

ЭКОЛОГИЯ

УДК 575.21 : 591.4 : 597.554.3

doi: 10.17223/19988591/39/10

В.Ю. Баранов

Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург, Россия

Разнообразие формы и структуры трех покровных костей леща в условиях техногенного загрязнения водоемов Среднего Урала

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ № 16-04-01831а.

*В популяциях лещей *Abramis brama* (Linnaeus, 1758) из техногенно нарушенных водоемов верхнего течения р. Исеть на основе анализа конфигураций меток и неметрических признаков костей скелета выявлено повышение разнообразия формы и структуры, свидетельствующее о формировании широкого спектра траекторий морфогенеза. Существенное увеличение внутригруппового структурного разнообразия скелета рыб определено в популяции лещей, изолированно обитающей на протяжении 30 поколений в условиях хронического техногенного загрязнения нефтепродуктами и тяжелыми металлами воды и грунтов Нижнеисетского пруда, и в популяции лещей из водоема-охладителя оз. Исетское с измененными гидрохимическим и тепловым режимами. Значимое упрощение структурной организации ($p < 0,001$) и повышение разнообразия формы костей ($p < 0,05$) установлено только в популяции лещей Нижнеисетского пруда. Разнообразие формы костей рыб оз. Исетское оценивается низкими фоновыми значениями, как и в контрольных выборках разных лет из популяции лещей оз. Шитовское при естественных условиях среды, в которых морфогенез зарегулирован и характеризуется низкими показателями разнообразия формы и структуры.*

Ключевые слова: рыбы; морфология; техногенное воздействие.

Введение

Условия постоянной эскалации антропогенного воздействия на биоту, как правило, являются стрессовыми, и длительное пребывание в них приводит к экологическим, биологическим и морфологическим изменениям [1–5], модифицированию соотношения морфологического и таксономического разнообразия сообществ [6, 7]. Хроническое техногенное загрязнение может влиять на эпигенетическую систему популяции и приводить к нарушению морфогенеза, переключению морфогенетических программ, а дальнейший отбор таких морфозов может способствовать фиксации в популяции соответствующих адаптивных уклонений развития. Поэтому при длительном

техногенном воздействии на природные популяции важно определить фенотипическое проявление изменений, которое позволило бы косвенно охарактеризовать влияние загрязнения на протекание морфогенеза. Решение этих задач поможет точнее и полнее оценивать морфогенетические перестройки популяций рыб в антропогенно измененных условиях обитания. Поскольку методы геометрической морфометрии [8, 9] и основанного на изучении процессов развития фенетического анализа изменчивости дискретных признаков [1, 10, 11] характеризуют варьирование формы и структуры соответственно, то комплексное применение данных методов предоставляет возможность детальнее оценить морфогенетические изменения в популяциях под воздействием техногенных нарушений условий среды.

Лещ *Abramis brama* (Linnaeus, 1758) в водоемах верхнего течения р. Исеть является интродуцированным видом, который был пересажен за пределы естественного ареала из притоков бассейна р. Кама в начале 1860-х гг. Лещи хорошо приспособились к экологически разным условиям водоемов р. Исеть, в том числе с измененным термическим режимом и повышенным техногенным загрязнением.

Цель данного исследования – изучить с помощью методов геометрической морфометрии и фенетики разнообразие формы и структуры зубной, крышечной костей висцерального скелета головы и клейтрума плечевого пояса лещей из водоемов верхнего течения р. Исеть в условиях техногенного загрязнения среды.

Материалы и методики исследования

В работе использованы остеологические коллекции леща, изготовленные автором и представленные выборками из популяций лещей, населяющих слабопроточные водоемы верхнего течения р. Исеть, расположенные на территории Среднего Урала: оз. Шитовское, оз. Исетское, Нижнеисетский пруд (Обь-Иртышский речной бассейн) (рис. 1). Озеро Шитовское (57°07'41"N, 60°28'23"E) – естественный хорошо прогреваемый эвтрофный водоем с природным периодическим дефицитом кислорода. Из озера вытекает р. Шитовский Исток, впадающая в озеро-водохранилище Исетское (57°00'34"N, 60°25'02"E), служащее водоемом-охладителем Средне-Уральской ГРЭС. По качеству воды на 1993–1999 гг. озеро отнесено к среднезагрязненным водоемам с признаками сильного загрязнения органикой, нефтепродуктами в отдельные периоды. После установки биологического модуля в сбросном канале станции отмечено улучшение качества воды всего оз. Исетское, которое в настоящее время можно отнести к чистым водоемам [12]. Изменение температурного режима водоема зимой носит локальный характер, летом подогрев распространяется на все зоны водоема [13]. Нижнеисетский пруд (56°45'30"N, 60°41'00"E) расположен в черте г. Екатеринбурга ниже оз. Исетское по течению р. Исеть после двух буферных водоемов (Верхнеисетский пруд и Городской пруд). Для Нижнеисетского пруда характерно ин-

тенсивное загрязнение промышленными и ливневыми городскими стоками, продолжающееся в течение многих десятилетий. Основным компонентом, определяющим высокий уровень техногенного загрязнения пруда, является повышенное содержание нефтепродуктов и некоторых металлов (марганец, свинец, медь, цинк, кадмий) в воде и грунте. Донные отложения пруда являются источником вторичного загрязнения воды. Наиболее опасным для экосистемы водоема и большинства видов донной фауны и рыб является высокое содержание нефтепродуктов в грунтах. Так, содержание меди в Нижнеисетском пруду превышает значения рыбохозяйственных предельно допустимых концентраций в 19 раз, содержание цинка – в 3 раза, марганца – в 16 раз, а концентрации нефтепродуктов – в 13 раз. Контрольное оз. Шитовское существенно не загрязнено и представлено двумя выборками – 2001 и 2005 гг. В импактных водоемах, подверженных техногенному воздействию, отловы лещей произведены однократно. В соответствии с экологической характеристикой водных объектов уровни техногенного воздействия на водоемы условно подразделены на три ранга. Первый ранг соответствует влиянию на контрольное оз. Шитовское, второй и третий – на импактные водоемы оз. Исетское и Нижнеисетский пруд соответственно.

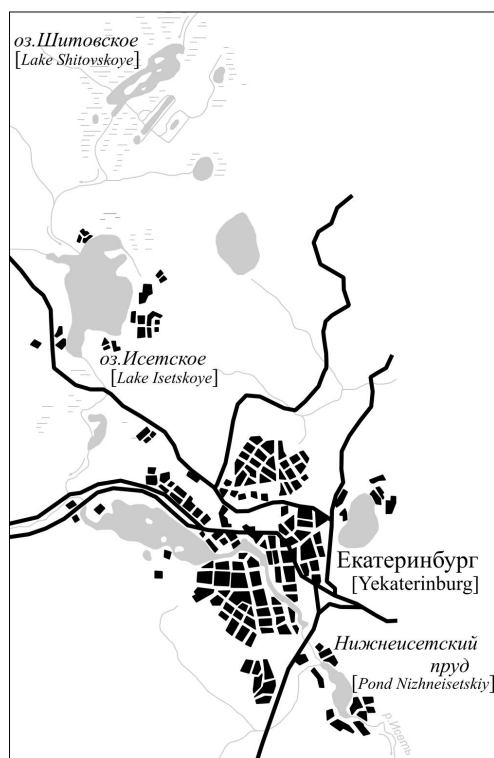


Рис. 1. Карта-схема расположения водоемов верхнего течения р. Исеть
[Fig. 1. The schematic map of water reservoirs in the upper reaches of the Iset River]

По каждой выборке лещей собраны данные о массе, длине, возрасте и поле особей, полученные на основе общепринятых в ихтиологии методов [14]. Выборки представлены неполовозрелыми и половозрелыми рыбами в возрасте от 3 до 8 лет. Выявлен высокий процент зараженности лещей внутривидовыми паразитами в оз. Исетское.

Изучены три кости скелета леща у 138 особей. Зубная кость (dentale) образует основную часть нижней челюсти. Крышечная кость (operculum) входит в состав жаберной крышки рыбы. Клейтрум (cleithrum) является основным опорным элементом в плечевом поясе костистых рыб. Изображения профилей костей получены с помощью сканера Epson Perfection V200 Photo. Для описания формы зубной кости использовали 15 меток (landmarks), крышечной кости – 10 меток, клейтрума – 14 меток, расставленных в гомологичных точках на изображениях латеральных проекций костей (рис. 2). Чтобы учесть аллометрические эффекты и нивелировать изменчивость формы костей, связанную с разной скоростью роста рыб в популяциях, на основе регрессионной модели при вычисленном среднем значении натурального логарифма размера центроида (CS – centroid size), интегрально характеризующего общие размеры костей, получены «стандартизированные» конфигурации меток формы. Показатель разнообразия формы (D – diversity of shape) вычисляли как средний квадрат прокрустовых дистанций соответствующей группы от общего центроида [15]:

$$D_i = \frac{\sum d_{ij}^2}{N-1},$$

где d_{ij} – расстояния j особи в группе i от общего центроида; N – количество особей. Величины ошибок D оценивали с помощью ресэмплинга методом бутстрэпа. Повышенное значение D , обусловленное метрикой прокрустовых дистанций, вычисленных с помощью методов геометрической морфометрии, указывает на возрастание разнообразия формы костей в группе.

Особенности структуры костей изучены по фенам неметрических признаков. Для анализа использовали 10 признаков зубной кости, 4 признака крышечной кости и 5 признаков клейтрума. Это наличие или отсутствие определенных отверстий сейсмочувствительной системы, черепно-мозговых нервов и кровеносных сосудов, дополнительных костных структур. Фены описаны по позиционному принципу: сначала название структуры кости, затем ее топографическая направленность (табл. 1). Выполненная серия фотографий и рисунков позволяет идентифицировать положения фенов на костях скелета (рис. 2).

При оценке внутривидового фенетического разнообразия использовали показатель μ , вычисленный как среднее число вариаций признака в выборке, затем для каждой выборки рассчитывали среднее значение данного показателя $\bar{\mu}$ по всем признакам [16]:

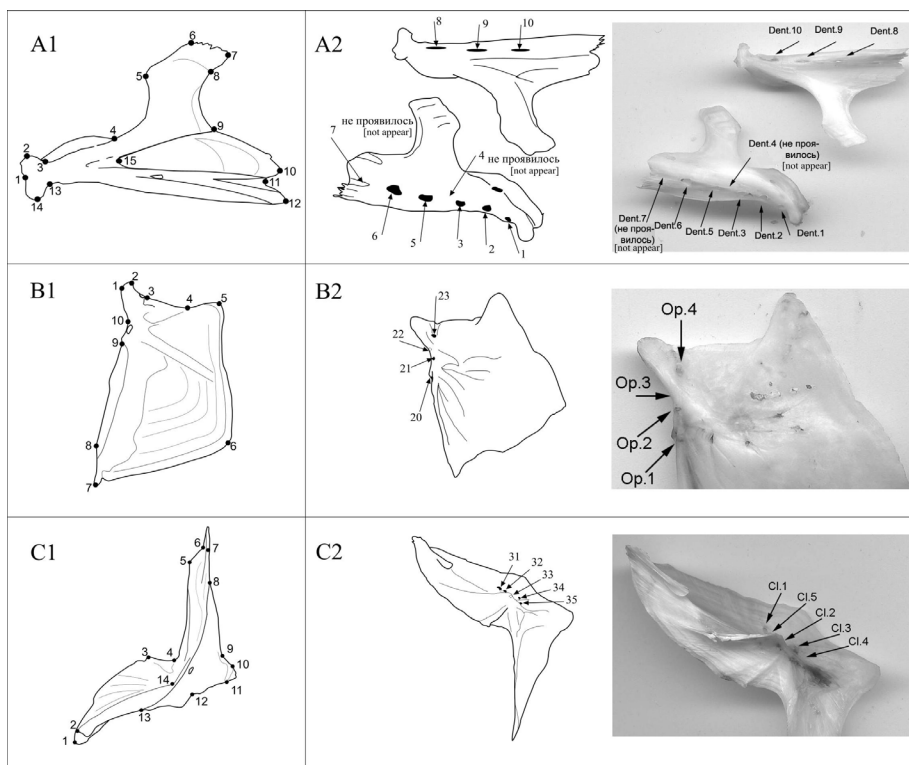


Рис. 2. Расположение меток (1) и фенов (2) на зубной (А), крышечной (В) костях и клейтруме (С) леща. Рисунки и фото В.Ю. Баранова
[Fig. 2. The location of landmarks (1) and features (2) on os dentale (A), os operculum (B) and cleithrum (C) of *Abramis brama* (L.). Figures and photographs by VYu Baranov]

$$\mu = (\sqrt{p_1} + \sqrt{p_2})^2, S_\mu = \sqrt{\frac{\mu(2-\mu)}{N}}, \bar{\mu} = \frac{1}{L}(\mu_1 + \dots + \mu_L), S_\mu = \frac{1}{L}\sqrt{(S_1^2 + \dots + S_L^2)},$$

где p_1 и p_2 – частоты фенов (отсутствие и присутствие) отдельного признака; S_μ и S_μ – ошибки показателей внутрипопуляционного разнообразия; N – объем выборки; L – количество признаков.

Относительная структурная сложность проявления признаков (index of relative structural complexity – IRSC), характеризующая успешность морфогенеза, рассчитана как сумма всех проявлений всех состояний признаков на количество самих признаков [1]:

$$IRSC = \frac{a}{n} 100\%,$$

где a – число проявившихся фенов неметрических признаков; n – количество признаков. Чем больше реализуется фенов остеологических признаков в онтогенезе, тем больше усложняется структурная организация костей и выше оценивается успешность морфогенеза скелета.

Т а б л и ц а 1 [Table 1]

Описание неметрических признаков скелета леща
[Description of non-metric features of *Abramis brama* (L.) skeleton]

Номер [Number]	Кости черепа и плечевого пояса [Bones of skull and pectoral girdle]	Код [Code]
I. Os dentale (зубная кость)		
1	Foramen dentale ant. ext. – переднее выходное отверстие ветви мандибулярного канала на внешней стороне кости [Anterior foramen of mandibular canal branch on the outer part of the bone]	Dent.1
2	Foramen dentale med. ext. I – первое промежуточное выходное отверстие ветви мандибулярного канала на внешней стороне кости [First intermediate foramen of mandibular canal branch on the outer part of the bone]	Dent.2
3	Foramen dentale med. ext. II – второе промежуточное выходное отверстие ветви мандибулярного канала на внешней стороне кости [Second intermediate foramen of mandibular canal branch on the outer part of the bone]	Dent.3
4	Foramen dentale med. ext. III – третье промежуточное выходное отверстие ветви мандибулярного канала на внешней стороне кости [Third intermediate foramen of mandibular canal branch on the outer part of the bone]	Dent.4
5	Foramen dentale med. ext. IV – четвертое промежуточное выходное отверстие ветви мандибулярного канала на внешней стороне кости [Fourth intermediate foramen of mandibular canal branch on the outer part of the bone]	Dent.5
6	Foramen dentale med. ext. V – пятое промежуточное выходное отверстие ветви мандибулярного канала на внешней стороне кости [Fifth intermediate foramen of mandibular canal branch on the outer part of the bone]	Dent.6
7	Foramen dentale post. ext. – заднее выходное отверстие ветви мандибулярного канала на внешней стороне кости [Posterior foramen of mandibular canal branch on the outer part of the bone]	Dent.7
8	Foramen dentale ant. int. – переднее выходное отверстие на внутренней стороне зубной кости [Anterior foramen on the inner part of the bone]	Dent.10
9	Foramen dentale med. int. – промежуточное выходное отверстие на внутренней стороне зубной кости [Intermediate foramen on the inner part of the bone]	Dent.9
10	Foramen dentale post. int. – заднее выходное отверстие на внутренней стороне зубной кости [Posterior foramen on the inner part of the bone]	Dent.8
IV. Os operculum (крышечная кость)		
20	Foramen operculum inf. – нижнее выходное отверстие оперкулярного канала на внешней стороне кости [Inferior foramen of opercular canal on the outer part of the bone]	Op.1
21	Foramen operculum post. – заднее выходное отверстие оперкулярного канала на внешней стороне кости [Posterior foramen of opercular canal on the outer part of the bone]	Op.2
22	Foramen operculum ant. – переднее выходное отверстие оперкулярного канала на внешней стороне кости [Anterior foramen of opercular canal on the outer part of the bone]	Op.3
23	Foramen operculum sup. – верхнее выходное отверстие ветви оперкулярного канала на внешней стороне кости [Superior foramen of opercular canal on the outer part of the bone]	Op.4
VI. Os cleithrum (клеитрум)		
31	Foramen cleithrum ant. – переднее отверстие на нижней стороне кости [Anterior foramen on the lower part of the bone]	Cl.1
32	Foramen cleithrum med. I – первое промежуточное отверстие на нижней стороне кости [First intermediate foramen on the lower part of the bone]	Cl.5
33	Foramen cleithrum med. II – второе промежуточное отверстие на нижней стороне кости [Second intermediate foramen on the lower part of the bone]	Cl.2

Окончание табл. 1 [Table 1 (end)]

Номер [Number]	Кости черепа и плечевого пояса [Bones of skull and pectoral girdle]	Код [Code]
34	Foramen cleithrum med. III – третье промежуточное отверстие на нижней стороне кости [Third intermediate foramen on the lower part of the bone]	Cl.3
35	Foramen cleithrum post. – заднее отверстие на нижней стороне кости [Posterior foramen on the lower part of the bone]	Cl.4

В работе применяли непараметрический тест Краскела–Уоллиса, ранговую корреляцию Спирмена и *t*-тест. Использованы пакеты прикладных программ TpsUtil 1.60 [17], TpsDig2 2.17 [18], IMP CoordGen7 [19], IMP Standard7 [20], IMP DisparityBox7 [21] и IMP T-Box [22] а так же PHEN 3.0 [23] и StatSoft Statistica 5.5. Пакеты прикладных программ TPS и IMP доступны на интернет-сайте Университета Stony Brook (Нью-Йорк, США) <http://life.bio.sunysb.edu/morph/morphmet.html>, пакет прикладных программ PHEN 3.0 (WinRar) доступен на интернет-сайте Института экологии растений и животных УрО РАН (Екатеринбург, Россия) <https://ipae.uran.ru/lab106>.

Результаты исследования и обсуждение

Разнообразие формы костей. Результаты оценки внутригруппового разнообразия формы трех костей скелета лещей из водоемов верхнего течения р. Исеть приведены на рис. 3. Расчет значений этого показателя для разных по объему выборок лещей показал возрастание разнообразия формы всех трех костей в популяции Нижнеисетского пруда ($p < 0,05$). Отчетливое повышение разнообразия формы наблюдается у костей висцерального скелета (зубная и крышечная кости) в нижнеисетской выборке. У костей плечевого пояса конечностей (клеитрум) из выборки 2001 г. из оз. Шитовское также отмечено некоторое усиление внутригруппового разнообразия формы.

Для более корректного сравнения выборок проведена процедура случайной rareфакции (rarefaction) – разрежения состава выборок, доводящая их объем до одинакового числа наблюдений. Расчет показателей внутригруппового разнообразия по разреженным выборкам несколько изменил картину проявления многообразия формы костей, полученную ранее по всему объему проб (рис. 3). В обоих случаях выявлены максимальные значения разнообразия формы костей в популяции лещей из Нижнеисетского пруда и минимальные значения у рыб из оз. Исетское и оз. Шитовское (2005 г.). Однако при использовании разреженного состава выборок установлено минимальное значение разнообразия формы клеитрума у рыб, отловленных из оз. Шитовское в 2001 г.

Важно отметить, что оказались несущественными различия между показателями разнообразия, вычисленными по исходным (нестандартизованным) и независимым от скорости роста скелета (стандартизированным) координатам меток формы одних и тех же костей скелета лещей (рис. 3). Это может свидетельствовать о слабом влиянии аллометрии на реализацию разнообразия формы костей лещей в популяциях, обитающих в естественных и техногенно нарушенных средах.

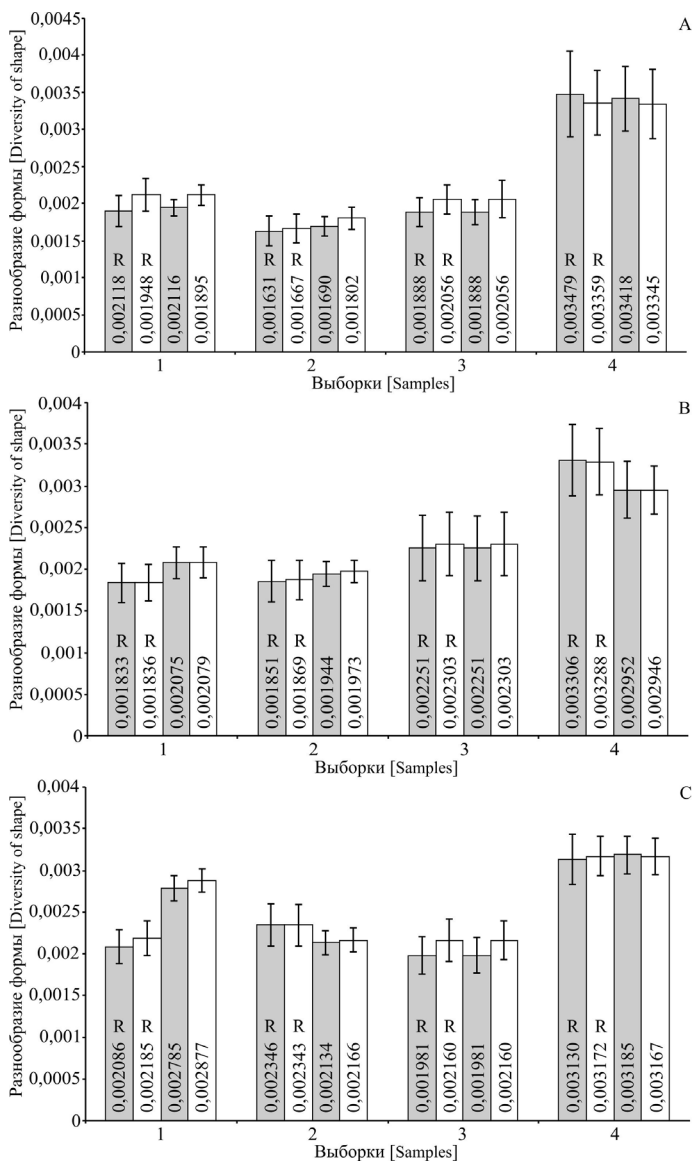


Рис. 3. Оценка разнообразия формы зубной кости (А), крышечной кости (В) и клеитрума (С) лещей из водоемов верхнего течения р. Исеть: оз. Шитовское (1 – 2001 г., 2 – 2005 г.), оз. Исетское (3) и Нижнеисетский пруд (4), вычисленная по стандартизированным (серые столбцы диаграммы) и нестандартизированным (белые столбцы) конфигурациям меток. Указаны значения показателя внутригруппового морфологического разнообразия и их стандартные ошибки; буквой R обозначены разреженные выборки [Fig. 3. Evaluation of bone shape diversity (A - Dentale, B - Operculum and C - Cleithrum) in *Abramis brama* (L.) from the upper reaches of the Iset River: Lake Shitovskoye (1 - 2001, 2 - 2005), Lake Isetskoye (3) and Pond Nizhneisetskiy (4). Gray columns indicate size-standardized landmarks; white columns - non-standardized landmarks. The values of the indicator of intra-group morphological diversity and their standard errors are presented; R designates rarefied samplings]

Разнообразие структуры костей. Чтобы избежать смещения фенетических оценок из-за связи признаков с возрастом, ростом, полом и друг с другом, предварительно проведена оценка корреляций проявлений неметрических признаков скелета леща с данными параметрами в выборках рыб. Из исходно использованных 19 фенов неметрических признаков только 1 фен признака C1.4 оказался слабо, но значимо связанным с возрастом ($r_s = 0,26$; $p < 0,01$) и линейными размерами рыб ($r_s = 0,20$; $p < 0,05$). Поэтому остеологический признак C1.4 исключили из дальнейшего исследования. Для оценки фенетического (структурного) разнообразия, основанной на расчете показателя μ по двум альтернативным фенам в четырех разреженных выборках леща, использовали все 18 признаков, выделенных на 3 костях скелета. Установлено существенное возрастание разнообразия структуры костей во всех импактных группах лещей из оз. Исетское и Нижнеисетского пруда ($p < 0,05$) (рис. 4). Следует заметить, что повышение структурного разнообразия отмечено в импактных популяциях рыб, обитающих в условиях с разной природой техногенного воздействия в оз. Исетское и Нижнеисетском пруду. Фенетическое разнообразие лещей в выборках разных лет из контрольного водоема оз. Шитовское характеризуется сходными минимальными значениями показателя $\bar{\mu}$.

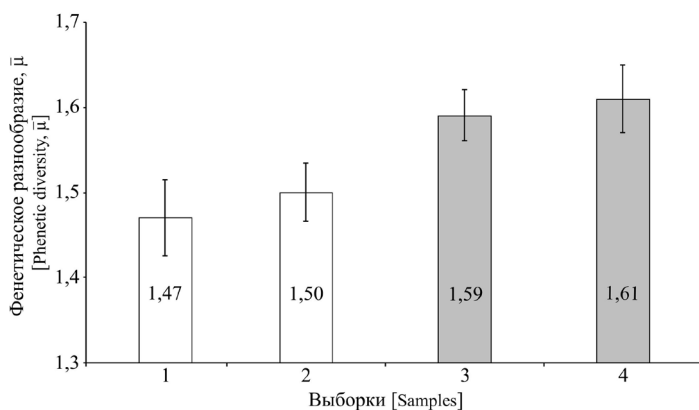


Рис. 4. Оценка фенетического разнообразия лещей из контрольного оз. Шитовское (1 – 2001 г., 2 – 2005 г.) (белые столбцы) и импактных оз. Исетское (3) и Нижнеисетского пруда (4) (серые столбцы). Указаны значения внутригруппового фенетического разнообразия и их стандартные ошибки

Fig. 4. Evaluation of *Abramis brama* (L.) phenetic diversity from control Lake Shitovskoye (1 – 2001, 2 – 2005) (white columns) and impact Lake Isetskoye (3) and Pond Nizhneisetskiy (4) (gray columns). The values of intra-group phenetic diversity and their standard errors are presented]

Можно отметить специфичность морфологических оценок разнообразия формы и структуры костей лещей в экологически контрастных условиях водоемов верхнего течения р. Исеть. С одной стороны, в контрольных выбор-

ках разных лет из оз. Шитовское выявлены низкие показатели разнообразия формы и структуры остеологических элементов скелета леща. С другой стороны, в импактных группах рыб из техногенно нарушенных водоемов оз. Исетское и Нижнеисетского пруда установлено повышение структурного разнообразия скелета рыб, при этом увеличение разнообразия формы костей обнаружено только для лещей из Нижнеисетского пруда. Лещи из водоема-охладителя характеризуются низкими фоновыми значениями многообразия формы костей при высоком уровне разнообразия остеологических структур.

Возрастание морфологического разнообразия в популяциях лещей выявлено на фоне техногенного загрязнения воды и грунтов Нижнеисетского пруда и изменения теплового и гидрохимического режимов Исетского водоема-охладителя. Это свидетельствует о формировании в данных популяциях вследствие нарушения морфогенеза широкого спектра морфогенетических траекторий или морфозов, который в нормальных условиях, например в контрольной популяции рыб оз. Шитовское, зарегулирован и не проявился.

В популяции рыб из оз. Исетское интересна ситуация с различиями между ограниченным диапазоном многообразия формы костей и широким диапазоном структурной организации неметрических признаков этих же костей. Изменение структурогенеза как главной компоненты развития может свидетельствовать уже о значительном модифицировании процессов индивидуального развития [24]. Можно предположить, что техногенное воздействие повлияло на морфогенез скелета лещей, даже на его структуры, и вызвало возрастание разнообразия структурной организации неметрических признаков. Но в последние годы на фоне улучшения и нормализации экологических условий обитания в оз. Исетское, для основной части акватории которого стал свойствен естественный природный гидрохимический режим, в онтогенезе рыб регуляция формогенеза могла быть упорядочена в новом эпигенетическом русле, при этом разнообразие формы снизилось до фонового уровня, характерного для контрольных группировок лещей из соседнего оз. Шитовское. Или, с другой стороны, низкий уровень разнообразия формы костей исетских рыб может быть обусловлен жесткой регуляцией формогенеза скелета лещей в популяции из озера-охладителя.

Следующий аспект исследования связан с оценкой успешности морфогенеза скелета рыб в популяциях по показателю относительной структурной сложности неметрических признаков. В условиях техногенного загрязнения нефтепродуктами и некоторыми металлами Нижнеисетского пруда выявлено значимое снижение индекса относительной структурной сложности ($H = 16,69$; $d.f. = 3$; $N = 138$; $p < 0,001$), вычисленного по комплексу из 18 признаков скелета леща (рис. 5). Подробный анализ значений индексов для каждой кости установил значимое упрощение структурной организации признаков зубной кости ($H = 16,33$; $d.f. = 3$; $N = 138$; $p = 0,001$) и крышечной кости ($H = 25,63$; $d.f. = 3$; $N = 138$; $p < 0,001$) скелета нижнеисетских лещей. Структура признаков клейтрума оказалась менее восприимчива к хрониче-

скому техногенному воздействию, и значимого различия между индексами данной кости из выборок контрольного и импактных водоемов не установлено ($p = 0,582$). Выявлены значимые коэффициенты корреляции Спирмена между значениями индекса структурной организации и уровнем техногенного воздействия ($r_s = -0,33$; $p < 0,001$). Результаты расчетов относительной структурной сложности признаков скелета для всего объема и разреженных выборок тождественны.

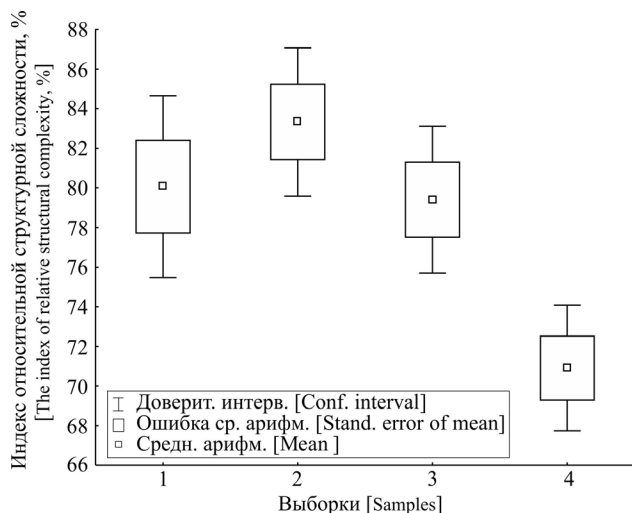


Рис. 5. Индекс относительной структурной сложности, вычисленный для трех костей скелета леща из водоемов верхнего течения р. Исеть: оз. Шитовское (1 – 2001 г., 2 – 2005 г.), оз. Исетское (3) и Нижнеисетский пруд (4)

[Fig. 5. The index of relative structural complexity calculated for three skeletal bones in *Abramis brama* (L.) from the upper reaches of the Iset River: Lake Shitovskoye (1 - 2001, 2 - 2005), Lake Isetskoye (3) and Pond Nizhneisetskiy (4)]

Повышенное содержание техногенных ионов тяжелых металлов – свинца, марганца, меди, цинка, кадмия – в воде и нефтепродуктов в грунте Нижнеисетского пруда, по-видимому, может быть критическим для реализации неметрических признаков костей рыб и влиять на усложнение структуры скелета лещей в пруду. В отличие от продолжительного обитания популяции лещей Нижнеисетского пруда в условиях загрязнения водоема нефтепродуктами и металлами техногенное тепловое и химическое воздействие на морфогенез скелета лещей в озере-охладителе Исетское не оказало существенного влияния на реализацию сложности структурной организации признаков скелета. Возможно, что перераспределение и постоянная трата онтогенетических ресурсов на поддержание жизнедеятельности рыб, индуцированные, например, паразитарными инвазиями, могут способствовать общему ускорению и пролонгации процессов развития, т.е. оказывать

«каталитическое» влияние на реализацию потенциальных этапов морфогенетической программы остеологических структур. Это может частично компенсировать низкий уровень реализации признаков скелета рыб из-за техногенного воздействия в оз. Исетское.

В наиболее морфогенетически своеобразной группе лещей Нижнеисетского пруда существенному упрощению структурной организации оказались подвержены остеологические признаки висцеральных костей. Известно, что челюстной и жаберный аппараты лещей, включающие зубную и крышечную кости, непосредственно контактируют при добывании кормовых объектов с грунтовым субстратом водоема, являющимся местом депонирования загрязняющих веществ. В то же время отсутствуют значимые различия в проявлениях неметрических признаков на клейтруме между контрольной и импактными группами лещей. Реализация определенного состояния неметрического признака скелета происходит в случае достижения пороговой величины, которая, по всей видимости, разная для разных признаков скелета. Поэтому одни признаки рыб обнаруживают согласованное проявление в «крайних» условиях обитания, другие же демонстрируют различия, что важно при популяционных исследованиях закономерностей морфологической изменчивости в естественных и антропогенных условиях. Вероятные причины могут скрываться в функциональных свойствах изученных или скоррелированных с ними признаков, а также их значимости для организма на разных этапах онтогенеза, в критические периоды развития организма и морфогенеза признака. В отличие от остеологических признаков клейтрума реализация неметрических признаков на зубной и крышечной висцеральных костях в онтогенезе тесно связана с развитием сейсмочувствительной системы на голове рыбы. Разные химические и физические свойства воды, например, обусловленные антропогенным химическим загрязнением, минерализацией, в том числе техногенной, могут оказывать влияние на реализацию общего числа отверстий на отдельных участках черепных сейсмочувствительных каналов [25, 26].

Заключение

Таким образом, на основе методов геометрической морфометрии формы и фенетического анализа неметрических признаков проанализировано морфологическое разнообразие костей скелета в популяциях лещей, позволившее охарактеризовать мобильность и пластичность эпигенетической системы популяций рыб в экологически контрастных условиях водоемов верхнего течения р. Исеть, включая техногенно нарушенные среды. При техногенном воздействии в импактных популяциях лещей обнаружено формирование широкого спектра морфозов, который в контрольной популяции рыб при нормальных естественных условиях среды зарегулирован и не выявлен. Установлено существенное возрастание внутригруппового раз-

нообразие формы и структурного разнообразия трех костей в импактной популяции лещей, изолированно обитающей на протяжении 30 поколений в условиях хронического техногенного загрязнения нефтепродуктами и тяжелыми металлами воды и грунтов Нижнеисетского пруда. Предполагалось, что изменения гидрохимического и теплового режимов Исетского водоема-охладителя, а также выявленный высокий процент зараженности рыб внутриполостными паразитами окажут согласованное влияние на формогенез и структурогенез скелета рыб, но в импактной популяции исетских лещей выявлено существенное возрастание только структурного разнообразия остеологических элементов скелета, разнообразие формы костей рыб оценивается низкими фоновыми значениями. В контрольных группах рыб из оз. Шитовское фенетическое разнообразие и разнообразие формы зубной и крышечной костей, клейтрума характеризуются минимальными значениями. Оценка успешности морфогенеза скелета рыб в популяциях по индексу относительной структурной сложности признаков показала значимое упрощение структурной организации скелета лещей в условиях техногенного загрязнения Нижнеисетского пруда. Выявленная закономерность преимущественно обусловлена низкими значениями индекса относительной структурной сложности зубной и крышечной костей висцерального скелета, тогда как проявления неметрических признаков клейтрума плечевого пояса оказались более устойчивы к стрессовому воздействию техногенной среды.

Выводы

1. Выявлено значимое повышение внутригруппового разнообразия формы и структуры зубной и крышечной костей висцерального скелета, а также клейтрума плечевого пояса лещей в изолированной популяции Нижнеисетского пруда ($p < 0,05$), продолжительно обитающей в условиях техногенного загрязнения нефтепродуктами и тяжелыми металлами. В контрольных выборках лещей разных лет (2001 и 2005 гг.) из оз. Шитовское установлены низкие значения разнообразия формы и структуры трех покровных костей. Возрастание морфологического разнообразия костей косвенно свидетельствует о нарушении морфогенеза лещей.

2. Показано, что в популяции лещей из озера-охладителя Исетское уровень структурного разнообразия костей ($\bar{\mu} = 1,59$) сопоставим с уровнем разнообразия структуры костей лещей из Нижнеисетского пруда ($\bar{\mu} = 1,61$), а уровень разнообразия формы этих же костей сравним с разнообразием формы костей лещей из контрольного оз. Шитовское ($D \approx 0,002$).

3. Обнаружено, что у лещей в условиях техногенного загрязнения Нижнеисетского пруда структурная организация признаков зубной и крышечной костей существенно упрощена ($p < 0,001$), редукция структурной организации признаков клейтрума плечевого пояса не выявлена.

Литература

1. Васильев А.Г. Эпигенетические основы фенетики: на пути к популяционной мерономии. Екатеринбург : Академкнига, 2005. 640 с.
2. Шварц С.С. Экологические закономерности эволюции. М. : Наука, 1980. 277 с.
3. Мина М.В. Микроэволюция рыб. М. : Наука, 1986. 207 с.
4. Wilson L.A.B., Colombo M., Hanel R., Salzburger W., Sanchez-Villagra M.R. Ecomorphological disparity in an adaptive radiation: opercular bone shape and stable isotopes in Antarctic icefishes // *Ecology and Evolution*. 2013. Vol. 3(9). PP. 3166–3182. doi: 10.1002/ece3.708
5. Jacquemin S.J., Pyron M. A century of morphological variation in *Cyprinidae* fishes // *BMC Ecol*. 2016. 16:48. 18 p.
6. Чернов Ю.И. Экология и биогеография. Избранные работы. М. : Товарищество научных изданий КМК, 2008. 580 с.
7. Farré M., Tuset V.M., Maynou F., Recasens L., Lombarte A. Geometric morphology as an alternative for measuring the diversity of fish assemblages // *Ecological Indicators*. 2013. Vol. 29. PP. 159–166.
8. Zelditch M.L., Swiderski D.L., Sheets H.D., Fink W.L. Geometric morphometrics for biologists: a primer. New York and London : Elsevier Acad. Press, 2004. 443 p.
9. Klingenberg C.P. MorphoJ: an integrated software package for geometric morphometrics // *Mol. Ecol. Resour*. 2011. Vol. 11. PP. 353–357.
10. Уоддингтон К.Х. Морфогенез и генетика. М. : Мир, 1964. 267 с.
11. Захаров В.М. Асимметрия животных. М. : Наука, 1987. 216 с.
12. Зубарева Э.Л., Цурихин Е.А., Бердышева Г.В. Предварительные результаты изучения качества воды Исетского водохранилища-охладителя Среднеуральской ГРЭС с помощью плавающего биомодуля // Рыбные ресурсы Камско-Уральского региона и их рациональное использование / под ред. Е.А. Зиновьева. Пермь: Перм. гос. ун-т, 2001. С. 53–54.
13. Водные ресурсы Свердловской области / под ред. Н.Б. Прохоровой. Екатеринбург : ФГУП РосНИИВХ, Изд-во АМБ, 2004. 432 с.
14. Правдин И.Ф. Руководство по изучению рыб. М. : Пищевая промышленность, 1966. 376 с.
15. Foote M. Contributions of individual taxa to overall morphological disparity // *Paleobiology*. 1993. Vol. 19. PP. 403–419.
16. Животовский Л.А. Популяционная биометрия. М. : Наука, 1991. 271 с.
17. Rohlf F.J. TpsUtil, file utility program, version 1.60. Department of Ecology and Evolution, State University of New York at Stony Brook, 2013 (program). URL: <http://life.bio.sunysb.edu/morph/> (дата обращения: 12.02.2017).
18. Rohlf F.J. TpsDig2, digitize landmarks and outlines, version 2.17. Department of Ecology and Evolution, State University of New York at Stony Brook, 2013 (program). URL: <http://life.bio.sunysb.edu/morph/> (дата обращения: 05.11.2016).
19. Sheets H.D. CoordGen7a. Department of Physics, Canisius College, Buffalo, NY, 2011 (program). URL: <http://www3.canisius.edu/~sheets/imp7.htm> (дата обращения: 12.02.2017).
20. Sheets H.D. Standard7. Department of Physics, Canisius College, Buffalo, NY, 2010 (program). URL: <http://www3.canisius.edu/~sheets/imp7.htm> (дата обращения: 12.02.2017).
21. Sheets H.D. DisparityBox7. Department of Physics, Canisius College, Buffalo, NY, 2010 (program). URL: <http://www3.canisius.edu/~sheets/imp7.htm> (дата обращения: 12.02.2017).
22. Sheets H.D. T-Box. Department of Physics, Canisius College, Buffalo, NY, 2003 (program). URL: <http://www3.canisius.edu/~sheets/morphsoft.html> (дата обращения: 22.04.2017).

23. Васильев А.Г. Пакет прикладных программ «ФЕН» PHEN 3.0. Путеводитель для пользователей. Институт экологии растений и животных УрО РАН. Екатеринбург, 1995. 113 с. URL: <https://ipae.uran.ru/lab106> (дата обращения: 12.04.2017).
24. Васильев А.Г. Феногенетическая изменчивость и популяционный онтогенез // Ученые записки НТГПИ. Фундаментальные и прикладные проблемы популяционной биологии : материалы VI Всероссийского популяционного семинара / под ред. Т.В. Жуйкова. Нижний Тагил, 2004. С. 13–23.
25. Изюмов Ю.Г., Кожара А.В. Внутривидовая изменчивость и эволюция леща *Abramis brama* (L.) // Микроэволюция пресноводных организмов / под ред. Ю.Г. Изюмова. Рыбинск, 1990. С. 10–63.
26. Котегов Б.Г. Тренды межпопуляционной изменчивости меристических признаков сейсмочувствительных каналов головы у плотвы *Rutilus rutilus* (L.) в условиях антропогенного загрязнения // Экология. 2012. № 2. С. 150–155.

Поступила в редакцию 18.04.2017 г.; повторно 02.06.2017 г.;
принята 26.06.2017 г.; опубликована 22.09.2017 г.

Баранов Вадим Юрьевич – канд. биол. наук, н.с. лаборатории эволюционной экологии Института экологии растений и животных УрО РАН (Россия, 620144, г. Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202).
E-mail: vadimb4@yandex.ru

Baranov VYu. Shape and structure diversity of three bones in *Abramis brama* (L.) under technogenic pollution of water reservoirs in the Middle Urals. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya* = *Tomsk State University Journal of Biology*. 2017;39:154-171. doi: 10.17223/19988591/39/10 In Russian, English Summary

Vadim Yu. Baranov

Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Yekaterinburg, Russian Federation

Shape and structure diversity of three bones in *Abramis brama* (L.) under technogenic pollution of water reservoirs in the Middle Urals

We analyzed shape and structure diversity of the os dentale, os operculum and cleithrum in *Abramis brama* (L., 1758) from control and impact populations under chronic technogenic pollution in the upper reaches of the Iset River (the Middle Urals) by means of geometric morphometrics and phenetics. Permanent anthropogenic impact on natural fish populations may lead to morphogenesis disturbance. It is important to identify how powerful the technogenic impact is on morphogenesis in a population and how long-term technogenic impact appears in consequent phenotypic changes. The solution to these problems will help a more exact understanding of evolutionary mechanisms and ecological processes.

We investigated three reservoirs. The control Lake Shitovskoye (57°07'41"N, 60°28'23"E) is not contaminated. Thermal and chemical pollution from the district (regional) thermal gas power station has spread to the part of the water cooling reservoir Lake Isetskoye (57°00'34"N, 60°25'02"E). The Pond Nizhneisetskiy (56°45'30"N, 60°41'00"E) in Yekaterinburg is subjected to technogenic pollution by petroleum products and heavy metals. We used landmarks to describe bone shapes. The bone structure was studied considering its non-metric features. We calculated the indicators of intra-population morphological shape and structure diversity and analyzed the index of relative structural complexity.

Preliminarily, we registered insignificant differences between the variances of diversities in non-standardized and size-standardized configuration of landmarks. It means a weak allometry influence on the diversity of bone shapes in the studied *A. brama*. The increased diversity of shape and structure was identified in impact populations. It shows that a wide range of morphogenetic trajectories formed in impact populations. In *A. brama* population of the Pond Nizhneisetskiy which had lived in isolation for 30 generations under chronic ground and water pollution by petroleum products and heavy metals, we revealed a significant enhancement in the structural diversity of fish skeleton, as well as in *A. brama* population of the water cooling reservoir Isetskoye under chemical and thermal pollution (see Figures). Simplification of the structural organization and an increase in the diversity of bone shapes was only found in impact population of the Pond Nizhneisetskiy. We found low values of parameters of relative structural complexity in os dentale and os operculum, while the development of non-metric features in cleithrum was more resistant to technogenic pollution stressful effects. We observed low values of diversity of bone shapes in the fish of the impact Lake Isetskoye. In fish from Lake Isetskoye the possible reasons of different morphogenetic shape and structure effects are discussed in the paper. The control samples of fish dwelling under natural conditions from Lake Shitovskoye in 2001 and 2005 were characterized by a narrow range of morphogenetic trajectories and small values of shape and structure diversity.

The article contains 5 Figures, 1 Table, 26 References.

Key words: fish; morphology; technogenic impact.

Funding: This work was partially supported by the Russian Foundation for Basic Research (Grant No 16-04-01831a).

References

1. Vasilyev AG. Epigeneticheskie osnovy fenetiki: na puti k populyatsionnoy meronomii [Epigenetic basis of phenetics: towards population meronomy]. Yekaterinburg: Academic Book Publ.; 2005. 640 p. In Russian
2. Shvarts SS. Ekologicheskie zakonomernosti evolyutsii [Environmental laws of evolution]. Moscow: Nauka Publ.; 1980. 277 p. In Russian
3. Mina MV. Mikroevolyutsiya ryb [Microevolution of fish]. Moscow: Nauka Publ.; 1986. 207 p. In Russian
4. Wilson LAB, Colombo M, Hanel R, Salzburger W, Sanchez-Villagra MR. Ecomorphological disparity in an adaptive radiation: opercular bone shape and stable isotopes in Antarctic icefishes. *Ecology and Evolution*. 2013;3(9):3166-3182. doi: [10.1002/ece3.708](https://doi.org/10.1002/ece3.708)
5. Jacquemin SJ, Pyron M. A century of morphological variation in *Cyprinidae* fishes. *BMC Ecol*. 2016;16:48. doi: [10.1186/s12898-016-0104-x](https://doi.org/10.1186/s12898-016-0104-x)
6. Chernov YuI. Ekologiya i biogeografiya. Izbrannye raboty [Ecology and biogeography. Selected works]. Moscow: KMK Scientific Press Ltd. Publ.; 2008. 580 p. In Russian
7. Farré M, Tuset VM, Maynou F, Recasens L, Lombarte A. Geometric morphology as an alternative for measuring the diversity of fish assemblages. *Ecological Indicators*. 2013;29:159-166. doi: [10.1016/j.ecolind.2012.12.005](https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2012.12.005)
8. Zelditch ML, Swiderski DL, Sheets HD, Fink WL. Geometric morphometrics for biologists: A Primer. New York and London: Elsevier Academic Press; 2004. 443 p.
9. Klingenberg CP. MorphoJ: an integrated software package for geometric morphometrics. *Mol. Ecol. Resour*. 2011;11:353-357. doi: [10.1111/j.1755-0998.2010.02924.x](https://doi.org/10.1111/j.1755-0998.2010.02924.x)
10. Waddington GH. New patterns in genetics and development. Vasettskiy SG, translated from English; Ryzhkov VL, editor. Moscow: Mir Publ.; 1964. 267 p. In Russian

11. Zakharov VM. Asimetriya zhivotnykh [Asymmetry of animals]. Moscow: Nauka Publ.; 1987. 216 p. In Russian
12. Zubareva EL, Tsurikhin EA, Berdysheva GV. Predvaritel'nye rezul'taty izucheniya kachestva vody Isetskogo vodokhranilishcha-okhladitelya Sredneural'skoy GRES s pomoshch'yu plavayushchego biomodulya [Preliminary results of studying water quality of the Isetsk water cooling reservoir of Sredneural'skaya GRES using a floating biomodule]. In: *Rybnye resursy Kamsko-Ural'skogo regiona i ikh ratsional'noe ispol'zovanie* [Fish resources of the Kama-Ural region and their rational use]. Zinovyev EA, editor. Perm: Perm State University Publ.; 2001. pp. 53-54. In Russian
13. *Vodnye resursy Sverdlovskoy oblasti* [Water resources of Sverdlovsk oblast]. Prokhorova NB, editor. Yekaterinburg: AMB Publ.; 2004. 432 p. In Russian
14. Pravdin IF. Rukovodstvo po izucheniyu ryb [A Guide to the study of fish]. Moscow: Pishchevaya prom-st' Publ.; 1966. 376 p. In Russian
15. Foote M. Contributions of individual taxa to overall morphological disparity. *Paleobiology*. 1993;19:403-419. doi: [10.1017/S0094837300014056](https://doi.org/10.1017/S0094837300014056)
16. Zhivotovskiy LA. Populyatsionnaya biometriya [Population biometrics]. Moscow: Nauka Publ.; 1991. 271 p. In Russian
17. Rohlf FJ. TpsUtil, file utility program, version 1.60. Department of Ecology and Evolution, State University of New York at Stony Brook, 2013. [Electronic resource]. Available at: <http://life.bio.sunysb.edu/morph/> (accessed 12.02.2017)
18. Rohlf FJ. TpsDig2, digitize landmarks and outlines, version 2.17. Department of Ecology and Evolution, State University of New York at Stony Brook, 2013. [Electronic resource]. Available at: <http://life.bio.sunysb.edu/morph/> (accessed 05.11.2016)
19. Sheets HD. CoordGen7a. Department of Physics, Canisius College, Buffalo, NY, 2011. [Electronic resource]. Available at: <http://www3.canisius.edu/~sheets/imp7.htm> (accessed 12.02.2017)
20. Sheets HD. Standard7. Department of Physics, Canisius College, Buffalo, NY, 2010. [Electronic resource]. Available at: <http://www3.canisius.edu/~sheets/imp7.htm> (accessed 12.02.2017)
21. Sheets HD. DisparityBox7. Department of Physics, Canisius College, Buffalo, NY, 2010. [Electronic resource]. Available at: <http://www3.canisius.edu/~sheets/imp7.htm> (accessed 12.02.2017)
22. Sheets H.D. T-Box. Department of Physics, Canisius College, Buffalo, NY, 2003 [Electronic resource]. Available at: <http://www3.canisius.edu/~sheets/morphsoft.html> (accessed 22.04.2017)
23. Vasilyev AG. Paket prikladnykh programm «FEN» PHEN 3.0. Putevoditel' dlya pol'zovateley. Institut ekologii rasteniy i zhivotnykh UrO RAN [Application package "FEN" PHEN 3.0. A guide for users]. Institute of Plant and Animal Ecology, Russian Academy of Sciences, Yekaterinburg, 1995. 113 p. [Electronic resource]. Available at: <https://ipae.uran.ru/lab106> (accessed 12.04.2017). In Russian
24. Vasilyev AG. Fenogeneticheskaya izmenchivost' i populyatsionnyy ontogenez [Phenogenetic variability and population ontogeny]. In: *Uchenye zapiski Nizhnetagil'skoy gosudarstvennoy sotsial'no-pedagogicheskoy akademii* [Scientific notes of Nizhny Tagil State Pedagogical Institute. Fundamental and applied problems of population biology. Proc. of the VII All-Russian Population Seminar]. Zhuykova TV, editor. Nizhny Tagil: Nizhny Tagil State Social Pedagogical Academy Publ.; 2004. pp. 13-23. In Russian
25. Izyumov YuG, Kozhara AV. Vnutrividovaya izmenchivost' i evolyutsiya lescha *Abramis brama* (L.) [Intraspecific variability and evolution of *Abramis brama* (L.)]. In: *Mikroevolyutsiya presnovodnykh organizmov* [Microevolution of fresh water organisms]. Izyumov YuG, editor. Rybinsk: Papanin Institute for Biology of Inland Waters Russian Academy of Sciences Publ.; 1990. pp. 10-63. In Russian

26. Kotegov BG. Trends of interpopulation variation in meristic characters of seismosensory canals on the head of roach, *Rutilus rutilus* (L.), in anthropogenically polluted environments. *Russian Journal of Ecology*. 2012;43(2):169-173. doi: [10.1134/S1067413612020087](https://doi.org/10.1134/S1067413612020087)

*Received 18 April 2017; Revised 02 June 2017;
Accepted 26 June 2017; Published 22 September 2017*

Author info:

Baranov Vadim Yu, Cand. Sci. (Biol.), Researcher, Laboratory of Evolutionary Ecology, Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, 202 8 Marta Str., Yekaterinburg 620144, Russian Federation.

E-mail: vadimb4@yandex.ru