



УДК 575.21 : 591.471 : 597.556.33

Изменчивость признаков скелета речного окуня из водоёмов Южного Урала в условиях повышенной минерализации воды и радиационного загрязнения

В. Ю. Баранов

Институт экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург
E-mail: vadimb4@yandex.ru

Аннотация. На основе фенетического анализа неметрических признаков скелета и геометрической морфометрии формы клейтрума проанализированы различия между популяциями речного окуня Южного Урала, обитающими в условиях повышенной минерализации воды и радиационного загрязнения. Показано, что фактор минерализации водоёмов приводит к большему морфогенетическому эффекту, чем фактор хронического радиоактивного облучения. Вариативность формы клейтрума окуня из водоёмов с разной степенью минерализации воды в 4,7 раза больше размаха изменчивости, обусловленного обитанием рыб в условиях радиоактивного загрязнения. Фенетическое уклонение речного окуня из оз. Кожаккуль с повышенной минерализацией воды по отношению к рыбам из слабоминерализованного оз. Иртяш выражено существенно больше, чем для группировок, обитающих в условиях повышенного радиационного воздействия в каскаде водоёмов-отстойников предприятия атомной промышленности. В градиенте усиления радиационного воздействия в водоёмах каскада у окуня обнаружено возрастание общего числа морфогенетических аберраций в строении скелета.

Ключевые слова: изменчивость, неметрические признаки скелета, форма костей, минерализация воды, радиационное загрязнение, речной окунь.

Введение

Эскалация развития промышленности на Урале во второй половине XX в., как правило, сопровождавшаяся созданием включённых в производственные циклы предприятий технологических водоёмов, способствовала существенному изменению условий обитания рыб в естественных водоёмах региона. Особо усилило антропогенное воздействие на природные популяции развитие атомной промышленности: так, интенсивному техногенному воздействию подвергаются технологические водоёмы предприятия по производству компонентов ядерного топливного цикла ПО «Маяк» на Южном Урале [19]. Ряд крупных техногенных катастроф, произошедших на предприятии несколько десятилетий назад, привёл к резкому увеличению радиоактивного и химического загрязнения водных экосистем.

Условия постоянного техногенного воздействия, как правило, являются стрессовыми, длительное пребывание в них может приводить к экологическим, биологическим и морфологическим изменениям [1; 7; 14; 22; 24]. Поэтому изучение вопросов возникновения морфогенетических перестроек при таких воздействиях и

закономерностей преобразования популяций гидробионтов в различных средовых градиентах является важным и актуальным. Особо значимы эколого-морфологические исследования, связанные с выявлением и анализом эффектов экологических факторов, вызывающих изменения в популяциях рыб.

Объектами настоящего исследования выбраны популяции речного окуня (*Perca fluviatilis* Linnaeus, 1758) – массового представителя ихтиофауны уральских водоёмов [2]. Исследователи, изучавшие внутривидовую изменчивость морфологических признаков речного окуня, отмечают его высокую пластичность в зависимости от экологических условий [4].

В свете решения задач, связанных с оценкой эффектов экологических факторов разного рода, вызывающих перестройки в популяциях рыб, особый интерес представляет популяционная фенотипическая изменчивость речного окуня, живущего в стрессовых условиях антропогенно модифицированной среды и в условиях относительного экологического благополучия. Одним из подходов, позволяющих изучить преобразование популяций в условиях влияния разных экологических факторов, явля-

ется использование фенетического анализа изменчивости дискретных признаков на популяционном уровне, основанного на изучении особенностей протекания процессов развития [6; 7; 8; 13; 20; 23; 24; 27]. Другой относительно новый подход, сформированный на базе методов геометрической морфометрии, также позволяет оценить морфогенетические изменения в популяциях, поскольку эти методы характеризуют варьирование формы и исключают влияние размеров самих объектов [16; 25; 26; 31]. Новые технологии и математические методы геометрической морфометрии дополняют традиционный метод эколого-морфологических исследований, базирующийся на фенетическом анализе. Возможность комплексного применения данных методов может обеспечить условия для успешного выполнения поставленной задачи. В подобные эколого-морфологические исследования рыб часто включают признаки скелета, учитывающие дискретные вариации признаков на отдельных костях, а также разнообразие формы самих костей скелета.

Цель настоящей работы состояла в проведении с использованием методов фенетики и геометрической морфометрии сравнительного исследования изменчивости признаков скелета речного окуня в естественных и техногенно нарушенных водоёмах. Сравнение популяционных группировок окуня, обитающих в ра-

диоактивно загрязнённой зоне технологических водоёмов ПО «Маяк» на Южном Урале, даёт возможность сопоставить масштаб вероятных популяционных изменений с величиной уклонений, вызванных естественными экологическими факторами, в частности повышенной минерализацией воды. Минерализация воды во многих исследованиях рассматривается как один из важных экологических факторов, способных приводить к внутривидовой дивергенции и играющих важную роль в эволюции рыб, в частности, ельцовых [10; 12].

Материалы и методы

Выборки речного окуня отобраны из водоёмов, составляющих единую систему в верховьях р. Теча и междуречье рек Теча и Синара на Южном Урале: озёр Иртяш, Кожаккуль, Уелги и Теченского каскада водохранилищ (ТКВ), состоящего из четырёх водоёмов (рис. 1). Вода в водохранилища поступает из р. Теча, в свою очередь вытекающей из проточного оз. Иртяш.

Три первых водоёма не подвержены значимым антропогенным нагрузкам: оз. Иртяш – пресный питьевой водоём, снабжающий г. Озёрск; озёра Кожаккуль и Уелги – водоёмы с повышенной минерализацией воды. В оз. Кожаккуль минерализация достигает 2350 мг/л, в оз. Уелги – 2960 мг/л, тогда как в оз. Иртяш составляет 239 мг/л [21].

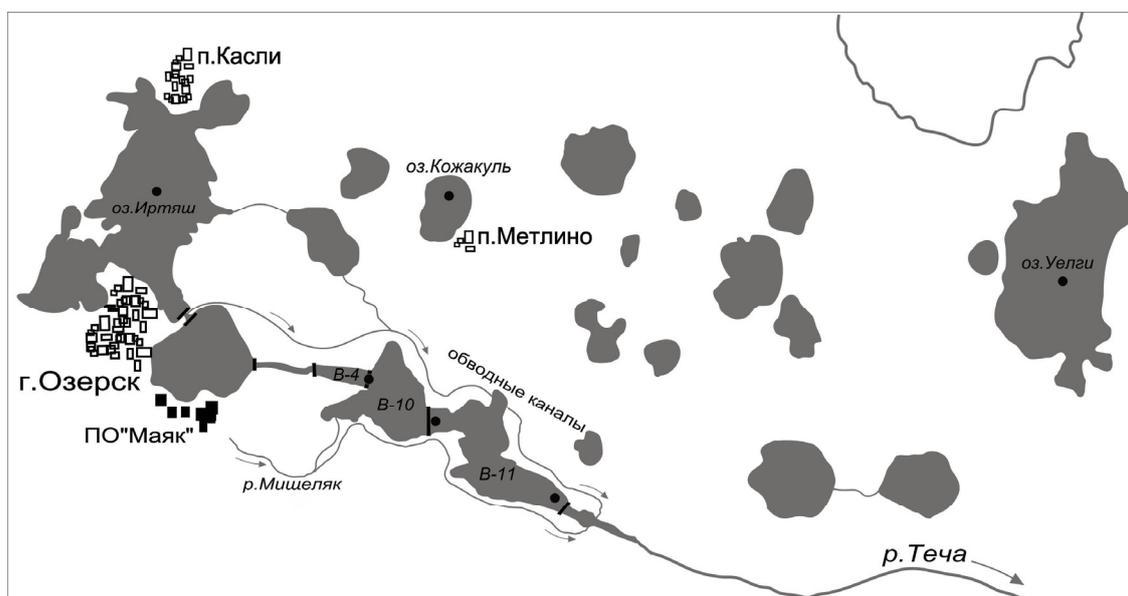


Рис. 1. Карта-схема территории исследований (точками обозначены места отлова речного окуня)

Теченские же водохранилища более полувека служат водоёмами-хранилищами химических и радиоактивных отходов. Первые сведения о поступлении радиоактивных стоков в р. Теча относятся к 1949 г. За период с 1949 по 1952 гг. в реку поступило 2,73 млн Ки β -излучающих радионуклидов [15]. В исходно пресных водоёмах каскада вследствие техногенного воздействия и отсутствия естественного водного обмена изменился гидрохимический состав воды и увеличилась минерализация, достигающая на перепуске из водоёма В-4 в В-10 580 мг/л, из В-10 в В-11 – 1054 мг/л, а в В-11 – 1150 мг/л.

Во всех водоёмах системы верховьев р. Теча одним из доминирующих видов рыб является речной окунь: так, в оз. Кожакуль на долю окуня приходится 80–90 % от числа рыб в контрольных сетных уловах. Популяции окуня из этих водоёмов, скорее всего, близки по происхождению.

Выборки окуня для исследований отобраны из трёх участков ТКВ сверху вниз по течению: на перепуске воды из водоёма В-4 в В-10 (ТКВ 1), перепуске воды из В-10 в В-11 (ТКВ 2), и в В-11 (ТКВ 3) (см. рис. 1). Удельная активность изотопов ^{90}Sr и ^{137}Cs в воде в районе обследуемых участков Теченского каскада снижается от верхней станции ТКВ 1 к нижней станции ТКВ 3 (ТКВ 1: ^{90}Sr – 5300,0 Бк/л, ^{137}Cs – 320,0 Бк/л; ТКВ 2: ^{90}Sr – 3800,0 Бк/л, ^{137}Cs – 30,0 Бк/л; ТКВ 3: ^{90}Sr – 1500,0 Бк/л, ^{137}Cs – 5,0 Бк/л). В качестве контроля использованы выборки из популяций окуня, населяющих озёра Иртяш, Кожакуль и Уелги. Удельная активность изотопов в воде контрольных водоёмов значительно ниже: ^{90}Sr (0,03–0,50 Бк/л) и ^{137}Cs (0,10–0,20 Бк/л).

Отлов рыб производили ставными сетями. Биологический анализ рыб произведён на свежем материале по принятой в ихтиологии методике [18]. Взвешивание рыбы осуществляли на электронных весах с точностью до 1 г, длину тела измеряли мерной лентой до конца чешуйного покрова с точностью до 1 мм, определяли пол и стадию зрелости половых продуктов. Возраст рыб установлен по чешуе с использованием бинокулярного микроскопа МБС-9. Выборки представлены неполовозрелыми и половозрелыми особями. Возраст окуней в выборках колеблется от 3 до 7 лет (табл. 1).

В исследовании использованы остеологические коллекции речного окуня, изготовленные автором. На 10 костях черепа и плечевого пояса речного окуня выделен комплекс неметрических признаков, включающий 51 фен. Для фенетического анализа использовались 7 парных костей скелета: cleithrum – 4 фена, праеoperculum – 16 фенов, operculum – 5 фенов, dentale – 9 фенов, maxillare – 1 фен, pteroticum – 1 фен, frontale – 2 фена и 3 непарные кости скелета рыб: parashenoideum – 6 фенов, vomer – 3 фена, basihyale – 4 фена. Изучены 3145 костей скелета речного окуня. Частоты встречаемости для каждого признака вычисляли на основе общего числа изученных сторон [3]. Расчёт фенетических дистанций (mean measure of divergence, MMD) произведён по формулам Хартмана [29]. Индекс относительной структурной сложности подсчитывали как отношение общего числа сторон, на которых проявились фены, к общему числу изученных сторон тела особи, значения индекса выражали в процентах [7].

Таблица 1

Средние размеры речного окуня разных возрастных групп в водоёмах Южного Урала

Выборки	Параметр	Возраст, лет				
		3+	4+	5+	6+	7+
ТКВ 1	Масса, г	–	–	47	121	180
	Длина, мм	–	–	140	187	220
ТКВ 2	Масса, г	–	22	60	105	–
	Длина, мм	–	112	155	183	–
ТКВ 3	Масса, г	19	30	42	54	–
	Длина, мм	106	126	141	151	–
оз. Иртяш	Масса, г	15	30	42	60	94
	Длина, мм	102	124	138	157	182
оз. Кожакуль	Масса, г	–	52	59	72	–
	Длина, мм	–	147	154	167	–
оз. Уелги	Масса, г	18	41	57	69	138
	Длина, мм	101	136	152	163	203

Методами геометрической морфометрии [16; 25; 31; 33] изучены 183 оцифрованных изображения клейтрума, являющегося основным костным элементом в покровном плечевом поясе рыб. Изображения профилей костей получены с помощью сканера Epson Perfection V200 Photo. Для описания изменчивости формы клейтрума использовались 15 меток (landmarks), расставленных в узлах гомологичных элементов структуры кости в боковой проекции. Полученные переменные формы – относительные деформации (relative warps, RW) – изучены с применением методов многомерного анализа.

Вычисления выполнены с помощью пакетов прикладных программ TPS – TPSUtil v. 1.33, TPSDig v. 1.40, TPSRelw v. 1.42 [32; 34; 35] и PAST v. 2.10 [28], которые доступны на Интернет-сайте Университета Stony Brook (Нью-Йорк, США) [30], а также PHEN v. 3.0 [5] и Statistica v. 5.5. Статистическая обработка материала выполнена с использованием традиционных методов, включая непараметрический тест Краскела-Уоллиса и ранговую корреляцию Спирмена, а также многомерных методов (метод главных компонент, канонический и дискриминантный анализ, кластерный анализ (метод UPGMA), многомерное неметрическое шкалирование).

Сведения об удельной активности радионуклидов (^{90}Sr и ^{137}Cs), содержащихся в водах озёр и водохранилищ Южного Урала, а также в собранных биологических образцах, предоставлены сотрудниками ЦЗЛ ФГУП «ПО «Маяк».

Результаты и обсуждение

В качестве фенотипов рассмотрены варианты изменчивости строения остеологических неметрических признаков речного окуня – наличие и отсутствие отверстий сейсмодатированной системы, черепно-мозговых нервов и сосудов, дополнительных костных структур. Прежде всего, важно было оценить влияние пола и возраста на проявление неметрических признаков скелета окуней. Из исходно использованных 51 фенотипов неметрических признаков, классификация которых была устойчивой, 17 фенотипов оказались связанными с возрастом, линейными размерами, друг с другом, либо были асимметричными по проявлению ($p < 0,05$). Достоверной связи проявления фенотипов с полом рыб не обнаружено. На этом этапе морфологического анализа был определён набор из 34 признаков скелета, способных обеспечить проведение сравнительного анализа популяций окуня по встречаемости частот фенотипов без значительного дублирования вклада скоррелированных признаков и смещения фенетических оценок из-за устойчивого проявления связи с линейными размерами и возрастными характеристиками.

Проведена оценка вероятных морфогенетических перестроек в популяционных группировках окуня под влиянием хронического радиационного загрязнения водоёмов в градиенте воздействия этого фактора вниз по течению водохранилищ Теченского каскада. С применением выполненного согласно методике А. Г. Васильева [17] дискриминантного анализа значений главных компонент индивидуальных композиций фенотипов неметрических признаков скелета проанализирована изменчивость речного окуня в серии группировок импактной популяции из водоёмов каскада и в контрольной популяции из вышерасположенного оз. Иртыш (рис. 2). Все станции отбора имеют значимые различия по радиоактивному загрязнению и гидрохимическим характеристикам.

Как видно из рис. 2, полигоны выборки частично накладываются друг на друга, тем не менее межгрупповые различия вдоль всех дискриминантных функций статистически значимы ($p < 0,001$). Правильность классификации объектов во всех случаях превышает 75 %. Наиболее высокий процент безошибочной дискриминации отмечается для контрольной группы из оз. Иртыш (92 %). Рыбы из импактных водоёмов Теченского каскада дискриминируются несколько с меньшей надёжностью. Наблюдаемые общие варианты морфогенеза импактных и контрольной групп, скорее всего, связаны с обитанием в условиях единого речного бассейна. Вдоль первой дискриминантной оси (DCF 1), характеризующей 46,52 % межгрупповой дисперсии, проявились различия между рыбами из контрольного водоёма и трёх импактных группировок из водоёмов, более 50 лет подвергающихся радиоактивному воздействию. Эти различия коррелируют ($r = -0,74$) с уровнем радиоактивного загрязнения водоёмов и β -активностью тела окуней (без головы и внутренних органов), которая по ^{90}Sr составила для оз. Иртыш 9 Бк/кг, а для ТКВ 1 – 417 000 Бк/кг, ТКВ 2 – 212 000 Бк/кг и ТКВ 3 – 116 000 Бк/кг. Несмотря на то, что в результате техногенного воздействия и отсутствия естественного водного обмена изменения исходного природного гидрохимического состава водоёмов Теченского каскада сопровождалась возрастанием минерализации, особенности состава воды в каскаде водохранилищ не согласуются с распределением центроидов выборки окуня вдоль первой дискриминантной канонической оси (DCF 1). Вдоль второй дискриминантной канонической оси (DCF 2), на которую приходится 27,76 % межгрупповой дисперсии, уклоняется выборка из ТКВ 2. Важно подчеркнуть, что в этой выборке резко возрастает фенетическое разнообразие – часть особей проявляют уникальные морфотипы.

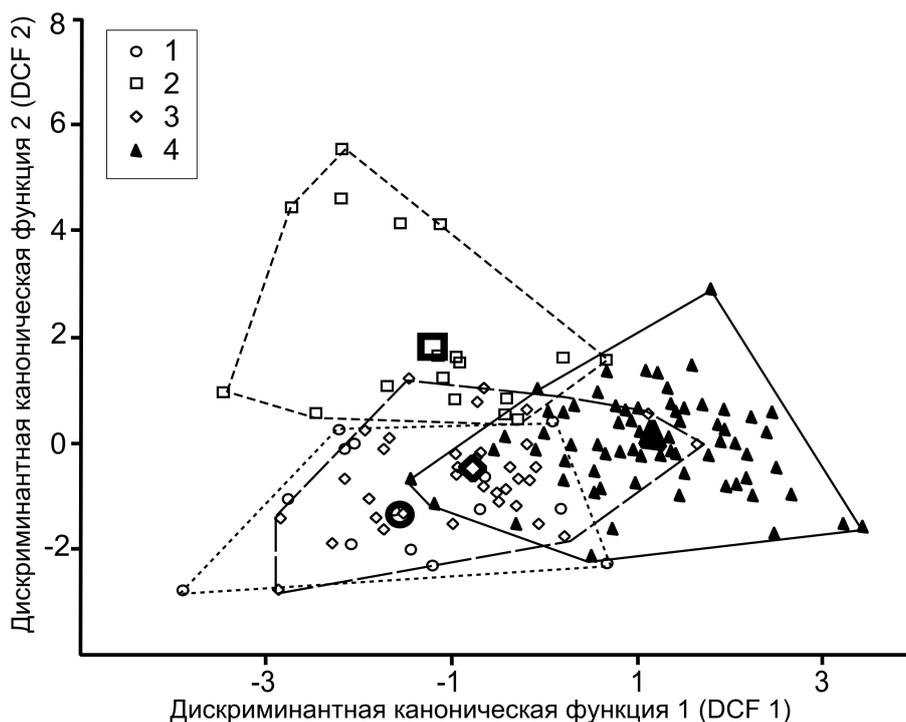


Рис. 2. Результаты дискриминантного анализа значений главных компонент индивидуальных композиций фенов выборок речного окуня из Теченского каскада водохранилищ и оз. Иртыш. 1 – ТКВ 1; 2 – ТКВ 2; 3 – ТКВ 3 (все – импактные группы); 4. – оз. Иртыш (контрольная группа). Для каждой выборки указаны центрыиды

Поскольку показатели минерализации воды в сравниваемых водоёмах Южного Урала различаются на порядок величин, важно было оценить, как соотносится размах морфологических различий окуней, обусловленный влиянием фактора минерализации водоёмов и фактора хронического воздействия радиоактивного облучения разной интенсивности. Для решения этой задачи по 34 неметрическим признакам скелета окуня вычислена матрица фенетических дистанций (MMD) между сравниваемыми выборками окуня (табл. 2).

После процедуры многомерного неметрического шкалирования данной матрицы методом минимального стресса Краскела проведён

кластерный анализ фенетических дистанций (MMD) (рис. 3). Среди популяционных группировок речного окуня оказалась сильно уклонившейся выборка из оз. Кожакуль – солоноватого и глубокого водоёма с обеднённым ихтиоценозом. Рыбы из озёр Уелги и Иртыш объединились в отдельную группу, а окуни из импактных группировок водохранилищ Теченского каскада сформировали отдельный кластер, который в свою очередь разделился на две отчетливые формации – рыб из ТКВ 1, подверженных наиболее сильному воздействию радиоактивного облучения, и объединенную группу из испытывающих радиоактивное воздействие меньшей силы ТКВ 2 и ТКВ 3.

Таблица 2

Фенетические дистанции (MMD) по комплексу фенов 34 неметрических признаков скелета между выборками речного окуня из ряда водоёмов Южного Урала

Выборки	1	2	3	4	5	6
1 – ТКВ 1	–	0,0282	0,0724	0,1160	0,2367	0,1077
2 – ТКВ 2	0,0255	–	0,0262	0,0618	0,1490	0,0391
3 – ТКВ 3	0,0194	0,0155	–	0,0428	0,1808	0,0740
4 – оз. Иртыш	0,0172	0,0134	0,0072	–	0,1173	0,0342
5 – оз. Кожакуль	0,0170	0,0132	0,0071	0,0048	–	0,1436
6 – оз. Уелги	0,0169	0,0132	0,0069	0,0047	0,0045	–

Примечание: MSD – среднее стандартное отклонение дистанции: $MMD \pm MSD$. В левой (нижней) треугольной матрице приведена ошибка MSD, d.f. = 34

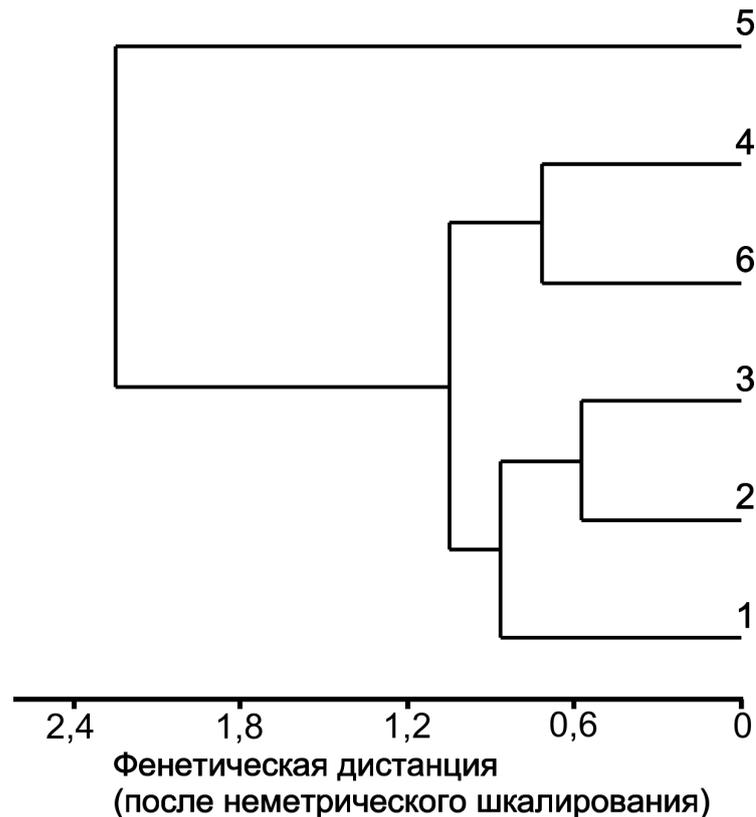


Рис. 3. Результаты кластерного анализа (UPGMA) феногетических отношений между выборками речного окуня из водоёмов Южного Урала, проведённого по преобразованным после многомерного неметрического шкалирования феногетическим дистанциям (MMD). 1 – ТКВ 1; 2 – ТКВ 2; 3 – ТКВ 3 (все – импактные группы); 4 – оз. Иртяш; 5 – оз. Кожаккуль; 6 – оз. Уелги (все – контрольные группы)

Однако размах морфологических различий в импактных группах окуней, даже в водоёме с высокой степенью радиоактивного загрязнения (ТКВ 1), выражен слабее, чем феногетическое уклонение рыб из оз. Кожаккуль. Вероятно, продолжительное обитание в изолированном водоёме с повышенной минерализацией воды, рыбная часть сообщества которого на 80–90 % состоит из окуня, могло привести к заметным эпигенетическим преобразованиям в популяции и обособлению в феногетическом отношении.

Следует обратить внимание на то, что в радиоактивно загрязнённых водоёмах Теченского каскада возрастает частота проявления морфогенетических aberrаций на особь. Значимо возрастает индекс относительной структурной сложности ($H = 40,75$; $d.f. = 4$; $N = 370$; $p \ll 0,001$). В объединённой выборке из ТКВ 1 и ТКВ 2 с возрастом ($r = 0,60$) и увеличением длины и массы (0,57) рыб происходит усложнение структурной организации признаков скелета (рис. 4). Возможно, постоянный повышенный уровень репаративных процессов, ин-

дуцированный радиационным загрязнением среды, может способствовать общему ускорению и пролонгации процессов развития, т. е. оказывает «каталитическое» влияние на реализацию потенциальных этапов морфогенетической программы остеологических структур. Обычно ветвление каналов и образование дополнительных пор на костях скелета рыб наблюдаются у крупных особей. Считается, что таким образом обеспечивается оптимальное сообщение канальных невромастов, число которых остаётся постоянным, с внешней средой, несмотря на продолжающийся рост рыб. Наличие сильно разветвлённой системы каналов боковой линии на голове также связывают с функцией контроля скорости плавания рыб, т. е. скорости набегающего потока [11]. Наоборот, в изолированной и наиболее морфогенетически своеобразной группе окуней из оз. Кожаккуль с возрастом выявлено упрощение структурной организации остеологических признаков ($r = -0,22$).

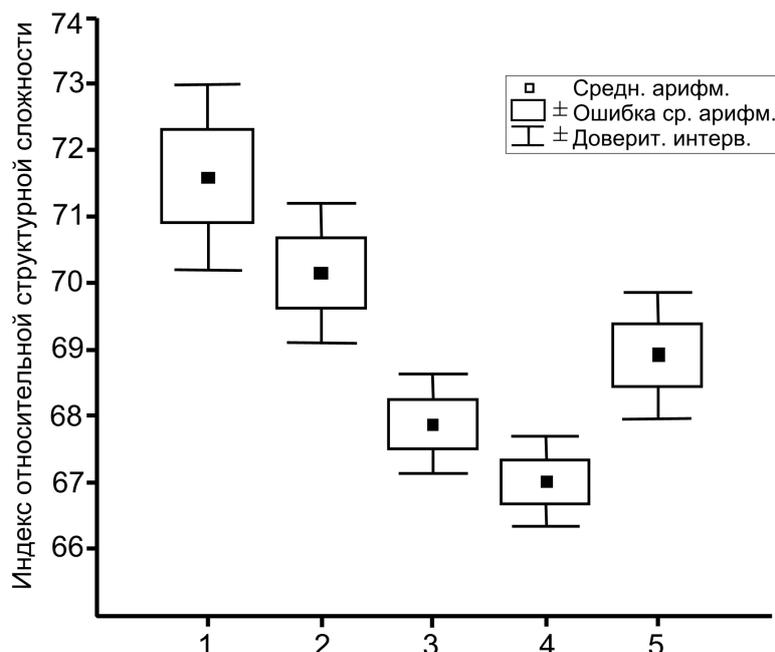


Рис. 4. Индекс относительной структурной сложности для выборок окуней из ряда водоёмов Южного Урала. 1 – объединённая ТКВ 1 и ТКВ 2; 2 – ТКВ 3 (все – импактные группы); 3 – оз. Иртыш; 4 – оз. Кожаккуль; 5 – оз. Уелги (все – контрольные группы)

В ходе предыдущих исследований, основанных на использовании методов геометрической морфометрии, нами была изучена изменчивость формы тела окуней из описываемых контрольных, а также импактной популяций. Установлено, что форма тела рыб из популяции водохранилищ Теченского каскада и контрольных водоёмов существенно различается, и эти различия коррелируют с градиентом содержания ^{90}Sr и ^{137}Cs в тканях рыб. При этом размах изменчивости формы тела в условиях хронического облучения более чем вдвое меньше изменчивости, связанной с повышенной минерализацией в водоёмах [9]. В этой связи особый интерес представляет также изменчивость остеологических структур скелета окуней из исследуемых популяций. Для исследования такой изменчивости использовали кость плечевого пояса – клейтрум, ранее включённую в фенетический анализ выборок окуня. Из 26 главных компонент формы (principal component shape, PCS), вычисленных по 15 меткам на основании коэффициента Джоллифа по кумулятивному проценту вклада в разнообразие формы клейтрума, установлены 8 главных компонент, которые рассматривались как значимые и интерпретируемые. Всего описано 84,83 % общей дисперсии. Расчёт коэффициентов ранговой корреляции Спирмена между значениями компонент и индивидуальным возрастом, размером и полом рыб выявил

значимую связь для отдельных переменных формы. На половую и размерно-возрастную изменчивость формы приходится 14,50 % общей дисперсии. Для исключения возможного влияния возраста, размера и пола дальнейшее сравнение выборок проводили по независимым от этих факторов переменным – относительным деформациям RW (табл. 3). Межгрупповые различия вдоль всех канонических переменных статистически значимы (Λ -критерий Уилкса = 0,103; $F = 7,40$; $d.f.1 = 72$; $d.f.2 = 467,1$; $p << 0,001$).

Вдоль первой канонической переменной (CV 1), объясняющей 55,05 % межгрупповой дисперсии, выявлены наибольшие различия по форме клейтрума между популяцией из оз. Иртыш и популяциями, обитающими в солоноватых озёрах с повышенной минерализацией – оз. Кожаккуль и оз. Уелги. Среднее положение занимают рыбы из водоёмов Теченского каскада с промежуточным уровнем минерализации воды. Межпопуляционные различия вдоль первой канонической переменной (CV 1) хорошо согласуются с особенностями минерализации воды в водоёмах. Можно полагать, что эти различия, скорее всего, связаны с приспособлением костей скелета окуней, в частности клейтрума как основного опорного элемента плечевого пояса костистой рыбы, к передвижению в более плотной среде при повышенной минерализации воды.

Таблица 3

Результаты канонического анализа выборок из контрольных и импактной популяций речного окуня Южного Урала по компонентам формы (относительным деформациям RW) и значения центроидов этих выборок

	Канонические переменные (CV)		
	CV 1	CV 2	CV 3
ТКВ (объединённая)	-0,811	0,432	-1,239
оз. Иртяш	-2,173	-0,266	0,649
оз. Кожаккуль	1,346	-1,578	0,001
оз. Уелги	1,268	1,510	0,389
Собственные числа	2,2768	1,3778	0,4815
Доля дисперсии, %	55,05	33,31	11,64
Уровень значимости	$p \ll 0,001$	$p \ll 0,001$	$p \ll 0,001$

Межгрупповые различия по форме клейтрума вдоль второй канонической переменной (CV 2) проявляются между рыбами из солоноватых оз. Кожаккуль и оз. Уелги. Окунь из оз. Иртяш и водохранилищ Теченского каскада занимают промежуточное положение. На долю этих межгрупповых различий приходится 33,31 % дисперсии. Возможно, они отчасти обусловлены спецификой химического состава воды, который мог оказать влияние на морфогенез костей скелета рыб. В воде озёр Кожаккуль и Иртяш, а также в водохранилищах Теченского каскада преобладают гидрокарбонатные анионы, однако доминирующим катионом в оз. Кожаккуль является натрий, а в оз. Иртяш и водоёмах Теченского каскада – кальций. В оз. Уелги вода по соотношению ионов относится к

хлоридному классу магниевой группы: среди катионов преобладают щелочные металлы и магний, а анионный состав воды хлоридно-сульфатный [21].

Вдоль третьей канонической переменной (CV 3) проявляется своеобразие формы клейтрума у окуней из водохранилищ Теченского каскада (рис. 5). Вероятно, эти межгрупповые морфологические различия в основном обусловлены действием фактора хронического радиоактивного облучения в водоёмах-отстойниках. CV 3, на долю которой приходится 11,64 % межгрупповой дисперсии, достоверно отрицательно коррелирует с содержанием радионуклидов в тканях рыб ($r = -0,51$; $p < 0,001$).

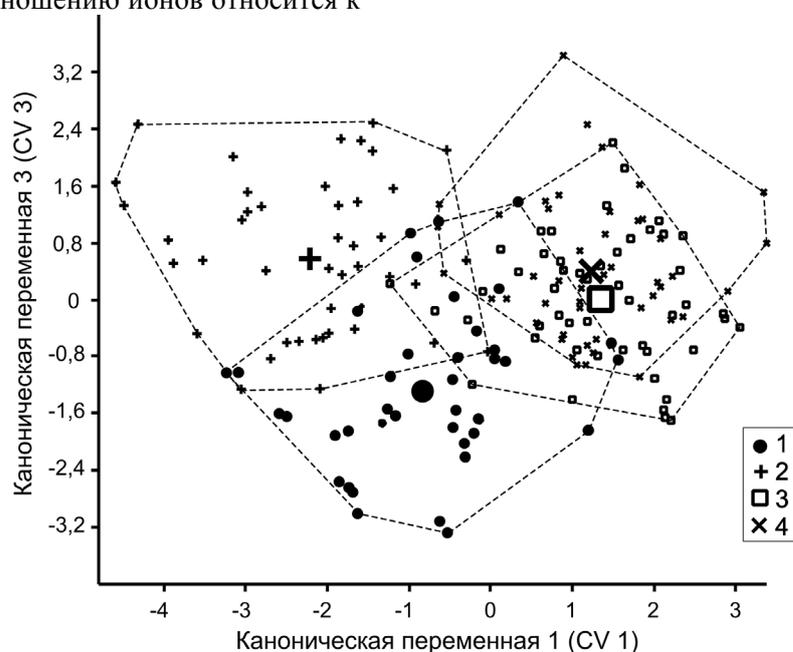


Рис. 5. Результаты канонического анализа выборок речного окуня из ряда водоёмов Южного Урала по значениям относительных деформаций (RW) формы клейтрума. 1 – ТКВ (объединённая импактная группа); 2 – оз. Иртяш; 3 – оз. Кожаккуль; 4 – оз. Уелги (все – контрольные группы). Для каждой выборки указаны центроиды

На основе анализа масштабов и направлений морфогенетической дифференцированности популяционных группировок речного окуня, населяющих разные по экологическим условиям водоёмы Южного Урала, можно полагать, что фактор минерализации воды приводит к сильнее выраженному морфогенетическому эффекту, чем фактор хронического радиоактивного воздействия. Результаты анализа изменчивости формы костей и формы тела рыб в популяциях окуней из этих озёр, полученные на основе методов геометрической морфометрии, хорошо сопоставимы между собой и частично согласуются с результатами фенетического анализа.

Заключение

В результате проведённого исследования на основе сочетания фенетического скрининга неметрических признаков скелета и методов геометрической морфометрии выявлена сложная картина различий между популяционными группировками окуня, населяющими водоёмы Южного Урала с разными экологическими условиями и уровнем антропогенной нагрузки. Морфогенетические перестройки в популяциях окуня могут быть вызваны как воздействием естественных экологических факторов, таких как минерализация воды, так и антропогенными изменениями, вызванными, например, радиоактивным загрязнением среды. Показано, что оценённый с использованием методов геометрической морфометрии размах изменчивости формы клейтрума окуня, населяющего водоёмы с разной степенью минерализации, значительно (в 4,7 раза) больше размаха изменчивости, обусловленного обитанием в условиях радиоактивного загрязнения.

На основе фенетического анализа неметрических признаков скелета установлено, что подверженные долговременному радиоактивному воздействию популяционные группировки окуня из Теченского каскада водохранилищ характеризуются отчётливым отклонением от рыб из незагрязняемого слабоминерализованного оз. Иртяш. Однако выявленные фенетические различия окуня из популяции изолированного солоноватого оз. Кожаккуль с повышенной минерализацией воды и рыб из оз. Иртяш выражены существенно заметнее, чем между рыбами из второй и популяционных группировок, обитающих в условиях повышенного радиационного воздействия в водоёмах-отстойниках Теченского каскада. В градиенте усиления радиационного воздействия в зоне Теченского каскада водохранилищ у рыб обнаружено возрастание общего числа морфогенетических аберраций в строении скелета.

Работа выполнена при поддержке программы УрО РАН по проекту № 12-С-4-1031 совместных фундаментальных исследований с СО РАН и ДВО РАН.

Литература

1. Алтухов Ю. П. Популяционная генетика рыб / Ю. П. Алтухов. – М. : Пищ. пром-сть, 1974. – 247 с.
2. Аннотированный каталог круглоротых и рыб континентальных вод России / под ред. Ю. С. Решетникова. – М. : Наука, 1998. – 220 с.
3. Астауров Б. Л. Наследственность и развитие / Б. Л. Астауров. – М. : Наука, 1974. – 359 с.
4. Биология речного окуня / под ред. М. И. Шапуновского. – М. : Наука, 1993. – 128 с.
5. Васильев А. Г. Феногенетическая изменчивость и методы ее изучения : учеб. пособие / А. Г. Васильев, И. А. Васильева, В. Н. Большаков. – Екатеринбург : Изд-во Урал. ун-та, 2007. – 279 с.
6. Васильев А. Г. Эпигенетическая изменчивость: неметрические пороговые признаки, фены и их композиции / А. Г. Васильев // Фенетика природных популяций. – М., 1988. – С. 158–169.
7. Васильев А. Г. Эпигенетические основы фенетики: на пути к популяционной мерономии / А. Г. Васильев. – Екатеринбург : Академкнига, 2005. – 640 с.
8. Захаров В. М. Асимметрия животных / В. М. Захаров. – М. : Наука, 1987. – 216 с.
9. Изучение изменчивости размеров и формы тела речного окуня (*Perca fluviatilis* L.) в контрольных и импактных водоемах бассейна р. Теча методами геометрической морфометрии / А. Г. Васильев [и др.] // Вопр. радиац. безопасности. – 2007. – № 1. – С. 67–81.
10. Изюмов Ю. Г. Внутривидовая изменчивость и эволюция леща *Abramis brama* (L.) / Ю. Г. Изюмов, А. В. Кожара // Микроэволюция пресноводных организмов. – Рыбинск, 1990. – С. 10–63.
11. Касумян А. О. Боковая линия рыб / А. О. Касумян. – М. : МГУ, 2003. – 94 с.
12. Кожара А. В. Закономерности внутривидовой изменчивости у карповых рыб подсемейства ельцовых: экологические факторы и модусы формирования / А. В. Кожара // Журн. общ. биологии. – 2002. – Т. 63, № 5. – С. 393–406.
13. Конюхов Б. В. Экспрессия и взаимодействие генов в онтогенезе млекопитающих / Б. В. Конюхов // Биология развития и управления наследственностью. – М., 1986. – С. 256–267.
14. Мина М. В. Микроэволюция рыб / М. В. Мина. – М. : Наука, 1986. – 207 с.
15. Мокров Ю. Г. Реконструкция и прогноз радиоактивного загрязнения реки Теча / Ю. Г. Мокров // Б-ка журн. ВРБ. – Озерск, 2002. – Ч. 1. – 175 с.
16. Павлинов И. Я. Принципы и методы геометрической морфометрии / И. Я. Павлинов, Н. Г. Микешина // Журн. общ. биологии. – 2002. – Т. 63, № 6. – С. 473–493.
17. Популяционная феногенетика малой лесной мыши (*Apodemus uralensis* Pall.) в зоне влияния Восточно-Уральского радиоактивного следа /

- А. Г. Васильев [и др.] // Вопр. радиац. безопасности. – 2003. – № 4. – С. 14–29.
18. Правдин И. Ф. Руководство по изучению рыб / И. Ф. Правдин. – М. : Пищ. пром-сть, 1966. – 376 с.
19. Смагин А. И. Экология промышленных водоемов предприятия ядерного топливного цикла на Южном Урале / А. И. Смагин. – Озерск : Ред.-издат. центр ВРБ, 2007. – 190 с.
20. Уоддингтон К. Х. Морфогенез и генетика / К. Х. Уоддингтон. – М. : Мир, 1964. – 267 с.
21. Черняева Л. Е. Гидрохимия озер / Л. Е. Черняева, А. М. Черняев, М. Н. Еремеева. – Л. : Гидрометеоздат, 1977. – 336 с.
22. Шварц С. С. Экологические закономерности эволюции / С. С. Шварц. – М. : Наука, 1980. – 277 с.
23. Шишкин М. А. Индивидуальное развитие и естественный отбор / М. А. Шишкин // Онтогенез. – 1984. – Т. 15, № 2. – С. 115–136.
24. Яблоков А. В. Фенетика. Эволюция, популяция, признак / А. В. Яблоков. – М. : Наука, 1980. – 135 с.
25. Bookstein F. L. Morphometric tools for landmark data: geometry and biology / F. L. Bookstein. – Cambridge : Cambridge Univ. Press, 1991. – 198 p.
26. Geometric morphometrics for biologist: a primer / M. L. Zelditch [et al.]. – N. Y. : Elsevier. Acad. Press, 2004. – 443 p.
27. Grüneberg H. The pathology of development. A study of inherited disorders in animals / H. Grüneberg. – Oxford : Blackwell Sci. Publ., 1963. – 309 p.
28. Hammer O. PAST: Palaeontological Statistics software for education and data analysis / O. Hammer, D. A. T. Harper, P. D. Ryan // Palaeontologia Electronica. – 2001. – Vol. 4(1). – 9 p.
29. Hartman S. E. Geographic variation analysis of *Dipodomys ordii* using nonmetric cranial traits / S. E. Hartman // J. Mammal. – 1980. – Vol. 61, N 3. – P. 436–448.
30. Morphometrics at SUNY (State University of New York at Stony Brook) Stony Brook [Electronic resource]. – URL: <http://life.bio.sunysb.edu/morph/index.html>
31. Rohlf F. J. On application of geometric morphometrics to studies of ontogeny and phylogeny / F. J. Rohlf // Syst. Boil. – 1998. – Vol. 47, N 1. – P. 147–158.
32. Rohlf F. J. Relative warps. Version 1.42 / F. J. Rohlf. – N.Y. : State Univ. at Stony Brook. 2005. (program).
33. Rohlf F. J. Shape statistics: Procrustes superimpositions and tangent spaces / F.J. Rohlf // J. Classif. – 1999. – Vol. 16. – P. 197–223.
34. Rohlf F. J. TPS Utility Program. Version 1.33. / F. J. Rohlf. – N.Y. : State Univ. at Stony Brook. 2004. (program).
35. Rohlf F. J. TpsDig. Version 1.40 / F. J. Rohlf. – N.Y. : State Univ. at Stony Brook. 2004. (program).

Variability of the skeleton features of the perch from the South Ural reservoirs in conditions of increased water mineralization and radioactive pollution

V. Yu. Baranov

Institute of Plant and Animal Ecology UB RAS, Ekaterinburg

Abstract. Based on the phenetic analysis of non-metric features of the skeleton and the geometric morphometric methods of the cleithrum shape the author analyzed the differences among the perch populations in the South Urals in conditions of increased water mineralization and chronic radioactive pollution (over 50 years). Water mineralization had a greater morphogenetic effect than the chronic radioactive pollution. The variability of the cleithrum shape in the perch from reservoirs with different water mineralization 4.7 times exceeded that caused by radioactively polluted environment. The phenotypic shift in the perch from the lake Kozhakul' (increased water mineralization) compared to the perch from the lake Irtyash (low water mineralization) was much greater than in the groups inhabiting ponds of the Techa cascade where radioactive waste is stored. In the gradient of higher radioactive impact in the Techa tandem reservoir system we marked an increased total number of morphogenetic aberrations in the skeleton structure.

Key words: variability, non-metric features of the skeleton, bone shape, water mineralization, radioactive pollution, perch.

*Баранов Вадим Юрьевич
Институт экологии растений
и животных УО РАН
620144, г. Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202
кандидат биологических наук,
научный сотрудник
тел.: 8(343) 260–82–56
E-mail: vadimb4@yandex.ru*

*Baranov Vadim Yurievich
Institute of Plant and Animal Ecology UB RAS
202 8-Marta St., Ekaterinburg, 620144*

Ph.D. in Biology, research scientist

*phone: 8(343) 260–82–56
E-mail: vadimb4@yandex.ru*