |
| 3_10 | 0,20 | 0,26 | 0,21 | 0,18 | 0,38 |
| 4_5 | -0,24 | -0,21 | 0,08 | -0,21 | 0,14 |
| 7_4 | -0,17 | -0,15 | 0,12 | -0,15 | 0,19 |
| 8_4 | 0,07 | 0,01 | 0,04 | 0,10 | 0,23 |
| 9_4 | 0,12 | -0,04 | 0,02 | 0,35 | -0,02 |
| 5_6 | 0,01 | -0,02 | -0,01 | 0,03 | 0,01 |
| 5_7 | 0,01 | 0,00 | 0,03 | 0,03 | 0,07 |
| 5_8 | -0,09 | -0,26 | 0,07 | 0,06 | 0,36 |
| 6_7 | 0,00 | 0,01 | -0,03 | 0,04 | 0,01 |
| 7_8 | -0,14 | -0,35 | 0,11 | 0,04 | 0,37 |
| 8_9 | 0,02 | -0,04 | 0,02 | 0,24 | -0,37 |
| 9_10 | 0,06 | 0,25 | -0,55 | -0,42 | 0,21 |
| 10_11 | -0,01 | 0,21 | -0,08 | 0,05 | -0,23 |
| Дисперсия, % | 32,66 | 17,51 | 12,68 | 8,17 | 7,79 |

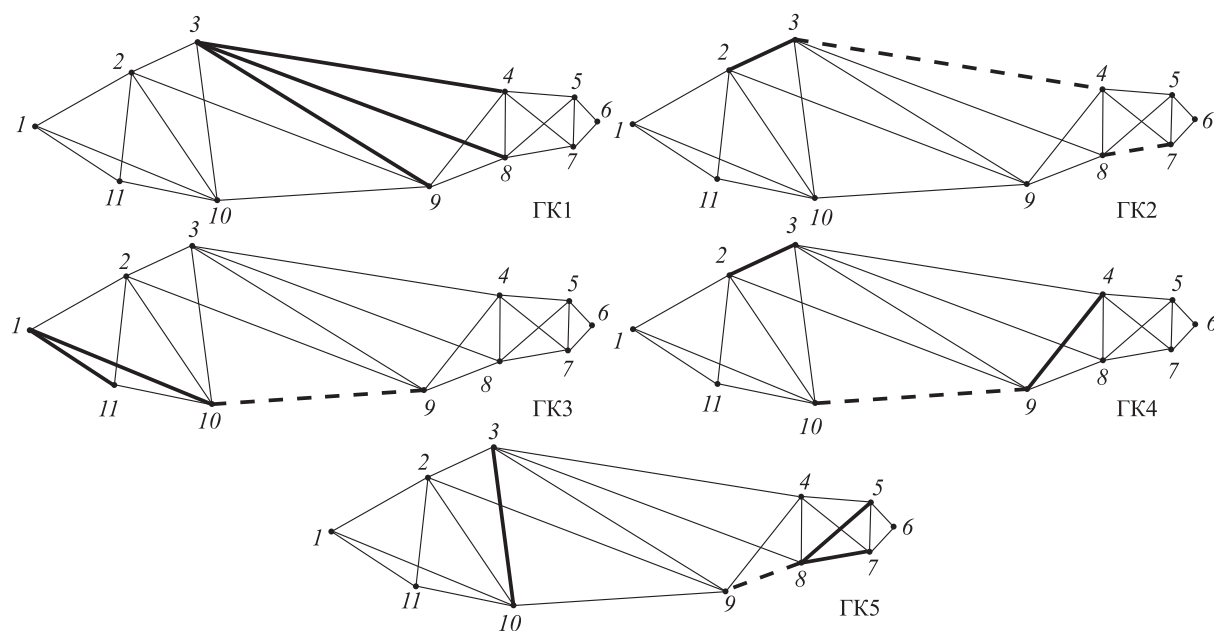


Рис. 4. Рамочные конструкции боковой проекции тела окуня, иллюстрирующие дистанции с крайними значениями положительных (непрерывные толстые линии) и отрицательных (штриховые толстые линии) нагрузок для пяти первых ГК.

1-11 – см. рис. 2

С принадлежностью выборок к лотическим или лентическим системам водоемов коррелируют две ГК: ГК2 ($R_s = -0,31$; $p < 0,001$) и ГК5 ($R_s = 0,29$; $p < 0,001$). ГК2 и ГК5 объясняют 17,51 и 7,79 % общей вариации соответственно (рис. 5). Влияние фактора подвижности водной среды установлено для изменчивости формы тела окуня из озер Простаптур и Елесинское и из участков речных местообитаний рыб в р. Лозьва вдоль ГК2 ($N = 29,58$; d. f. = 4; $N = 167$; $p < 0,001$ и $F = 5,58$; d. f.1 = 4; d. f.2 = 162; $p < 0,001$) и ГК5 ($N = 22,90$; d. f. = 4; $N = 167$; $p < 0,001$ и $F = 6,52$; d. f.1 = 4; d. f.2 = 162; $p < 0,001$). Наибольший вклад в ГК2 и ГК5 вносят вентральная область хвостового стебля (D 8_9, D 5_8, D 7_8), дорсальная область туловищного отдела (D 2_3, D 3_4) и относительная высота профиля рыб (D 3_10) (см. табл. 2 и рис. 4). Изменчивость отдельных вертикальных элементов конфигурации тела вдоль ГК2 и ГК5 характеризуется разными направлениями в популяциях речных и озерных рыб. Признак D 3_10 частично описывает наибольшую высоту тела. Для этой дистанции оба положительных значения нагрузок (0,26 и 0,38) указывают на ее увеличение. Однако вдоль ГК2 дистанция растет в популяциях озерных рыб, а вдоль ГК5 – в популяциях речных рыб. Дорсальная часть признака (метка 3) находится немного впереди вентральной (метка 10). Вариация признака D 3_4 и частично D 2_3 по-разному влия-

ет на изменение D 3_10. У конфигурации тела озерных рыб наблюдается каудальное смещение метки 3, и при росте D 3_10 увеличивается высота туловища. У конфигурации тела речных рыб отмечено фронтальное смещение метки 3, которое при росте D 3_10, также увеличивающего высоту тела, усиливает наклон переднего конца туловища и головы рыбы книзу в вентральную часть проекции. Изменчивость дистанций, описывающих форму хвостовых стеблей, в основном синхронизирована по направлениям в популяциях речных и озерных рыб. Установлено укорочение хвостового стебля у окуня из озер, и его удлинение у окуня из реки.

Ординация центроидов выборок окуня в пространстве ГК3 и ГК4, которые объясняют соответственно 12,68 и 8,17 % общей дисперсии, показала морфологическое отличие рыб оз. Простаптур от рыб из других выборок (см. рис. 5). Между данной популяцией и остальными группами рыб установлены значимые различия вдоль ГК3 ($N = 29,58$; d. f. = 4; $N = 167$; $p < 0,001$ и $F = 5,58$; d. f.1 = 4; d. f.2 = 162; $p < 0,001$) и вдоль ГК4 ($N = 25,82$; d. f. = 4; $N = 167$; $p < 0,001$ и $F = 6,04$; d. f.1 = 4; d. f.2 = 162; $p < 0,001$). Обособление окуня оз. Простаптур вдоль ГК3 и ГК4 связано с изменчивостью вентральной области головы и туловища (D 1_11, D 1_10, D 9_10), дорсальной области туловищного отдела перед спинным плавником (D 2_3) и высоты пе-

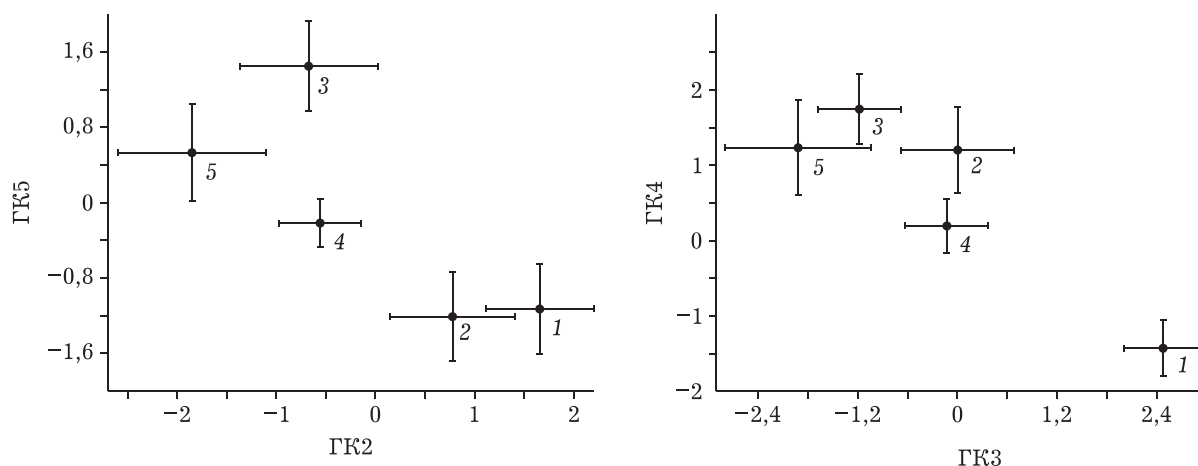


Рис. 5. Ординация центроидов выборок окуня с учетом стандартных ошибок в пространстве GK2 и GK5, характеризующими форму тела рыб и коррелирующими с фактором подвижности водной среды, и в плоскости GK3 и GK4, определяющими морфологическое отличие окуня оз. Простаптур. Выборки: 1 – оз. Простаптур, 2 – оз. Елесинское, 3 – первый участок р. Лосьва, 4 – второй участок р. Лосьва, 5 – третий участок р. Лосьва

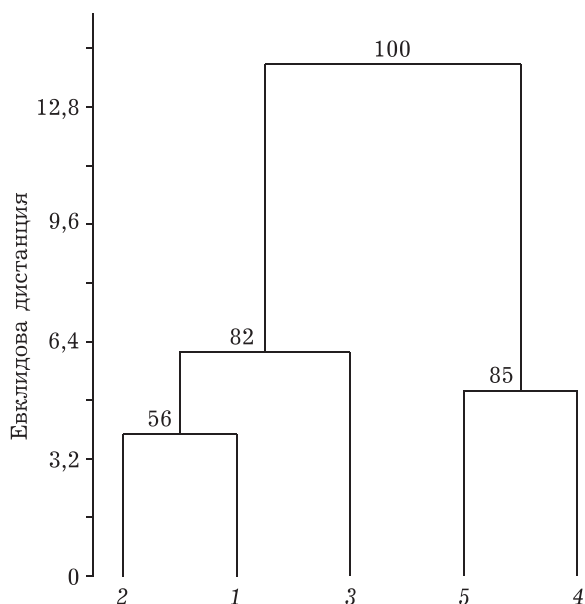


Рис. 6. Результаты кластерного анализа (метод Уорда) матрицы евклидовых расстояний между выборками окуня из реки и смежных озер (указаны проценты бутстреп-поддержки). Выборки: 1 – оз. Простатпур, 2 – оз. Елесинское, 3 – первый участок р. Лозьва, 4 – второй участок р. Лозьва, 5 – третий участок р. Лозьва

реднего отдела хвостового стебля (D 4_9) (см. табл. 2, рис. 4). Для большинства признаков формы обнаружены однонаправленные изменения вдоль ГК3 и ГК4. У немногих признаков выявлены разнонаправленные изменения, в частности, это отмечено у D 9_10, который характеризует вентральную область туловища и имеет высокий вклад в изменчивость формы. Для значений ГК3 и ГК4 не установлено значимой корреляции с величиной оценок наполнения пищеварительного тракта пищевыми остатками, накопления внутриполостного жира и стадии зрелости гонад ($p > 0,05$).

Используя матрицу евклидовых расстояний, вычисленную на основе ГК, был выполнен кластерный анализ морфологического сходства пяти сравниваемых выборок окуня (рис. 6). В результате выделили две группы. Уровень поддержки при бутстреп-тестировании достигает 100 %, что указывает на высокий уровень дифференциации данных групп окуня. Первая группа состоит из рыб, выловленных на втором и третьем участках р. Лозьва. Вторая группа включает рыб из озер и первого участка реки. Внутри второй группы обособлена выборка окуня из реки от рыб из озер Простатпур и Елесинское. Длина ветвей дендрограммы для выборок окуня из первой группы несколько меньше, чем для выборок из второй группы, что отражает больший размах морфологических различий между популяциями из первого участка и двух озер, чем различия между популяциями из пространственно удаленных локаций второго и третьего участков. Последние отличаются друг от друга больше, чем рыбы из разных озер.

Полигоны изменчивости пяти выборок в плоскости ГК2 и ГК5, которые связаны с подвижностью водной среды в водоемах, использовались для оценки внутригруппового морфоразнообразия (табл. 3). Предварительно проведена процедура случайного разрежения состава выборок, доводящая их объем до одинакового числа наблюдений. В результате сравнения величин расстояний между ближайшими соседними ординатами у выборок окуня выявлены значимые межгрупповые различия ($H = 10,54$; d. f. = 4; $N = 109$; $p < 0,05$). Наибольший уровень морфоразнообразия (MNND) проявился в выборках окуня из трех участков реки. На первом и втором участках с высокой

Т а б л и ц а 3

Оценка характера распределения ординат в выборках окуня вдоль ГК2 и ГК5 методом средних расстояний между ближайшими соседними ординатами

| Выборка | Средняя дистанция MNND | Ожидаемая дистанция ExNND | R | Z | Уровень значимости, p |
|--------------------------|------------------------|---------------------------|------|------|-----------------------|
| Первый участок р. Лозьва | 1,6172 | 1,1383 | 1,42 | 3,35 | 0,001 |
| Второй участок р. Лозьва | 1,6622 | 1,1786 | 1,41 | 3,10 | 0,001 |
| Третий участок р. Лозьва | 1,3334 | 1,0494 | 1,27 | 2,15 | 0,030 |
| Оз. Простатпур | 1,0940 | 0,9107 | 1,20 | 1,74 | 0,080 |
| Оз. Елесинское | 1,1531 | 0,9366 | 1,23 | 1,70 | 0,080 |

скоростью водных потоков значения MNND наиболее высокие (1,62–1,66), на третьем, с меньшими скоростями течения, значения MNND несколько ниже (1,33). В двух выборках из озер величины MNND оказались наиболее близкими и низкими (1,09–1,15). Необходимо отметить, что в выборках окуня из реки наблюдался достоверный эффект свёрхрассеивания ординат ($R > 1$). В выборках из озер рассеивание ординат носило случайный характер ($R = 1$).

ОБСУЖДЕНИЕ

Согласованность изменчивости формы тела окуня с градиентом расположения локаций вдоль реки может указывать на закономерность формирования определенных морфологических профилей на разных участках гидрографической сети в верхней части бассейна р. Лозьва. Выявленный у рыб из акваторий верхнего течения реки высокий боковой профиль в спинной и хвостовой частях тела может усиливать их локомоторный аппарат для создания ускорения и формирования тяги при броске на добычу [Webb, 1984].

Изменения формы тела окуня из р. Лозьва и из озер Простаптур и Елесинское описываются модификациями, связанными с дорсовентральным сжатием туловища и отражающими адаптацию рыб к подвижной водной среде. Ранее нами показано, что речной окунь из р. Сытва характеризовался более обтекаемым телом, чем высокотелый окунь из Сытвинского пруда [Баранов, 2006]. Но в быстротекущих участках р. Лозьва у окуня также установлены изменения формы, увеличивающие дорсовентральный профиль рыб и повышающие его сопротивление водному потоку. Возможно, изменения формы тела окуня в озерах и реке могут быть результатом не только непосредственного влияния гидродинамического фактора. Внешнее строение рыб зависит от наличия доступных кормовых объектов, стиля поведения в водной среде, присутствия хищников-ихтиофагов в сообществе. Влияние этих условий на морфологию рыб может отражать функциональный компромисс между кормодобыванием в различных местах обитания, использованием разного рациона и уклонением от хищников [Алеев, 1963; Webb, 1984; Nor-

ton, 1995; Schluter, 1995; Hjelm et al., 2001; Magnhagen, Heibo, 2004]. Морфа рыб с веретенообразным телом эффективно потребляет зоопланктон в толще воды, в простых и открытых средах обитания. Морфа с высоким телом лучше приспособлена для питания донными организмами в сложных литоральных средах. Морфология тела, адаптированная к питанию зоопланктоном или бентосом, может вступать в противоречие с внешним строением, подходящим для ихтиофагии. Рыбы с высоким телом при риске хищничества наиболее эффективны при избегании атак. С помощью такого подхода направления изменчивости, увеличивающие высоту профиля у окуня из быстрой реки с низкими показателями развития зоопланктона и неравномерным рельефом дна, могут быть объяснены наличием приспособлений к рациону из донных гидробионтов, которые усиливают маневренность рыб, но снижают обтекаемость их тела. Адаптации окуня к питанию бентосом также может способствовать смещение фронтального конца тела в нижнее положение. Река Лозьва в отличие от озер Простаптур и Елесинское представляет для окуня более сложную среду обитания, включающую прибрежные участки, зоны с разными глубинами и течениями. В сообществе реки больше разных видов рыб-ихтиофагов, чем в сообществах озер. В соответствии с направлениями изменений вертикальных элементов профиля, уменьшающих высоту тела рыб в ровных неглубоких озерах, можно предположить, что окунь преимущественно добывает зоопланктон в открытой воде и рачков-бокоплавов во время их перемещений в толще воды. Компромисс между отдельными морфами, специализированными для различных ресурсов среды (гидрологические условия, доступные кормовые объекты, присутствие ихтиофагов), по-видимому, может достигаться в онтогенезе окуня при сочетанном влиянии обуславливающих форму тела факторов. Экспериментально показана возможность быстрых перестроек морфологии окуня при изменении пищевого рациона [Hjelm et al., 2001]. Это косвенно свидетельствует о возможных мобильных морфогенетических перестройках онтогенеза окуня в зависимости от условий развития. Сделаем предположение, что из икры мигрантов, отнерестившихся в озере, можно ожидать раз-

витие рыб с морфологическими профилями озерных локаций, а из икры отнерестившихся в реке озерных мигрантов – формирование рыб с профилями речных локаций.

Для интерпретации отличия внешнего строения окуня из оз. Простаптур от окуня из р. Лозьва и оз. Елесинское важными могут быть различия условий обитаний между смежными озерами. Акватория оз. Простаптур в 4,5 раза меньше площади оз. Елесинское, но относительная численность окуня в оз. Простаптур выше (71–76 % в контрольных сетных уловах), чем в оз. Елесинское (64–68 %). Формированию особенностей морфологии окуня оз. Простаптур могут способствовать гидрохимические свойства стоков с водосборной территории. Водное питание левобережного оз. Простаптур осуществляется в основном за счет местных поверхностных стоков из болотных массивов, обогащающих воду органическим веществом. Поверхностные стоки в расположенное на правом берегу реки оз. Елесинское берут начало с гор. Отметим большую изолированность оз. Простаптур от главной реки в отличие от оз. Елесинское. Вариация отдельных признаков формы тела окуня вдоль сопряженных направлений изменчивости при морфологическом обособлении выборки рыб из оз. Простаптур от других выборок, вероятно, носит компенсаторный характер.

Можно предположить, что фактор пространственного разобщения локаций вдоль реки приводит к сильнее выраженному морфологическому эффекту, чем фактор гидродинамических различий биотопов. Наблюдается частичная согласованность иерархии размахов изменчивости, связанная с действием этих факторов. У речного окуня как вида с широким ареалом обитания общие закономерности изменчивости часто могут перекрываться местными экологическими условиями [Попова и др., 1993]. Результаты исследования важны для понимания диверсификации внутривидовых ниш у рыб. Несмотря на контрасты биотопов озер и реки, пространственную удаленность локаций, получены невысокие значения дисперсий формы тела (8–33 %), что может быть связано с принадлежностью популяций окуня к единой системе р. Лозьва и преобладанием у рыб универсальных черт внешней морфологии. Если одна форма тела лучше всего подходит для эксплуатации боль-

шинства ресурсов, логично ожидать небольшой ее диверсификации [Norton, 1995].

Обычно в маловидовых сообществах наблюдается увеличение внутривидового разнообразия, а в многовидовых сообществах – его снижение [Букварева, Алещенко, 2013]. Нами же обнаружено уменьшение внутривидового разнообразия окуня в маловидовых озерных сообществах рыб (3–4 вида) и его увеличение в более богатом видами речном сообществе (11 видов). Но следует заметить, что из-за контрастности между быстро-текущими и медленнотекущими биотопами на горном участке реки места обитания реофильных и эврибионтных видов рыб сообщества разделены в пространстве водотока. Окунь в реке, особенно на горных участках, совместно обитает в основном с теми же 2–3 видами рыб, что и в смежных озерах (плотва, щука, сибирский елец). Внутривидовое разнообразие является основой адаптации популяций и сообществ к нестабильности среды [Букварева, Алещенко, 2013]. Поэтому высокие значения внутривидового разнообразия речных популяций окуня (MNND) могут быть связаны с различиями в стабильности среды обитания в озерах и на горных участках реки. Повышенные показатели морфоразнообразия, а также высокие и значимые оценки эффекта сверхрассеивания ординат для полигонов изменчивости речных выборок окуня могут косвенно указывать на недостаточную регуляцию развития рыб [Васильев и др., 2016], когда характерный для нормальных условий путь развития оказывается неэффективным и проявляется более широкий спектр онтогенетических траекторий. Биотопы исследованных участков р. Лозьва не подвержены техногенной нагрузке. Но на горном и полугорном участках реки повышена турбулентность водных потоков, снижающая критические значения скоростей течения, при которых сносит рыбу, и в течение годового цикла меняются уровень водотока и траектории потоков, способные существенно трансформировать проточность немногочисленных местообитаний окуня в реке. Быстрое изменение гидрологических условий биотопов р. Лозьва с ее участками нерестилищ и нагула молоди может создать стрессирующую среду для окуня из горной реки, влияющую на перестройку онтогенеза в его популяциях. Эврибионтный

по отношению к течению окунь предпочитает потоки с низким уровнем турбулентности [Павлов, Скоробогатов, 2014]. Скорее всего, по этой же причине на исследованных участках реки отмечается невысокая относительная численность окуня. В менее стабильной среде популяция вынуждена поддерживать более высокое морфологическое разнообразие, при этом снижается ее максимально возможная в данной среде численность [Букварева, Алещенко, 2013]. Значимая, но несколько более низкая, чем для рыб из горных участков реки, оценка эффекта свёрхрассеивания установлена для выборки окуня из третьего участка, на котором река приобретает характер полугорного протекания, и повышается возможность избегания быстрых турбулентных потоков. По сравнению с рекой озера Простаптур и Елесинское, в которых для популяций окуня установлены низкие величины внутригруппового разнообразия, характеризуются более стабильной и благоприятной для рыб средой: небольшие акватории, малые глубины с однотипными местообитаниями, хороший уровень развития гидробионтов, быстрый весенний прогрев воды, низкая численность хищников-ихтиофагов (щука). Окунь устойчив к закислению воды, низким концентрациям кислорода и к летнему прогреву водоемов [Смирнов, Смирнова, 2012; Камшилов, Запруднова, 2015]. Несмотря на периодический дефицит растворенного в воде кислорода и зимние заморы, в озерах поддерживается высокая численность окуня, что свидетельствует о комфортных для рыб условиях обитания.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На основе геометрической морфометрии с помощью метода рамочных конструкций (box truss method), используемого для описания изменений формы тела, выявлены направления и масштаб морфологических различий между популяциями речного окуня из смежных озера Простаптур и Елесинское и горных и полугорных участков водотока в верхнем и начале среднего течения р. Лозьва. Обнаружено закономерное формирование определенного фенооблика окуня в последовательно расположенных локациях гидрографической сети. Различия формы тела между речными и озерными рыбами,

а также морфологическое своеобразие окуня из оз. Простаптур установлены по двум направлениям изменчивости для каждой закономерности. Каждое из сопряженных направлений изменчивости может быть связано с влиянием разных факторов локации. При сочетании влияния таких факторов в конкретных условиях биотопов в онтогенезе окуня достигается функциональный компромисс между специализированными для различных ресурсов среды морфами. Показано, что размах изменчивости формы тела окуней, населяющих разобщенные вдоль реки локации (около 33 % общей дисперсии), в 1,3 раза больше размаха изменчивости, обусловленного обитанием в условиях реки и озер, и в 1,6 раза больше масштаба специфических отличий внешнего строения рыб из оз. Простаптур от других групп окуня. Полученные оценки внутригруппового морфологического разнообразия в популяциях могут свидетельствовать о большей адаптации окуня к периодическому дефициту кислорода в озерах Простаптур и Елесинское (низкие значения MNND), чем к переменам гидродинамического режима на горных и полугорных участках р. Лозьва (высокие значения MNND и $R > 1$, $p < 0,05$).

Работа выполнена в рамках государственного задания Института экологии растений и животных УрО РАН.

ЛИТЕРАТУРА

- Алеев Ю. Г. Функциональные основы внешнего строения рыбы. М.: Изд-во АН СССР, 1963. 248 с.
- Баранов В. Ю. Морфометрический анализ речного окуня (*Perca fluviatilis* Linnaeus, 1758) на Урале // Экология в меняющемся мире: материалы конф. молодых ученых, 24–28 апреля 2006 г. / ред.: Д. В. Веселкин, Е. В. Антонова, И. А. Кшнясев. Екатеринбург: Академкнига, 2006. С. 7–16.
- Богданов В. Д., Большаков В. Н., Госькова О. А. Рыбы Среднего Урала. Справочник-определитель. Екатеринбург: Изд-во “Сократ”, 2006. 208 с.
- Букварева Е. Н., Алещенко Г. М. Принцип оптимального разнообразия биосистем. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2013. 522 с.
- Васильев А. Г., Большаков В. Н., Васильева И. А., Синева Н. В. Последствия интродукции ондатры в Западной Сибири: морфофункциональный аспект // Рос. журн. биол. инвазий. 2016. № 4. С. 2–13 [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 // Rus. J. Biol. Invasions. 2017. Vol. 8, N 1. P. 1–9].
- Зеленецкий Н. М. Клиальная изменчивость меристических признаков в популяциях окуня (*Perca fluviatilis*

- L.). Исследование возможных механизмов ее становления и развития // Микроэволюция пресноводных организмов / отв. ред. Ю. Г. Изюмов. Рыбинск: Госкомиздат РСФСР, 1990. С. 135–142.
- Камшилов И. М., Запруднова Р. А. Особенности гемоглобиновой системы окуня (*Perca fluviatilis* L.) // Вест. Мордовского ун-та. 2015. Т. 25, № 2. С. 152–157.
- Лугаськов А. В. Ихтиофауна озер горной части Северного Урала // Проблемы изучения и охраны животного мира на Севере: материалы докл. Всерос. науч. конф. с междунар. участием, 16–20 ноября 2009 г. / отв. ред. А. И. Таскаев. Сыктывкар: Коми НЦ УрО РАН, 2009. С. 184–187.
- Павлов Д. С., Скоробогатов М. А. Миграции рыб в зарегулированных реках. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2014. 413 с.
- Покровский В. В. Материалы по исследованию внутривидовой изменчивости окуня // Тр. Карело-Финск. отд. ВНИОРХ. Петрозаводск, 1951. Т. 3. С. 95–149.
- Попов П. А. К экологии речного окуня (*Perca fluviatilis* Linnaeus, 1758) из водоемов Сибири // Изв. Алт. отд. Рус. геогр. о-ва. 2017. № 3 (46). С. 109–120.
- Попова О. А., Андреев В. Л., Макарова Н. П., Решетников Ю. С. Изменчивость морфометрических показателей у речного окуня *Perca fluviatilis* L. в пределах ареала // Биология речного окуня / отв. ред. М. И. Шатуновский. М.: Наука, 1993. С. 4–55.
- Смирнов А. К., Смирнова Е. С. Динамика избираемых и летальных температур молоди речного окуня *Perca fluviatilis* L. в течение первого месяца жизни // Фундамент. исследования. 2012. № 11–2. С. 313–316.
- Шатуновский М. И., Рубан Г. И. Внутривидовая изменчивость репродуктивных стратегий у речного окуня // Изв. РАН. Сер. биологическая. 2013. № 1. С. 79–87 [Shatunovskii M. I., Ruban G. I. Intraspecific variation of reproductive strategies in perch (*Perca fluviatilis*) // Biol. Bull. 2013. Vol. 40, N 1. P. 70–77].
- Cadrin S. X., Friedland K. D. The utility of image processing techniques for morphometric analysis and stock identification // Fish. Res. 1999. Vol. 43. P. 129–139.
- Cadrin S. X., Silva V. M. Morphometric variation of yellowtail flounder // ICES J. Mar. Sci. 2005. Vol. 62. P. 683–694.
- Cavalcanti M. J., Monteiro L. R., Lopes P. R. D. Landmark based morphometric analysis in selected species of serranid fishes (Perciformes: Teleostei) // Zool. Stud. 1999. Vol. 38, N 3. P. 287–294.
- Elliott N. G., Haskard K., Koslow J. A. Morphometric analysis of orange roughy (*Hoplostethus atlanticus*) of the continental slope of southern Australia // J. Fish Biol. 1995. Vol. 46. P. 202–220.
- Fitzgerald D. G., Nanson J. W., Todd T. N., Davis B. M. Application of truss analysis for the quantification of changes in fish condition // J. Aquat. Ecosyst. Stress Recov. 2002. Vol. 9. P. 115–125.
- Gupta D., Dwivedi A. K., Tripathi M. Taxonomic validation of five fish species of subfamily *Barbinae* from the Ganga river system of northern India using traditional and truss analyses // PLoS One. 2018. Vol. 13, N 10. P. 1–21.
- Hammer Ø. New methods for the statistical analysis of point alignments // Comput. Geosci. 2009. Vol. 35. P. 659–666.
- Hammer Ø., Harper D. A. T., Ryan P. D. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis // Palaeontol. Electron. 2001. Vol. 4, N 1. 9 p.
- Hard J. J., Winans G. A., Richardson J. C. Phenotypic and genetic architecture of juvenile morphometry in chinook salmon // J. Hered. 1999. Vol. 90. P. 597–606.
- Hjelm J., Svanback R., Bystrom P., Persson L., Wahlstrom E. Diet-dependent body morphology and ontogenetic reaction norms in Eurasian perch // Oikos. 2001. N 95. P. 311–323.
- Magnhagen C., Heibo E. Growth in length and in body depth in young-of-the-year perch with different predation risk // J. Fish Biol. 2004. Vol. 64. P. 612–624.
- Norton S. F. A functional approach to ecomorphological patterns of feeding in cottid fishes // Env. Biol. Fish. 1995. Vol. 44. P. 61–78.
- Rohlf F. J. TpsDig2, digitize landmarks and outlines, version 2.17 (program). Department of Ecology and Evolution, State University of New York at Stony Brook, 2013a. Available at: <http://life.bio.sunysb.edu/morph/> (accessed 5 November 2016).
- Rohlf F. J. TpsUtil, file utility program, version 1.60 (program). Department of Ecology and Evolution, State University of New York at Stony Brook, 2013 b. Available at: <http://life.bio.sunysb.edu/morph/> (accessed 12 February 2017).
- Schluter D. Adaptive radiation in sticklebacks: trade-offs in feeding performance and growth // Ecology. 1995. Vol. 76, N 1. P. 82–90.
- Strauss R. E., Bookstein F. L. The truss: body from reconstructions in morphometrics // Syst. Zool. 1982. Vol. 31. P. 113–135.
- Webb P. W. Body Form, locomotion and foraging in aquatic vertebrates // Amer. Zool. 1984. Vol. 24, Iss. 1. P. 107–120.
- Wessels G., Moloney C. L., van der Lingen C. D. The effects of freezing on the morphometrics of sardine *Sardinops sagax* (Jenyns, 1842) // Fish. Res. 2010. Vol. 106, Iss. 3. P. 528–534.

Body shape variability of the perch *Perca fluviatilis* Linnaeus, 1758 in mountain and semi-mountain reaches of the Loz'va River and adjacent lakes (Northern Urals)

V. Yu. BARANOV

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

The body shape variability of perch populations in the mountain and semi-mountain reaches of the Loz'va river basin and adjacent lakes Prostaptur and Elesinskoe (Northern Urals) was investigated by geometric morphometrics using box truss method. 23 distances between homologous landmarks were used to describe the body shape variability of fish. About 33 % of the total shape variance in perch is due to the perch inhabiting the gradient of the locations along the river. The spatial variability of the perch body shape in different river reaches 1.3 times exceeded the scale in shape variability which is associated with river and lakes habitats and 1.6 times exceeded the scale of the morphological shift in perch in the lake Prostaptur. A low intra-group diversity of body shape was identified for the perch population in the lakes with a periodic oxygen-deficient in water. The perch from the river with their strong turbulence of mountain currents, variable water-levels of the watercourse and water flow paths have an increased intra-group body shape diversity. It may indirectly indicate some ontogeny change in the individuals from the mountain river, related to the formation of a wide range of ontogenetic trajectories and suggests a greater perch adaptation to periodic low dissolved oxygen in the lakes than to changes in the hydrodynamic regime of the mountain river.

Key words: perch, variability, geometric morphometrics, Loz'va river basin, Northern Urals.