

Изучение морфологических признаков у ротана *Percottus glenii* (Perciformes, Eleotrididae), интродуцированного в водоемы европейской части России

© 2012 А. Н. КАСЬЯНОВ, Т. В. ГОРОШКОВА

Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН
152742, Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок
E-mail : kasyanov@ibiw.yaroslavl.ru, t_goroshkova@mail.ru

АННОТАЦИЯ

Приведены результаты анализа восьми морфологических признаков у 33 популяций ротана из водоемов приобретенного (50,0°–62,2° с. ш.) (29 популяций) ареала европейской части России и для сравнения – из естественного ареала (43,5°–48,2° с. ш.) (4 популяции). Выявлено, что формирование определенного числа позвонков в туловищном, переходном и хвостовом отделах осевого скелета в выделенных группах популяций ротана обусловлено сходным температурным режимом этих водоемов.

Ключевые слова: ротан, вселенец, меристические признаки, водоемы разного типа, приобретенный ареал.

Инвазии чужеродных видов – весьма распространенное явление, позволяющее узнать много нового об адаптивных возможностях этих видов [1]. Расселение различных животных и растений влияет на эволюцию вселяемых и местных видов. Подробные исследования этих процессов редки, мало работ и по изучению влияния интродукции рыб на изменение морфологических признаков у новообразованных популяций.

Объектом данного исследования является ротан, относящийся к семейству элеотрисовых (Eleotridae) подотряда бычковидных (Gobioidae) отряда окунеобразных (Perciformes). В отличие от карповых рыб с единовременным икрометанием для ротана характерен порционный нерест. Самец охраняет кладку икры и молодь [2]. В водоемах естественного и приобретенного ареала ротан обычно населяет небольшие стоячие или слабопроточные, часто заболоченные водоемы, что го-

ворит о высокой толерантности этого вида к дефициту кислорода в воде и особым приспособлениям, компенсирующим чувствительность икры и молоди к данному фактору [3, 4]. В значительной степени по этой причине и благодаря охране гнезда с икрой и личинками самцом выживаемость ротана в таких водоемах высокая.

Из бассейна р. Амур при активном участии человека ротан-головешка широко расселился по водоемам Европы. До своей акклиматизации в Европе ротан по сравнению с другими представителями семейства Eleotridae наиболее далеко проник на север [5, 6].

В настоящее время обитание интродуцированных популяций ротана в водоемах Ленинградской (59° с. ш.), Вологодской (59° с. ш.), Архангельской (62,2° с. ш.) областей и Республики Коми (61,3° с. ш.) [7, 8] с зоогеографической точки зрения можно рассматривать как редчайший случай, позволяющий выявить морфологические адаптации и микроэволюционные перестройки популяций это-

Касьянов Алексей Николаевич
Горошкова Татьяна Васильевна

го вида в водоемах другой ландшафтно-географической зоны. В последние годы благодаря случайной интродукции ротан широко расселился по водоемам России и сопредельных стран от низких до высоких широт [2, 8–11].

Известны три пути (волны) заселения ротаном водоемов европейской части России:

1) ротан, доставленный из бассейна Амура (р. Зея), разведен в аквариуме и в 1914 г. выпущен в пруды, расположенные северо-западнее Санкт-Петербурга;

2) ротан, по-видимому из района оз. Болонь (бассейн Амура), завезен сотрудниками МГУ – участниками Амурской ихтиологической экспедиции в конце 40-х гг. Как и в первом случае, рыб содержали в аквариумах, а в 1950 г. 4–6 экз. попали в ныне не существующий Таракановский пруд под Звенигородом Московской области [12];

3) в 1970 г. его вместе с амурским сазаном из рыбхоза около Хабаровска [13] завезли в Илевский рыбхоз Горьковской области [14].

Ротан, интродуцированный в водоемы России, из-за своего широкого распространения стал активно изучаться отечественными специалистами с 60-х гг. XX в. Выполнены работы по генетике, паразитофауне, морфологическим особенностям и таксономии головешковых рыб, изучались пищевые взаимоотношения ротана с аборигенными видами [12, 15–21]. Европейские новообразованные популяции ротана в сравнении с естественными популяциями из бассейна р. Амур характеризуются повышенной генетической изменчивостью [18, 22], а кариотип (число хромосом) в приобретенном ареале остался таким же, каким и был в исходном [23].

Ротан, будучи “инвазивным видом номер один”, успешно вселился во многие водоемы [9–11] европейской части России и сопредельных стран. Показано, что в новых водоемах большинство экстерьерных индексов у ротана достоверно изменяется [14, 15, 19, 20]. Большинство исследователей морфологическую изменчивость ротана изучали по пластическим и счетным признакам – числу лучей в спинном (D_1 , D_2), анальном (А) плавниках, числу чешуй в поперечном ряду (II), числу жаберных тычинок и общему числу позвонков [12, 14, 24–29]. Число позвонков у

ротана изучалось только на одной–двух популяциях и лишь в нескольких известных нам работах [14, 25–28]. В настоящее время у нас опубликованы данные только по изменчивости морфологических признаков ротана из некоторых водоемов приобретенного ареала в сравнении с материнской популяцией из бассейна р. Амур [30].

Исследования по изучению географической и экологической изменчивости числа позвонков на протяженном приобретенном ареале и в водоемах разного типа нами ранее не проводились. Цель данной работы – сравнительное изучение некоторых меристических признаков ротана в водоемах разного типа приобретенного и естественного ареалов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Для изучения географической и биотопической изменчивости морфологических признаков ротана сборы проводились в 2002–2007 гг. в приобретенном ареале и включали выборки из водоемов разного типа – озер (14), прудов (8), карьеров (6) и Чебоксарского водохранилища (1). Из естественного ареала ротан представлен четырьмя выборками: из водоемов бассейнов р. Амур (Хабаровский край, пруд о-ва Большой Уссурийский, 1 выборка), оз. Ханка (1), оз. Буйн-Нур (Монголия, 1 выборка) и оз. Орловского (Дальний Восток, 1).

Лов ротана в разных водоемах проводили, используя поплавочную удочку и мелкоячейные сети. В работе приведены только собственные данные, включающие 33 выборки ротана общей численностью 990 экз., из них 124 экз. собраны из водоемов естественного ареала, а 866 экз. – из водоемов приобретенного ареала. Собраный материал равномерно представлял приобретенный ареал и включал выборки из популяций водоемов Ленинградской, Московской и Нижегородской областей, поскольку время и источники их заселения ротаном из водоемов естественного ареала известны (см. выше). Объем данных по изменчивости числа лучей в плавниках и позвонков представлен популяциями ротана из водоемов Ленинградской (1 выборка), Московской (3) и Нижегородской (4) областей. Популяции ротана неизвестного про-

исхождения представлены выборками из водоемов Ярославской (5 выборок), Архангельской (2) и Ивановской (2) областей, Республики Башкортостан (3) и по одной выборке из водоемов вблизи городов Саранска, Самары, Пензы, Вологды, Воронежской, Тверской, Рязанской и Курганской областей, а также из Чебоксарского водохранилища. Все изученные популяции взяты из водоемов, расположенных в интервале 50–62,2° с. ш. В естественном ареале материал собран из четырех водоемов в диапазоне от 43,5 до 48,2° с. ш.

В морфологическом анализе использовали две группы счетных признаков, характеризующиеся ранним проявлением в онтогенезе и высокой наследственностью [31]: 1 – число лучей в плавниках; 2 – признаки осевого скелета. Оценивали: число колючих лучей в первом спинном плавнике (D_1), число ветвистых лучей во втором спинном (D_2) и анальном (А) плавниках, общее число позвонков (Vt), число позвонков в туловищном (Va), переходном (Vi), хвостовом (Vc) отделах и сумму переходных и хвостовых позвонков ($Vi + c$). Позвонки подсчитывали на сухих остеологических препаратах, начало счета вели с первого позвонка, сросшегося с basioccipitale. Туловищные позвонки у ротана, как и у карповых и окуневых рыб, характеризуются наличием лишь верхних остистых отростков [32, 33]. За переходные позвонки принимали задние позвонки туловищного отдела, отличающиеся от типичных туловищных наличием развитых парапофизов, сращенных с телами позвонков. За последний позвонок переходного отдела принимали расположенный впереди первого позвонка с гемальным отростком [34]. Счет хвостовых позвонков заканчивали тремя преуральными позвонками (Pu).

Прежде чем остановиться на этих признаках, мы вначале у нескольких выборок ротана наряду с признаками числа “лучей в плавниках” и “осевого скелета” считали еще число чешуй в поперечном ряду и жаберных тычинок на первой внешней жаберной дуге с левой стороны рыбы. Однако были вынуждены отказаться от двух последних признаков, поскольку при подсчете чешуй в поперечном ряду в передней части тела ошибались на несколько чешуй из-за их неправильного расположения вследствие смещения

рядов чешуй. В наших сборах ротан представлен выборками с большим диапазоном длины тела (M) – от 55 ($lim = 46–70$) до 152 мм ($lim = 118–189$) (см. табл. 2), что могло отразиться на объективной оценке числа жаберных тычинок у популяций ротана в разных частях приобретенного ареала, поскольку ранее на леще показано, что с увеличением длины тела число тычинок возрастает [32].

Приведенный набор признаков для изучения географической и биотопической изменчивости ранее использовали на видах рыб разных семейств (карповые, окуневые, харациновые, сельдевые), относящихся к разным отрядам [33, 35–37]. Кроме того, число позвонков в разных отделах позвоночника у ротана использовали не случайно, так как применение этой группы признаков ранее дало хорошие результаты при изучении внутривидовой изменчивости и популяционной структуры некоторых карповых рыб [35], обыкновенного окуня (*Perca fluviatilis* L.) [33], савало *Prochilodus lineatus* (Characoidei, Curimatidae) из бассейна р. Пилькомайо (Южная Америка) [33] и тюльки (*Clupeonella cultriventris*, Clupeidae) Волжских водохранилищ [37].

Для всех выборок приведены оценка среднего значения (M) и пределов варьирования (lim) по двум биологическим показателям – длине тела (l) и возрасту (t). В качестве регистрирующей структуры, по которой определялся возраст, выбраны отолиты. Определение возраста, а также счет лучей в плавниках и позвонков в осевом скелете для минимизации систематической ошибки [38, 39] всегда проводил один и тот же оператор – первый автор статьи. Для более объективного определения возраста отолиты вначале 10–15 мин просветляли в растворе из смеси глицерина и 96 % спирта, что помогало лучше видеть гиалиновые и опаковые зоны под биноклем МБС-10 при увеличении 2×4 в падающем свете на темном фоне. Более четко зоны видны на наружной стороне отолита. Возраст определяли по числу гиалиновых зон. В отдельных случаях привлекали жаберную крышку, на которой лучше видны последние зоны роста у старых особей.

Для оценки морфологической изменчивости использовали средние значения (M) и показатель внутривидовой изменчивости – коэффициент внутривидовой изменчивости Животовского [40] – μ , вычисляемый

по спектрам частот вариантов строения позвончика, представляющих собой сочетание числа позвонков в $V_a + V_i + V_c$ у отдельной особи. Для выявления связи между средними значениями (M) восьми признаков с географической широтой местности (L) и типом водоема (озера, пруды и карьеры) использовали непараметрический коэффициент ранговой корреляции Спирмена (R). Всего для изучения признаков “лучи плавников” использовалось 26 популяций, а для изучения признаков “позвонки в осевом скелете” – 29 популяций из приобретенного ареала. Для оценки сходства и различия популяций ротана применяли кластерный анализ и Евклидову дистанцию. Для построения двух дендрограмм различия между выборками ротана по пяти признакам осевого скелета из водоемов естественного и приобретенного ареалов использовали односвязный метод (single linkage). Обработку данных проводили при помощи пакета программ Statistica 6.0 для Windows [41]. Достоверность различий между выборками оценивали по t -критерию Стьюдента [40, 42].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

По средним значениям (табл. 1 и 2) вычислены усредненные значения для восьми признаков у всех популяций из естественного и приобретенного ареала, а также для всех популяций из водоемов разного типа в приобретенном ареале (табл. 3). Установлено, что средние значения пяти признаков (D_1 ; V_a ; V_i ; V_t ; V_i+c) для всех популяций из естественного и приобретенного ареалов, а также для популяций из водоемов разного типа имеют близкие значения (см. табл. 3). Оценки других трех признаков (D_2 ; A ; V_c) у популяций из водоемов естественного ареала и в карьерах значительно ниже, чем у популяций из озер и прудов и в целом из приобретенного ареала. Сравнение разности (Δ) M восьми признаков между популяциями ротана из естественного и приобретенного ареалов выявило, что наибольшие значения \lim по всем признакам, кроме V_a , наблюдаются у популяций ротана в приобретенном ареале (см. табл. 3). Возможно, это связано с тем, что водоемы, из которых собран мате-

риал в приобретенном ареале, расположены в более протяженном широтном градиенте, чем водоемы в естественном ареале.

В приобретенном ареале популяции ротана характеризуются большей изменчивостью в озерах по D_2 (разность $\Delta = 3,1$), A ($\Delta = 3,2$), V_i (0,9), V_c (0,8), V_t (1,3), $V_i + c$ (1,3), чем в прудах и карьерах (см. табл. 3). Внутрипопуляционное разнообразие по усредненным значениям μ у популяций ротана из естественного (7,16) и приобретенного (7,34) ареалов не различаются. Внутри приобретенного ареала максимальные значения μ имеют популяции ротана из прудов ($\mu = 7,9$), а наименьшие $\mu = 6,8$ – в карьерах (см. табл. 3).

Рассмотрены также средние значения трех признаков “лучи в плавниках” и пяти признаков “осевого скелета” у 29 новообразованных популяций ротана (см. табл. 1, 2) из водоемов, расположенных от 50 до 62° с. ш. Сравнение значений (M) трех признаков “лучи в плавниках” – D_1 , D_2 и A у 26 новообразованных популяций ротана (см. табл. 1) не обнаружило изменчивости, связанной с широтой местности расположения изученного приобретенного ареала. Значения R (0,14–0,30) между D_1 , D_2 и A и оценками пяти признаков осевого скелета (V_a-V_t) ($R = 0,02-0,23$) имеют низкие и недостоверные значения у популяций ротана в зависимости от широты местности (L) в приобретенном ареале. Коэффициент корреляции между внутрипопуляционным разнообразием μ и L у популяций в приобретенном ареале был также низкий и недостоверный ($R = 0,24$).

Таким образом, проведенный корреляционный анализ показал, что связь числа лучей в плавниках и позвонков с различными физико-географическими факторами, важнейшим из которых является широта местности (L), коррелирующая с температурой водоема, при которой происходит формирование этих признаков, не обнаружена.

Другим возможным фактором, действующим на морфогенез признаков осевого скелета ротана, может быть тип водоема. Ранее выявлено, что значения признаков внешней морфологии и счетных признаков (D_1 , D_2 , A) у популяций ротана в водоемах разного типа Ленинградской и Московской областей “определяется гидрологическими условиями во-

Т а б л и ц а 1

Значения трех (D_1 , D_2 , A) счетных признаков ($M \pm m$, lim , σ) у 30 выборок ротана из водоемов разного типа естественного (№ 1–4) и приобретенного (№ 5–30) ареалов

Водоем, дата лова	D_1	D_2	A	L	n
1	2	3	4	5	6
<i>Естественный ареал</i>					
1. Приморский край, б. р. Артемовки, канал около оз. Орловское, 10.09.06 г.	$7,3 \pm 0,09^*$ 7–8 0,48	$11,1 \pm 0,14$ 10–13 0,75	$9,1 \pm 0,12^*$ 8–10 0,68	43,5	30
2. Бассейн оз. Ханка, 12.06.05 г.	$7,1 \pm 0,23$ 6–8 0,74	$9,6 \pm 0,31^*$ 8–11 0,97	$8,8 \pm 0,22^*$ 8–10 0,67	44,5	15
3. Оз. Буин-Нур (Восточная Монголия), 22.08.07 г.	$7,0 \pm 0,19$ 6–8 0,63	$9,8 \pm 0,33^*$ 8–11, 1,07	$8,9 \pm 0,25^*$ 8–10, 0,83	47,5	29
4. Хабаровск, б. р. Амур, старица, 1.06.06 г., материнская популяция	$6,7 \pm 0,08$ 6–7 0,45	$10,8 \pm 0,18$ 9–12 1,00	$9,9 \pm 0,15$ 9–12 0,80	48,3	30
<i>Приобретенный ареал</i>					
5. Воронежская обл., с. Троицкое, оз. Назар, 24.06.07 г.	$7,2 \pm 0,09^*$ 6–8 0,48	$11,3 \pm 0,13^*$ 10–13 0,71	$9,3 \pm 0,14$ 8–11 0,75	50	30
6. Самара, Мордово, озеро, 30.06.02 г.**	$7,0 \pm 0,06^*$ 6–8 0,36	$10,9 \pm 0,09$ 10–12 0,54	$9,3 \pm 0,08^*$ 9–10 0,48	53	39
7. Курганская обл., озеро, февраль 2005 г.	$6,9 \pm 0,14$ 6–8 0,53	$13,2 \pm 0,21^*$ 11–14 0,80	$11,1 \pm 0,20^*$ 10–12 0,77	53	14
8. Рязанская обл., г. Саров, карьер, 15.09.05 г.	$6,8 \pm 0,13$ 6–7 0,42	$10,4 \pm 0,27$ 9–12 0,84	$8,5 \pm 0,22^*$ 7–9 0,71	53,2	18
9. С. Толбазы, в 70 км от г. Уфы, озеро, 3.10.06 г.	$6,8 \pm 0,10$ 6–7 0,44	$12,7 \pm 0,16^*$ 11–14 0,68	$11,0 \pm 0,15^*$ 10–12 0,61	54	17
10. Уфа, аэропорт, озеро**, 10.06.03 г.	$7,9 \pm 0,05^*$ 7–8 0,22	$10,5 \pm 0,14$ 9–11 0,61	$9,3 \pm 0,11^*$ 9–10 0,61	54	20
11. Уфа, УМЗ озеро**, 20.06.03 г.	$7,3 \pm 0,12^*$ 6–8 0,56	$10,6 \pm 0,13$ 10–12 0,59	$9,5 \pm 0,11^*$ 9–10 0,51	54	17
12. Саранск, озеро, 8.10.05 г.	$7,2 \pm 0,11^*$ 6–9 0,65	$10,8 \pm 0,12$ 10–12 0,71	$9,3 \pm 0,16^*$ 8–12 0,94	54,2	33
13. Москва, Рузский р-н, пруд, 4.10.05 г.	$7,6 \pm 0,11^*$ 6–8 0,57	$10,4 \pm 0,15$ 9–11 0,80	$9,3 \pm 0,11^*$ 8–11 0,59	55,5	27
14. Москва, Лианозово, пруд, 5.05.04 г.	$7,2 \pm 0,11^*$ 6–9 0,63	$11,9 \pm 0,16^*$ 11–14 0,85	$10,4 \pm 0,12^*$ 9–11 0,68	55,5	30
15. Чебоксарское водохранилище, 18.06.07 г.	$7,5 \pm 0,10^*$ 6–8 0,57	$11,5 \pm 0,19^*$ 10–13 1,04	$9,5 \pm 0,22$ 8–12 1,22	56,3	30

1	2	3	4	5	6
16. Нижегородская обл., оз. Толконцевское, 16.06.07 г.	7,0 ± 0,09* 6-8 0,77	10,9 ± 0,20 8-12 0,97	8,9 ± 0,17* 8-11 1,0	56,3	20
17. Нижний Новгород, оз. Никитское, 24.11.02 г.	7,2 ± 0,17* 5-8 0,77	10,7 ± 0,13 10-12 0,57	9,8 ± 0,22 9-12 1,0	56,5	20
18. Нижегородская обл., около Илевского рыбхоза, пруд	7,1 ± 0,05* 7-8 0,25	11,1 ± 0,13 11-14 0,69	10,7 ± 0,13* 10-12 0,69	56,5	30
19. Ивановская обл., оз. Хориново, 12.10.07 г.	7,0 ± 0,13* 6-9 0,69	11,7 ± 0,19* 10-14 1,00	10,1 ± 0,15 9-12 0,80	56,8	30
20. Ивановская обл., пос. Мыт, карьер, 20.10. 07 г.	7,3 ± 0,09* 6-8 0,52	10,3 ± 0,17* 9-12 0,92	9,3 ± 0,14* 8-11 0,76	56,8	30
21. Тверская обл., карьер, 18.06.07 г.	6,8 ± 0,14 5-8 0,75	10,5 ± 0,14 8-12 0,78	9,3 ± 0,14* 8-11 0,74	57	30
22. Ярославская обл., пос. Варегово, карьер, 18.11.03 г.**	7,4 ± 0,09* 7-9 0,43	10,8 ± 0,11 9-12 0,61	9,2 ± 0,12* 8-11 0,66	57,5	32
23. Ярославль, завод Машприбор, карьер, 3.10.05 г.**	7,2 ± 0,11* 6-8 0,51	11,2 ± 0,16 10-13 0,74	9,6 ± 0,16 8-11 0,74	57,5	21
24. Ярославль, р-н Кресты, пруд, 3.10.05 г.	7,1 ± 0,10* 6-8 0,65	11,1 ± 0,16 10-15 0,97	9,7 ± 0,12 9-13 0,79	58	41
25. Ярославская обл., пос. Мокеиха, пруд, 26.06.03 г.	7,0 ± 0,08* 6-8 0,43	11,0 ± 0,10 9-12 0,55	9,6 ± 0,11 8-11 0,60	58	25
26. Ярославская обл, пос Мокеиха, карьер, 28.06.03 г.	7,4 ± 0,01* 7-8 0,49	11,1 ± 0,10 10-12 0,46	10,0 ± 0,13 9-12 0,46	58	20
27. Вологда, пруд, 20.10.03 г.**	7,8 ± 0,10* 7-9 0,51	11,0 ± 0,15 9-12 0,75	9,9 ± 0,11 9-11 0,61	59	27
28. Ленинградская обл., г. Гатчина, пруд, 11.04.02 г.	6,8 ± 0,18 6-8 0,77	11,7 ± 0,11* 10-13 1,03	10,1 ± 0,14 9-11 0,64	59	20
29. Архангельская обл., оз. Плесцы, 12.08.05 г. **	7,3 ± 0,08* 7-8 0,46	11,1 ± 0,10 10-12 0,57	9,8 ± 0,09 9-11 0,50	62,2	31
30. Архангельская обл., озеро около дер. Малое Конево, 12.08.05 г.	7,1 ± 0,11* 6-8 0,62	10,1 ± 0,16* 8-11 0,86	9,1 ± 0,19* 7-11 1,09	62,2	24
t st	21 из 26	9 из 26	16 из 26		

П р и м е ч а н и е. Обозначение признаков приведены в тексте, n – объем выборки.

*Различия достоверны с популяцией из р. Амур около г. Хабаровска.

** Данные И. В. Шляпкина.

Значения признаков осевого скелета, длины и возраста ($M \pm m$, lim, σ , μ) у популяций рогана в водоемах разного типа из естественного и приобретенного ареалов

Водоем, дата лова	Va	Vi	Vc	Vt	Vi + c	$\mu \pm m$	I	t	n	L
	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
<i>Естественный ареал</i>										
1. Приморский край, оз. Орловское, 10.09.06 г.	11,13 \pm 0,12* 10-12 0,68	3,87 \pm 0,08* 3-5 0,43	15,3 \pm 0,11 14-16 0,60	30,30 \pm 0,12 29-31 0,65	19,16 \pm 0,12* 18-20 0,65	9,55 \pm 0,68* (61-126)	88	3,4 (2-5)	30	43,5
2. Бассейн оз. Ханка, 12.06. 05 г.	11,0 \pm 0,22 10-12 0,85	4,2 \pm 0,11* 4-5 0,41	14,53 \pm 0,17* 14-16 0,64	29,73 \pm 0,12* 29-30 0,46	18,73 \pm 0,21 18-20 0,80	6,52 \pm 0,46 (23-131)	85	4,2 (3-5)	15	44,5
3. Оз. Бун-Нур, Восточная Монголия, 2.08.07 г.	10,93 \pm 0,07* 10-12 0,37	4,03 \pm 0,06* 3-5 0,33	14,55 \pm 0,10* 14-15 0,51	29,52 \pm 0,11* 29-31 0,57	18,58 \pm 0,11 18-20 0,57	5,10 \pm 0,58* (27-91)	48	1,3 (0+ -5)	29	47,5
4. Хабаровск, б. Амур, пруд о-ва, 1.06.06 г., материнская популяция	11,48 \pm 0,08 10-12 0,58	3,50 \pm 0,07 3-4 0,51	15,24 \pm 0,07 14-16 0,48	30,20 \pm 0,07 29-31 0,50	18,73 \pm 0,09 18-20 0,63	7,48 \pm 0,48 (72-128)	88	3,3 (2-5)	50	48,2
<i>Приобретенный ареал</i>										
5. Воронежская обл., с. Троицкое, оз. Назар, 24.06.07 г.	11,27 \pm 0,06* 10-12 0,53	3,55 \pm 0,06 2-4 0,53	15,59 \pm 0,07* 14-17 0,62	30,41 \pm 0,06* 29-31 0,55	19,15 \pm 0,08* 18-20 0,65	8,99 \pm 0,62 (54-142)	87	4,2 (2-7)	71	50
6. Самарская обл., пос. Мордово, озеро, 29.06.03 г.	11,15 \pm 0,08* 11-12 0,37	3,55 \pm 0,11 3-4 0,51	15,00 \pm 0,10* 14-16 0,46	29,70 \pm 0,15* 29-31 0,66	18,55 \pm 0,15 17-20 0,68	6,62 \pm 0,68 (46-70)	54,9	1,1 (1-2)	20	53
7. Курганская обл., озеро	10,92 \pm 0,07* 10-11 0,27	4,14 \pm 0,10* 4-5 0,36	15,21 \pm 0,15 14-16 0,58	30,28 \pm 0,13 30-31 0,47	19,36 \pm 0,13* 19-20 0,50	4,07 \pm 0,52* (133-172)	15	5,1 (4-6)	14	53 ⁰
8. Пенза, оз. Рогатка, 3.05.04 г.	11,20 \pm 0,10* 10-12 0,50	3,84 \pm 0,11* 3-5 0,55	14,84 \pm 0,09* 14-16 0,47	29,88 \pm 0,12* 29-31 0,60	18,68 \pm 0,14 17-20 0,69	7,89 \pm 0,82 (48-84)	64,8	2,2 (1-3)	25	53
9. Рязанская обл., г. Саров, карьер, 15.09.05 г.	11,00 \pm 0,14* 10-12 0,59	3,83 \pm 0,12* 3-5 0,51	14,89 \pm 0,10* 14-16 0,58	29,72 \pm 0,11* 29-30 0,46	18,72 \pm 0,16 17-20 0,67	6,54 \pm 0,72 (25-82)	52	1,3 (0+ -3)	18	53,2
10. С. Толбазы, в 70 км от г. Уфы, озеро, 3.10.06 г.	10,82 \pm 0,09* 10-12 0,48	3,93 \pm 0,09* 3-5 0,46	15,18 \pm 0,09 14-16 0,58	29,93 \pm 0,07* 29-31 0,38	19,11 \pm 0,09* 18-20 0,50	5,99 \pm 0,43* (54-98)	72,8	2,6 (2-4)	28	54

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
11. Уфа, аэропорт, озеро, 1 0.06.03 г.	11,10 ± 0,10* 10-12 0,45	3,95 ± 0,09* 3-5 0,39	14,80 ± 0,12* 14-16 0,52	29,85 ± 0,13* 29-31 0,59	18,75 ± 0,12 18-20 0,55	6,23 ± 0,74	109 (69-142)	3 (2-4)	20	54
12. Уфа, УМЗ, озеро, 20.06.03 г.	11,00 ± 0,10* 10-12 0,46	3,20 ± 0,09* 3-4 0,41	14,90 ± 0,10* 14-16 0,45	29,10 ± 0,10* 28-30 0,45	18,10 ± 0,10* 17-19 0,45	5,62 ± 0,82*	63,9 (54-73)	1,6 (1-3)	20	54
13. Саранск, озеро, 8.10.05 г.	11,03 ± 0,09* 10-12 0,53	4,06 ± 0,11* 3-5 0,61	14,85 ± 0,08* 14-16 0,44	29,94 ± 0,08* 29-31 0,43	18,91 ± 0,10 18-20 0,58	6,94 ± 0,74	86 (65-115)	2,9 (2-4)	33	54,2
14. Московская обл., оз. Глубо- кое, 10.06.03 г.	11,33 ± 0,09 11-12 0,48	3,83 ± 0,10* 3-5 0,53	14,87 ± 0,10* 14-16 0,57	30,03 ± 0,10 29-31 0,56	18,70 ± 0,09 18-19 0,47	7,54 ± 0,61	101 (85-130)	3,3 (3-5)	30	55,5
15. Москва, Рузский р-н, пруд, 14.06.03 г.	11,37 ± 0,11 10-12 0,57	3,67 ± 0,11 3-5 0,56	15,00 ± 0,07* 14-16 0,39	30,00 ± 0,08 29-31 0,39	18,67 ± 0,11 18-20 0,55	6,80 ± 0,74	59 (38-110)	1,3 (1-4)	27	55,5
16. Москва, Лианозово, пруд, 5.05.04 г.	11,10 ± 0,10* 10-12 0,55	3,83 ± 0,07* 3-4 0,38	14,77 ± 0,10* 14-16 0,57	29,70 ± 0,13* 29-31 0,71	18,60 ± 0,10 18-20 0,56	6,55 ± 0,56	61 (52-80)	2,1 (2-3)	3	55,5
17. Чебоксарское водохрани- лище, 18.06.07 г.	10,85 ± 0,08* 10-12 0,48	4,13 ± 0,07* 3-5 0,46	15,10 ± 0,08 14-16 0,50	30,07 ± 0,07 29-31 0,42	19,23 ± 0,08* 18-20 0,53	7,03 ± 0,72	66 (46-105)	3,3 (2-5)	40	56,3
18. Нижегородская обл., оз. Толконцевское, 16.06.07 г.	11,27 ± 0,14 10-13 0,74	3,50 ± 0,09 3-4 0,51	15,46 ± 0,12 14-17 0,63	30,17 ± 0,15 29-32 0,83	19,33 ± 0,09* 18-20 0,54	10,1 ± 0,58*	58 (35-129)	2,5 (1-7)	29	56,3
19. Нижний Новгород, оз. Ни- китское, 24.11.02 г.	10,81 ± 0,06* 10-11 0,32	4,13 ± 0,06* 3-5 0,32	15,24 ± 0,08 14-16 0,44	30,18 ± 0,08 29-31 0,44	19,33 ± 0,09* 18-20 0,55	6,68 ± 0,69	116 (80-152)	3,5 (2-6)	32	56,5
20. Нижегородская обл., около Илевского рыбхоза, пруд, 4.10.05 г.	11,13 ± 0,08* 10-12 0,47	3,82 ± 0,09* 3-5 0,56	14,87 ± 0,09* 14-16 0,57	29,82 ± 0,09* 29-31 0,56	18,69 ± 0,08 18-20 0,52	8,50 ± 0,74	72 (57-89)	2,2 (1-3)	39	56,5
21. Нижегородская обл., б. р. Гремячка, пруд, 27.09.03 г.	11,25 ± 0,09 10-12 0,51	3,75 ± 0,08* 3-4 0,46	15,38 ± 0,09 14-16 0,55	30,34 ± 0,12 29-32 0,65	19,09 ± 0,11* 18-20 0,64	7,26 ± 0,63	64 (29-101)	2,1 (1-4)	32	56,5
22. Ивановская обл., оз. Хори- ново, 5.10.07 г.	11,30 ± 0,09 11-12 0,47	3,77 ± 0,09* 3-5 0,50	15,23 ± 0,14 14-18 0,77	30,20 ± 0,10 29-31 0,55	18,90 ± 0,10 18-20 0,47	8,55 ± 0,83	73,8 (27-164)	3,5 (3-5)	30	56,8

23. Ивановская обл., пос. Мыт, карьер, 20.10.07 г.	11,47 ± 0,12 10-13 0,63	3,67 ± 0,11 2-4 0,61	14,43 ± 0,10* 13-15 0,57	29,57 ± 0,09* 29-30 0,42	18,10 ± 0,12* 17-19 0,66	8,39 ± 0,67	79 (67-89)	4,3 (3-5)	30	56,8
24. Тверская обл., карьер, 1 8.06.05 г.	11,07 ± 0,10* 10-12 0,52	4,00 ± 0,08* 3-5 0,45	14,90 ± 0,10* 14-16 0,55	29,97 ± 0,11 29-31 0,61	18,90 ± 0,07 18-20 0,40	6,62 ± 0,72	103 (88-148)	3,3 (2-5)	30	57
25. Ярославская обл., пос. Ва-регово, карьер, 12.11.03 г.	11,06 ± 0,09* 9-12 0,50	3,91 ± 0,05* 3-4 0,29	14,84 ± 0,08* 14-16 0,45	29,78 ± 0,10* 28-31 0,55	18,75 ± 0,09 18-20 0,51	5,37 ± 0,66*	152 (118-189)	4,1 (3-5)	32	57,5
26. Ярославль, завод Машпри-бор, карьер, 2.11.03 г.	11,52 ± 0,11 11-12 0,51	3,81 ± 0,09* 3-4 0,40	14,76 ± 0,14* 14-16 0,62	30,05 ± 0,15 29-31 0,66	18,57 ± 0,11 18-19 0,51	6,41 ± 0,42	103 (74-146)	2,5 (2-4)	21	57,5
27. Ярославль, р-н Кресты, пруд, 3.10.05 г.	11,20 ± 0,09* 10-13 0,56	3,80 ± 0,08* 3-5 0,51	15,44 ± 0,08 15-16 0,50	30,41 ± 0,08 30-31 0,50	19,24 ± 0,10* 18-20 0,66	7,18 ± 0,56	82 (65-123)	2,1 (1-4)	41	58
28. Ярославская обл., пос. Мо-кейха, пруд, 26.06.03 г.	11,08 ± 0,10* 10-12 0,49	3,84 ± 0,09* 3-5 0,47	14,92 ± 0,08* 14-16 0,40	29,84 ± 0,07* 29-30 0,37	18,76 ± 0,10 18-20 0,52	5,64 ± 0,51*	73 (61-86)	2,6 (2-3)	30	58
29. Ярославская обл., пос. Мо-кейха, карьер, 28.06.03 г.	10,91 ± 0,10* 9-12 0,57	3,88 ± 0,08* 3-5 0,48	15,05 ± 0,08 14-16 0,49	29,85 ± 0,10* 29-31 0,56	18,94 ± 0,10 18-20 0,60	7,63 ± 0,73	81 (49-119)	2,6 (1-5)	34	58
30. Ленинградская обл., г. Гат-чина, пруд, 1.10.02 г.	11,10 ± 0,13* 10-13 0,68	3,96 ± 0,11* 3-5 0,58	14,82 ± 0,13* 14-16 0,67	29,89 ± 0,12* 29-31 0,63	18,79 ± 0,16 17-20 0,83	12,2 ± 0,59*	75 (57-100)	2,5 (2-4)	2	59
31. Вологда, пруд, 20.10.03 г.	10,96 ± 0,10* 10-12 0,52	4,33 ± 0,11* 3-5 0,55	14,85 ± 0,12* 14-16 0,60	30,15 ± 0,13 29-31 0,66	19,19 ± 0,14* 18-21 0,74	9,62 ± 0,70	77 (49-94)	2,3 (1-3)	27	59
32. Архангельская обл., оз. Плесцы, 6.09.04 г.	11,03 ± 0,09* 10-12 0,48	4,03 ± 0,07* 3-5 0,41	14,90 ± 0,12* 14-16 0,65	29,97 ± 0,11 29-31 0,60	18,94 ± 0,11 18-20 0,63	8,06 ± 0,87	93 (68-117)	3,7 (2-5)	31	62,2
33. Архангельская обл., озеро около дер. Малое Конево, 12.08.05 г.	10,88 ± 0,09* 10-12 0,44	4,08 ± 0,12* 3-5 0,58	15,08 ± 0,12 14-16 0,58	30,04 ± 0,10 29-31 0,50	19,18 ± 0,13 18-21 0,64	6,89 ± 0,77	98 (66-135)	3,5 (2-5)	24	62,2
tst значения	Достовер-ны 22 из 33	Достовер-ны 23 из 33	Достовер-ны 19 из 33	Достовер-ны 15 из 33	Достовер-ны 11 из 33	Достовер-ны 7 из 33				

П р и м е ч а н и е. Обозначения признаков приведены в тексте; n – объем выборки; I – длина тела; t – возраст рыбы; * – различия достоверны с популяцией из р. Амур около г. Хабаровска (№ 4).

Значения (M , lim , Δ) числа лучей в плавниках и признаков осевого скелета у популяций ротана в водосемах разного типа в естественном и приобретенном ареалах

Ареал, водоемы разного типа	D_1	D_2	A	V_a	V_i	V_c	V_t	$V_i + c$	μ	L	n популяций
Естественный ареал	7,17	10,3	9,20	11,1	3,9	14,91	29,93	18,80	7,16	43,5-48,2	
	6,7-7,3	9,6-11,1	8,8-9,9	10,9-11,5	3,5-4,2	14,5-15,3	29,5-30,3	18,6-19,2	5,1-9,6		4
Разность Δ	0,6	0,5	1,1	0,6	0,7	0,8	0,8	0,6	4,5	4,7	
Приобретенный ареал	7,2	11,1	9,71	11,1	3,85	15,00	29,94	18,86	7,34	50,0-62,2	
	6,8-7,9	10,1-13,2	9,6-12,1	10,8-11,5	3,2-4,3	14,8-15,6	29,6-30,4	18,1-19,4	4,1-12,2		29
Δ	1,1	2,1	2,5	0,7	1,1	0,8	0,8	1,3	8,1	12,2	
Приобретенный ареал: озера	7,15	11,2	9,8	11,1	3,8	15,1	29,9	18,9	7,2	50,0-62,2	
	6,8-7,9	10,1-13,2	8,9-12,1	10,8-11,3	3,2-4,1	14,8-15,6	29,1-30,4	18,1-19,4	4,1-10,1		14
Δ	1,1	3,1	3,2	0,5	0,9	0,8	1,3	1,3	6,0	12,2	
пруды	7,23	11,2	9,96	11,2	3,9	15,0	30,0	18,9	7,9	55,5-59,0	
	6,8-7,8	10,4-11,9	9,3-10,7	10,9-11,4	3,7-4,3	14,8-15,4	29,7-30,4	18,6-19,2	5,6-12,2		8
Δ	1,0	1,5	1,4	0,5	0,6	0,6	0,7	0,6	6,6	3,5	
карьеры	7,1	10,7	9,28	11,2	3,8	14,8	29,8	18,7	6,8	53,2-58,0	
	6,8-7,4	10,3-11,2	8,5-10,0	10,9-11,5	3,7-4,0	14,4-15,1	29,6-30,1	18,10-18,9	5,4-8,4		6
Δ	0,25	0,9	1,5	0,6	0,3	0,7	0,5	0,8	3,0	4,8	

П р и м е ч а н и е. Обозначения признаков приведены в тексте.

доема и давностью изоляции в нем” [15, с. 11]. Известно, что в естественном ареале ротан обитает в озерах, мелких прудах, заводях рек и даже болотах [5, 24]. Многообразие имеющихся данных побудило нас проанализировать значения изучаемых признаков – “лучи в плавниках” и “осевого скелета” у ротана в водоемах разного типа, поскольку приобретенный ареал состоял в основном из озер, прудов и карьеров.

Из трех приведенных типов водоемов наиболее однообразны **пруды**, созданные человеком. Изменение объема прудов обеспечивается преимущественно осадками и грунтовыми водами, течение беспорядочное ветровое, прогрев и охлаждение вод определяются погодой [43].

Озера имеют разное происхождение – геологические, созданные человеком, – плотины на реках, пойменные – бывшие старицы рек. Созданные и пойменные озера при половодье и паводках могут обмениваться водой и разными видами рыб с рекой. Акватория озер более значительна, в них отчетливее выражены мелко- и глубоководная зоны, вследствие чего динамика вод и их тепловой режим сложнее [44].

Карьеры – искусственные водоемы, создаваемые человеком при многолетней разработке нерудного полезного сырья – торфа, глины, песка и др. На отработанных площадках берега осыпаются, зарастают земноводной растительностью. Благодаря рыбакам-любителям здесь появляется рыба. Обычны здесь серебряный карась и ротан. Водообмен осуществляется преимущественно за счет осадков и грунтовых вод. Течение неупорядоченно, прогрев вод по участкам различен – местами повышение температуры замедляется поступлением холодных грунтовых вод [45].

Из трех гидрографически различных водоемов некоторое сходство по наличию прибрежного мелководья имеют пруды и небольшие озера. Наиболее своеобразен режим карьеров – их происхождение, увеличение площади, постепенное преобразование отработанных участков, отсутствие прибрежных отмелей и поступление холодных грунтовых вод оказывают негативное влияние на тепловой режим вод.

Приведенные ниже оценки R позволяют утверждать, что значения M признаков “лу-

чей в плавниках” ($R = 0,08-0,24$) и “осевого скелета” ($-0,03-0,17$) у этих популяций не зависят от типа водоема. Коэффициент корреляции между внутривидовым разнообразием μ и типом водоема у популяций в приобретенном ареале также очень низкий и недостоверный ($0,10$). Если рассматривать изменчивость значений признаков у популяций ротана в приобретенном ареале в зависимости от широты местности отдельно в озерах ($50,0-62,2^\circ$ с. ш.), прудах ($55,5-59,0^\circ$ с. ш.) и карьерах ($53,2-58,0^\circ$ с. ш.), то картина будет несколько иная. Так, у популяций в озерах были обнаружены только недостоверные значения коэффициентов корреляции между всеми признаками и L .

В прудах коэффициенты корреляции R между V_a и L и V_i и L ($-0,61$ и $0,76$), а в последнем случае имеют достоверное значение. Между признаком $V_i + c$ и L значение $R = 0,73$ в прудах также оказалось высоким и достоверным. В карьерах оценки R ($0,60-0,84$) между признаками D_1 , D_2 , A и широтой местности (L) у популяций имеют высокие, но недостоверные значения, за исключением значения $0,84$ для D_2 . Значения коэффициентов корреляции R ($0,17-0,59$) между внутривидовым разнообразием μ и L внутри популяций озер, карьеров и прудов оказались недостоверными.

Значения R между средними значениями длины тела ($M_{cp} I$) и возраста ($M_{cp} t$) с признаками осевого скелета для 29 популяций ротана из приобретенного ареала (см. табл. 2) имеют в основном низкие и недостоверные значения, кроме R между $M_{cp} I$ и $V_i = 0,39$, между $M_{cp} I$ и $V_i + c = 0,38$ и $M_{cp} t$ и $V_i + c = 0,40$ оказались небольшими, но достоверными.

В наших сборах только выборка ротана из пруда о-ва Большой Уссурийский (бассейн р. Амура) Хабаровского края наиболее близка по расстоянию к материнской популяции ротана из Хабаровского рыбхоза, которая подходила для сравнения с выборками ротана из водоемов инвазийного ареала. Сравнение материнской популяции ротана с каждой популяцией из водоемов разного типа приобретенного ареала по восьми морфологическим признакам и внутривидовому разнообразию (μ) (см. табл. 1, 2) показало, что изменения этих признаков у популяций ро-

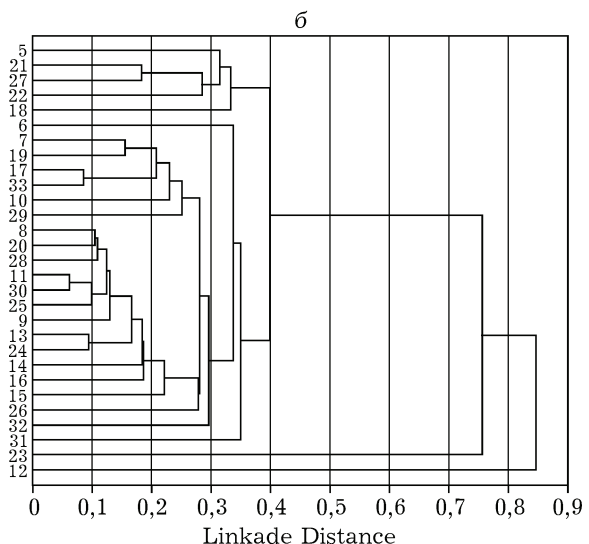
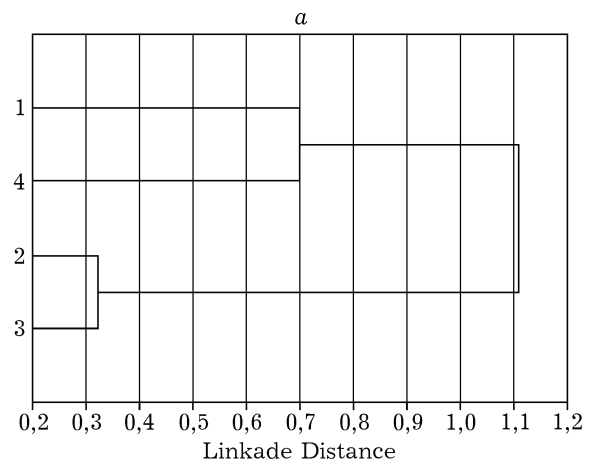
тана в водоемах разного типа приобретенного ареала были разными. Так, в большей степени значения D_1 (в 21 выборках из 26; частота встречаемости $p = 0,81$) и V_i (в 23 выборках из 29; $p = 0,79$) достоверно увеличились. Другие 4 признака: A (в 12 выборках из 26; $p = 0,46$), V_a (в 22 выборках из 29; $p = 0,76$), V_c (в 18 выборках из 29; $p = 0,62$) и V_t (в 14 выборках из 29; $p = 0,48$) – достоверно уменьшились. Большинство новообразованных популяций (17 из 26; $p = 0,65$) по значениям D_2 в сравнении с материнской не изменились. Немного меньше популяций (14) ротана не изменилось по V_t , а 18 популяций – по $V_i + c$. У 22 популяций из 29 ($p = 0,76$) внутривидовое разнообразие (μ) в сравнении с материнской популяцией не изменилось.

Зафиксированные достоверные изменения морфологических признаков (9) у вселенного ротана в сравнении с материнской популяцией в водоемах разного типа оказались разными. Больше всего интродуцированные популяции изменились в озерах: в сторону увеличения значений по D_1 (в 12 выборках из 21; $p = 0,57$), D_2 (в 5 из 7; $p = 0,71$), V_i (в 10 из 23; $p = 0,44$) и по $V_i + c$ (в 5 из 9; $p = 0,56$) и в сторону уменьшения значений – по четырем признакам: A (в 7 из 12, $p = 0,58$), V_a (в 11 из 22, $p = 0,50$), V_c (в 7 из 18, $p = 0,39$) и V_t (в 6 из 14, $p = 0,43$). Было меньше в прудах (в 41 выборке из 74, $p = 0,55$) и карьерах (в 29 выборках из 55, $p = 0,52$) в новообразованных популяциях ротана, у которых изменились оценки морфологических признаков в сравнении с материнской популяцией.

Для выявления отдельных групп популяций использовали кластерный анализ как оценку отношений различий по евклидовым расстояниям между четырьмя выборками ротана из водоемов естественного ареала и 33 выборками ротана в приобретенном ареале по пяти признакам осевого скелета (V_a ; V_i ; V_c ; V_t ; $V_i + c$) – признакам с выраженной изменчивостью (см. табл. 2)). Исходя из полученных распределений четырех выборок из водоемов естественного ареала можно условно выделить 2 группы, сформированные не по месту географического расположения и одинакового типа водоема. **Первая группа** включает 2 популяции ротана из протоки, впадающей в оз. Буин-Нур (Монголия)

(№ 3) и из оросительного канала, относящегося к бассейну оз. Ханка (№ 2).

Вторая группа объединяет также 2 популяции ротана из пруда о-ва Уссурийский старицы р. Амур около г. Хабаровска (№ 4) и оз. Орловское, Приморский край (№ 1). При этом группы друг от друга отделяются значительно – на 1,1 евклидовых расстояний. Внутри этих групп выборки различаются в разной степени: в первой группе – на уровне 0,36, а во второй – на 0,7 (см. рисунок, а). На наш взгляд, основанием для такого группирования популяций послужили разные сочетания (соотношения) значений использованных признаков. Так, для первой группы по-



Дендрограммы различия по пяти признакам осевого скелета (V_a , V_i , V_c , V_t , $V_i + c$) четырех популяций ротана из водоемов естественного ареала (а) и 29 популяций из водоемов приобретенного ареала (б). Обозначение популяций как в табл. 2

пуляций характерны высокие значения Vt и Vc – 30,2–30,3 и 15,24–15,3 соответственно и низкие Vi – 3,50–3,87. У второй группы оценки этих признаков другие – низкие значения Vt (29,52 и 29,73) и Vc (14,53–14,55) соответственно, а Vi – высокие (4,2 и 4,03).

На дендрограмме (рисунок, б), построенной по евклидовым расстояниям, вычисленным по тем же пяти признакам осевого скелета между 33 выборками ротана из водоемов приобретенного ареала, удалось выделить два кластера, представленных двумя группами популяций из водоемов разных областей и различающихся между собой на уровне 0,35. Первый кластер состоит из одной группы, включающей 5 популяций, расположенных с № 5 по № 18. Внутри второго большого кластера выделяются две группы популяций: 1-я группа образована шестью популяциями, лежащими между № 7 и № 29 и отличающимися от другой группы (13 популяций с № 8 и № 26) на уровне 0,28 (см. рисунок, б).

Группирование популяций ротана из водоемов приобретенного ареала выполнялось по такому же принципу, как и из естественного ареала, т. е. по разным сочетаниям значений использованных признаков.

Первая группа популяций представлена двумя выборками из оз. Толоконцевское Нижегородской обл. (№ 18) и из пруда бассейна р. Гремячки (№ 21), по одной – из оз. Хоринно Ивановской области (№ 22), из пруда г. Ярославля в районе Кресты (№ 27) и из озера Воронежской обл. (№ 5). У этой группы популяций большие значения имеют Vt (30,17–30,41), Vc (15,23–15,59), $Vi + c$ (18,90–19,33), Va (11,20–11,30), а низкие – Vi (3,50–3,80).

Вторая группа популяций включает выборки из озер Курганской области (№ 7), около с. Толбазы Башкортостана (№ 10), оз. Никитское Нижегородской обл. (№ 19), оз. М. Конево (№ 33) в Архангельской обл., из карьера пос. Мокеиха (Ярославской обл.) (№ 29) и Чебоксарского водохранилища (№ 17) (см. рисунок, б). Для этих популяций характерны высокие оценки Vi (3,88–4,14), $Vi + c$ (18,94–19,36), Vc (15,05–15,24), а низкие – Va (10,81–10,92) и Vt (29,85–30,28).

В третью группу популяций входит наибольшее число выборок (13), из них: по 3 из водоемов Московской (№ 14–16) и Ярославской (№ 25, 26, 28) областей, по одной – из

озера у г. Пенза (№ 8), пруда у Илевского рыбхоза Нижегородской обл. (№ 20), озера около аэропорта г. Уфы (№ 11), пруда Ленинградской обл. (№ 30), карьера Рязанской обл. (№ 9), озера у г. Саранска (№ 13) и из карьера Тверской области (№ 24) (см. рисунок, б). У этих популяций мало позвонков в хвостовом отделе Vc (14,76–15,00), $Vi + c$ (18,57–18,91) и Vt (29,70–30,00) и больше позвонков в сравнении с ротаном из 2-й и 1-й групп в Va (11,0–11,52) и Vi (3,81–4,06) соответственно.

От 2-й и 3-й групп несколько обособляются (приблизительно на 0,3) популяции ротана из оз. Плесцы Архангельской обл. (№ 32), из пруда г. Вологды (№ 31) (на 0,35) и из озера у г. Самары (№ 6). Значительно больше (на уровне 0,75 и 0,85) от всех изученных популяций отличаются малопозвонковые популяции из озера около Уфимского моторного завода (№ 12, см. табл. 2) и из карьера в Ивановской области (№ 23, см. табл. 2). Причины обособления названных малопозвонковых популяций от всех остальных требуют специальных исследований.

Таким образом, анализ популяций ротана из водоемов в естественном и в приобретенном ареалах на дендрограмме различий по пяти признакам числа позвонков (см. рисунок, а, б) позволил выделить по соотношениям значений среднего числа позвонков в разных отделах осевого скелета 5 групп популяций (см. рисунок, а, б, табл. 2), из них группа (№ 1) из естественного ареала по оценкам признаков сходна с группой (№ 1) из приобретенного, а группа (№ 2) из естественного ареала похожа с группой (№ 3) из приобретенного ареала.

Особенности обнаруженных трех групп популяций ротана в обследованной части приобретенного ареала не связаны с географическим положением и типом водоема, что может быть следствием их заселения в основном из двух областей – Московской и Нижегородской. Расположение ленинградской популяции в третьем кластере вряд ли может свидетельствовать о ленинградском потоке расселения ротана в Архангельскую, Ярославскую области и в Башкирию. Вероятнее всего, это результат случайного сходства, поскольку известны утверждения, что расселение ротана в 90-х гг. XX в. в другие

регионы происходило из московского или нижегородского, а не из ленинградского, поскольку к широкомасштабному распространению вида в европейской части страны первая интродукция не привела [14, 25, 46, 47]. Для объективного восстановления микрофилогенеза изученных новообразованных популяций ротана, на наш взгляд, необходимо сравнение полученных нами данных по изменчивости ротана в европейской части России с “базой данных по распространению ротана”, созданной А. Н. Решетниковым [8, 10, 11].

Обособление на дендрограмме популяций из Нижегородской (№ 18 и 21), Архангельской (№ 33), Ярославской (№ 27) областей и Башкирии (№ 10) от популяций (№ 11, 19, 20, 25, 26, 32) из тех же регионов, вероятно, свидетельствует о различных параллельных изменениях признаков осевого скелета в данных новообразованных популяциях ротана.

Выделенные группы популяций ротана в естественном и приобретенном ареалах с разными значениями признаков осевого скелета свидетельствуют о том, что значения этих показателей не зависят от места положения (L) и типа водоема. Можно предположить, что определенное соотношение значений числа позвонков в осевом скелете у ротана в разных группах популяций связано с разным температурным режимом водоемов в период формирования позвонков в разных отделах позвоночника.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Изучение восьми морфологических признаков у 33 популяций ротана из водоемов естественного и приобретенного ареалов европейской части России показало, что ротан по морфологическим признакам оказался малоизменчивым видом, средние значения пяти признаков (D_1 ; Va; Vi; Vt; Vi+c) для всех популяций из водоемов разного типа естественного и приобретенного ареалов имели близкие значения. Только оценки других трех признаков (D_2 ; A; Vc) у ротана из водоемов естественного ареала и карьеров приобретенного значительно ниже, чем у вселенных ротанов из озер и прудов.

В приобретенном ареале популяции характеризуются большей изменчивостью (lim меж-

ду max и min) в озерах по D_2 , ($\Delta = 3,1$), A ($\Delta = 3,2$), Vi (0,9), Vc (0,8), Vt (1,3), Vi + c (1,3), чем в прудах и карьерах. Внутрипопуляционное разнообразие по усредненным значениям μ у популяций из естественного (7,16) и приобретенного (7,34) ареалов одинаково. Внутри приобретенного ареала максимальные значения μ имеют популяции из прудов – $\mu = 7,9$, а наименьшие $\mu = 6,8$ – в карьерах.

Связь между восемью морфологическими признаками и μ у 29 популяций в водоемах приобретенного ареала с широтой местности и типом водоема не обнаружена. У популяций ротана в прудах выявлена достоверная связь по значениям коэффициента корреляции Спирмена между Vi и Vi + c и L ($R = 0,76$ и $0,73$ соответственно), а в карьерах – между D_2 и L ($R = 0,84$).

Больше всего популяций (8) в приобретенном ареале достоверно изменилось в озерах в сравнении с материнской популяцией из бассейна р. Амур: в сторону увеличения значений – по D_1 , D_2 , Vi и Vi + c, а в сторону уменьшения – по A, Va, Vc и Vt.

Обнаруженные группы популяций в естественном (2 группы) и приобретенном (3 группы) ареалах с разными значениями признаков осевого скелета у ротана свидетельствуют о том, что их значения не зависят от широты местности и типа водоема (озера, пруды, карьеры). Более вероятно, что у ротана формирование определенного числа позвонков в туловищном, переходном и хвостовом отделах осевого скелета в выделенных группах популяций обусловлено сходным температурным режимом в разных озерах, прудах и карьерах.

Мы глубоко признательны Ю. Ю. Дгебуадзе, И. В. Шляпкину, Д. П. Карабанову, А. А. Клевакину, О. В. Плюсниной и В. В. Осипову за поимку ротана из 11 водоемов.

Работа выполнена при поддержке Федеральной целевой программы ОБН РАН “Биоресурсы” и гранта РФФИ № 10-04-00753-а.

ЛИТЕРАТУРА

1. Дгебуадзе Ю. Ю. Скоромохов М. О. Некоторые данные по образу жизни ротана *Perccottus glenii* Dyb. (Odontobutidae, Pisces) озерной и прудовой попу-

- ляций // Пруды гидробиологической станции на Глубоком озере. 2005. Т. 9. С. 212–231.
2. Атлас пресноводных рыб России. М.: Наука, 2003. Т. 2. 253 с.
 3. Кирпичников В. С. Биология *Perccottus glenii* Dybowski 1877 (Eleotridae) и перспективы его использования в борьбе против японского энцефалита и малярии // Бюл. МОИП. 1945. Т. 50, вып. 5–6. С. 14–26.
 4. Крыжановский С. Г., Смирнов А. И., Соин С. Г. Материалы по разведению рыб р. Амур // Тр. Амурской ихтиол. экспедиции. 1945–1949 гг.: мат-лы к познанию фауны и флоры СССР. МОИП. Отд. зоол. 1951. Т. 2, вып. 24, С. 5–222.
 5. Берг Л. С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1949. Т. 3. С. 1055–1059.
 6. Еловенко В. Н. Систематическое положение и географическое распространение рыб семейства Eleotridae (Gobioidei, Perciformes), интродуцированных в водоемы европейской части СССР, Казахстана и Средней Азии // Зоол. журн. 1981. Т. 60, вып. 10. С. 1517–1522.
 7. Бознак Э. И. Головешка-ротан из бассейна реки Вычегда // Вопр. ихтиологии. 2004. Т. 44, вып. 5. С. 712–713.
 8. Reshetnikov A. N. The current non-native range of the fish rotan *Perccottus glenii* Dybowski, 1877 in Eurasia. Book of Abstracts. Second International Symposium. Borok, 2005. P. 206–207.
 9. Miller P. J., Vasil'eva E. D. *Perccottus glenii* Dybowski 1877 // The Fresh-water of Europe. AULA-Verlag, 2003. Vol. 8/I. P. 134–156.
 10. Reshetnikov A. N. The fish *Perccottus glenii*: history of introduction to western regions of Eurasia // Hydrobiologia. 2004. Vol. 522. P. 349–350.
 11. Reshetnikov A. N. The current range amur sleeper, *Perccottus glenii* Dybowski, 1877 (Odontobutidae, Pisces) // Russian J. of Biological Invasions. 2010. Vol. 1, N 2. P. 119–126.
 12. Спановская В. Д., Савваитова К. А., Потапова Т. Л. Об изменчивости ротана *Perccottus glehni* Dyb., Fam. Eleotridae при акклиматизации // Вопр. ихтиологии. 1964. Т. 4, вып. 4. С. 632–643.
 13. Залозных Д. В. Ротан в выростных прудах Горьковской области и борьба с ним // Сб. научн. тр. ГосНИОРХ. 1984. № 217. С. 95–102.
 14. Кудерский Л. А. Ротан в прудах Горьковской области // Рыбохоз. изуч. внутр. водоемов. 1980. Вып. 25. С. 28–33.
 15. Еловенко В. Н. Морфоэкологическая характеристика ротана *Perccottus glehni* Dyb. в границах естественного ареала и за его пределами: автореф. дис. ... канд. биол. наук. 1985. М.: ВНИИПРХ. 24 с.
 16. Ильин И. И. Биохимический полиморфизм ротана *Perccottus glehni* Dyb. (Eleotridae) в исходном ареале и районах интродукции: автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1987. 26 с.
 17. Васильева Е. Д., Макеева А. П. Морфологические особенности и таксономия головешковых рыб (Pisces: Eleotridae) фауны СССР // Зоол. журн. 1988. Т. 67, № 8. С. 194–1204.
 18. Голубцов А. С. Эколого-генетический анализ популяций ротана *Perccottus glenii* Dyb. в естественном и приобретенном ареалах: автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: ИЭМЭЖ, 1990. 24 с.
 19. Литвинов А. Г. Экология ротана-головешки (*Perccottus glehni* Dyb.) в бассейне оз. Байкал и его влияние на промысловых рыб: автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб.: ГосНИОРХ, 1993. 25 с.
 20. Шляпкин И. В., Тихонов С. В. Распространение и биологические особенности ротана *Perccottus glenii* Dybowski в водоемах Верхнего Поволжья // Американо-русский симпозиум по инвазионным видам: тез. докл. Ярославль, 2001. С. 203–204.
 21. Плюснина О. В. Питание ротана *Perccottus glenii* Dybowski, 1877 (Odontobutidae, Pisces) в водоемах естественного и инвазионного ареалов // Поволжский экологический журнал. 2008. № 2. С. 120–125.
 22. Golubtsov A. S., Piyin I. I., Mina M. V. Polymorphism at two enzyme loci (Sod and Odh) in populations of the Amur sleeper, *Perccottus glenii* (Pisces, Eleotrididae), from its native range and colonized area: the effect of introduction on genetic variation // Z. Zool. Syst. Evolut.-Forsch. 1993. Vol. 31. P. 269–279.
 23. Крысанов Е. Ю., Еловенко В. Н. Структурные особенности кариотипов головешки *Perccottus glehni* Dybowski (Eleotridae) в разных частях ареала // Вопр. ихтиологии. 1981. Т. 21, вып. 5. С. 950–952.
 24. Никольский Г. В. Рыбы бассейна Амура. М.: Изд-во АН СССР. 1956. 551 с.
 25. Кудерский Л. А. Ротан в прудах Ленинградской области // Сб. научн. тр. ГосНИОРХ. 1982. № 191. С. 70–75.
 26. Скрыбин А. Г. Морфологическая характеристика ротана *Perccottus glenii* (Eleotridae) бассейна озера Байкал // Вопр. ихтиологии. 1997. Т. 37, № 3. С. 421–423.
 27. Бакланов М. А. Головешка-ротан *Perccottus glenii* Dyb в водоемах г. Перми // Вестн. Удмуртского ун-та. Биология. Ижевск, 2001. № 5. С. 29–41.
 28. Лугасков А. В. Ротан в водоемах Урала (распространение, биология и морфология) // Рыбоводство и рыбное хозяйство. 2009. № 1/2. С. 19–23.
 29. Еловенко В. Н. Систематическое положение и географическое распространение рыб семейства Eleotridae (Gobioidei, Perciformes), интродуцированных в водоемы европейской части СССР, Казахстана и Средней Азии // Зоол. журн. 1981. Т. 60, вып. 10. С. 1517–1522.
 30. Касьянов А. Н. Морфологическая изменчивость вселенцев черноморско-каспийской тюльки *Clupeonella cultriventris* Nordmann, 1840 и ротана-головешки *Perccottus glenii* (Dybowski, 1877) // Второй Междунар. симп. по изучению инвазийных видов: тез. докл. Борок, 2005. С. 148–149.
 31. Кирпичников В. С. Генетика и селекция рыб. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1987. 520 с.
 32. Яковлев В. Н., Изюмов Ю. Г. Морфологическая изменчивость и внутривидовая структура волжского леща // Экология водных организмов верхневолжских водохранилищ. Л., 1982. С. 171–193.
 33. Зеленецкий Н. М. Эколого-географическая изменчивость морфологических признаков окуня в ареале: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Борок: ИБВВ, 1992. 24 с.
 34. Яковлев В. Н., Изюмов Ю. Г., Касьянов А. Н. Фенетический метод исследования популяций карповых рыб // Научн. докл. высш. школы. Биол. науки. 1981. № 2. С. 98–101.

35. Кожара А. В., Изюмов Ю. Г., Касьянов А. Н. Общая и географическая изменчивость числа позвонков у некоторых пресноводных рыб // *Вопр. ихтиологии*. 1996. Т. 36, № 2. С. 179–194.
36. Изюмов Ю. Г., Касьянов А. Н. Внутривидовая структура и морфологическая изменчивость савало *Prochilodus lineatus* (Characoidei, Curimatidae) бассейна р. Пилькомайо (Южная Америка) // *Вопр. ихтиологии*. 2000. Т. 40, № 4. С. 457–466.
37. Касьянов А. Н. Изучение некоторых меристических признаков у черноморско-каспийской тюльки *Clupeonella cultriventris* (Clupeidae), вселившейся в волжские водохранилища // *Вопр. ихтиологии*. 2009. Т. 49, № 5. С. 661–668.
38. Сметанин М. М. К оценке точности определения возраста рыб // *Оценка погрешностей методов гидробиол. исследований*. Рыбинск, 1982. С. 63–74.
39. Мина М. В., Левин Б. А., Мироновский А. Н. О возможностях использования в морфометрических исследованиях рыб оценок признаков, полученных разными операторами // *Вопр. ихтиологии*. 2005. Т. 45, № 3. С. 331–341.
40. Животовский Л. А. Показатели популяционной изменчивости по полиморфным признакам // *Фенетика популяций*. М.: Наука, 1982. С. 38–44.
41. Андреев В. Л. Классификационные построения в экологии и систематике. М.: 1980. 140 с.
42. Плохинский Н. А. Биометрия. М.: МГУ, 1970. 367 с.
43. Шнитникова А. В. Водный и тепловой балансы пруда Поливного в период осеннего охлаждения // *Тр. Комплексн. науч. экспед. по вопр. ползащитного лесоразведения*. 1952. Т. 2, вып. 1. С. 64–68.
44. Бакастов С. С. Влияние сбросных вод Череповца на температуру прилегающей части Рыбинского водохранилища // *Бюл. Ин-та биол. водохр. АН СССР*. 1961. № 11. С. 57–60.
45. Форш Л. Ф. Термический режим, тепловой баланс и роль иловой толщи в тепловом бюджете // *Озера различных ландшафтов Северо-Запада СССР*. Л., 1968.
46. Дмитриев М. Осторожно: ротан // *Рыбоводство и рыболовство*. 1971. № 1. С. 26–27.
47. Еловенко В. Н. Непрошенный гость // *Там же*. 1979. № 4. С. 39.

Morphological Features of Amur Sleeper *Percottus glenii* (Perciformes, Eleotrididae) Introduced into Waterbodies of the European Part of Russia

A. N. KASYANOV, T. V. GOROSHKOVA

*I. D. Papanin Institute for Biology of Inland Waters RAS
152742, Yaroslavl Region, Nekouz District, Borok
E-mail: kasyanov@ibiw.yaroslavl.ru, t_goroshkova@mail.ru*

Data on 8 morphological features of Amur sleeper populations of acquired (29 populations) (50.0°–62.2°) range in the European part of Russia and their comparison with those of the natural (4 populations) (43.5°–48.2°) range is given for the first time. It seems most probable that the formation of a certain number of vertebrae in the abdominal, transitional and caudal sections of the axial skeleton in the observed population groups of Amur sleeper is due to similar temperature regimes of these waterbodies.

Key words: amur sleeper, invader, meristic characters, waterbodies of different type, acquired range.