

УДК 597.554.3.591.471.4

БЫСТРАЯ МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ДИВЕРСИФИКАЦИЯ КАРПОВОЙ РЫБЫ *Oreoleuciscus potanini* (CYPRINIDAE) ПРИ ОБРАЗОВАНИИ ВОДОХРАНИЛИЩА НА РЕКЕ СЕМИАРИДНОЙ ЗОНЫ

© 2020 г. Академик РАН Ю. Ю. Дгебуадзе^{1,2,*}, А. Н. Мироновский^{1,3},
Б. Мэндсайхан⁴, Ю. В. Слынько⁵

Поступило 08.12.2019 г.

После доработки 08.12.2019 г.

Принято к публикации 08.12.2019 г.

Анализ фенетического разнообразия алтайского османа Потанина *Oreoleuciscus potanini* Тайширского водохранилища, построенного в 2007 г. на р. Завхан (Котловина Больших Озер, Монголия), выявил четыре морфологически различаемые формы. Ранее на речном участке р. Завхан описано две формы *O. potanini*, в озерах Котловины Больших Озер – три формы. Полученные данные демонстрируют сходство с циклическим формообразованием у близкого вида *Oreoleuciscus humilis* в водоемах Долины озер, также относящимся к Центрально-Азиатскому бессточному бассейну.

Ключевые слова: алтайский осман *Oreoleuciscus potanini*, семиаридная зона, водохранилище, формообразование

DOI: 10.31857/S2686738920010060

Котловина Больших Озер находится в семиаридной зоне, в западной части Центрально-Азиатского бессточного бассейна, где реки Кобдо и Завхан образуют систему озер. В озерах один из немногих обитающих там видов рыб, алтайский осман Потанина *Oreoleuciscus potanini* (Kessler, 1879), образует три морфо-экологические формы: растительноядную, рыбоядную и острорылую [1]. В среднем течении р. Завхан обнаружены две морфологические формы *O. potanini*, одна из которых близка растительноядной форме системы озер Хар-Ус – Дургун [2].

Цель настоящей работы – исследование фенетического разнообразия популяции *O. potanini*

Тайширского водохранилища, в 2007 г. построенном в среднем течении р. Завхан.

Исследование выполнено на материале, собранном гидробиологическим отрядом Совместной Российско-Монгольской комплексной биологической экспедиции РАН и Академии наук Монголии. Первые пробы рыб (21 экз. $SL = 129–201$ мм) брали из сетных уловов (ячей: 20, 30, 40, 50 и 60 мм) в приплотинном участке Тайширского водохранилища 20 августа 2010 г. Теми же орудиями лова в том же месте взяты пробы 10 августа 2012 г. (25 экз. $SL = 142–298$ мм); 11 августа 2013 г. (16 экз. $SL = 154–360$ мм) и 24–26 августа 2015 г. (43 экз. $SL = 128–386$ мм). В качестве реперов использованы выборки форм “а” (19 экз. $SL = 133–188$ мм) и “б” (18 экз. $SL = 135–167$ мм) османов речного участка р. Завхан, взятые в 2008 г. [2].

Головы рыб вместе с костью плечевого пояса cleithrum фиксировали поваренной солью, и после препарирования измеряли 15 остеологических параметров: базальную длину черепа (BL); расстояние между внешними краями frontalia, pterotica и sphenotica; ширину черепа на уровне соединения frontale и pteroticum; высоту черепа на уровне изгиба parasphenoideum и заднего края parasphenoideum; высоту hyomandibulare; расстояние между крайними точками ветвей глоточного зуба; длину praemaxillare; длину praeperculum, interoperculum, dentale и maxillare; длину по диагонали cleithrum [4, 5].

¹ Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской Академии наук, Москва, Россия

² Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, Москва, Россия

³ Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанова Российской Академии наук, п. Борок Ярославской обл., Россия

⁴ Institute of Geography and Geoecology of Mongolian Academy of Sciences, Ulanbaatar 15170, Mongolia

⁵ Институт биологии южных морей им. А.О. Ковалевского Российской Академии наук, Севастополь, Россия

*e-mail: yudgeb@gmail.com

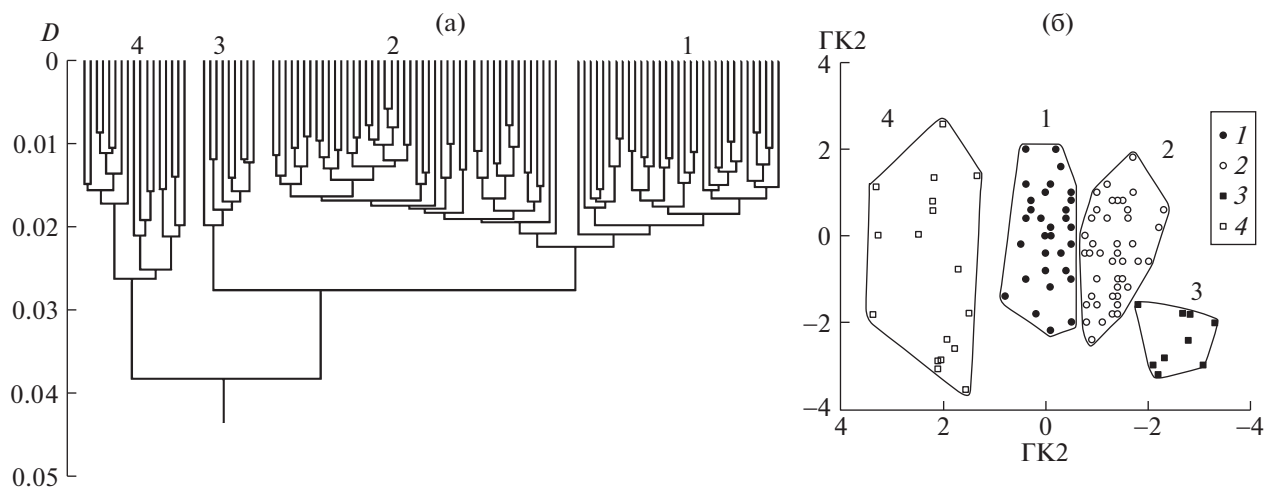


Рис. 1. Морфологическое разнообразие *O. rotanini* в объединённой выборке Тайширского водохранилища (2010, 2012, 2013 и 2015 гг.). а – дендрограмма различий; б – распределение на плоскости ГК1 и ГК2. 1 – особи формы 1, 2 – особи формы 2, 3 – особи формы 3, 4 – особи формы 4.

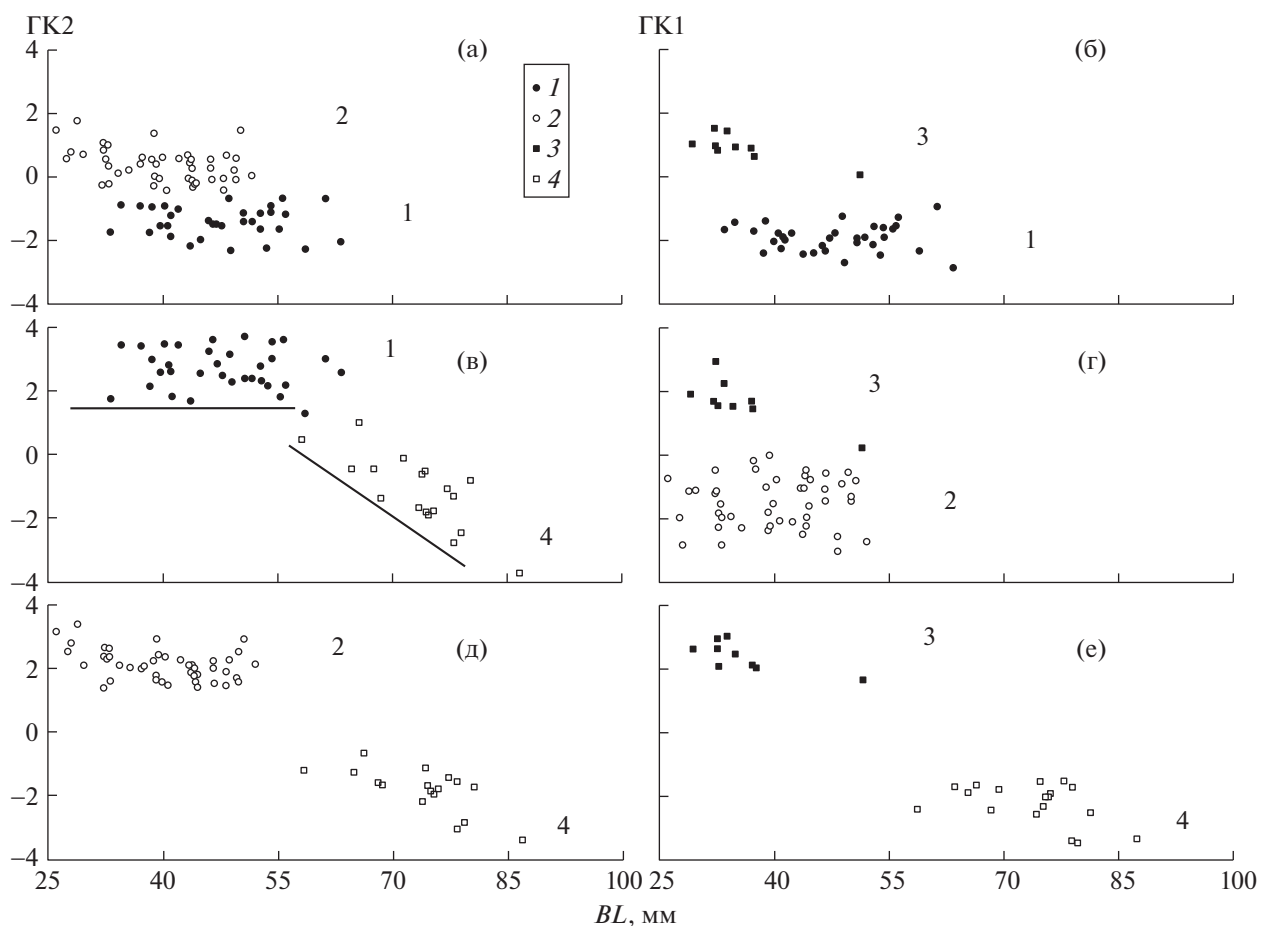


Рис. 2. Онтогенетические каналы *O. rotanini* Тайширского водохранилища. а – каналы форм 1 (1) и 2 (2); б – форм 1 (3) и 3 (4); в – форм 1 (1) и 4 (4); г – форм 2 (2) и 3 (3); д – форм 2 (2) и 4 (4); е – форм 3 (3) и 4 (4).

В расчётах средствами пакета биостатистики NTSYS 1.7 [6] использовали индексы, вычисляемые как отношения абсолютных значений промеров к длине черепа *BL*. В анализе главных ком-

понент собственные векторы считали по корреляционной матрице; длину вектора принимали равной 1. Разобщенность объектов в многомерном пространстве индексов оценивали, исполь-

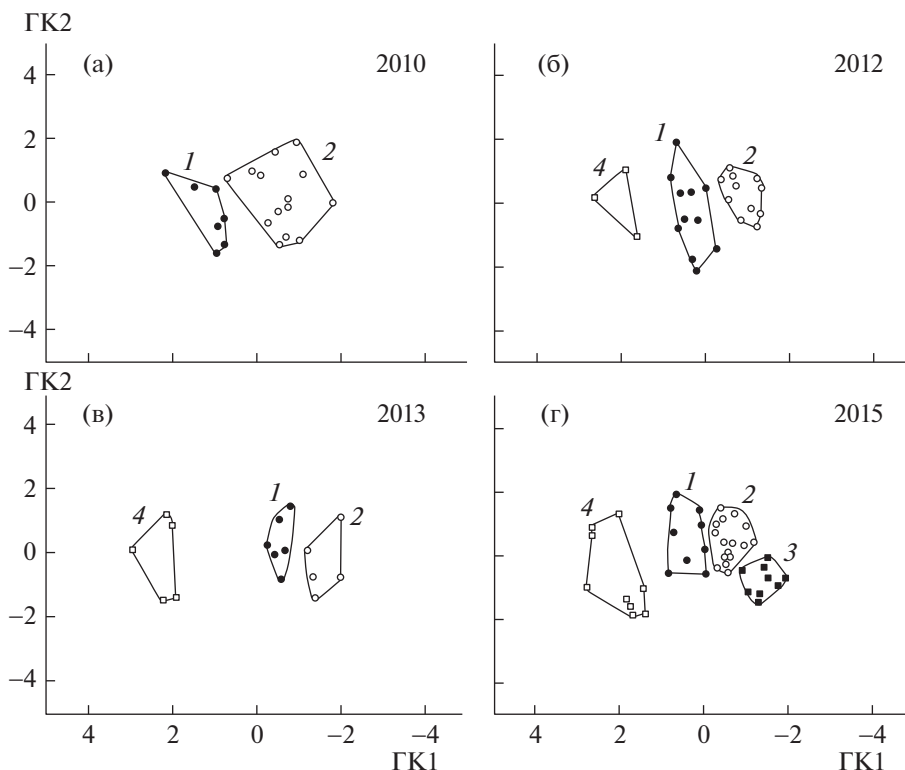


Рис. 3. Распределение форм *O. potanini* на плоскости ГК в пробах разных лет. а – проба 2010 г.; б – проба 2012 г.; в – проба 2013 г.; г – проба 2015 г. Обозначение форм, как на рис. 1 и 2.

зую таксономическую дистанцию [6]. Дендрограммы строили методом *urpmta* на уровне особей и методом *single linkage* на уровне выборок.

Результаты анализа фенетического разнообразия множества из 105 особей (объединенная выборка за годы наблюдений) на рис. 1 показывают, что в пространстве рассматриваемых признаков анализируемая совокупность особей образует четыре в разной степени разобщенные морфологические формы (рис. 1а). С составом кластеров дендрограммы совпадает состав полигонов, разобщенных на плоскости главных компонент (рис. 1б).

В исследуемый период предельная длина рыб год от года увеличивалась [3] и дифференциация на рис. 1 может отражать различия между крупными и мелкими особями мономорфной популяции в результате постепенного изменения пропорций по мере роста. Однако, как видно из рис. 2, где по осям отложена длина основания черепов особей *BL* и *ГК1* индексов промеров, контуры образовавшегося скаттера можно рассматривать как онтогенетический канал, т.е. проекцию области многомерного пространства признаков, где располагаются индивидуальные онтогенетические траектории [7]. Анализ взаиморасположения каналов позволяет оценить соотношение различий, обусловленных разными размерами особей, с

различиями, которые разницей размеров объяснить нельзя [7, 8].

Как видим, разницей размеров обусловлены могут быть отличия лишь формы 4, онтогенетический канал которой во всех сочетаниях начинается после завершения онтогенетического канала сопоставляемых с ней форм (рис. 2в, 2д и 2е). Плавно, без хиатусов по осям смена каналов происходит лишь на рис. 2в, что даёт основания предположить, что для форм 1 и 4 канал общий и форма 4 – это крупные особи формы 1. Если это так, речь не о постепенном, а скачкообразном изменении пропорций по достижению *BL* ~ 56 мм, о чём свидетельствует резкое изменение наклона общего для форм канала (если он общий) по отношению к осям координат. В обсуждаемом контексте такая трансформация – явление не менее (если не более) интересное, чем симпатрия форм, развивающихся в разных онтогенетических каналах. Сопоставление каналов форм 1, 2 и 3 (рис. 2а, 2б и 2г) не даёт оснований полагать, что различия между ними обусловлены размерными изменениями.

Распределение особей, взятых в водохранилище в разные годы, иллюстрирует рис. 3. В 2010 г. проба представлена лишь формами 1 и 2 (рис. 3а). В пробе 2012 г. появляется форма 4 (рис. 3б); в про-

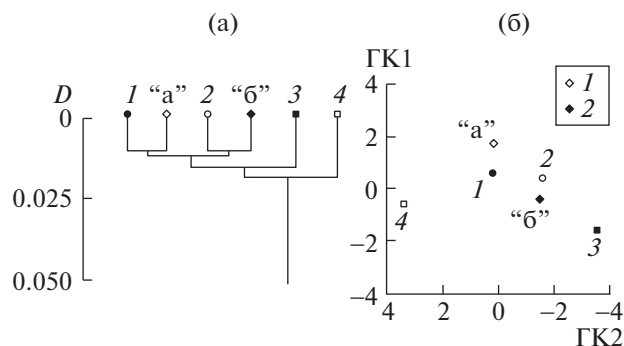


Рис. 4. Фенетические отношения форм *O. potanini* на уровне средневыворочных оценок. а – дендрограмма сходства; б – распределение на плоскости ГК1 и ГК2. 1 – речная форма “а”; 2 – речная форма “б”; прочие обозначения как на рис. 1–3.

бе 2013 г. относительная доля формы 4 увеличивается (рис. 3в). В 2015 г. появляется форма 3 (рис. 3г).

Анализ рис. 4 позволяет предположить, что формы 1 и 2 Тайширского водохранилища – это дериваты форм “а” и “б” р. Завхан, развивающиеся при смене лотических условий лентическими: и на дендрограмме (рис. 4а), и на плоскости главных компонент (рис. 4б) форма “а” из речного участка близка форме 1, а форма “б” близка форме 2. В пользу этого предположения свидетельствует и то, что в 2010 г. в пробах из водохранилища присутствовали особи лишь форм 1 и 2. Предположения о происхождении форм 3 и 4 на данном этапе исследований представляются преждевременными.

Проведённое исследование показывает, что с течением лет фенетическая изменчивость популяции Тайширского водохранилища увеличивается за счёт появления новых морфологических форм. Анализ онтогенетических каналов показывает, что различия форм не могут быть результатом постепенного изменения остеологических пропорций по мере роста рыб и являются либо результатом независимого развития в разных онтогенетических каналах, либо тем, что формы развиваются в одном канале и при достижении некоторых размеров одна форма переходит в другую путём быстрой трансформации.

Следует отметить, что формирование популяции *O. potanini* Тайширского водохранилища происходит в условиях исключительно бедной ихтиофауны водоема семиаридной зоны. В водохранилище отмечены еще лишь два вида рыб: монгольский хариус *Thymallus brevirostris* и сибирский усатый голец *Orthrias barbatulus toni*. Полученные данные демонстрируют сходство с установленным ранее циклическим формообразованием у близкого вида *Oreoleuciscus humilis* в периодически высыхающих водоемах Долины

озер, также относящихся к Центрально-Азиатскому бессточному бассейну и тоже характеризующихся исключительно бедной ихтиофауной [9, 10].

В дальнейших исследованиях *O. potanini* Тайширского водохранилища необходимо попытаться выявить наследственную и экологическую составляющие обнаруженной морфологической диверсификации.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарны руководству Совместной Российско-Монгольской комплексной биологической экспедиции РАН и АНМ за содействие в организации сбора материала.

ИСТОЧНИКИ ФИНАНСИРОВАНИЯ

Работа выполнена при частичной поддержке гранта РФФИ № 14–04–00022А и Программы Президиума РАН “Живая природа: современное состояние и проблемы развития” (проект 2501) в рамках разделов государственного задания ИПЭЭ РАН № 0109–2018–0076, ИБВВ РАН № АААА–А18–118012690222–4 и ИнБЮМ РАН № АААА–А18–118020790229–7.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Баасанжав Г., Дгебуадзе Ю.Ю., Демин А.Н. и др. Рыбы МНР. 1983. М.: Наука. С. 102–224.
2. Дгебуадзе Ю.Ю., Мироновский А.Н., Мендсайхан Б. и др. ДАН. Общ. биология. 2017. Т. 473. № 2. С. 250–253. <https://doi.org/10.7868/S0869565217080266>
3. Мендсайхан Б., Дулмаа А., Крылов А.В. и др. Аридные экосистемы. 2016. Т. 22. № 3. С. 84–91. <https://doi.org/10.1134/S2079096116030082>
4. Мироновский А.Н. Вopr. ихтиологии. 2006. Т. 46. № 2. С. 240–251. <https://doi.org/10.1134/S0032945206020056>
5. Дгебуадзе Ю.Ю., Мина М.В., Мироновский А.Н. // Вопросы ихтиологии. 2008. Т. 48. № 3. С. 315–323. <https://doi.org/10.1134/S0032945208040024>
6. Rohlf F.J. NTSYS-PC: Numerical Taxonomy and Multivariate Analysis System. Vers. 1.7. N.Y.: Exeter software, 1992. 356 p.
7. Mina M.V., Mironovsky A.N., Dgebuadze Yu.Yu. // J. Fish Biology. 1996. V. 48. P. 383–404.
8. Мироновский А.Н., Касьянов А.Н., Слынько Ю.В. и др. // Вопросы ихтиологии. 2014. Т. 54. № 1. С. 25–31. <https://doi.org/10.7868/S0042875214010081>
9. Dgebuadze Yu.Yu. // Hydrobiologia. 1995. V. 303. P. 235–245.
10. Dgebuadze Yu.Yu. In: Ecosystems of Central Asia under Current Conditions of Socio-economic Development. 2015, Ulaanbaatar, Mongolia. V 2. P. 29–33.

**RAPID MORPHOLOGICAL DIVERSIFICATION OF CYPRINID FISH
Oreoleuciscus potanini (CYPRINIDAE) IN COURSE OF FORMATION
OF RESERVOIR IN THE SEMIARID ZONE RIVER**

**Academician of the RAS Yu. Yu. Dgebuadze^{a,b,#}, A. N. Mironovsky^{a,c},
B. Mendsaikhan^d, and Yu. V. Slyn'ko^e**

^a *Severtsov Institute of Ecology and Evolution of the Russian Academy of Sciences,
Moscow, Russian Federation*

^b *Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russian Federation*

^c *Papanin Institute for Biology of Inland Waters of the Russian Academy of Sciences,
Borok, Yaroslavl Region, Russian Federation*

^d *Institute of Geography and Geoecology of Mongolian Academy of Sciences, Ulanbaatar 15170, Mongolia*

^e *A. O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas, Russian Academy of Sciences, Sevastopol, Russian Federation*

[#] *e-mail: yudgeb@gmail.com*

Analysis of the phenetic diversity of the Altai osmans Potanini *Oreoleuciscus potanini* in the Tayshir reservoir in 2007 built on the Zavkhan River (Great Lakes Hollow, Mongolia), revealed 4 morphologically discernible forms. Previously it was described 2 forms of *O. potanini* on the lotic section of the Zavkhan River, and 3 forms in the lakes of Great Lakes Hollow. The data obtained demonstrate similarities with cyclic morphogenesis in the closely related species *Oreoleuciscus humilis* in the water bodies of the Lake Valley, which also belong to the Central Asian closed (drainless?) basin.

Keywords: Potanin Altai osman, *Oreoleuciscus potanini*, semiarid zone, reservoir, morphogenesis