

КРАТКИЕ
СООБЩЕНИЯ

УДК 597.554.3.591.471.4

МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ АЛТАЙСКОГО ОСМАНА
OREOLEUCISCUS HUMILIS (CYPRINIDAE) В РЕКЕ ТУИН,
ДОЛИНА ОЗЁР, МОНГОЛИЯ

© 2019 г. А. Н. Мироновский^{1,2,*}, Ю. Ю. Дгебуадзе^{1,3}, Б. Мэндсайхан⁴, Ю. В. Слынько⁵

¹Институт проблем экологии и эволюции РАН – ИПЭЭ, Москва, Россия

²Институт биологии внутренних вод РАН – ИБВВ, пос. Борок, Ярославская обл., Россия

³Московский государственный университет, Москва, Россия

⁴Институт географии и геологии Монгольской академии наук, Улан-Батор, Монголия

⁵Институт морских биологических исследований РАН – ИМБИ, Севастополь, Республика Крым, Россия

*E-mail: adissa@mail.ru

Поступила в редакцию 04.12.2017 г.

После доработки 22.01.2018 г.

Принята в печать 28.02.2018 г.

Изучена изменчивость остеологических признаков алтайских османов рода *Oreoleuciscus* в р. Туин. На основе многомерного анализа 13 индексов, характеризующих пропорции осевого и висцерального черепов, в популяции выявлены две морфологически обособленные формы. Одну из них можно рассматривать как исходную при образовании карликовой формы оз. Орог в ходе циклической диверсификации. Полученный результат является ещё одним свидетельством возможности симпатрической диверсификации рыб в речных экосистемах.

Ключевые слова: алтайские османы *Oreoleuciscus humilis*, многомерные онтогенетические каналы, фенетическое разнообразие, диверсификация, Монголия.

DOI: 10.1134/S0042875219010077

Рыбы рода *Oreoleuciscus* (алтайские османы, или горные ельцы) обитают в западной части Монголии и сопредельных областях Российской Федерации на сравнительно небольшой территории Центрально-Азиатского бессточного бассейна, ограниченной горами Хангая и Алтая. Алтайские османы населяют пресноводные и солоноватоводные озёра и реки на высоте от 700 до 2200 м над уровнем моря. Нативная ихтиофауна этих водоёмов отличается видовой бедностью: кроме двух видов алтайских османов здесь обитали рыбы лишь родов *Thymallus*, *Orthrias* и *Triplophysa* (Dgebuadze et al., 2012). Это, видимо, и создало условия для возникновения ряда внутривидовых морфоэкологических форм алтайских османов в озёрных популяциях рода (Дгебуадзе, 1982; Баасанжав и др., 1983). В силу ряда причин речные популяции *Oreoleuciscus* были изучены слабее, и анализ небольших материалов по признакам внешней морфологии не давал оснований усомниться в их мономорфности (Баасанжав и др., 1983; Борисовец и др., 1985). Лишь недавно показано, что в популяции р. Завхан (котловина Больших Озёр) алтайский осман Потанина *O. potanini* образует две морфологически обособленные формы (Дгебуадзе и др., 2017).

Наша работа посвящена исследованию морфологической изменчивости алтайских османов вида *Oreoleuciscus humilis*, обитающих в р. Туин (Долина Озёр), на основе многомерного анализа остеологических признаков.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследование выполнено на материале, собранном на разных участках р. Туин: в среднем течении – в районе г. Баян-Хонгор, 46°03'16" с.ш. 100°45'59" в.д., 03.08.2006 г. (13 экз.); в нижнем течении – южнее сомона Богда-Ула, 45°06'10" с.ш. 100°46'33" в.д., 04.07.2008 г. (16 экз.) и 45°12'96" с.ш. 100°46'35" в.д., 31.08.2013 г. (9 экз.). В 2006 и 2013 гг. для лова использовали жаберные сети с ячейей 12–60 мм (большинство рыб попали в сети с ячейей 12–18 мм) и электролов; в 2008 г. рыбы пойманы накидной сетью.

Визуально группы морфологически различных особей в уловах не отмечены. Для камеральной обработки головы рыб вместе с костью плечевого пояса cleithrum фиксировали поваренной солью. После препарирования в лаборатории измеряли 13 остеологических параметров (рис. 1).

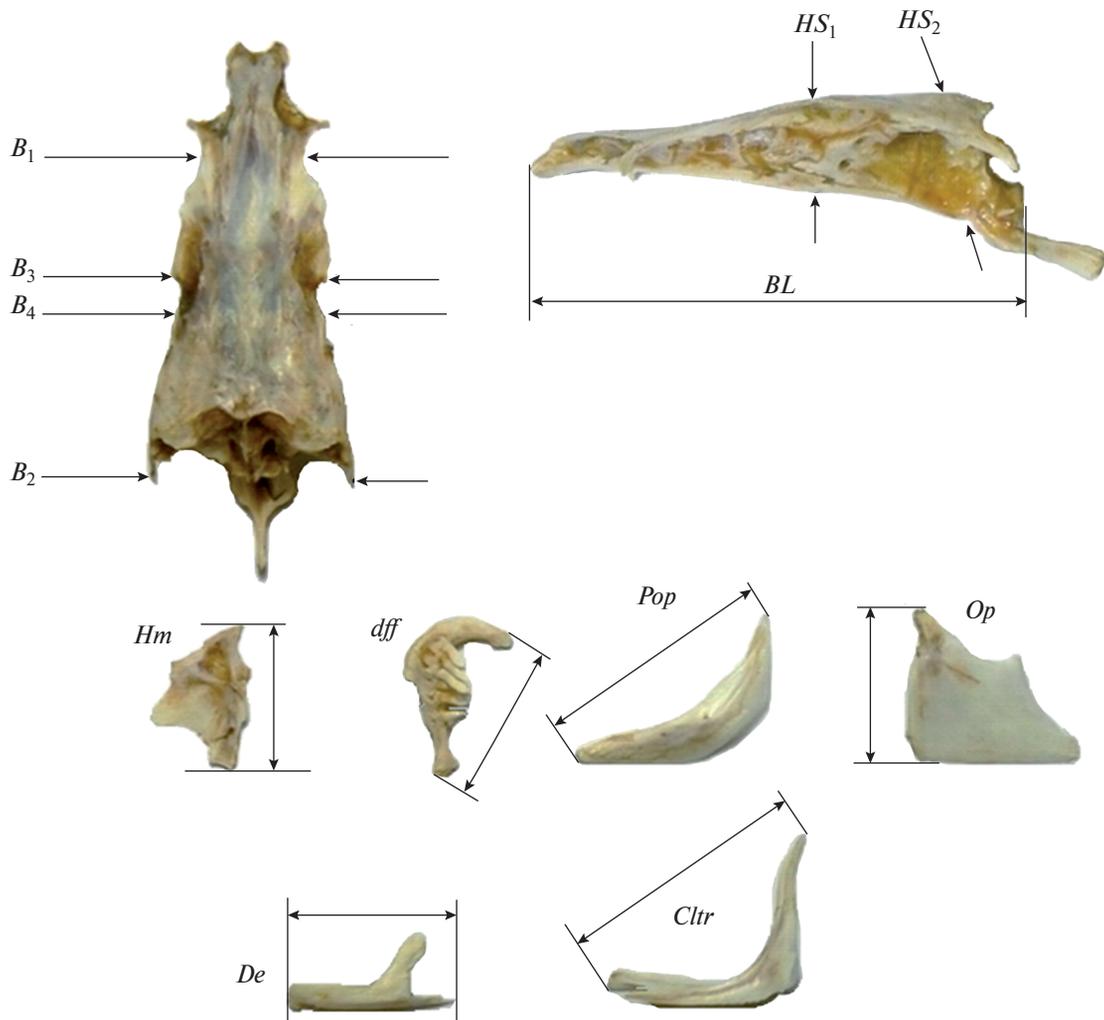


Рис. 1. Схема остеологических промеров: *BL* – базальная длина черепа; *B₁*, *B₂*, *B₃* – расстояние между внешними краями соответственно frontalia, pterotica и sphenotica; *B₄* – ширина черепа на уровне соединения frontale и pteroticum; *HS₁*, *HS₂* – высота черепа на уровне соответственно изгиба parasphenoideum и заднего края parasphenoideum; *Hm* – высота hyomandibulare; *dff* – расстояние между крайними точками ветвей глоточного зуба; *Op* – высота operculum; *De* – длина dentale, *Pop* – длина по диагонали праеoperculum; *Cltr* – длина по диагонали кости плечевого пояса cleithrum.

Этот набор признаков характеризуется хорошей сопоставимостью данных при повторных измерениях как одним, так и разными операторами (Мироновский, 2006), что позволило получить ряд интересных результатов при изучении фенетического разнообразия крупных африканских усачей рода *Barbus sensu lato* (Mina et al., 1996) и озёрных форм алтайского османа Потанина *O. rotanini* (Дгебуадзе и др., 2008; Мироновский и др., 2014).

Данные промеров обрабатывали методами многомерной статистики с помощью программ пакета NTSYS 2.0 (Rohlf, 1998). В расчётах использовали индексы, рассчитанные как отношение абсолютных значений измерений к длине черепа (*BL*). Для оценки морфологических дистан-

ций в многомерном пространстве индексов использовали обобщённое Евклидово расстояние, возведённое в квадрат. Кластерный анализ матриц сходства проводили невзвешенным парно-групповым методом. Результаты кластерного анализа представлены в виде дендрограммы. При анализе главных компонент (ГК) собственные векторы рассчитывали по корреляционной матрице. Длину вектора принимали равной 1. Наряду с традиционным методом анализа ГК использовали подход, основанный на построении многомерных онтогенетических каналов, хорошо зарекомендовавший себя при изучении фенетического разнообразия ряда видов карповых рыб (Mina et al., 1996; Дгебуадзе и др., 2008; Мироновский и др., 2014).

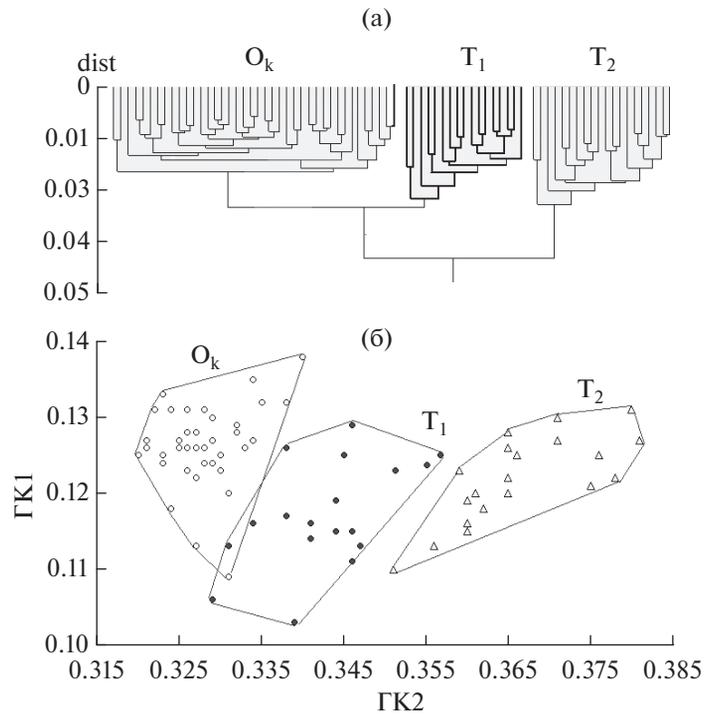


Рис. 2. Результаты многомерного анализа изменчивости рассматриваемых признаков алтайского османа *Oreoleuciscus humilis* популяции р. Туин и карликовой формы алтайского османа *O. humilis* оз. Орог: а – дендрограмма сходства особей, “жирные” ветви дендрограммы соответствуют особям формы T_1 ; б – распределение особей на плоскости первых двух главных компонент (ГК); особи формы: (●) – T_1 (р. Туин), (Δ) – T_2 (р. Туин), (○) – карликовой O_k (оз. Орог).

Исучаемые выборки разных лет в расчётах объединены, численность совокупной выборки составила 37 особей. Стандартная длина (*SL*) особей объединённой выборки варьирует от 78 до 136 мм. В качестве реперной использовали группу 39 сопоставимых по размерам (*SL* 105–152 мм) особей карликовой формы *O. humilis*, пойманных летом 2000 г. в оз. Орог, куда впадает р. Туин. Рыб в озере добывали жаберными сетями (ячей 10–60 мм), мальковым неводом (длина 10 м, ячей 3 мм) и сачком.

РЕЗУЛЬТАТЫ

В пространстве рассматриваемых признаков объекты анализируемого множества образуют отчетливо разобъединённые совокупности, обозначенные O_k , T_1 и T_2 (рис. 2). На дендрограмме (рис. 2а) в состав кластера O_k вошли все особи карликовой формы Орога и одна особь Туина; кластеры T_1 и T_2 состоят только из особей, пойманных в реке. Состав одноимённых полигонов на плоскости двух первых ГК (рис. 2б) почти полностью совпадает с составом кластеров дендрограммы. Отличие лишь в том, что на рис. 2б в полигон T_1 попадает одна особь карликовой формы из оз. Орог.

В кластер T_1 вошли 3 особи выборки 2008 г., 8 особей выборки 2006 г. и 7 особей выборки 2013 г. В кластере T_2 – 4 особи выборки 2006 г., 13 особей

выборки 2008 г. и 2 особи выборки 2013 г. Следовательно, наблюдаемую морфологическую дифференциацию нельзя объяснить тем, что выборки взяты в разные годы и на разных участках реки. Изменение пропорций по мере роста рыб также не может быть причиной дифференциации: размерный ряд особей кластера T_1 (*SL* 83–136 мм) почти полностью включает в себя размерный ряд особей кластера T_2 (*SL* 78–101 мм). Таким образом, распределение особей на рис. 2 можно рассматривать как свидетельство того, что в р. Туин симпатрически обитают две морфологически обособленные формы вида *O. humilis*. При этом ни одна из форм не идентична карликовой форме оз. Орог. Между формами O_k и T_2 есть различия со значительным хиатусом на плоскости ГК (рис. 2б). В сочетании O_k – T_1 хиатуса нет, полигоны перекрываются, однако в зоне перекрывания находятся лишь по одной особи каждой формы. Между тем известно, что время от времени оз. Орог полностью высыхает в силу климатических колебаний и обитающие в нём рыбы гибнут или уходят в р. Туин. С началом влажного периода, когда озеро заполняется водой, озёрная популяция восстанавливается за счёт рыб р. Туин (Dgebuadze, 1995). Последний раз оз. Орог высыхало в 2004–2010 гг. (Dgebuadze et al., 2012; Dgebuadze, 2015). С 2010 г. озеро начало заполняться водой, к

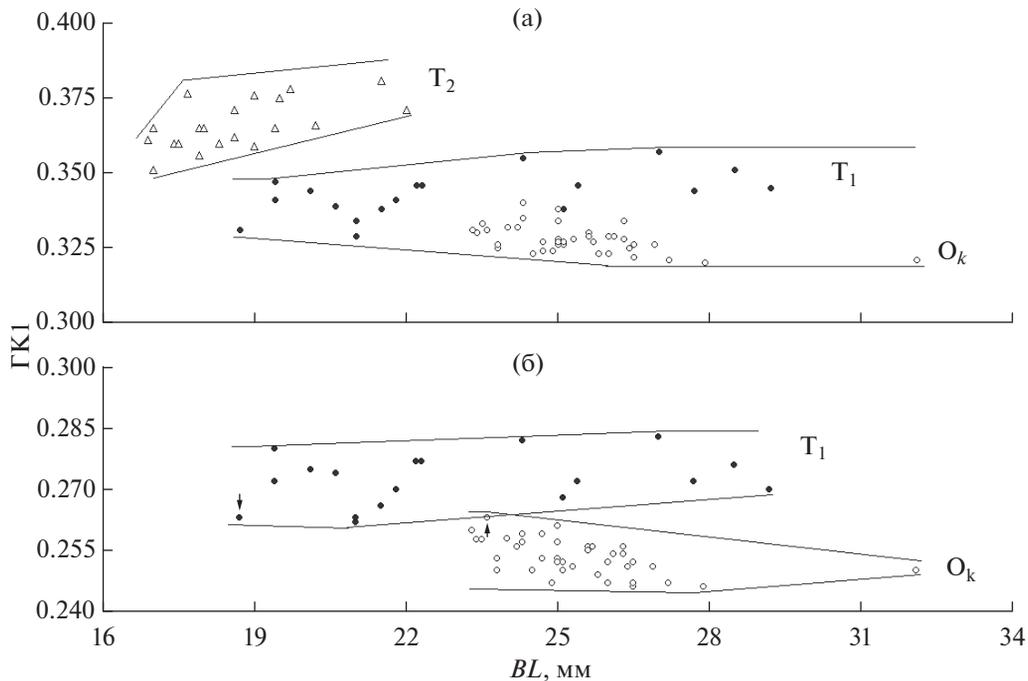


Рис. 3. Распределение особей форм T_1 и T_2 р. Туин и карликовой формы оз. Орог алтайского османа *Oreoleuciscus humilis* на плоскости многомерных онтогенетических каналов: а – все три формы, б – речная форма T_1 и карликовая форма озера; (\uparrow) – особи, попавшие в зону пересечения полигонов форм T_1 и O_k на рис. 2б; остальные обозначения см. на рис. 2.

2013 г. восстановилось почти полностью, произошла дифференциация на карликовую и озёрную формы, и часть особей из пробы 2013 г. в низовьях р. Туин вполне может представлять собой рыб, зашедших из озера. Этим, возможно, и объясняется близость совокупностей O_k и T_1 . Однако принципиально важным результатом нашего анализа является обнаружение морфологических различий того или иного уровня между карликовой формой *O. humilis* из озера и обеими формами, обитающими в реке.

Для выявления структуры остеологических различий был использован метод построения онтогенетических каналов. На рис. 3а, где по оси ординат отложены значения GK1-индексов рассматриваемых признаков, а по оси абсцисс – абсолютная длина черепа (BL), алтайские османы формы T_2 заметно мельче рыб двух других форм. Тем не менее, распределение точек на координатной плоскости не оставляет сомнений в обособленности онтогенетического канала этой формы от онтогенетических каналов форм T_1 и O_k . Уверенно говорить о разном онтогенетическом развитии форм T_1 и O_k данные рис. 3а не позволяют. Распределение особей на рис. 3а можно трактовать как упорядоченность положения разных форм в общем канале, где в верхней части находятся особи речной формы T_1 , а в нижней – особи карликовой формы оз. Орог. Исключение из рас-

смотрения формы T_2 , пересчёт GK-признаков уже только для форм T_1 и O_k и, далее, повторное построение графика в координатах GK1 и BL показывают разобщённость траекторий их развития (рис. 3б). Здесь в общем онтогенетическом канале особи формы T_1 и формы O_k распределены только при $BL < 24$ мм. С увеличением размеров происходит дивергенция. На рис. 3б отмечены (стрелки) две особи, попавшие в зону пересечения полигонов на рис. 2б. Как видим, это самая маленькая особь формы T_1 и одна из самых маленьких особей формы O_k , т. е. особи размеров, при которых дивергенция не началась и развитие шло в общем канале. Таким образом, онтогенетические каналы, представленные на рис. 3б, можно рассматривать как ещё одно подтверждение описанного ранее (Dgebuadze, 1995; Dgebuadze et al., 2012) происхождения форм *O. humilis* оз. Орог из речной популяции р. Туин.

ВЫВОДЫ

1. Согласно результатам многомерного статистического анализа изменчивости 13 остеологических параметров популяция алтайских османов *O. humilis* р. Туин подразделена на две морфологически обособленные формы.
2. Взаимное положение многомерных онтогенетических каналов двух выявленных форм и

карликовой формы *O. humilis*, образующейся в оз. Орог после его заполнения во влажные периоды климатических колебаний, хорошо согласуется с установленным ранее фактом происхождения популяции оз. Орог от особей р. Туин.

3. Анализ распределения изучаемых особей в пространстве рассматриваемых признаков не позволяет говорить о полной идентичности карликовой формы озера какой-либо из выявленных форм р. Туин.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы искренне благодарны руководству Российско-монгольской комплексной биологической экспедиции РАН и АНМ за содействие в организации работ в Монголии; М.В. Мине (ИБР РАН) — за ценные советы и замечания к рукописи статьи.

Работа выполнена при частичной поддержке гранта РФФИ № 14-04-00022 А, Программы Президиума РАН № 41 “Биоразнообразие природных систем и биологические ресурсы России” и в рамках разделов государственного задания ИПЭЭ РАН № 0109-2018-0076 (А.Н. Мироновский, Ю.Ю. Дгебуадзе), ИБВВ РАН № АААА-А18-118012690222-4 (А.Н. Мироновский) и ИМБИ РАН № АААА-А18-118020890074-2 (Ю.В. Слынько).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Баасанжав Г., Дгебуадзе Ю.Ю., Демин А.Н. и др. 1983. Обзор видов ихтиофауны МНР // Рыбы Монгольской Народной Республики. М.: Наука. С. 102–224.

Борисовец Е.Э., Дгебуадзе Ю.Ю., Ермохин В.Я. 1985. Морфометрический анализ алтайских османов (*Oreoleuciscus*; Pisces, Cyprinidae) водоемов МНР: многомерный подход // Зоол. журн. Т. 64. № 8. С. 1199–1212.

Дгебуадзе Ю.Ю. 1982. Механизмы формообразования и систематика рыб рода *Oreoleuciscus* (Cyprinidae, Pisces) // Зоологические исследования в МНР. М.: Наука. С. 81–92.

Дгебуадзе Ю.Ю., Мина М.В., Мироновский А.Н. 2008. К оценке фенетических отношений алтайских османов (*Oreoleuciscus*, Cyprinidae) из трех озер Монголии по признакам черепа // Вопр. ихтиологии. Т. 48. № 3. С. 315–323.

Дгебуадзе Ю.Ю., Мироновский А.Н., Мендсайхан Б., Слынько Ю.В. 2017. Первый случай морфологической дифференциации алтайского османа Потанина *Oreoleuciscus potanini* (Cyprinidae, Actinopterygii) в реке // ДАН. Т. 473. № 2. С. 250–253.

Мироновский А.Н. 2006. Факторы, обуславливающие сопоставимость данных, полученных путем оценки пластических признаков рыб // Вопр. ихтиологии. Т. 46. № 2. С. 240–251.

Мироновский А.Н., Касьянов А.Н., Слынько Ю.В., Дгебуадзе Ю.Ю. 2014. Фенетические отношения и многомерные онтогенетические каналы экологических форм Алтайского османа *Oreoleuciscus potanini* (Cyprinidae) озера Ногон (Котловина Больших Озёр, Монголия) // Там же. Т. 54. № 1. С. 25–31.

Dgebuadze Yu. Yu. 1995. The land/inland-water ecotones and fish population of Lake Valley (West Mongolia) // Hydrobiologia. V. 303. P. 235–245.

Dgebuadze Yu. Yu. 2015. Central Asian Closed Basin: unique place of cyclic diversification of fish // Proc. Int. Conf. “Ecosystems of Central Asia under current conditions of socio-economic development”. V 2. Ulanbaatar. P. 29–33.

Dgebuadze Yu. Yu., Mendsaikhan B., Dulmaa A. 2012. Diversity and distribution of Mongolian fish: recent state, trends and studies // Erforsh. Biol. Ress. Mongolei (Halle/Saale). V. 12. P. 219–203.

Mina M.V., Mironovsky A.N., Dgebuadze Yu. Yu. 1996. Lake Tana large barbs: phenetics, growth and diversification // J. Fish Biol. V. 48. P. 383–404.

Rohlf F.J. 1998. NTSYS-pc: numerical taxonomy and multivariate analysis system (Version 2.0). N.Y.: Exeter software Publ., 31 p.