

МОРФОЛОГИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ И ИЗМЕНЧИВОСТЬ СИМПАТРИЧЕСКИХ ПОПУЛЯЦИЙ СЕРЕБРЯНОГО И ЗОЛОТОГО КАРАСЕЙ В ЗАГРЯЗНЕННЫХ РАДИОНУКЛИДАМИ ОЗЕРАХ ЮЖНОГО УРАЛА

© 2018 г. В. Ю. Баранов, А. Г. Васильев*

Институт экологии растений и животных УрО РАН, 620144 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202

**e-mail: vag@ipae.uran.ru*

Поступила в редакцию 19.10.2016 г.

Методами геометрической морфометрии изучена изменчивость формы тела серебряных и золотых карасей в их симпатрических популяциях из двух географически близких смежных озер Южного Урала, в разной степени загрязненных техногенными радионуклидами. Наряду с характерными межвидовыми особенностями выявлены межпопуляционные различия, проявившиеся в разнонаправленной модификационной перестройке морфогенеза карасей в разных экологических условиях смежных озер. Показано, что морфогенетические различия золотых карасей из смежных озер почти в 2 раза меньше, чем у совместно обитающих с ними серебряных карасей. Повышенное внутригрупповое морфообразии у серебряных карасей указывает на незавершенность адаптации рыб к условиям загрязнения водоемов техногенными радионуклидами, а также их высокую морфогенетическую пластичность и большой адаптационный потенциал, чем у золотых карасей.

Ключевые слова: изменчивость, морфологическое разнообразие, серебряный и золотой караси, радиоактивное загрязнение, геометрическая морфометрия, Южный Урал.

DOI: 10.7868/S0367059718010055

Симпатрические и таксономически близкие виды и внутривидовые группы рыб в градиенте условий среды проявляют различные морфогенетические реакции [1–5]. Сходные морфологические изменения в градиенте среды могут быть связаны с исторически длительным совместным обитанием видов в условиях симпатрии и сопровождаться выработкой сходных морфогенетических реакций на диапазон колебаний локальных условий обитания. Чем в большей степени проявляются сходство и параллелизм морфогенетических реакций симпатрических видов на колеблющиеся условия среды, тем выше их коэволюционный потенциал [6, 7]. Разные морфогенетические реакции видов на изменение условий среды могут быть обусловлены недавней вторичной симпатрией при их исходной аллопатрии. При этом интересен вопрос реализации закономерностей морфологического разнообразия у таксономически близких видов [8]. В пресноводных экосистемах среди гидробионтов рыбы считаются наиболее радиочувствительным звеном [9]. Поскольку экологически контрастные условия среды, включающие техногенное радиоактивное загрязнение водоемов, представляют собой относительно редкое явление, морфогенетическая реакция симпатрических видов рыб, обитающих

в водоемах с разными уровнями радиационного воздействия, может сопровождаться быстрым истощением коэволюционного потенциала, выявлением видоспецифичности морфогенеза симпатриков в стрессирующих условиях среды обитания и изменением морфологического разнообразия.

Поиск ситуаций быстрого возникновения и проявления морфогенетических изменений в популяциях таксономически близких симпатрических видов в однотипных сообществах и географически близких местообитаниях относится к важной эволюционно-экологической задаче, решение которой необходимо для оценки потенциальной пластичности и поливариантности морфогенеза, а также соотнесения уровней мобильности эпигенетической системы популяций сравниваемых форм [10].

Широкая распространенность, высокая экологическая пластичность, сложная генетическая структура популяций карасей сделала их объектом многих эколого-морфологических, биологических и генетических исследований [11–16]. С помощью методов геометрической морфометрии [17–19], позволяющих многомерно анализировать форму тела карасей и косвенно оценить их популяционные морфогенетические изменения в условиях длительного

радиоактивного облучения, возникает реальная возможность приблизиться к решению указанных выше проблем. В этой связи цель данного исследования состояла в изучении изменчивости формы тела симпатрических видов серебряного и золотого карасей из смежных южно-уральских озер Большой Игиш и Малый Игиш с разным уровнем загрязнения техногенными радионуклидами на основе применения методов геометрической морфометрии.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследовали популяции серебряного *Carassius auratus gibelio* (Bloch, 1782) и золотого *Carassius carassius* (Linnaeus, 1758) карасей, населяющие бессточные эвтрофные озера Южного Урала. Материал собран из двух соседних озер – Большой Игиш и Малый Игиш, расположенных на территории Восточно-Уральского радиоактивного следа на расстоянии 2 км друг от друга и в 60 км от эпицентра аварии 1957 г. на ПО “МАЯК”. В контрольных уловах присутствовали только два вида карасей, среди которых значительно преобладает серебряный. Котловина оз. Малый Игиш занимает по отношению к соседнему озеру более высокое гипсометрическое положение и имеет меньшую площадь озерного зеркала (0.68 км²), чем котловина оз. Большой Игиш (1.6 км²), причем его максимальная глубина составляет 3.1 м, средняя – 2.6 м, а в оз. Большой Игиш соответственно 3.3 и 2.7 м [20]. Несмотря на близкое расположение водоемов и некоторое сходство биотопов [20], оз. Малый Игиш является пресным водоемом, а оз. Большой Игиш в засушливые периоды становится солоноватым, и в настоящее время это более минерализованный водоем. В воде оз. Большой Игиш в 2000–2005 гг. содержание ⁹⁰Sr составило 6.40 ± 0.30 Бк/л, ¹³⁷Cs – 0.067 ± 0.020 Бк/л, тогда как в воде оз. Малый Игиш эти значения достигали 0.50 ± 0.03 Бк/л и 0.020 ± 0.003 Бк/л соответственно для ⁹⁰Sr и ¹³⁷Cs [21]. Следовательно, концентрация техногенного стронция ⁹⁰Sr в воде первого озера на порядок выше, чем во втором, а по ¹³⁷Cs она выше в 2.5 раза. По гидробиологическим показателям сапробности первое озеро относится к водоемам с высокой степенью загрязнения воды, а второе – незначительной [22]. В целом условия обитания карасей в оз. Малый Игиш в экологическом отношении несколько лучше, чем в оз. Большой Игиш.

Отлов рыб провели в августе 2008 г. ставными жаберными сетями. Выловленную рыбу аккуратно извлекали из сетей, чтобы не деформировать внешние структуры. В работе использовали свежую рыбу (не фиксированную). Биологический

анализ, измерения длины и определение возраста рыб проведены по общепринятым в ихтиологии методам [23]. В выборках золотых карасей присутствовали самцы и самки, в выборках серебряных карасей – только самки.

Все особи, за малым исключением, оказались взрослыми, но были подразделены на две последовательные возрастные группы I и II. В качестве условно “молодых” рыб (группа I) нами были взяты особи в возрасте 3 и 4 лет, т.е. в большей части уже зрелые, а в качестве “старшей” возрастной группы (II) – особи 5 и 6 лет.

Геометрическая морфометрия формы тела карасей выполнена по 27 меткам-ландмаркам, представленным с помощью программы экранного дигитайзера tpsDig2 [24] в гомологичных точках на изображении боковой проекции тела и внешних структур рыб (рис. 1). Всего изучено 174 экз. оцифрованных изображений боковых проекций карасей с разрешением 1280 × 960 пикселей, полученных фотокамерой Nikon CoolPix 4500. Для выявления характера изменчивости формы тела использовали анализ главных компонент прокрустовых координат и оценивали относительные деформации (RW – relative warps), по значениям которых проводили межгрупповые сравнения методом дискриминантного анализа с переходом к канонической системе координат.

Предварительно на основе метода главных компонент было установлено, что дисперсия, описывающая возрастную изменчивость формы тела карасей, составила всего 2.88% от общей дисперсии, что связано с уменьшением трансформации тела на поздних возрастных этапах, т.е. фактор “возраст” вносит относительно небольшой вклад в изменчивость формы тела обоих видов. Поэтому при сравнении выборок объединили особей разных возрастных групп. Установлено, что наличие особей разного пола в популяциях золотого карася существенно не отразилось на проявлении межгрупповых морфогенетических различий, что позволило

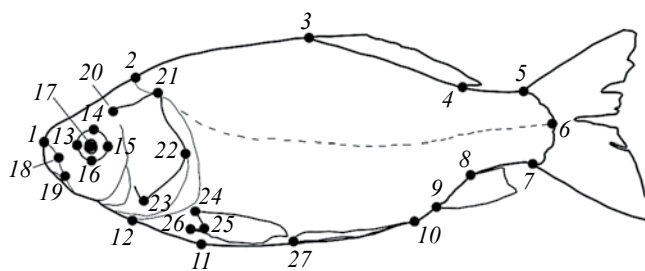


Рис. 1. Схема расстановки гомологичных меток-ландмарок (1–27) на боковой проекции тела сравниваемых видов карасей.

использовать для анализа совокупные выборки золотого карася, включающие особей обоих полов.

Внутригрупповое морфоразнообразие оценивали методом анализа паттерна дистанций между ближайшими соседними точками в пределах полигонов изменчивости [25]. Вычисляли средние дистанции (*MNND* – mean nearest neighbor distance) между ближайшими соседними ординатами, ожидаемые дистанции (*ExpNND* – expected nearest neighbor distance) при случайном пуассоновском рассеивании, а также другие необходимые параметры ($R = MNND/ExpNND$; *Z*-критерий и уровень его значимости – *p*) для оценки моделей распределения точек в пределах полигона изменчивости каждой выборки. В случае $R < 1$ наблюдается агрегированность рассеивания ординат, при $R = 1$ – пуассоновское рассеивание, при $R > 1$ – сверхрассеивание (*overdispersion*), которое в случае достоверного отклонения *R* от 1 указывает на неслучайный характер возрастания морфоразнообразия.

Расчеты провели с помощью пакетов прикладных программ TPS [24, 26] и PAST 2.17c [27].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Прежде всего необходимо было определить переменные формы, изменчивость которых сопряжена с экологическими различиями среды между географически смежными водоемами и не связана с параметрами выборок. На основе матрицы значений главных компонент (PC), вычисленной по прокрустовым координатам, оценивали корреляции компонент с уровнем воздействия стрессорирующих факторов, которые формально были заданы в виде рангов 1 и 2: 1 – для особей обоих видов оз. Малый Игиш, где более низкий радиационный фон в условиях небольшого загрязнения водной среды органическими веществами и низкой минерализации воды; 2 – для особей оз. Большой

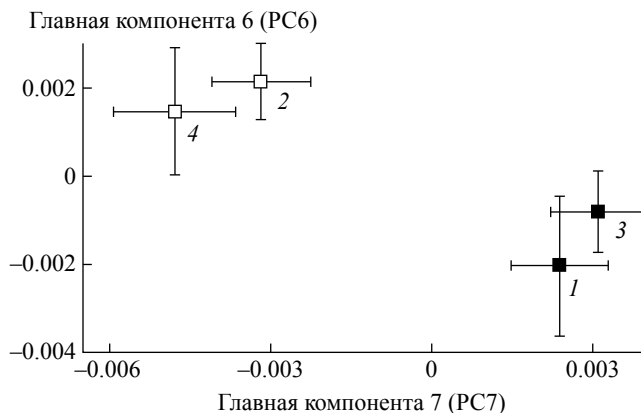


Рис. 2. Ординация центроидов выборок серебряного (1, 2) и золотого (3, 4) карасей озера Большой Игиш (1, 3) и Малый Игиш (2, 4) с учетом стандартных ошибок (SE) в плоскости, образованной главными компонентами PC6 и PC7, характеризующими форму тела карасей и коррелирующими с фактором “уровень загрязнения”.

Игиш с большим уровнем радиационного загрязнения в условиях полисапробного водоема с повышенной минерализацией воды. В соответствии с критерием Джоллиффа (Jolliffe cut-off) в анализ включены первые 14 главных компонент. Среди них влияние только фактора “уровень загрязнения” установлено для изменчивости формы вдоль PC6 ($F = 7.20$; d.f. = 1; $p = 0.0080$) и PC7 ($F = 44.96$; d.f. = 1; $p < 0.0001$). Поэтому нами была рассмотрена сопряженная изменчивость данных компонент, которые объясняют 7.46% общей дисперсии формы тела карасей и коррелируют с уровнем загрязнения водоемов. Вдоль PC6 и PC7 проявляется отчетливый параллелизм изменчивости формы тела серебряного и золотого карасей, связанный с разным уровнем загрязнения водоемов (рис. 2). Тенденция взаимодействия изменчивости формы тела разных видов, обитающих в разных озерах вдоль данных осей, пренебрежимо мала.

Таблица 1. Оценка модели рассеивания ординат в полигонах изменчивости формы тела рыб вдоль PC6 и PC7, связанных с уровнем загрязнения водоемов, для четырех южно-уральских выборок серебряного и золотого карасей на основе метода средних дистанций между ближайшими соседними ординатами (MNND)

Вид и водоем	Средняя дистанция MNND	Ожидаемая дистанция ExpNND	R	Z	Уровень значимости (p)
Серебряный карась оз. Большой Игиш	0.0046 ± 0.0008	0.0030	1.52	4.33	< 0.0001
оз. Малый Игиш	0.0026 ± 0.0005	0.0019	1.32	2.70	0.0069
Золотой карась оз. Большой Игиш	0.0027 ± 0.0005	0.0021	1.28	2.35	0.0186
оз. Малый Игиш	0.0025 ± 0.0004	0.0022	1.12	0.99	0.3175

Таблица 2. Результаты дискриминантного анализа относительных деформаций (RW) тела карася и значения центроидов выборок (верхняя часть таблицы) из популяций южно-уральских озер Большой Игиш и Малый Игиш

Сравниваемые выборки и статистические показатели	Дискриминантные канонические функции (DCF)		
	DCF1	DCF2	DCF3
Серебряный карась			
оз. Большой Игиш	3.669	1.818	0.053
оз. Малый Игиш	1.561	-2.570	0.004
Золотой карась			
оз. Большой Игиш	-3.633	0.494	1.287
оз. Малый Игиш	-3.329	0.539	-2.799
Собственные числа	10.1224	3.0275	1.5941
Λ -критерий Уилкса	0.00860	0.09571	0.38548
Число степеней свободы	117	76	37
Доля дисперсии, %	68.65	20.53	10.81
Уровень значимости, p	< 0.0001	< 0.0001	< 0.001

Полигоны изменчивости сравниваемых четырех выборок в плоскости PC6 и PC7 использовали для оценки внутригруппового морфознообразия (табл. 1). Предварительно была проведена процедура случайной рарификации (rarefaction) состава выборок, доводящая их объем до одинакового числа наблюдений. В результате сравнения величин дистанций между ближайшими соседними ординатами у выборок карасей обоих видов на основе теста Краскела–Уоллиса были выявлены значимые межгрупповые различия ($H = 17.1$; $n = 174$; $p < 0.01$). Наибольший уровень морфознообразия ($MNND$) проявился в выборке серебряного карася из оз. Большой Игиш. В трех остальных выборках величины $MNND$ оказались близкими. Необходимо отметить, что в выборках серебряного карася из обоих смежных озер наблюдался достоверный эффект сверхрассеивания ординат ($R > 1$). У золотого карася значимый эффект сверхрассеивания отмечен только в выборке из оз. Большой Игиш, а для оз. Малый Игиш рассеивание ординат носило случайный характер ($R = 1$).

Таким образом, в синтопных популяциях серебряного и золотого карасей из оз. Большой Игиш с более высоким уровнем воздействия стрессующих факторов возрастает морфознообразия, что косвенно указывает на дестабилизацию морфогенеза, связанную с нарушением регуляции развития и проявлением более широкого спектра морфогенетических траекторий, ведущих к соответствующим фенотипам, часто отклоняющимся от нормы. У серебряного карася этот эффект наблюдается в обоих водоемах, что отражает большую уязвимость вида в отношении действия фактора загрязнения на морфогенез вида. Морфогенез золотого

карася более устойчив к воздействию загрязнения. При более низком уровне загрязнения оз. Малый Игиш у этого вида наблюдается стабильность развития.

Повышенный уровень морфознообразия серебряного карася в оз. Большой Игиш и значимый эффект сверхрассеивания ординат для полигонов изменчивости в обоих водоемах свидетельствует, с одной стороны, о незавершенности адаптации к условиям обитания в обоих водоемах, а с другой — о большой морфогенетической пластичности вида по сравнению с золотым карасем. Возрастание вейра морфогенетических траекторий серебряного карася в импактных условиях среды, вероятно, повышает его адаптационный потенциал. При этом часть морфогенетических траекторий может быть подхвачена и зафиксирована отбором, что позволяет виду быстро приспособиться к меняющимся условиям. Возможно, эти свойства обеспечивают и большую численность вида в обоих водоемах, которая также может определяться высокой скоростью воспроизводства серебряного карася, представленного в популяциях обоих озер только самками [15].

В целях выявления устойчивых изменений морфогенеза, в наибольшей степени дифференцирующих сравниваемые группы рыб, был выполнен дискриминантный анализ относительных деформаций (RW) формы с учетом перехода к канонической системе координат (табл. 2). Все три дискриминантные канонические функции (DCF) оказались высоко значимыми. На DCF1 приходится 68.65% межгрупповых различий. По величине и знакам центроидов сравниваемых выборок

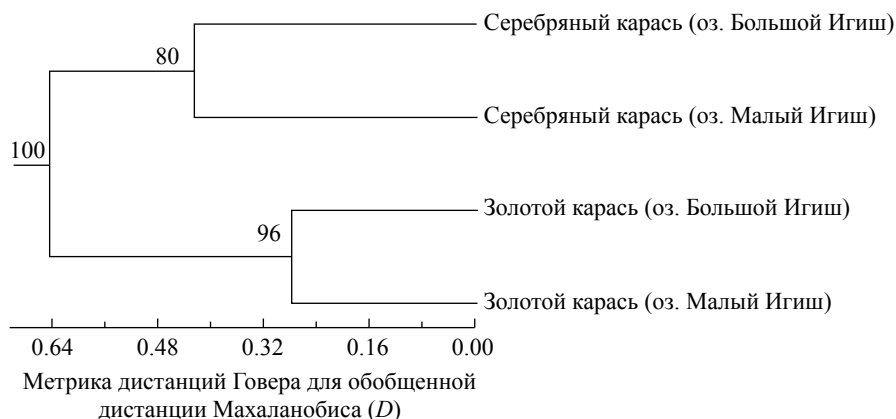


Рис. 3. Результаты кластерного анализа (UPGMA) матрицы обобщенных расстояний Махаланобиса (D) между выборками серебряного и золотого карасей из южно-уральских популяций смежных озер Большой Игиш и Малый Игиш (указана бутстреп-поддержка кластеров, %). Выбор метрики произведен на основе полученного наибольшего значения кофенетической корреляции (Coph. corr. = 0.98).

вдоль DCF1 определено, что наибольшие различия по форме тела наблюдаются вдоль этой оси между популяциями разных видов карасей. Наибольшие различия между центроидами сравниваемых видов проявились в оз. Большой Игиш, а максимальный размах внутривидовых различий между центроидами выборок – вдоль DCF1 у серебряного карася.

Вдоль DCF2 по величине и знаку центроида резко различаются между собой популяции серебряных карасей из озер Большой и Малый Игиш. На эту ось приходится 20.53% межгрупповой дисперсии. Промежуточное положение занимают центроиды популяций золотых карасей, населяющих те же водоемы. Различия вдоль DCF3, объясняющей 10.81% межгрупповой дисперсии, обусловлены расхождением формы тела золотых карасей из географически смежных водоемов. Среднее положение занимают центроиды популяций серебряных карасей. Следовательно, величина морфогенетических различий, связанных с популяционной спецификой серебряных карасей из смежных озер, почти в 2 раза больше по уровню, чем различия, обусловленные особенностями популяций золотых карасей из этих же водоемов. Морфогенез серебряных карасей более лабилен и способен перестраиваться в отличающихся условиях среды.

У серебряных карасей различия между локалитетами выражены вдоль DCF2, у золотых – вдоль DCF3. Направления “экотипической” внутривидовой межгрупповой изменчивости формы тела у карасей при их сравнении от выборок из более экологически неблагоприятного оз. Большой Игиш к выборкам менее загрязненного оз. Малый Игиш в общем морфопространстве не совпадают. В разных водоемах виды карасей различаются по направлению морфогенетической реакции.

Используя матрицу обобщенных расстояний Махаланобиса (D), на основе метрики дистанций Говера был выполнен кластерный анализ иерархии морфологического сходства четырех сравниваемых выборок карасей (рис. 3). В результате выделили две группы, соответствующие разным видам – серебряному и золотому карасям. Выборки, соответствующие локалитетам, объединились внутри своих видов. Длина ветвей дендрограммы для локальных выборок серебряного карася больше, чем для золотого, что отражает бóльший размах морфологических различий между выборками первого вида. Высокий уровень поддержки ветвлений видовых клад при бутстреп-тестировании дендрограммы (у золотого карася эта величина несколько выше и близка к 100%) указывает на высокий уровень внутривидовой дифференциации обоих видов карасей.

Выборки карасей по данным методов геометрической морфометрии почти безошибочно различаются, причем корректность определения групповой принадлежности особей достигает 98.9%, а после тестирования результатов исходной классификации методом джекknife (jackknife test) высокий уровень корректности подтвердился – 93.7% (табл. 3). Высокая степень дискриминации разных видов представляет собой вполне ожидаемое явление, но для смежных географических популяций оказалась неожиданным феноменом. В выборках серебряных и золотых карасей наблюдаются лишь единичные случаи ошибочного определения, при котором особи отнесены к популяциям из соседних водоемов. Поскольку озера близко расположены, следовало ожидать у многих особей вида сходных вариантов морфогенеза, приводящих к сходным фенотипам, однако этого не наблюдается.

Таблица 3. Оценка корректности дискриминации объектов при сравнении формы тела серебряного и золотого карасей из популяций двух смежных водоемов Южного Урала

Сравниваемые выборки*	1	2	3	4	Корректность идентификации, %
Результаты классификации объектов по группам					
1	49	1	0	0	98
2	0	50	0	0	100
3	0	0	50	0	100
4	0	0	1	23	95.8
Итого	49	51	51	23	98.9
Джекknife тестирование (jackknife test) исходных результатов классификации					
1	45	5	0	0	90
2	1	49	0	0	98
3	0	0	47	3	98
4	0	0	2	22	91.7
Итого	46	54	49	25	93.7

*1, 2 – серебряный карась, оз. Большой Игиш и Малый Игиш; 3, 4 – золотой карась, оз. Большой Игиш и Малый Игиш.

Практически все выборки из смежных популяций у каждого вида морфологически дифференцированы, что указывает на наличие существенных морфогенетических различий между ними. Ошибочная идентификация карасей изредка наблюдается только внутри видов.

Такое проявление внутрigrуппового морфологического разнообразия и морфогенетической изменчивости популяций таксономически близких видов карасей, продолжительно обитающих в близкорасположенных водоемах, может быть связано с экологической и биологической спецификой видов. Серебряные и золотые караси характеризуются сходными требованиями к среде обитания и образу жизни, но диапазон местообитаний серебряных карасей шире [11], при этом первые придерживаются обычно открытых биотопов, а вторые – зарослей растительности [28]. В уральских популяциях серебряных карасей самцов либо нет совсем, либо их очень мало. В наших уловах они не обнаружены. Наличие особей разного пола в популяциях золотых карасей не сказалось на проявлении межгрупповых морфогенетических различий. Важным отличием однополых популяций серебряных карасей является триплоидный набор хромосом и гиногенез, способствующий высокой плодовитости и процветанию в стабильных условиях существования [15].

Можно предположить, что гиногенетическая триплоидная форма серебряного карася и диплоидная форма золотого имеют разные экологические преферендумы и различаются по видовой морфогенетической реакции на разные экотопы

(условия озер). Другой причиной может быть относительно недавнее (около полувека) загрязнение водоемов техногенными радионуклидами после аварии на ПО “МАЯК” и связанная с ним разная степень хронического радиоактивного облучения в малых дозах. Такое нетипичное для рыб воздействие могло привести к быстрой выработке видоспецифичных морфогенетических реакций в “аварийном режиме” на основе вызванных средовым стрессом эпигенетических перестроек и их дальнейшей фиксации отбором [29]. Высокую вероятность этого сценария исключить нельзя по той причине, что смежные популяции близких видов из смежных соседних озер оказались морфологически сильно дифференцированными. Отдельных особей можно с высокой вероятностью отнести к своей собственной локальной популяции. Ранее нами было установлено [30], что форма тела речных окуней из популяции Теченского каскада водохранилищ, подверженных более 50 лет радиоактивному воздействию, и из смежных контрольных водоемов существенно различается. Эти различия коррелируют с градиентом содержания ^{90}Sr и ^{137}Cs в тканях рыб, а особи теченской популяции при этом безошибочно дискриминируются.

Наряду с фактором радионуклидного загрязнения в оз. Большой Игиш фигурируют повышенная минерализация воды и высокий уровень загрязнения водоема органическими веществами и продуктами их распада, которые также могут инициировать проявления специфичности морфогенеза у рыб разных видов или модифицировать свои эффекты при сочетанном воздействии, в том числе

вместе с радионуклидным загрязнением [31–33]. Однако неоднородность водоемов по минерализации воды и сапробности в отличие от специфики техногенного загрязнения радионуклидами вполне обычна для условий обитания карасей. Оба вида совместно встречаются в пресных и солоноватых, а также в эвтрофных водоемах, в том числе при разном уровне содержания биогенных веществ в воде [11, 34–35].

В качестве вероятного механизма быстрой морфогенетической перестройки в популяциях карасей мы предполагаем изменение эпигенетических профилей ДНК, что первоначально могло быть связано со стрессовым хроническим воздействием внешнего и внутреннего радиоактивного облучения в малых дозах. Подобные быстрые направленные изменения морфогенеза в ответ на тяжелый тепловой шок и радиоактивное облучение, а также сохранение этих перестроек у потомков во времени были выявлены на лабораторных линиях дрозофилы [36]. В последние годы быстрые эпигенетические перестройки структуры генома и их трансгенерационное наследование, сопряженное с морфогенетическими эффектами, установлены у многих представителей биоты [29, 37–38].

Естественный отбор может зафиксировать эпигенетические изменения в геноме рыб и за череду поколений сформировать в каждом водоеме у конкретного вида особенности морфогенеза, которые приведут к разным для отдельного озера фенотипам карасей. Более высокая межгрупповая изменчивость формы тела серебряных карасей, по-видимому, связана с меньшей зарегулированностью их морфогенеза и большей подверженностью эпигенетическим перестройкам по сравнению с золотыми карасями. Хроническое радиоактивное облучение рыб в водоемах может стимулировать эпигенетические перестройки, в частности перестройку структуры мобильных элементов генома. Привлечение сравнительных молекулярных данных о популяционных эпигеномных различиях у данных видов карасей в будущем может прояснить эту проблему.

Таким образом, на основе методов геометрической морфометрии выявлена специфика изменчивости формы и направлений морфогенеза у серебряного и золотого карасей в однотипных сообществах и географически близких смежных озерах Южного Урала. Караси разных видов хорошо дискриминируются по переменным, характеризующим изменчивость формы: на межвидовые различия приходится около 69% дисперсии. Морфогенетические различия, связанные с популяционной спецификой золотых карасей из смежных озер,

почти в два раза меньше по уровню, чем морфологические особенности совместно с ними обитающих популяций серебряных карасей. Повышенное внутрigrупповое морфоразнообразие и эффект сверхрассеивания ординат в пределах полигонов изменчивости у серебряных карасей указывают на незавершенность их адаптации к условиям техногенного загрязнения водоемов радионуклидами. Одновременно это свидетельствует об их высокой морфогенетической пластичности и большем адаптационном потенциале, чем у золотых карасей.

Высокий уровень дискриминации особей серебряных и золотых карасей разных популяций позволяет заключить, что у обоих видов в разных средовых условиях смежных озер происходит направленная модификационная перестройка морфогенеза, приводящая к определенному фенотипу рыб каждого вида в отдельном озере. При этом направления изменения элементов формы тела у сравниваемых видов по большинству характеристик не совпадают или наблюдается их взаимодействие, которое указывает на то, что в разных водоемах у видов проявляются различные морфогенетические реакции на одни и те же условия обитания. Не исключено, что перестройке морфогенеза также способствует и неодинаковый уровень нетипичного для озер загрязнения техногенными радионуклидами. Косвенно на это указывает больший размах межвидовой морфологической дивергенции карасей в более загрязненном радионуклидами оз. Большой Игиш и значимый эффект сверхрассеивания ординат в полигонах изменчивости формы обоих видов в этом озере. Если это так, то перестройка морфогенеза у обоих видов в локальных озерах могла осуществиться за относительно короткий полувековой период времени, прошедший после аварийного выброса техногенных радионуклидов на ПО “МАЯК”.

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант № 16-04-01831а). Авторы благодарят к.б.н. М. В. Чибиряка за помощь в сборе материала.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Мина М.В.* Микроэволюция рыб. М.: Наука, 1986. 207 с.
2. *Глубоковский М.К.* Эволюционная биология лососевых рыб. М.: Наука, 1995. 343 с.
3. *Mina M.V., Mironovsky A.N., Dgebuadze Yu.Yu.* Lake Tana large barbs: phenetics, growth and diversification // *J. Fish Biol.* 1996. V. 48. P. 383–404.

4. Clabaut C., Bunje P.M.E., Salzburger W. et al. Geometric morphometric analyses provide evidence for the adaptive character of the tanganyikan cichlid fish radiations // *Evolution*. 2007. V. 61. № 3. P. 560–578.
5. Павлов С.Д., Кузицин К.В., Груздева М.А. и др. Фенетическое разнообразие и пространственная структура гольцов (*Salvelinus*) озерно-речной системы Кроноцкая (восточная Камчатка) // *Вопр. ихтиологии*. 2013. Т. 53. № 6. С. 645–670.
6. Васильев А.Г., Васильева И.А., Городилова Ю.В., Чибиряк М.В. Сопряженная техногенная морфологическая изменчивость двух симпатрических видов грызунов в зоне влияния Восточно-Уральского радиоактивного следа // *Вопросы радиационной безопасности*. 2013. № 4. С. 4–13.
7. Большаков В.Н., Васильев А.Г., Васильева И.А. и др. Сопряженная биотопическая изменчивость ценопопуляций симпатрических видов грызунов на Южном Урале // *Экология*. 2015. № 4. С. 265–271. [Bol'shakov V.N., Vasil'ev A.G., Vasil'eva I.A. et al. Coupled biotopic variation in populations of sympatric rodent species in the Southern Urals // *Rus. J. of Ecology*. 2015. V. 46. № 4. P. 339–344.]
8. Foote M. The evolution of morphological diversity // *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 1997. V. 28. P. 129–152.
9. Шеханова И.А. Радиоэкология рыб. М.: Легкая и пищ. пром-сть, 1983. 207 с.
10. Васильев А.Г. Эпигенетические основы фенетики: на пути к популяционной мерономии. Екатеринбург: Изд-во “Академкнига”, 2005. 640 с.
11. Никольский Г.В. Частная ихтиология. М.: Сов. наука, 1950. 436 с.
12. Дмитриева Е.Н. Морфоэкологический анализ двух видов карася // *Тр. Ин-та морфологии животных АН СССР*. М.: Изд-во АН СССР, 1957. Вып. 16. С. 102–170.
13. Петкевич А.Н., Никонов Г.И. Караси Сибири. Свердловск: Средне-Уральское кн. изд-во, 1974. 56 с.
14. Абраменко М.И., Кравченко О.В., Великоиваненко А.Е. Генетическая структура популяций в диплоидно-триплоидном комплексе серебряного карася *Carassius auratus gibelio* в бассейне Нижнего Дона // *Вопр. ихтиологии*. 1997. Т. 37. № 1. С. 62–71.
15. Васильева Е.Д., Васильев В.П. К проблеме происхождения и таксономического статуса триплоидной формы серебряного карася *Carassius auratus* (Cyprinidae) // *Вопр. ихтиологии*. 2000. Т. 40. № 5. С. 581–592.
16. Межжерин С.В., Кокодий С.В., Кулиш А.В. и др. Гибридизация золотого карася (*Carassius carassius* (Linnaeus, 1758)) в водоемах Украины и генетическая структура гибридов // *Цитология и генетика*. 2012. № 1. С. 37–46.
17. Rohlf F.J., Slice D. Extension of the Procrustes method for the optimal superimposition of landmarks // *Syst. Zoology*. 1990. V. 39. № 1. P. 40–59.
18. Zelditch M.L., Swiderski D.L., Sheets H.D. et al. Geometric morphometrics for biologists: a primer. Elsevier: Acad. Press, 2004. 443 p.
19. Klingenberg C.P. MorphoJ: an integrated software package for geometric morphometrics // *Mol. Ecol. Resour.* 2011. V. 11. P. 353–357.
20. Левина С.Г., Дерягин В.В., Лихачев С.Ф. и др. Содержание и распределение долгоживущих радионуклидов в донных отложениях озер Большой и Малый Игиш, расположенных в средней части ВУРСа // *Вопр. радиационной безопасности*. Спец. вып. 2007. С. 20–31.
21. Земерова З.П. Радиоэкологическое состояние озерных экосистем территории Восточно-Уральского радиоактивного следа (на примере озер Б. Игиш, М. Игиш, Куяныш): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Екатеринбург: ГОУ ВПО ЧГПУ, 2007. 21 с.
22. Дерягин В.В., Сутягин А.А., Лихачев С.Ф. и др. Современная радиоэкологическая обстановка в некоторых озерных экосистемах ВУРСа (Челябинская область) // Семипалатинский испытательный полигон. Радиационное наследие и проблемы нераспространения: Мат-лы 3-й междунар. научно-практич. конф. Курчатова, 2008. С. 28–29.
23. Правдин И.Ф. Руководство по изучению рыб. М.: Пищевая пром-сть, 1966. 376 с.
24. Rohlf F.J. TpsDig2, digitize landmarks and outlines, version 2.17. Department of Ecology and Evolution, State University of New York at Stony Brook, 2013a (program).
25. Hammer Ø. New methods for the statistical analysis of point alignments // *Computers & Geosciences*. 2009. V. 35. P. 659–666.
26. Rohlf F.J. TpsUtil, file utility program, version 1.60. Department of Ecology and Evolution, State University of New York at Stony Brook, 2013b (program).
27. Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis // *Palaeontologia Electronica*. 2001. V. 4. № 1. 9 p.
28. Берендеев С.Ф., Богданов В.Д., Богданова Е.Н. и др. Экология рыб Обь-Иртышского бассейна / Под ред. Павлова Д.С., Мочка А.Д. М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2006. 596 с.
29. Bonduriansky R., Crean A.J., Day T. The implications of nongenetic inheritance for evolution in changing environments // *Evol. Appl.* 2012. V. 5. P. 192–201.
30. Васильев А.Г., Баранов В.Ю., Смагин А.И., Чибиряк М.В. Изучение изменчивости размеров и формы тела речного окуня (*Perca fluviatilis* L.) в контрольных и импактных водоемах бассейна р. Теча

- методами геометрической морфометрии // Вопр. радиационной безопасности. 2007. № 1. С. 67–81.
31. Буянов Н.И., Киреева Л.И., Лантев М.И., Прудников Л.В. Накопление и выведение искусственных радионуклидов организмами пресноводных рыб // Экология. 1983. № 4. С. 35–39.
32. Кожара А.В. Закономерности внутривидовой изменчивости у карповых рыб подсемейства ельцовых: экологические факторы и модусы формирования // Журн. общ. биол. 2002. Т. 63. № 5. С. 393–406.
33. Аршаница Н.М., Перевозников М.А. Токсикозы рыб с основами патологии: Справочная книга. СПб.: ФГНУ ГосНИОРХ, 2006. 178 с.
34. Бельченко Л.А., Кель О.В. Особенности адаптации к гипоксии у золотого *Carassius carassius* и серебряного *Carassius auratus gibelio* карасей // Вопр. ихтиологии. 1991. Т. 31. Вып. 6. С. 981–988.
35. Богданов В.Д., Большаков В.Н., Госькова О.А. Рыбы Среднего Урала: Справочник-определитель. Екатеринбург: Изд-во “Сократ”, 2006. 208 с.
36. Ратнер В.А., Васильева Л.А. Индукция транспозиций мобильных генетических элементов стрессовыми воздействиями // Соросовский образовательный журнал. 2000. Т. 6. № 6. С. 14–20.
37. Jablonka E., Raz G. Transgenerational epigenetic inheritance: prevalence, mechanisms, and implications for the study of heredity and evolution // Q. Rev. Biol. 2009. V. 84. P. 131–176.
38. Ledón-Rettig C.C. Ecological Epigenetics: An Introduction to the symposium // Integrative and Comparative Biology. 2013. V. 53. P. 307–318.