

**ПЕРВЫЙ СЛУЧАЙ МОРФОЛОГИЧЕСКОЙ ДИФФЕРЕНЦИАЦИИ
АЛТАЙСКОГО ОСМАНА ПОТАНИНА *Oreoleuciscus potanini*
(Cyprinidae, Actinopterygii) В РЕКЕ**

© 2017 г. Академик РАН Ю. Ю. Дребуадзе^{1,2,*}, А. Н. Мироновский¹,
Б. Мендсайхан (B. Mendsaikhan)³, Ю. В. Слынько⁴

Поступило 27.10.2016 г.

Изучали изменчивость остеологических признаков эндемиков центрально-азиатских водоемов — карповых рыб рода *Oreoleuciscus* (алтайских османов) из р. Завхан. На основе многомерного анализа (с построением онтогенетических каналов) 13 промеров, характеризующих пропорции осевого и висцерального черепа и плечевого пояса, впервые обнаружены морфологически обособленные формы, обитающие в речных местообитаниях. Полученный результат является еще одним подтверждением возможности симпатрической диверсификации рыб в речных экосистемах. Установлено, что одна из двух найденных речных форм по остеологическим признакам идентична описанной ранее растительной форме *O. potanini*, населяющей стоячие водоемы Котловины больших озер (Западная Монголия).

DOI: 10.7868/S0869565217080266

Рыбы рода *Oreoleuciscus* (алтайские османы или горные ельцы) — самые многочисленные позвоночные обитатели водоемов Центрально-Азиатского бессточного бассейна. На сравнительно небольшой территории, ограниченной горами Хангая и Алтая, эти рыбы населяют пресноводные и солоноватоводные озёра и реки, расположенные на высотах от 700 до 2000 м над уровнем моря. При этом нативная ихтиофауна этих водоемов отличается исключительной видовой бедностью: кроме двух видов алтайских османов здесь обитали лишь рыбы родов *Thymallus*, *Orthrias* и *Triplophysa* [1].

Видимо, эти обстоятельства и привели к тому, что населяющий озера бассейнов рек Кобдо и Завхан алтайский осман Потанина *Oreoleuciscus potanini* (Kessler, 1879) образует здесь три морфологически и экологически обособленные формы [2, 3]. В силу ряда причин: труднодоступность некоторых участков русел, неравномерность рас-

пределения рыб (алтайские османы избегают местообитания с быстрым течением), речные популяции *O. potanini* оставались малоизученными.

Настоящее исследование — это одна из попыток восполнить этот пробел путем анализа собранных ранее на р. Завхан коллекционных материалов.

Исследование выполнено на материале, собранном гидробиологическим отрядом Совместной Российско-Монгольской комплексной биологической экспедиции РАН и Академии Наук Монголии (АНМ) в среднем течении р. Завхан, выше по течению сомона Дорволжин (47°31'54" с.ш., 95°50'19" в.д.) 11–12 июля 2008 г. Для лова рыбы использовали жаберные сети с ячейей 12–60 мм (большинство рыб попали в сети с ячейей 12–18 мм) и электролов. Оценивали признаки 37 особей стандартной длиной (SL) 133–188 мм. Визуально морфологически дискретных совокупностей в выборке выделить не удалось. Для последующего анализа головы рыб вместе с костью плечевого пояса cleithrum фиксировали поваренной солью. После препарирования в лабораторных условиях измеряли 12 параметров, характеризующих пропорции осевого и висцерального черепа: базальную длину черепа (BL); расстояние между внешними краями frontale (B_1), pteroticum (B_2) и sphenoticum (B_3); ширину черепа на уровне соединения frontale и pteroticum (B_4); высоту черепа на уровне изгиба parasphenoideum (HS_1) и заднего края parasphenoideum (HS_2); высоту hyomandibulare (Hm);

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

² Московский государственный университет
им. М.В. Ломоносова

³ Institute of Geography and Geoecology of Mongolian
Academy of Sciences, Ulanbaatar-15170, Mongolia

⁴ Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанова
Российской Академии наук, п. Борок Ярославской обл.

*E-mail: yudgeb@gmail.com; yudgeb@yandex.ru

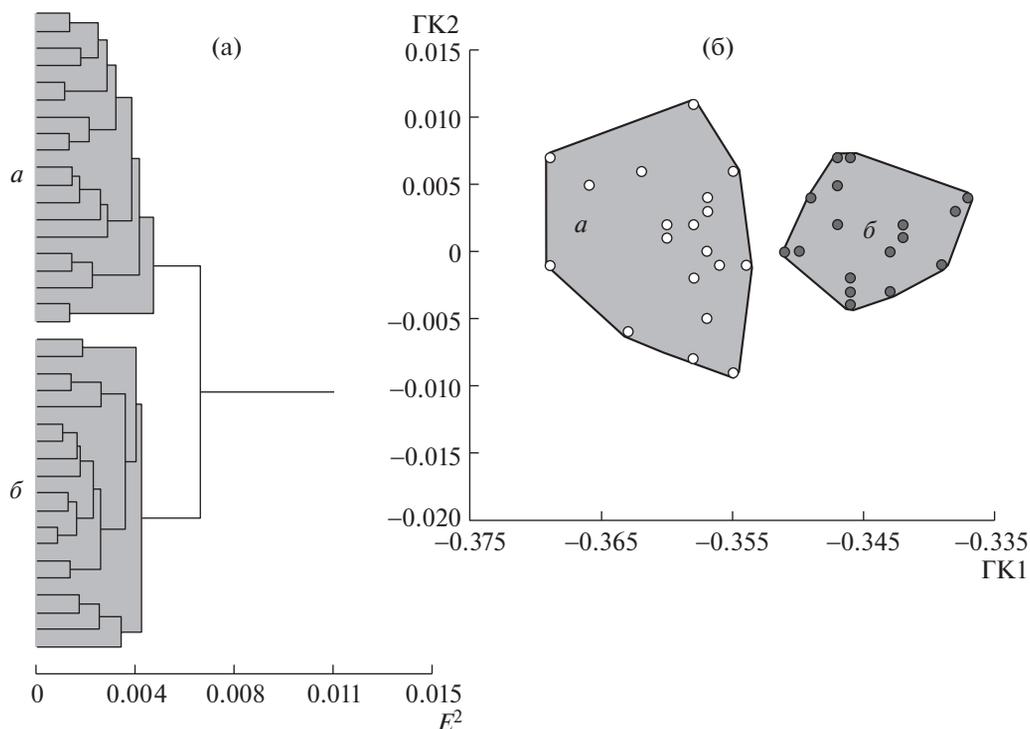


Рис. 1. Результаты многомерного анализа изменчивости рассматриваемых признаков алтайского османа Потанина *Oreoleuciscus potanini* популяции р. Завхан. (а) – дендрограмма сходства особей. (б) – распределение особей на плоскости первых двух главных компонент. ○ – особи формы *a*, ● – особи формы *b*.

расстояние между крайними точками ветвей глоточного зуба (*dff*); высоту орегсulum (*Op*); длину dentale (*De*); длину по диагонали праеорегсulum (*Pop*), а также длину по диагонали кости плечевого пояса *cleithrum* (*Cltr*) [4, 5]. Всего таким образом измерено 13 остеологических параметров.

В качестве реперной группы использовали особей рыбаходной, растительной и острорылой форм алтайского османа Потанина из западно-монгольского оз. Ногон [6].

Промеры черепа обрабатывали методами многомерной статистики с помощью пакета программ NTSYS версии 2.02k. В расчётах использовали индексы, рассчитанные как отношение абсолютных значений промеров черепа к *BL*. Для оценки морфологических дистанций в многомерном пространстве индексов использовали обобщенное евклидово расстояние, возведённое в квадрат [7]. Кластерный анализ матриц сходства производили невзвешенным парно-групповым методом. Результаты кластерного анализа представляли в виде дендрограмм. В случае анализа отношений исследуемых совокупностей особей на уровне выборки кроме дендрограмм строили остовное дерево (*minimal spanning tree*) в пространстве трёх первых главных компонент. При анализе главных компонент (ГК) собственные векторы рассчитывали по корреляционной мат-

рице. Длину вектора принимали равной 1. Наряду с традиционным в анализе ГК использовали подход, основанный на построении многомерных онтогенетических каналов, хорошо зарекомендовавший себя при изучении фенетического разнообразия крупных африканских усачей рода *Barbus*

Таблица 1. Нагрузки собственных векторов на главные компоненты признаков на рис. 1

Признак	ГК 1	ГК 2
<i>Hm</i>	-0.353	0.167
<i>Cltr</i>	-0.346	-0.104
<i>Pop</i>	-0.330	-0.271
<i>Op</i>	-0.329	-0.319
<i>HS2</i>	-0.322	0.186
<i>B3</i>	-0.317	0.176
<i>B2</i>	-0.313	-0.107
<i>HS1</i>	-0.296	0.378
<i>dff</i>	-0.258	-0.131
<i>B4</i>	-0.217	0.069
<i>B1</i>	-0.140	0.472
<i>De</i>	-0.123	-0.567
Проценты объясненной дисперсии	38.44	14.84

sensu lato [8] и озерных форм алтайского османа Потанина [6].

Как следует из рис. 1, на дендрограмме и на плоскости двух первых ГК рассматриваемых признаков особи выборки из р. Завхан образуют два чётко разобщенных кластера (*a* и *b*). Кластеры представлены почти одинаковым числом особей (19 и 18 особей), которые имеют близкие значения пределов варьирования стандартной длины (SL): 133–188 мм у группы *a* и 135–167 мм у группы *b*. Таким образом, размерные ряды перекрываются, и выявленные различия не могут быть результатом изменения пропорций черепа по мере роста особей.

В координатах ГК совокупности *a* и *b* различаются только по ГК1. По ГК2 распределения перекрываются полностью (рис. 1). Следует отметить согласованность вкладов рассматриваемых признаков в ГК1 (табл. 1). Все 12 индексов в ГК1 вошли со знаком “минус”, снижение “весов” происходит очень плавно, вклады “наиболее весомого” индекса – *Hm* (–0.353) – и индекса “весомого в наименьшей степени” – *De* (–0.123) – различаются менее чем в 3 раза, тогда как в ГК2 (табл. 1) вклады “наиболее” и “наименее весомых” по абсолютной величине индексов – *De* (–0.567) и *B₄* (0.069) – различаются без малого на порядок. При этом половина индексов вошла в ГК2 со знаком “плюс”, вторая половина – со знаком “минус”. Таким образом, различия между группами *a* и *b*, отражаемые ГК1, это – однонаправленные, упорядоченные, согласованные различия по всем рассматриваемым индексам признаков. Определённую упорядоченность можно усмотреть и во вкладах индексов в ГК2. Так, веса всех индексов осевого черепа, кроме *B₂*, в ГК2 имеют знак “плюс”, а прочие индексы, кроме *Hm*, в ГК2 входят со знаками “минус”.

Сравнение с реперными выборками (рис. 2) показывает, что в пространстве рассматриваемых признаков обе морфологические группы р. Завхан близки к растительноядным османам *O. potanini* оз. Ногон (Котловина больших озер, Западная Монголия). При этом ближе к озёрной форме речная форма *b*.

На рис. 3 приведены попарные распределения речных форм и озёрной растительноядной формы на плоскости онтогенетических каналов. Как видим, онтогенетические каналы речных форм *a* и *b* разобщены. Тенденция к разобщению каналов речной формы *a* и особей растительноядной формы оз. Ногон очевидна, хотя одна озёрная особь попала в канал речной формы *a*. Что касается особей речной формы *b*, то они все без исключений располагаются в пределах канала растительноядной формы *O. potanini* из оз. Ногон.

Таким образом, на основе многомерного анализа остеологических признаков впервые в исто-

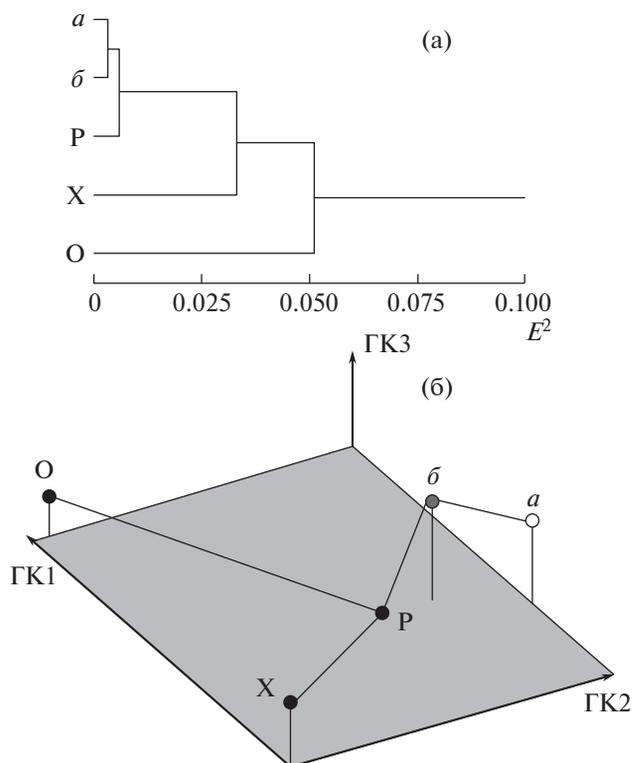


Рис. 2. Морфологические отношения форм алтайского османа р. Завхан и реперных морфотипов оз. Ногон: сравнение на уровне средневыворочных оценок признаков. (а) – дендрограмма сходства выборок. (б) – распределение выборок в пространстве первых трех главных компонент с построением остонового древа (minimal spanning tree). Реперные формы оз. Ногон (•): О – острорылая, Р – растительноядная, Х – рыбацкая. Другие обозначения, как на рис. 1.

рии изучения структуры фенетического разнообразия алтайских османов рода *Oreoleuciscus* обнаружены морфологически обособленные формы, находящиеся в речных местообитаниях. Оказалось, что одна из этих форм идентична растительноядной форме *O. potanini* из оз. Ногон.

Следует отметить, что симпатрическая внутривидовая диверсификация у рыб, хотя и наблюдается главным образом в крупных водоемах озерного типа, обнаружена и в речных экосистемах. В частности, есть данные о существовании нескольких форм маринки (*Schizothorax*) из среднеазиатской р. Зеравшан [9], двух форм ерша (*Gymnocephalus cernuus*) из среднего течения р. Днепр [10], двух форм усача *Barbus comiza* из испанских рек [11], ряда форм крупных африканских усачей (*Barbus=Labeobarbus*) и рыб рода *Garra* в реках Эфиопии [12–14]. В большинстве из этих случаев, кроме морфологических, описаны различия в образе жизни симпатрических форм: особенностях питания, темпах роста, стратегиях жизненных циклов. Безусловно, подобные исследования необходимо провести и для впервые най-

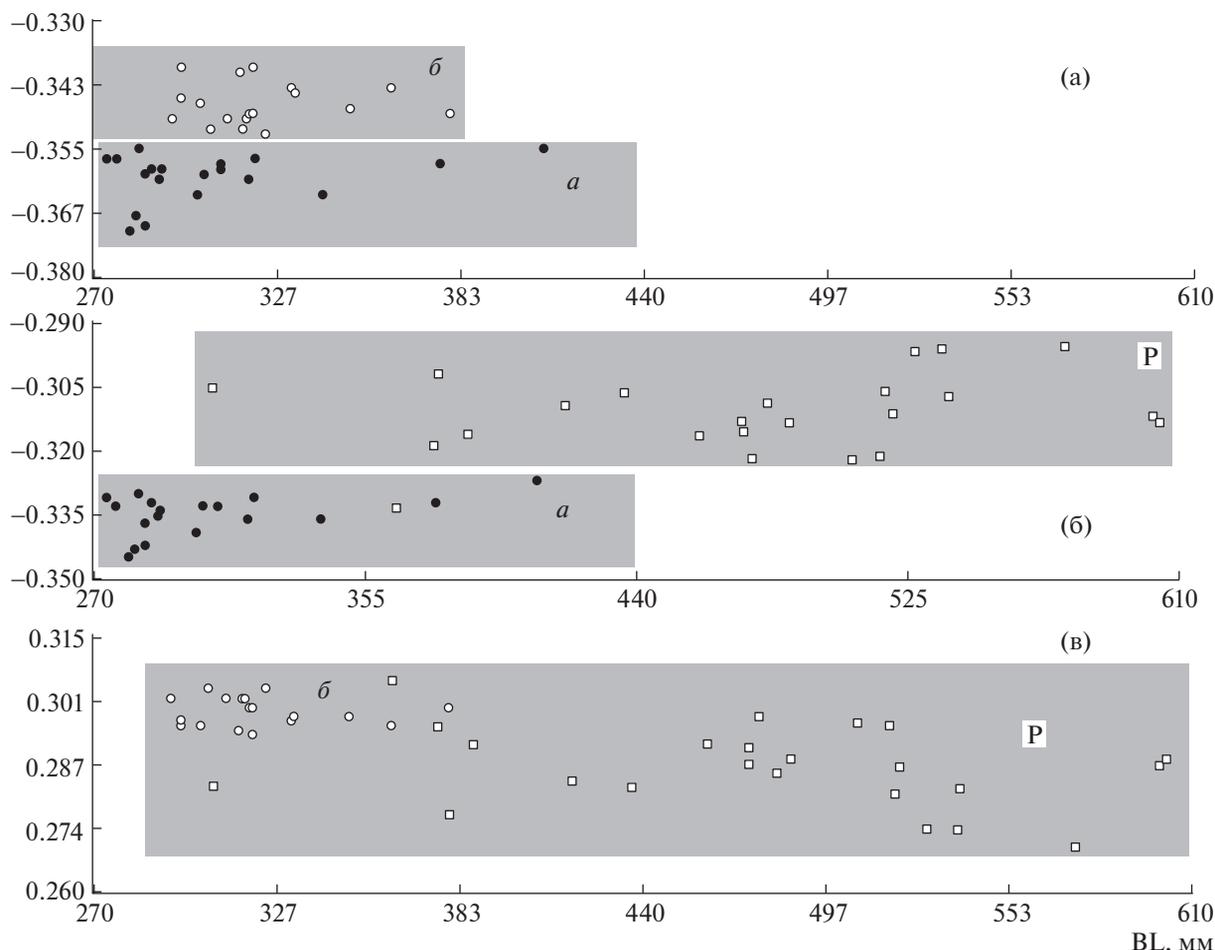


Рис. 3. Онтогенетические каналы особей форм *a* (○) и *б* (•) р. Завхан и растительноядной формы *P* (□) оз. Ногон. (а) – сочетание каналов речных форм. (б) – сочетание каналов речной формы *a* и растительноядной формы озера. (в) – сочетание речной формы *б* и растительноядной формы озера.

денных речных морфотипов алтайского османа Потанина.

Авторы искренне благодарны руководству Совместной Российско-Монгольской комплексной биологической экспедиции РАН и АНМ за содействие в организации работ в Монголии, а также М.В. Мине (ИБР РАН) за ценные советы и замечания к рукописи настоящего сообщения.

Работа выполнена при частичной поддержке гранта РФФИ № 14–04–00022 А и Программы Президиума РАН “Живая природа: современное состояние и проблемы развития” (проект 2501).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Dgebuadze Yu., Mendsaihan B., Dulmaa A.* // *Erforsch. Biol. Ress. Mongolei. Martin-Luther-Universitat Halle Wittenberg (Halle/Saale).* 2012. V. 12. P. 219–230.
2. *Дгебуадзе Ю.Ю.* Зоологические исследования в МНР. М.: Наука, 1982. С. 81–92.
3. *Баасанжав Г., Дгебуадзе Ю.Ю., Демин А.Н. и др.* Рыбы Монгольской Народной Республики. М.: Наука, 1983. С. 102–224.

4. *Мироновский А.Н.* Вопросы ихтиологии. 2006. Т. 46. № 2. С. 240–251.
5. *Дгебуадзе Ю.Ю., Мина М.В., Мироновский А.Н.* // *Вопр. ихтиологии.* 2008. Т. 48. № 3. С. 315–323.
6. *Мироновский А.Н., Касьянов А.Н., Слынько Ю.В. и др.* // *Вопр. ихтиологии.* 2014. Т. 54. № 1. С. 25–31.
7. *Rohlf F.J.* NTSYS-PC: Numerical Taxonomy and Multivariate Analysis System. Vers. 1.7. N.Y.: Exeter software, 356 p.
8. *Mina M.V., Mironovsky A.N., Dgebuadze Yu.Yu.* // *J. Fish Biol.* 1996. V. 48. P. 383–404.
9. *Бурнашев М.С.* // *Уч. зап. Кишинев. гос. ун-та. Биология.* 1952. Т. 4. С. 111–125.
10. *Александрова А.И.* // *Вопр. ихтиологии.* 1974. Т. 14. № 1. С. 65–72.
11. *Doadio I., Perdices A.* // *Environ. Biol. Fishes.* 1998. V. 51.
12. *Dimmick W.W., Berendzen P.B., Golubtsov A.S.* // *Co-reia.* 2001. V. 4. P. 1123–1129.
13. *Голубцов А.С.* Актуальные проблемы современной ихтиологии. К 100-летию Г.В. Никольского. 2010. М.: Т-во науч. изданий КМК, С. 96–123.
14. *Golubtsov A.S., Cherenkov S.E., Fekadu Tefera* // *J. Ichthyol.* 2012. V. 52. № 11. P. 817–820.