

УДК 597.585.591.471.444

ИЗМЕНЧИВОСТЬ СТРУКТУРЫ ОТОЛИТОВ В ПОПУЛЯЦИЯХ РОТАНА *PERCCOTTUS GLENII* (ODONTOBUTIDAE) ЦЕНТРАЛЬНОЙ РОССИИ

© 2020 г. Д. А. Павлов¹ *, Е. А. Широкова¹

¹Московский государственный университет, Москва, Россия

*E-mail: dimi-pavlov@yandex.ru

Поступила в редакцию 26.11.2018 г.

После доработки 18.12.2018 г.

Принята к публикации 21.12.2018 г.

Исследовано формирование годовых приростов на сагитте, а также проведён анализ формы контура и билатеральной асимметрии сагитты ротана *Perccottus glenii* в четырёх водоёмах Центральной России: озеро в деревне Масловка Нижегородской области (1), карьеры Сима (2), верхний (3) и нижний Шараповский (4) Московской области. Диаметр (в дорсовентральном направлении) первой годовой зоны составляет 0.8–1.5 мм. Наиболее быстрый темп роста (в среднем 29 мм/год) и наиболее крупные особи (*TL* до 245 мм) отмечены в популяции 1. По двум индексам формы сагитты (отношение высоты к длине и эллиптичность) выявлена направленная билатеральная асимметрия в популяции 1; по вариабельности флуктуирующей асимметрии чёткие различия между популяциями отсутствуют. Эллиптический анализ Фурье показал, что по форме сагитты популяция 1 отличается от популяций 2–4. Отмечена невысокая межпопуляционная изменчивость ротана по морфологии сагитты.

Ключевые слова: ротан *Perccottus glenii*, сагитта, годовые приросты, билатеральная асимметрия, индексы формы, эллиптический анализ Фурье, Центральная Россия.

DOI: 10.31857/S0042875219060146

Ротан *Perccottus glenii* рассматривается как вид, инвазия которого во внутренние водоёмы Евразии на протяжении последних десятилетий была наиболее эффективной. Начиная с 1916 г. вид расселился из естественного ареала (бассейн Амура, водоёмы Северо-Восточного Китая и севера Северной Кореи) на территории 15 стран (САВИ, 2018). История интродукции и современное распространение ротана описаны в ряде работ (Еловенко, 1981; Васильева, Макеева, 1988; Богуцкая, Насека, 2002; Reshetnikov, 2004, 2013; Решетников, 2009; Reshetnikov, Ficetola, 2011).

Широкому расселению ротана способствует его всеядность, эвритермность и устойчивость к загрязнению водоёмов (Богуцкая, Насека, 2002). Несмотря на экологическую пластичность вида, имеющиеся сведения о его морфологической разнокачественности противоречивы. Изменчивость роста рыб отмечена в разных водоёмах, относящихся к одному бассейну (Спановская и др., 1964; Горлачёв, Горлачёва, 2014; Жигилева, Куликова, 2016). Значительная дифференциация ротана по темпу роста прослежена также в одних и тех же водоёмах в пределах как исходного, так и приобретённого ареала. В частности, в некоторых изолированных водоёмах Дальнего Востока, европейской части России и Восточного Казахстана

выделяются две экологические формы: быстро растущая, преимущественно рыбоядная, и медленно растущая, питающаяся беспозвоночными. Формы различаются по ряду пластических признаков (Крысанов, Еловенко, 1981). Отличия по пластическим признакам отмечены в четырёх популяциях ротана бассейна р. Шилка Забайкальского края (Горлачёв, Горлачёва, 2014) и в трёх популяциях бассейна р. Кама (Зиновьев, Гилева, 2014). У рыб из разных водоёмов последнего бассейна имеются различия в числе чешуй боковой линии. Вместе с тем исследование популяций ротана из приобретённого и исходного ареалов (соответственно 29 и 4 популяции) показало, что изменчивость по меристическим признакам, включая число лучей в плавниках и число позвонков в туловищном, хвостовом и переходном отделах, невелика (Касьянов, Горшкова, 2012).

Отолиты рассматривают как “чёрные ящики” костистых рыб, поскольку они содержат зашифрованную информацию о цикле развития особи и особенностях среды обитания. Во многих случаях эта информация необходима для оценки состояния популяций и управления рыбными ресурсами (Green et al., 2009). В частности, отолиты являются фенотипическими маркерами, с помощью которых можно количественно оценить различия

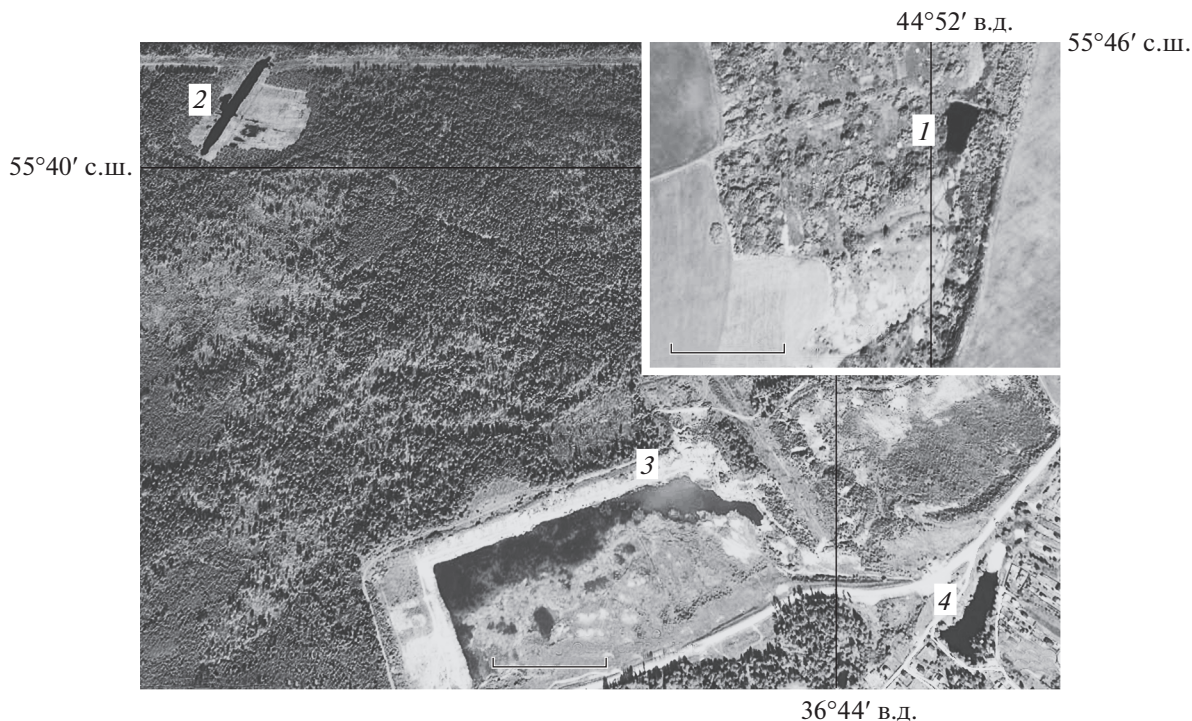


Рис. 1. Географическое положение водоёмов с исследованными популяциями ротана *Percottus glenii*: 1 – (на врезке) озеро в деревне Масловка (Нижегородская область, Большемурашкинский район); 2 – оз. Сима, 3 – верхний Шараповский карьер, 4 – нижний Шараповский карьер (Московская область, Одинцовский район). Масштаб: 200 м.

между видами и популяциями. Анализ формы сагитты используется для дифференциации популяций многих видов морских рыб (Campana, Cas-selman, 1993; Benzinou et al., 2013; Leguá et al., 2013; Paul et al., 2013; Zhuang et al., 2015; Павлов, 2016, 2018; Афанасьев и др., 2017; Мазникова и др., 2017). Работы по изменчивости структуры отоли-тов в популяциях пресноводных рыб единичны. В ряде публикаций, посвящённых описанию попу-ляций ротана, указывается возраст рыб, опреде-лённый по отолитам (Litvinov, O’Gorman, 1996; Решетников, 2001; Касьянов, Горшкова, 2012; Суслев и др., 2016; Шербакова и др., 2017). Вме-сте с тем формирование сезонных зон роста не анализируется. Особенности морфологии отоли-тов ротана описаны нами ранее (Павлов, 2019).

Асимметрия билатеральных структур особей рассматривается как характеристика стабильно-сти онтогенеза в конкретных условиях среды (За-харов, 1987). В связи с этим исследование билате-ральной асимметрии параметров отоли-тов может быть полезным для оценки состояния популяций и опосредованного анализа состояния среды.

Цель нашей работы – оценить изменчивость структуры сагитты по таким показателям, как осо-бенности формирования годовых приростов, фор-ма отоли-тов и их билатеральная асимметрия, в че-тырёх популяциях ротана Центральной России.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Характеристика водоёмов. Материал собран в четырёх водоёмах: в безымянном озере, распо-ложенном в нежилой деревне Масловка (Большемурашкинский район Нижегородской обла-сти), и в трёх карьерах на территории заказника Звенигородской биологической станции МГУ (Одинцовский район Московской области); расстояние между этими карьерами и озером со-ставляет ~513 км (рис. 1, табл. 1).

Озеро прямоугольной формы, окружено лесом. Глубина до 2 м, дно сильно заилено. В озеро впадает ручей шириной (летом) ~50 см. Со второй половины лета по берегам развита плавучая рас-тительность, под которой в основном и держатся ротаны. Ротан появился в водоёме ориентировоч-но в 2004 г. В озере также обитают серебряный ка-рась *Carassius gibelio* (гиногенетическая форма) и верховка *Leucaspis delineatus*.

Начиная с 2006 г. численность серебряного ка-рася резко снизилась, и в настоящее время он представлен мелкими особями длиной до 10 см. Анализ содержимого желудка ротана показал, что массовый объект его питания во второй поло-вине лета – брюхоногий моллюск *Limnaea suban-gulata* (Определитель..., 2016). Крупные особи ро-тана используют в пищу мелких серебряных кара-сей и молодь своего вида.

Таблица 1. Характеристика водоёмов и объём материала

№ популяции	Водоём	Площадь, м ²	Координаты		Длина (TL), мм			Масса, г			ГСИ, %	
			с.ш.	в.д.	Самки	Самцы	juv.	Самки	Самцы	juv.	Самки	Самцы
1	Озеро у деревни Масловка	3171	55°45'54"	44°52'04"	91–245 152 (57)	92–209 144 (45)	19–55 33 (16)	10.9–171.5 54.5 (57)	10.1–134.4 49.5 (45)	0.1–2.0 0.6 (16)	0.3–1.5 0.8 (57)	0.1–0.7 0.4 (45)
2	Карьер Сима	5266	55°40'07"	36°42'44"	106–149 124 (24)	108–152 126 (17)	73 73 (1)	13.4–37.0 21.2 (24)	19.9–43.0 25.7 (17)	4.9 4.9 (1)	–	–
3	Верхний Шараповский карьер	82113	55°39'34"	36°43'47"	61–137 86 (14)	56–101 78 (5)	40–61 54 (11)	4.1–39.3 14.7 (14)	2.7–20.5 10.6 (5)	1.0–4.8 3.0 (11)	0.1–8.0 1.8 (14)	0.7–1.4 1.0 (5)
4	Нижний Шараповский карьер	7379	55°39'27"	36°44'17"	70–190 113 (23)	80–151 113 (24)	50–60 53 (4)	7.1–102.0 31.5 (23)	8.0–65.2 30.2 (24)	2.2–3.5 2.8 (4)	0.2–4.4 1.6 (23)	0.1–1.7 1.2 (24)

Примечание. Над чертой – пределы варьирования показателя, под чертой – среднее значение, в скобках – число особей; ГСИ – гонадосоматический индекс; juv. – ювенильные особи, пол которых определить не удалось.

Карьер Сима расположен на водоразделе двух правых притоков р. Сетунь. Обладает перемежающимся стоком в Мелеевский ручей. После ухода Московского ледника (примерно 170 тыс. лет назад) на месте карьера, вероятно, было небольшое озеро, которое заболотилось и полностью заросло болотными травами, а потом и лесом. Карьер образовался в результате торфоразработок недавнего времени (Насимович, 2006). Зеркало воды окружено сфагновой сплавиной и в летние месяцы незначительно покрыто высшей водной растительностью. Дно илисто-торфяное, средняя глубина 1.2 м. Кроме ротана в карьере обитает серебряный карась. Ротан впервые отмечен в карьере Сима в 2015 г. Объекты его питания: беспозвоночные, личинки насекомых, брюхоногие моллюски, а также молодь и икра своего вида. В пищевом комке значительна доля (24%) растительных остатков (Щербакова и др., 2017).

Верхний Шараповский карьер образовался в результате добычи песка, которая давно прекратилась. Береговая линия сильно изрезана эрозией, карьер окружён лесом. Глубина у берегов до 2 м, но в центре достигает 15 м. По берегам развита плавающая растительность, имеются заболоченные участки, дно песчаное. Помимо ротана в карьере обитает серебряный карась и мелкий окунь *Perca fluviatilis*.

Глубина нижнего Шараповского карьера у берегов составляет около 1.5 м. На одном из берегов расположены дачные участки. Во время отлова ротана попадались особи серебряного карася.

Выборки. Данные об объёме материала, размерном составе рыб, соотношении полов и степени зрелости гонад в четырёх популяциях представлены в табл. 1. В озере рыб отлавливали поплавочной удочкой, а молодь – подъёмной сетью (диаметр 1 м, размер ячеи 3 мм) в августе и сен-

тябре 2017 г.; несколько особей отловлены в июне 2018 г. Большинство половозрелых самцов и самок популяции 1 завершили размножение в начале лета и имели гонады II–III стадии зрелости. Отлов рыб из карьеров проводили в прибрежных зонах водоёмов сетью Киналёва с ячейёй 5 мм: в карьере Сима 19–20 июня, в Шараповских карьерах с 17 июня по 12 июля 2017 г. Большинство рыб популяции 2 находились в преднерестовом состоянии (гонады III–IV и IV стадий зрелости); особи популяций 3 и 4 находились в состоянии нереста, часть рыб закончили размножение (гонады VI–II стадии).

Биологический анализ проведён на свежих экземплярах. Измеряли длину тела до наиболее длинных лучей хвостового плавника (TL), массу тела (общую и без внутренностей) и гонад (у рыб из карьера Сима массу гонад не определяли). Гонадосоматический индекс (ГСИ) рассчитан как отношение массы гонад к массе тела без внутренностей. Стадии зрелости гонад определяли под бинокулярным микроскопом на фрагментах гонад, помещённых в физиологический раствор.

Анализ структуры отолигов. Отолиты отбирали у свежих (популяция 1) и замороженных (популяции 2–4) рыб. У каждой особи отолиты (сагитту) извлекали с левой и правой стороны головы и помещали в пробирку (эппендорф) с 95%-ным этиловым спиртом. Перед анализом морфологии отолиты выдерживали в 10%-ном растворе гипохлорита натрия в течение 10 мин и под бинокулярным микроскопом отделяли окружающие ткани (Secor et al., 1991). Мелкие отолиты сеголеток и годовиков извлекали под бинокулярным микроскопом и наклеивали на предметное стекло прозрачным лаком для ногтей. Для определения возраста особей годовые приросты регистрировали на латеральной (наружной) поверхности отолита, помещён-

ного в воду, используя отражённый свет, направленный сбоку. Шлифовка отолитов не привела к повышению чёткости годовых приростов.

Для анализа формы отолитов их ориентировали в положении латеральной стороной к наблюдателю и фотографировали в проходящем свете под бинокулярным микроскопом Leica MZ6, соединённым с цифровой камерой Leica DFC295 и компьютером. Контрастные изображения отолитов получали с помощью программ Leica DFC Twain 7.7.1 и XnView 2.12. В программе ImageJ изображение каждого отолита калибровали по изображению масштабной линейки и после автоматического поиска порога оттенков серого (Image – Adjust – Threshold) и использования инструмента Wand (tracing) tool получали изображение белого отолита на чёрном фоне, которое конвертировали в файл RGB (24-bit) bmp для последующей обработки. Измеряли следующие параметры сагитты, мм: максимальную высоту вдоль дорсо-вентральной оси (OH), максимальную длину вдоль переднезадней оси (OL), периметр (P) и площадь (A, мм²). На основе этих параметров рассчитывали следующие индексы формы: отношение высоты к длине OH/OL , округлость $RO = 4A/\pi OH^2$, прямоугольность $RE = A/(OH \times OL)$ и эллиптичность $EL = (OH - OL)/(OH + OL)$.

Для оценки наличия направленной билатеральной асимметрии сагитты анализировали разность (со знаком) между параметрами правого и левого отолита (Palmer, 1994) и оценивали её статистическое отличие от нуля, используя одновыборочный *t*-критерий Стьюдента. Вариабельность флуктуирующей асимметрии анализировали по следующей формуле (Valentine et al., 1973):

$$CV^2 = \left(\frac{SD_{r-l} \times 100}{M_{r+l}} \right)^2,$$

где CV^2 – квадрат коэффициента вариации флуктуирующей асимметрии, SD_{r-l} – среднее квадратическое отклонение различий между значениями параметра на правой и левой стороне тела, M_{r+l} – средняя сумма значений параметра на правой и левой стороне тела. Различия между значениями CV^2 в четырёх популяциях оценивали, применяя попарное сравнение по критерию Фишера.

Для интегрального анализа контуров отолитов использовали эллиптический анализ Фурье и пакет SHAPE1.3 (Iwata, Ukai, 2002). Этот анализ предусматривает описание контура, которое не зависит от его ориентации, размера и начальной точки отсчёта. Для получения стандартных изображений левого и правого отолитов (bmp-файлы) использовали зеркальное изображение левого отолита в программе Photoshop. Контур отолита описывается несколькими гармониками, каждая из которых характеризуется четырьмя коэффициентами (дескрипторами Фурье). Чем больше

число гармоник, тем более точно описывается контур (Kuhl, Giardina, 1982). Для определения необходимого и достаточного числа гармоник определяли вклад каждой гармоники в описание контура отолита (PF – Fourier power) по формуле:

$PF = (A_n^2 + B_n^2 + C_n^2 + D_n^2)/2$, где A_n, B_n, C_n и D_n – коэффициенты гармоники n . Затем рассчитывали суммарный вклад гармоник (PF_c) по формуле:

$PF_c = \sum_1^n PF_n$. Достаточное для анализа число гармоник должно соответствовать 99.99% среднего суммарного вклада, т.е. реконструкции формы отолита на 99.99% (Lestrel, 1997). Это число составило 14. Коэффициенты первой гармоники A_1, B_1 и C_1 не использованы для анализа, поскольку являются константами и применяются для нормализации остальных гармоник, но коэффициент D_1 включён в модель. Таким образом, число дескрипторов Фурье, описывающих контур каждого отолита, составило 53.

Статистический анализ. Оценка билатеральной асимметрии и сравнение формы отолитов в четырёх популяциях проведено у особей $TL \geq 40$ мм. Для сравнения абсолютных параметров и индексов формы отолитов между самками и самцами, между левыми и правыми отолитами, а также между группами вначале оценивали нормальность распределения значений (тест Д’Агостино–Пирсона). Для определения различий между выборками по форме отолитов, описанной посредством эллиптического анализа Фурье, использовали канонический дискриминантный анализ. Этот метод разработан при допущении, что анализируемые признаки распределены нормально. Нормальность распределения каждого дескриптора Фурье в пределах популяции оценивали по критерию Колмогорова–Смирнова. Дескрипторы Фурье с распределением значений, отличающимся от нормального хотя бы в одной из четырёх популяций, исключены из анализа. Для исключения избыточных переменных, вносящих наименьший вклад в дискриминацию, использовали пошаговый анализ с последовательным включением параметров. Степень дискриминации между группами оценивали по критерию лямбды (λ) Уилкса. Этот показатель изменяется от 0 (абсолютно точная классификация) до 1 (абсолютно ошибочная). Корректность классификации анализировали по методу складного ножа (джекнайф), при котором каждое измерение последовательно исключается из анализа и оценивается принадлежность выборки к определённой группе. Тесты проведены с помощью программ GraphPad Prism 5.03, PAST 2.17 (Hammer et al., 2001) и STATISTICA 8.0.

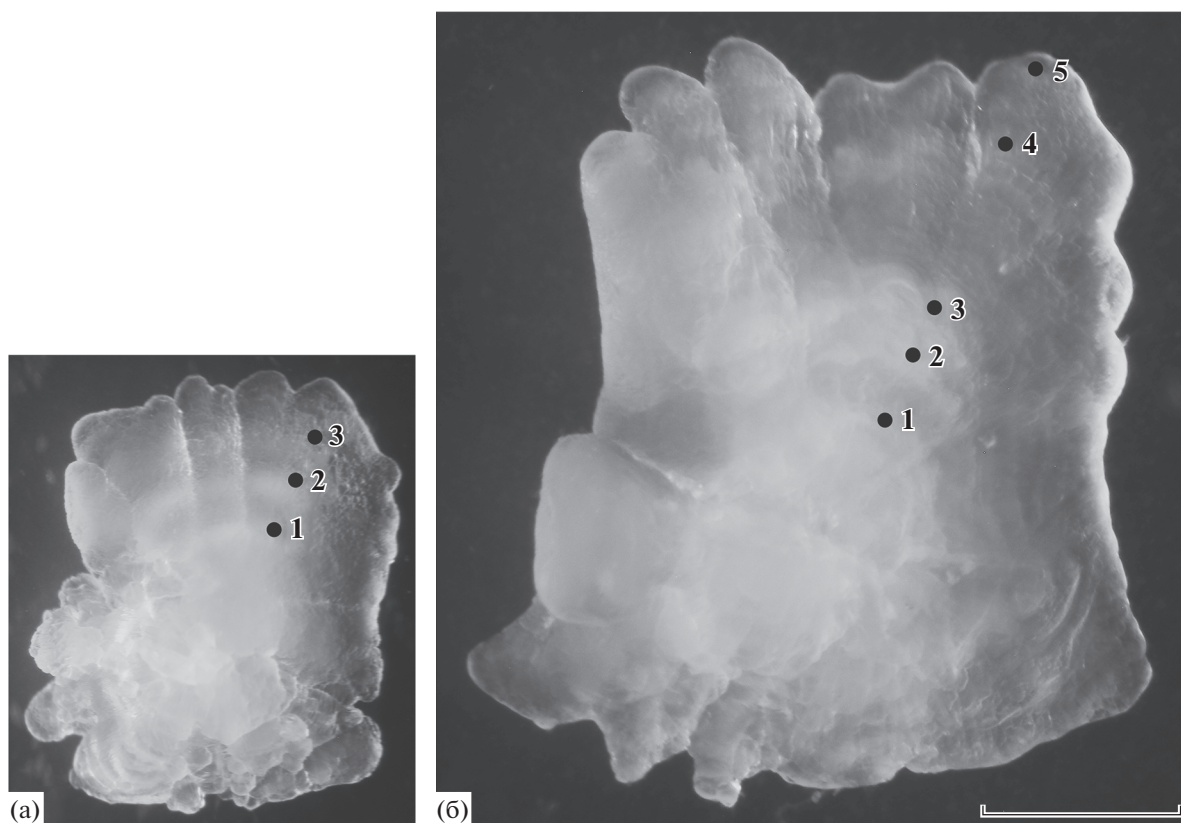


Рис. 2. Годовые приросты на сагитте ротана *Perccottus glenii* (правая сагитта, латеральная сторона): а – самец *TL* 85 мм, возраст 3+, II стадия зрелости гонад, дата поимки 15.08.2017 г.; б – самка *TL* 169 мм, 5, IV, 18.06.2018 г. Отмечено число полных лет. Масштаб: 1 мм.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Годовые приросты на сагитте и возраст рыб. Анализ сагитт двухлеток (1+) показал, что диаметр (в дорсовентральном направлении) первой годовой зоны составляет 0.8–1.5 мм. У рыб старшего возраста эта зона становится опаковой (тёмной в проходящем свете и светлой в отражённом) вследствие утолщения центральной части отолита. Диаметр первой годовой зоны, очевидно, отражает темп роста на первом году жизни. Особь с небольшим диаметром первой годовой зоны (1.14 мм) имела низкий темп роста на протяжении последующей жизни (рис. 2а), в то время как особь с большим диаметром этой зоны (1.44 мм) обладала более высоким темпом роста, особенно на четвёртом году жизни (рис. 2б).

Различие в соотношении длина–возраст у самцов и самок прослежено у особей популяции 1. В логарифмических координатах линейная зависимость между длиной тела и возрастом у самок ($n = 57$) и самцов ($n = 45$) не различается как по наклону прямых (критерий Фишера: $F = 0.007$, $p = 0.934$), так и по интерсептам ($F = 0.404$, $p = 0.527$). В связи с этим для последующего сравнения соотношения длина–возраст в четырёх популяциях

использовали рыб обоих полов, а также ювенильных особей (рис. 3). Наиболее быстрый темп роста (в среднем 29 мм/год), а также наиболее крупные особи (до 245 мм) отмечены в популяции 1. В популяциях 2–4 темп роста особей составил в среднем 16 мм/год. Максимальный возраст рыб – 6+.

Билатеральная асимметрия сагитты. Направленная асимметрия по абсолютным параметрам и четырём индексам формы сагитты не выявлена, за исключением индексов *OH/OL* и *EL* в популяции 1. Различия между значениями этих индексов у правых и левых отолитов статистически значимо отличаются от нуля, составляя в среднем соответственно -0.022 и -0.009 (табл. 2).

Попарное сравнение квадрата коэффициента вариации флуктуирующей асимметрии параметров сагитты по критерию Фишера не выявило чётких различий между популяциями (табл. 3). Значения CV^2 наибольшие в популяции 3 (Верхний Шараповский карьер) по параметрам *OH* и *A* и в популяции 1 (Масловка) по параметру *P*.

Форма сагитты. У самок ($n = 106$) и самцов ($n = 82$) из четырёх популяций абсолютные параметры правой сагитты (*OH*, *OL*, *P*, *A*) и индексы формы правой сагитты (*OH/OL*, *RO*, *RE* и *EL*)

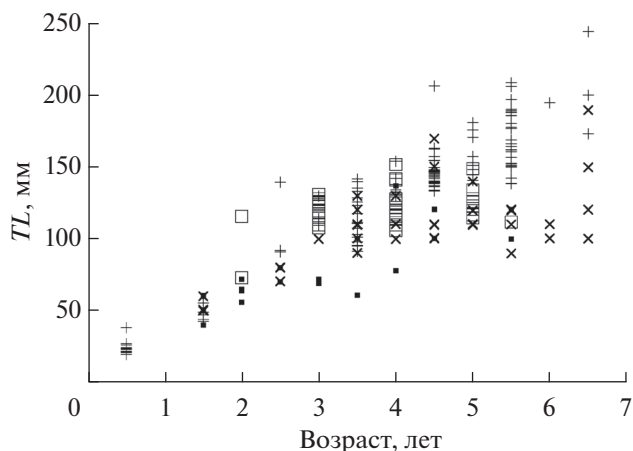


Рис. 3. Зависимость длины (*TL*) от возраста рыб в четырёх популяциях ротана *Percottus glenii*: (+) – озеро у деревни Масловка, $n = 118$; (□) – карьер Сима, $n = 43$; (■) – верхний Шараповский карьер, $n = 30$; (×) – нижний Шараповский карьер, $n = 51$.

подчиняются нормальному распределению. Сравнение по каждому показателю показало отсутствие различий между самками и самцами (критерий Стьюдента: $p = 0.066–0.640$). При последующем сравнении формы сагитты в четырёх популяциях данные для рыб обоих полов объединены.

В популяции 1 наблюдается слабая статистически значимая регрессия между индексами правой сагитты и длиной рыбы: отрицательная между *OH/OL* и *TL* ($R^2 = 0.065, p = 0.009$) а также между *EL* и *TL* ($R^2 = 0.062, p = 0.012$) и положительная между *RO* и *TL* ($R^2 = 0.091, p = 0.002$). Регрессия между *RE* и *TL* не является значимой ($R^2 = 0.005, p = 0.483$).

Значения индексов формы сагитты *RO* и *EL* в четырёх популяциях имеют нормальное распределение. Для их сравнения использован дисперсионный анализ (ANOVA) и посттест Туки. Значения индексов *OH/OL* и *RE* в некоторых популяциях имеют распределение, отличающееся от нормального. Для сравнения популяций по этим индексам использовали критерий Краскела–Уоллиса и посттест Данна. Статистически значимые различия по всем четырём индексам формы сагитты имеются между популяциями 1 и 4 (рис. 4). Значимые различия между популяцией 1 и популяциями 2–4 наблюдаются только по индексу *RO*.

При сравнении четырёх популяций по форме сагитты, описанной с помощью эллиптического анализа Фурье, общее число дескрипторов, включённых в модель, составило 23 и 19 соответственно для левых и правых отоликов. Дифференциация между четырьмя популяциями является статистически значимой ($p < 0.0001$), но сравнительно высокие значения λ Уилкса (0.27 и 0.26 для левых и правых отоликов) свидетельствуют, что она невелика. Наибольшие различия наблюдаются между популяцией 1 из Нижегородской области и популяциями 2–4 из Московской области (рис. 5, табл. 4). Наименьшие различия выявлены между популяциями 3 и 4. Дискриминация между популяциями, установленная по левым и правым отоликам, существенно не различается.

ОБСУЖДЕНИЕ

Начальный темп роста ротана в целом невысок (длина подавляющего большинства сеголеток не превышает 40 мм), что иногда приводит к ошибочному определению возраста молоди по отоликам. В частности указывается, что в оз. Круглое Мордовинской поймы Саратовского водохранилища особи *TL* 48–74 мм являются сеголетками

Таблица 2. Статистическая оценка отличия разности параметров правой и левой сагитты от нуля в четырёх популяциях ротана *Percottus glenii*

Параметр сагитты	Популяция			
	1 ($n = 99$)	2 ($n = 39$)	3 ($n = 27$)	4 ($n = 37$)
<i>OH</i>	0.559 (0.577)	0.901 (0.374)	1.243 (0.191)	0.304 (0.763)
<i>P</i>	0.800 (0.426)	1.273 (0.211)	0.852 (0.402)	0.287 (0.776)
<i>A</i>	1.640 (0.104)	1.140 (0.262)	0.255 (0.800)	0.077 (0.939)
<i>OH/OL</i>	3.255 (0.002)	0.929 (0.359)	0.644 (0.525)	0.281 (0.781)
<i>RO</i>	1.665 (0.999)	0.339 (0.737)	1.313 (0.201)	0.061 (0.951)
<i>RE</i>	1.120 (0.265)	1.835 (0.074)	0.914 (0.369)	0.439 (0.663)
<i>EL</i>	3.272 (0.002)	0.945 (0.351)	0.672 (0.501)	0.347 (0.730)

Примечание. *OH* – высота, *P* – периметр, *A* – площадь, *OH/OL* – отношение высоты к длине, *RO* – округлость, *RE* – прямоугольность, *EL* – эллиптичность; n – число особей, экз.; за скобками – значения одновыборочного *t*-критерия, в скобках – p ; полужирным шрифтом выделены значения со статистическими значимыми различиями; обозначения популяций см. в табл. 1.

Таблица 3. Квадратный коэффициент вариации флуктуирующей асимметрии сагитты (CV^2) в четырёх популяциях ротана *Percottus glenii*

Популяция	Параметр сагитты			n, экз.
	высота (OH, мм)	периметр (P, мм)	площадь (A, мм ²)	
1	4.0 (AB)	17.9 (A)	7.7 (A)	99
2	4.7 (A)	5.0 (B)	4.1 (B)	39
3	9.0 (C)	10.3 (C)	15.1 (C)	27
4	2.9 (B)	2.0 (B)	4.1 (B)	37

Примечание. Одинаковые буквы в скобках означают отсутствие статистически значимых различий между популяциями (критерий Фишера: $p \geq 0.05$); обозначения популяций см. в табл. 1.

(Кириленко, Шемонаев, 2011). Эта молодь отловлена с июня по сентябрь и, очевидно, её возраст занижен на 1 год. В наших уловах наибольшая особь (популяция 1, самка с гонадами III стадии зрелости) имела TL 245 мм, массу 172 г и возраст 6+. Этот размер близок к максимальному для вида (250 мм), указанному в базах данных (Богуцкая, Насека, 2002; САВІ, 2018; Froese, Pauly, 2019).

Сообщается, что в оз. Тростное (пойма р. Суры) пойман экземпляр массой 350 г в возрасте 8 лет (Вечканов, 2000); длина его не указана, но она, очевидно, была более 250 мм. В большинстве водоёмов возраст ротана, определённый по отолитам, не превышает 7 лет (Litvinov, O'Gorman, 1996; Богуцкая, Насека, 2002; Суслева и др., 2016), что согласуется с нашими данными. Однако ука-

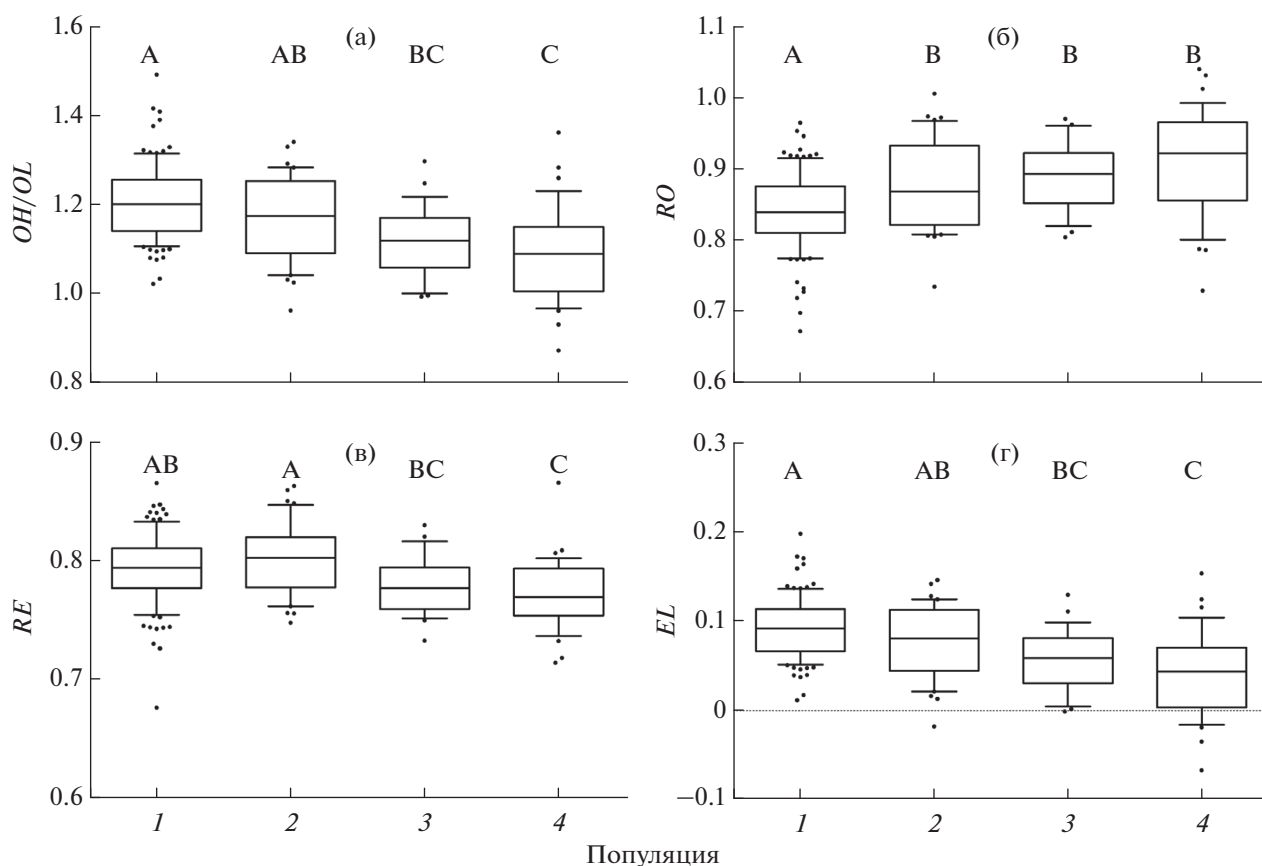


Рис. 4. Индексы формы правой сагитты в четырёх популяциях ротана *Percottus glenii* (1–4 см. на рис. 1; $n = 103, 40, 28$ и 38 соответственно): а – отношение высоты к длине (OH/OL), б – округлость (RO), в – прямоугольность (RE), г – эллиптичность (EL). Каждый бокс включает пять горизонтальных линий, которые обозначают 10, 25, 50 (медиана), 75 и 90% данных (от 25 до 75% данных заключены в прямоугольник); все значения за пределами 10 и 90% данных воспроизведены в виде точек. При отсутствии статистически значимых различий между популяциями ($p \geq 0.05$) боксы обозначены одинаковыми буквами.

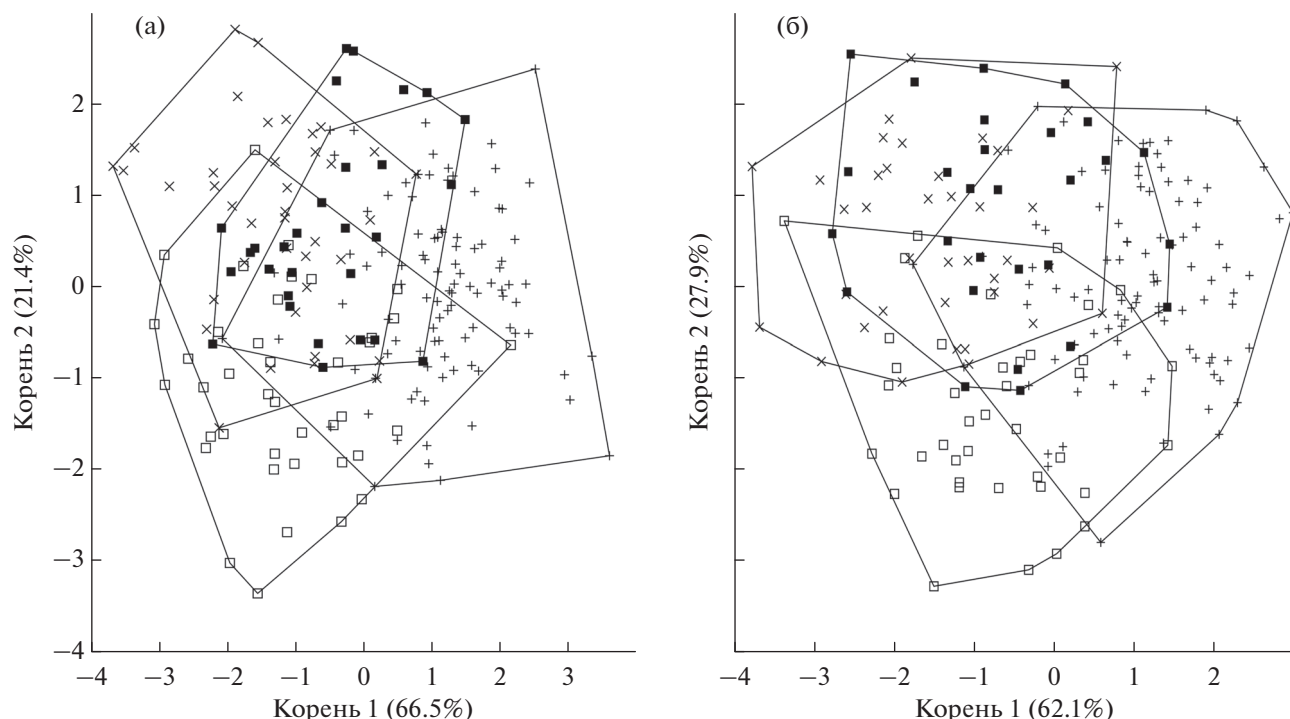


Рис. 5. Распределение особей в четырёх популяциях ротана *Percottus glenii* по форме сагитты на основе анализа коэффициентов Фурье в каноническом пространстве; отолиты: а – левые, б – правые; обозначения популяций см. на рис. 1, 3.

зывается, что он может достигать 10 лет в водоёмах Мордовии (Вечканов, 2000) и в оз. Глубокое Московской области (Решетников, 2001). Отмеченный нами сравнительно высокий темп роста ротана в популяции 1 (Масловка), очевидно, связан с богатой кормовой базой и отсутствием какого-либо антропогенного воздействия на водоём.

У рыб этой популяции обнаружена статистически значимая направленная билатеральная

асимметрия по двум индексам формы сагитты (*OH/OL* и *EL*), в то время как асимметрия остальных абсолютных и относительных параметров сагитты в четырёх исследованных популяциях является флуктуирующей. Как направленная, так и флуктуирующая асимметрия широко используются для оценки стабильности развития особей. Предполагается, что направленная асимметрия является генетически обусловленной и может пе-

Таблица 4. Квадратные расстояния Махаланобиса между центроидами выборок и классификационный матрикс джекнайф на основе дискриминантного анализа ротана *Percottus glenii* по форме отолитов

Популяция	Популяция			
	1	2	3	4
1	– 71.4 (76.3)	– 9.2 (10.3)	– 12.2 (6.2)	– 7.1 (7.2)
2	6.2 (5.3) 15.0 (17.5)	– 62.5 (65.0)	– 5.0 (2.5)	– 17.5 (15.0)
3	4.3 (4.5) 24.1 (28.6)	4.3 (5.2) 20.7 (10.7)	– 41.4 (35.7)	– 13.8 (25.0)
4	6.6 (7.0) 7.5 (7.9)	3.7 (4.7) 20.0 (10.5)	3.2 (2.9) 20.0 (31.6)	– 52.5 (50.0)

Примечание. Над чертой – квадратное расстояние Махаланобиса, под чертой – расчётная доля особей, относящихся к каждой выборке; за скобками – по левым отолитам, в скобках – по правым; по диагонали (полужирный шрифт) – доли правильной классификации; общая доля правильной классификации по левым отолитам – 61.8%, $\lambda = 0.27$; по правым – 63.5%, $\lambda = 0.26$; обозначения популяций см. в табл. 1.

редаваться по наследству (Захаров, 1987). Вместе с тем, если направленная асимметрия мала, она может иметь незначительную генетическую составляющую, а реальные различия в стабильности развития между выборками могут отсутствовать (Palmer, 1994; Graham et al., 1998). Направленная асимметрия по параметрам сагитты обнаружена не только у камбаловых (Pleuronectidae), но и у рыб с билатерально симметричным телом, в частности у атлантической сельди *Clupea harengus* и обыкновенного мерланга *Merlangius merlangus* (Mille et al., 2015). У сельди левый отолит в среднем на 1.99% короче, чем правый, а у мерланга доля перекрывающейся поверхности правой и левой сагитты составила в среднем 6.17%. По мнению авторов, биологическое значение подобных различий остаётся под вопросом.

Флуктуирующая асимметрия представляет собой билатеральную изменчивость выборки особей, при которой разность значений параметров на правой и левой стороне тела ($R - L$) имеет нормальное распределение и статистически значимо не отличается от нуля (Van Valen, 1962; Valentine et al., 1973; Захаров, 1987; Palmer, 1994; Graham et al., 1998). Чёткие различия между исследованными популяциями ротана по величине флуктуирующей асимметрии не выявлены. Флуктуирующая асимметрия не является строго генетически детерминированной и рассматривается как следствие несовершенства онтогенетических процессов и ослабления стабилизирующего отбора, часто в ответ на неблагоприятные изменения среды (Valentine et al., 1973; Захаров, 1987; Palmer, 1994; Al-Mamry et al., 2011). Однако обзор работ по флуктуирующей асимметрии свидетельствует, что в большом числе исследований корреляция между величиной флуктуирующей асимметрии и индикаторами приспособленности организма или градиентом стресса не прослежена (Díaz-Gil et al., 2015). Таким образом, билатеральная асимметрия отолитов ротана, хорошо приспособленного к обитанию в водоёмах с разным уровнем эвтрофикации и загрязнения, вряд ли может быть использована для оценки состояния отдельных популяций.

По данным Щербаковой с соавторами (2017), в карьере Сима (популяция 2) особи ротана имеют два типа отолитов, различающихся в основном по величине задней выемки и степени изрезанности краёв. Авторы связывают указанные различия с обитанием особей в разных биотопах или с несколькими инвазиями вида в водоём. Как в данном водоёме, так и в других мы также наблюдали подобную изменчивость формы сагитты, которая, скорее всего, не является дискретной.

Статистически значимая корреляция безразмерных индексов формы отолита с длиной рыбы означает изменение контура отолита в онтогенезе. В процессе роста ротана (TL от 40 до 245 мм)

сагитта становится слегка менее вытянутой в дорсовентральном направлении, скорее всего, вследствие разрастания построструма. В онтогенезе костистых рыб с сагиттами, вытянутыми в переднезаднем направлении ($OH/OL < 1$), обычно наблюдается тенденция к удлинению отолита и уменьшению индекса округлости (Mérigot et al., 2007; Павлов, 2016). Сравнение четырёх популяций ротана по индексам формы сагитты показало, что только по индексу RO популяция 1 из Нижегородской области статистически значимо отличается от популяций из Московской области.

Эллиптический анализ Фурье часто сопровождается некоторым различием дискриминации между группировками, основанным на описании формы левой и правой сагитт (Павлов, 2016, 2018; Mahé et al., 2017). У ротана распределение особей по форме левой и правой сагитты в каноническом пространстве почти не различается (рис. 5). Эти данные согласуются с почти полным отсутствием направленной билатеральной асимметрии параметров сагитты. Результаты эллиптического анализа Фурье свидетельствуют о некотором обособлении популяции 1 из Нижегородской области от популяций 2–4 из Московской области. Как известно, межпопуляционные различия в форме отолитов могут быть обусловлены разным темпом роста рыб (Campana, Casselman, 1993), поэтому обособление популяции 1, возможно, связано с наиболее высоким темпом линейного роста особей. Следует отметить, что различие между популяциями ротана Нижегородской и Московской областей обнаружено также на основе анализа пяти признаков числа позвонков (Касьянов, Горшкова, 2012) и может быть связано с историей распространения вида. В Московскую область ротан завезён в конце 1940-х гг., в то время как в Нижегородскую (Горьковскую) он проник в 1970 г. вследствие случайного завоза в Илевский рыбхоз вместе с производителями амурского сазана *Suiprinus carpio haematopterus* (Голубцов, 1990; Решетников, 2001; Богуцкая, Насека, 2002; Reshetnikov, 2004; Касьянов, Горшкова, 2012).

В целом дифференциация четырёх исследованных популяций ротана по форме отолитов невелика: квадратное расстояние Махаланобиса не превышает 7.0. Близкие значения этого показателя наблюдаются при сравнении формы отолитов в популяциях чернополосой козобородки *Upeneus tragula* (Mullidae) из прибрежной зоны Центрального и Северного Вьетнама, между которыми, вероятно, существует обмен вследствие дрейфа молоди с прибрежным течением (Павлов, 2018). Сравнительно невысокая изменчивость меристических признаков отмечена в 33 популяциях ротана из естественного и приобретённого ареалов (Касьянов, Горшкова, 2012). Несмотря на то что генетическая изменчивость ротана в приобретённом ареале выше, чем в естественном (Голубцов, 1990;

Golubtsov et al., 1993), кариотип вселенца остался неизменным (Крысанов, Еловенко, 1981), а межпопуляционная дифференциация по генетическим маркерам существенно ниже, чем у аборигенных видов рыб (Жигилева, Куликова, 2016). Наши данные подтверждают сравнительно невысокую изменчивость этого вида.

БЛАГОДАРНОСТИ

Благодарим В.А. Бурменского, К.Ю. Самойлова (МГУ) и студентов первого курса биологического факультета МГУ за предоставленный материал по карьере Сима; С.Д. Павлова (МГУ) за помощь в сборе материала; О.Ю. Фролова (МГУ) за помощь при проведении биологического анализа. Выражаем признательность академику Д.С. Павлову за предоставленную возможность работы в лаборатории микроскопии ИПЭЭ РАН.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Афанасьев П.К., Орлов А.М., Рольский А.Ю. 2017. Сравнительный анализ формы отолитов как инструмент видовой идентификации и изучения популяционной организации различных видов рыб // Зоол. журн. Т. 96. № 2. С. 192–200.
- Богуцкая Н.Г., Насека А.М. 2002. *Perccottus glenii* Dybowski, 1877 // Пресноводные рыбы России: источник информации о современном состоянии фауны. СПб.: ЗИН РАН. (http://www.zin.ru/Animalia/Pisces/eng/tax-base_e/species_e/perccottus/perccottus_e.htm)
- Васильева Е.Д., Макеева А.П. 1988. Морфологические особенности и таксономия головешковых рыб (Pisces, Eleotridae) фауны СССР // Зоол. журн. Т. 67. Вып. 8. С. 1194–1203.
- Вечканов В.С. 2000. Рыбы Мордовии. Саранск: Изд-во МордовГУ, 80 с.
- Голубцов А.С. 1990. Эколого-генетический анализ популяции ротана *Perccottus glenii* Dyb. в естественном и приобретенном ареалах: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: ИЭМЭЖ АН СССР, 24 с.
- Горлачев В.П., Горлачева Е.П. 2014. Некоторые аспекты биологии ротана *Perccottus glenii* – чужеродного вида в бассейне реки Шилка // Уч. зап. ЗабГУ. Сер. биол. науки. Т. 1. Вып. 54. С. 65–69.
- Еловенко В.Н. 1981. Систематическое положение и географическое распространение рыб семейства Eleotridae (Gobioidae, Perciformes), интродуцированных в водоёмы европейской части СССР, Казахстана и Средней Азии // Зоол. журн. Т. 60. Вып. 10. С. 1517–1522.
- Жигилева О.Н., Куликова А.А. 2016. Особенности биологии и генетическая изменчивость ротана *Perccottus glenii* (Odontobutidae) в водоёмах Тюменской области // Вопр. ихтиологии. Т. 56. № 1. С. 77–85.
- Захаров В.М. 1987. Асимметрия животных (популяционно-феногенетический подход). М.: Наука, 216 с.
- Зиновьев Е.А., Гилева Т.А. 2014. Морфологическая характеристика некоторых рыб бассейна реки Камы // Изв. СамНЦ РАН. Т. 16. Вып. 1. С. 536–542.
- Касьянов А.Н., Горшкова Т.В. 2012. Изучение морфологических признаков у ротана *Perccottus glenii* (Perciformes, Eleotrididae), интродуцированного в водоёмы европейской части России // Сиб. экол. журн. Т. 19. № 1. С. 81–96.
- Кириленко Е.В., Шемонаев Е.В. 2011. Данные о морфологии и биологии ротана-головешки *Perccottus glenii* Dybowski, 1877 из озера Круглое Мордовинской поймы Саратовского водохранилища // Изв. СамНЦ РАН. Т. 13. Вып. 1. С. 207–210.
- Крысанов Е.Ю., Еловенко В.Н. 1981. Структурные особенности кариотипов головешки *Perccottus glenii* Dybowski (Eleotridae) в разных частях ареала // Вопр. ихтиологии. Т. 21. Вып. 5. С. 950–952.
- Мазникова О.А., Афанасьев П.К., Орлов А.М. и др. 2017. Сравнительный анализ формы отолитов, пространственное распределение и размерный состав черного палтуса *Reinhardtius hippoglossoides matsuurae* в западной части Берингова моря // Изв. ТИНРО. Т. 191. С. 97–113.
- Насимович Ю.А. 2006. Природные и культурные достопримечательности Одинцовского района (<http://temnyles.narod.ru/Odinc-dl.htm>)
- Определитель зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России. 2016. Т. 2. Зообентос / Под ред. Алексеева В.Р., Цалолихина С.Я. М.; СПб.: Т-во науч. изд. КМК, 457 с.
- Павлов Д.А. 2016. Дифференциация трёх видов рода *Upeneus* (Mullidae) по форме отолитов // Вопр. ихтиологии. Т. 56. № 1. С. 41–55.
- Павлов Д.А. 2018. Дифференциация чернополосой козобородки *Upeneus tragula* Richardson, 1846 (Perciformes: Mullidae) в прибрежной зоне Вьетнама на основе анализа формы отолитов // Биология моря. Т. 44. № 5. С. 347–356.
- Павлов Д.А. 2019. Морфология отолитов ротана *Perccottus glenii* (Odontobutidae) // Вопр. ихтиологии. Т. 59. № 5. С. 547–555.
- Решетников А.Н. 2001. Влияние интродуцированной рыбы ротана *Perccottus glenii* (Odontobutidae, Pisces) на эндемичных в малых водоёмах Подмосковья // Журн. общ. биологии. Т. 62. № 4. С. 352–361.
- Решетников А.Н. 2009. Современный ареал ротана *Perccottus glenii* Dybowski, 1877 (Odontobutidae, Pisces) в Евразии // Рос. журн. биол. инвазий. № 1. С. 22–35.
- Спановская В.Д., Савваитова К.А., Потапова Т.Л. 1964. Об изменчивости ротана (*Perccottus glenii* Dyb., fam. Eleotridae) при акклиматизации // Вопр. ихтиологии. Т. 4. Вып. 4. С. 632–643.
- Суляев В.В., Решетникова С.Н., Интересова Е.А. 2016. Биология ротана *Perccottus glenii* Dybowski, 1877 в водоёмах южно-таёжной зоны Западной Сибири // Вестн. НГАУ. № 1 (38). С. 78–85.
- Щербакова В.Д., Сайнчук А.Д., Самойлов К.Ю. и др. 2017. Ротан-головешка (*Perccottus glenii* Dybowski, 1877) из озера-карьера Сима (Одинцовский район, Московская область): первые данные о новой популяции вида // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 122. Вып. 6. С. 14–24.
- Al-Mamry J.M., Jawad L.A., Al-Bimani S.M.H. et al. 2011. Asymmetry analysis study on *Callionymus margaretae* Regan, 1906 collected from the Arabian Sea coasts of Oman // Ribarstvo. V. 69. № 1. P. 3–9.
- Benzinou A., Carhini S., Nasreddine K. et al. 2013. Discriminating stocks of striped red mullet (*Mullus surmuletus*) in

- the Northwest European seas using three automatic shape classification methods // *Fish. Res.* V. 143. P. 153–160.
- CABI. 2018. *Perccottus glenii* (Amur sleeper) // Invasive species compendium. (<https://www.cabi.org/isc/datasheet/110577>, version 07/2018)
- Campana S.E., Casselman J.M. 1993. Stock discrimination using otolith shape analysis. // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* V. 50. P. 1062–1083.
- Díaz-Gil C., Palmer M., Catala I.A. et al. 2015. Otolith fluctuating asymmetry: a misconception of its biological relevance? // *ICES J. Mar. Sci.* V. 72. № 7. P. 2079–2089. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsv067>
- Froese R., Pauly D. (eds.). 2019. FishBase. World Wide Web electronic publication. (<http://www.fishbase.org>, version 04/2019)
- Golubtsov A.S., Ilyin I.I., Mina M.V. 1993. Polymorphism at two enzyme loci (Sod and Odh) in populations of the Amur sleeper, *Perccottus glenii* (Pisces, Eleotrididae), from its native range and the colonized area: the effect of introduction on genetic variation // *Syst. Evol.-Forsch.* V. 31. P. 269–279.
- Graham J.H., Emlen J.M., Freeman D.C. et al. 1998. Directional asymmetry and the measurement of developmental instability // *Biol. J. Linn. Soc.* V. 64. P. 1–16.
- Green B.S., Mapstone B.D., Carlos G., Begg G.A. (Eds.). 2009. Tropical fish otoliths: information for assessment, management and ecology. N.Y.: Springer, 313 p.
- Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D. 2001. PAST: paleontological statistics software package for education and data analysis // *Paleontol. Electron.* V. 4. № 1. P. 1–9.
- Iwata H., Ukai Y. 2002. Shape: a computer program package for quantitative evaluation of biological shapes based on elliptic Fourier descriptors // *J. Heredity.* V. 93. P. 384–385.
- Kuhl F.P., Giardina C.R. 1982. Elliptic Fourier features of a closed contour // *Comput. Graphics. Image Process.* V. 18. P. 236–258.
- Leguá J., Plaza G., Pérez D., Arkhipkin A. 2013. Otolith shape analysis as a tool for stock identification of the southern blue whiting, *Micromesistius australis* // *Lat. Amer. J. Aquat. Res.* V. 41. № 3. P. 479–489.
- Lestrel P.E. 1997. Fourier descriptors and their applications in biology. Cambridge: Cambr. Univ. Press, 484 p.
- Litvinov A.G., O’Gorman R. 1996. Biology of Amur sleeper (*Perccottus glehni*) in the delta of the Selenga River, Buryatia, Russia // *J. Great Lakes Res.* V. 22. № 2. C. 370–378.
- Mahé K., Ider D., Massaro A. et al. 2017. Can otolith morphology asymmetry influence fish stock identification based on otolith shape analysis? // *Abstr. 5-th Int. Symp. “Biological shape analysis”*. Tokyo: Univ. Tokyo. P. 33.
- Mérigot B., Letourneur Y., Lecomte-Finiger R. 2007. Characterization of local populations of the common sole *Solea solea* (Pisces, Soleidae) in the NW Mediterranean through otolith morphometrics and shape analysis // *Mar. Biol.* V. 151. P. 997–1008.
- Mille T., Mahe K., Villanueva M.C. et al. 2015. Sagittal otolith morphogenesis asymmetry in marine fishes // *J. Fish Biol.* V. 3. № 87. P. 646–663.
- Palmer A.R. 1994. Fluctuating asymmetry analyses: a primer // *Developmental instability: its origins and implications* / Ed. Markow T.A. Dordrecht: Kluwer. P. 335–364.
- Paul K., Oeberst R., Hammer C. 2013. Evaluation of otolith shape analysis as a tool for discriminating adults of Baltic cod stocks // *J. Appl. Ichthyol.* V. 29. P. 743–750.
- Reshetnikov A.N. 2004. The fish *Perccottus glenii*: history of introduction to western regions of Eurasia // *Hydrobiologia.* V. 522. P. 349–350.
- Reshetnikov A.N. 2013. Spatio-temporal dynamics of the expansion of rotan *Perccottus glenii* from West-Ukrainian centre of distribution and consequences for European freshwater ecosystems // *Aquat. Invasions.* V. 8. № 2. P. 193–206.
- Reshetnikov A.N., Ficetola G.F. 2011. Potential range of the invasive fish rotan (*Perccottus glenii*) in the Holarctic // *Biol. Invasions.* V. 12. № 13. P. 2967–2980.
- Secor D.H., Dean J.M., Laban E.H. 1991. Manual for otolith removal and preparation for microstructural examination. Columbia, S.C.: Baruch Inst. Mar. Biol. Coastal Res., 87 p.
- Valentine D.V., Soulé M.E., Samollow P. 1973. Asymmetry analysis in fishes: a possible statistical indicator of environmental stress // *Fish. Bull.* V. 71. № 2. P. 357–370.
- Van Valen L. 1962. A study of fluctuating asymmetry // *Evolution.* V. 16. P. 125–142.
- Zhuang L., Ye Z., Zhang C. 2015. Application of otolith shape analysis to species separation in *Sebastes* spp. from the Bohai Sea and the Yellow Sea, northwest Pacific // *Environ. Biol. Fish.* V. 98. P. 547–558.