

**ФЕНЕТИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ ПОПУЛЯЦИЙ ВЕРХОВКИ ОБЫКНОВЕННОЙ
LEUCASPIUS DELINEATUS (HECKEL, 1843) КРУПНЫХ РЕЧНЫХ СИСТЕМ
ЕВРОПЕЙСКОГО СЕВЕРО-ВОСТОКА РОССИИ**

Р.Р. Рафиков

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук, Сыктывкар
E-mail: rafikov@ib.komisc.ru

Аннотация. Проведено исследование верховки обыкновенной – *Leucaspius delineatus* (Heckel, 1843), недавно обнаруженной в бассейне среднего течения р. Печоры. Анализ морфологических признаков свидетельствует о наличии географической изменчивости популяций из водоемов рек бассейна Вычегды и Печоры. Формирование таковой является результатом естественного расселения вида и его длительного обитания в условиях локальных ландшафтно-географических зон.

Ключевые слова: верховка обыкновенная *Leucaspius delineatus* (Heckel, 1843), бассейн р. Печоры, фенетическое разнообразие, географическая изменчивость

Введение

Интенсификация хозяйственной деятельности актуализирует проблемы биологических инвазий в водных экосистемах европейского северо-востока России. Основными механизмами расширения ареала различных видов рыб признаны саморасселение через искусственно созданные элементы водных экосистем, целенаправленная акклиматизация и непреднамеренная интродукция. В последнем случае представители чужеродной ихтиофауны попадают в водоемы рыбоводных хозяйств вместе с рыбопосадочным материалом (Биологические..., 2004). Один из таких примеров – представитель понтокаспийского фаунистического комплекса *Leucaspius delineatus* (Heckel, 1843), или верховка обыкновенная (Терещенко, 2004; Естественные..., 2010; Корляков, 2010; Recent releases..., 2010). Географическим барьером для распространения данного вида рыб на азиатскую часть территории России являются Уральские горы. Однако существуют сведения об ее непреднамеренной интродукции с последующим распространением в различных водоемах Сибири (Корляков, 2010; Интересова, 2012; Попов, 2012; Понкратов, 2013). Основная причина этого явления – развитие сети рыбоводных хозяйств.

На территории Республики Коми создан ряд малых водохранилищ, комплексное освоение которых способствовало развитию товарного рыбоводства. Это повышает риск непреднамеренной интродукции рыб в водоемы региона. Так, на акватории водоема-охладителя Печорской ГРЭС (среднее течение р. Печоры) с 1985 по 1997 г. действовало тепловодное рыбоводное хозяйство. В результате деятельности предприятия в указанном водоеме сформировались локальные самоподдерживающиеся группировки *Leucaspius delineatus*, а также уклейки – *Alburnus alburnus* (Linnaeus, 1758) и карпа – *Cyprinus carpio* Linnaeus, 1758 (Рафиков, 2014; Молекулярно-генетический..., 2015). В то же время находки верховки в некоторых пойменных водоемах и малых реках

МО ГО «Печора» свидетельствуют о ее длительном обитании в среднем течении р. Печоры (Бознак, 2009).

Цель исследования – определить, является ли популяция верховки обыкновенной в бассейне р. Печоры интродуцированной либо обитает здесь длительное время. Решение данного вопроса позволяет расширить представление о путях формирования рыбного населения рек европейского северо-востока России.

Материалы и методы

Исследованы выборки рыб из среднего течения р. Печоры: 30 экз. из холодноводной части водоема-охладителя Печорской ГРЭС (координаты: N 065°06'58.5", E 057°21'13.0") и 30 экз. из озера (см. рисунок), находящегося на удалении 15 км в пойме р. Печоры (координаты: N 065°07'57.6", E 057°04'15"). Для сравнительного анализа из наиболее близкой части нативного ареала (среднее течение р. Вычегды) отловлено 30 экз. в водохранилище у пос. Нювчим (координаты: N 061°23'41.5", E 050°45'16.2").

Ихтиологический материал обработан по схеме полного морфологического анализа (Правдин, 1966), но в данной работе использована группа наиболее стабильных в онтогенезе меристических признаков. Достоверность различий средних значений признаков в выборках рыб определяли дисперсионным анализом (ANOVA) с применением апостериорного теста Тьюки. Применен показатель общего фенотипического разнообразия Животовского (μ), рассчитанный на основании восьми меристических признаков (Животовский, 1980).

Результаты

Величины и диапазон изменчивости большинства счетных показателей представленных выборок верховки укладываются в их видовые стандарты (Берг, 1949; Атлас..., 2003) или незначительно выходят за эти пределы (табл. 1).

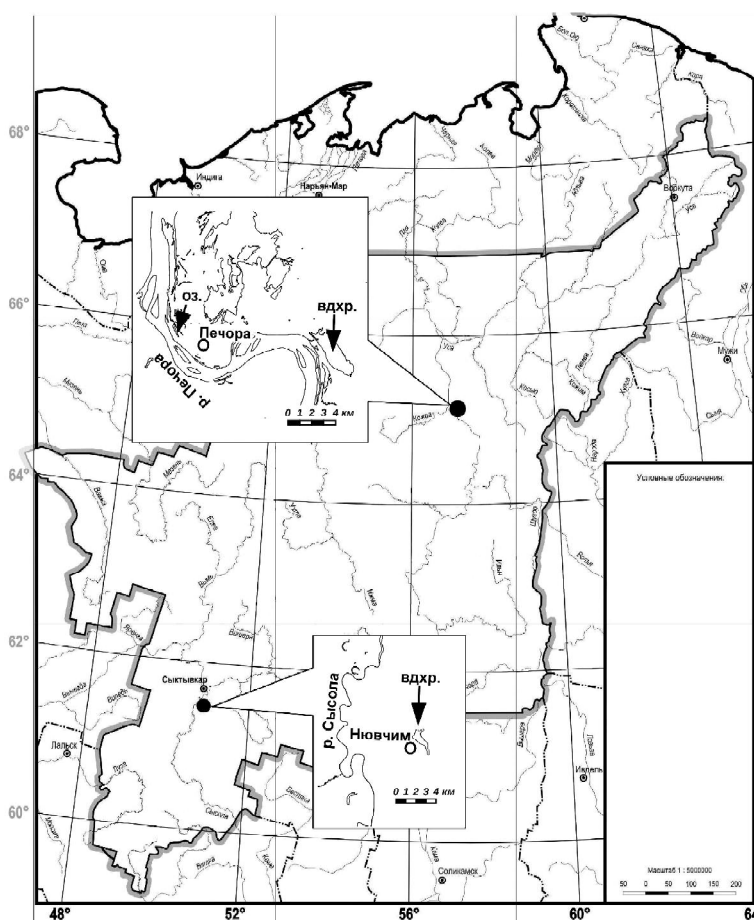
Обнаружено закономерное увеличение количества элементов меристических признаков, связанных с общей метамерией тела (количество позвонков, прободенных и поперечных рядов чешуй в боковой части тела), по направлению на северо-восток. Проведенный дисперсионный анализ показал высокий уровень статистической значимости ($p < 0.001$) для указанных признаков.

Среднее число морф, оцененное с помощью индекса Животовского (μ), уменьшается в том же направлении (табл. 2). Так, рыбы бассейна р. Печоры характеризуются снижением морфологического разнообразия по сравнению с рыбами из бассейна р. Вычегды. Достоверно отличаются выборки 1-2 ($p < 0.05$) и 1-3 ($p < 0.05$).

Обсуждение результатов

Давление отбора в течение исторически длительного периода времени приводит к внутривидовой дифференцировке разобщенных популяций вида. Это общеизвестный механизм аллопатрического видообразования, который и явился причиной формирования изменчивости морфологических признаков популяций верховки из бассейнов рек Вычегды и Печоры.

Известно, что количество элементов в некоторых морфологических структурах рыб связано с температурой, при которой протекает ранний онтогенез, коррелирующей с широтой местности (Ершов, 2003; Павлов, 2007). В качестве сопутствующих факторов могут выступать термический режим или тип водоема, генетические особенности и миграционная активность в популяции. Тем не менее, среднее число позвонков у особей в популяции отражает наследственную норму реакции, сформировавшуюся в процессе адаптации вида к условиям локальной ландшафтно-географической зоны (Кожара, 1996).



Карта-схема расположения водоемов, где отловлена верховка.

Территория северного склона Русской равнины подвергалась масштабным геологическим событиям, что отразилось на формировании гидрографической сети и ее ихтиофауны (Зверева, 1969; Соловкина, 1975). Расселение верховки по территории европейского северо-востока России могло происходить при отступании льдов максимального оледенения. В этот период гидрографическая сеть региона была представлена системой приледниковых озер. Участок среднего течения р. Печоры состоял из крупных озер: Троицко-Печорского, Лебяжского и Усинского. До формирования

Таблица 1

Характеристика меристических признаков выборок верховки обыкновенной из исследованных водоемов Республики Коми

Счетные признаки – число	Водоем (№ выборки)			Номинативная форма (Атлас..., 2003)
	Нювчимское водохранилище (№ 1)	Холодноводная часть водоема-охладителя ПГРЭС (№ 2)	Озеро в пойме р. Печора (№ 3)	
	Значения признаков (min-max / M ± m)			
Прободенных чешуй в боковой линии	0-7/3.50 ± 0.39	8-15/11.17 ± 0.32	6-12/8.63 ± 0.25	0-19
Поперечных рядов чешуй	40-48/43.67 ± 0.36	42-49/46.40 ± 0.31	42-48/45.10 ± 0.26	40-50
Лучей в спинном плавнике	8-9/8.10 ± 0.06	8-9/8.03 ± 0.03	8/8.00 ± 0.00	7-9
Лучей в анальном плавнике	11-13/12.10 ± 0.09	11-13/12.10 ± 0.10	11-13/11.83 ± 0.10	10-14
Лучей в брюшном плавнике	7-8/7.20 ± 0.07	7-9/7.87 ± 0.09	7-8/7.53 ± 0.09	–
Лучей в грудном плавнике	12-15/13.90 ± 0.11	14-15/14.17 ± 0.07	13-15/13.77 ± 0.10	–
Тычинок на первой жаберной дуге	13-16/14.70 ± 0.13	15-17/15.90 ± 0.12	13-17/15.00 ± 0.15	10-17
Позвонков	39-40/39.37 ± 0.09	39-42/39.63 ± 0.12	39-41/39.97 ± 0.10	38-40

Таблица 2

Показатель общего фенотипического разнообразия (μ) исследованных выборок верховки

Водоем (№ выборки)	Среднее число морф (μ) и ошибка среднего значения
Нювчимское водохранилище (1)	3.65 ± 0.10
Холодноводная часть водоема-охладителя ПГРЭС (2)	3.35 ± 0.09
Пойменное озеро р. Печоры (3)	3.34 ± 0.09

ния Камо-Печоро-Вычегодских водоразделов часть их стока была направлена в р. Каму. Существует предположение, что в теплые фазы постледникового представители понтотаспийского фаунистического комплекса (например, верховка, красноперка и лещ) могли иметь более широкое распространение в бассейне Северного Ледовитого океана (Никольский, 1943).

Таким образом, анализ морфологических признаков свидетельствует о наличии географической изменчивости *Leucaspius delineates* водоемов рек Вычегды и Печоры. Это является результатом саморасселения вида с длительной изоляцией в различных условиях локальных ландшафтно-географических зон.

Для расширения знания о формировании рыбного населения бассейнов рек европейского северо-востока России представляет интерес изучение ареала, морфобиологических особенностей и генетической структуры изолированных популяций некоторых видов понтотаспийского фаунистического комплекса. К ним относится красноперка, считающаяся ледниковым реликтом в бассейне р. Северной Двины (Соловкина, 1969; Бознак, 2008), и верховка обыкновенная, находки которой ассоциированы с территориями распространения древних приледниковых озер (Зверева, 1955; Молекулярно-генетический..., 2015).

Работа выполнена в рамках госбюджетной темы НИР отдела экологии животных «Животный мир европейского северо-востока России в условиях хозяйственного освоения и изменения окружающей среды», № Гр РК 115012860088, № ФАНО (ИСГЗ) 0414-2014-0006, при частичной поддержке гранта Президиума РАН: 15-12-4-43.

ЛИТЕРАТУРА

Атлас пресноводных рыб России : в 2 т., т. 1 / под ред. Ю. С. Решетникова. – Москва : Наука, 2003. – 379 с.

Берг, Л. С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран : в 4 т., т. 2 / Л. С. Берг. – Москва : Изд-во АН СССР, 1949. – С. 469–925.

Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах / А. Ф. Алимов, Н. Г. Богущкая, М. И. Орлова, В. Ф. Зайцева [и др.]. – Москва : Товарищество научных изданий КМК, 2004. – 436 с.

Бознак, Э. И. Красноперка *Scardinius erythrophthalmus* притоков реки Северная Двина / Э. И. Бознак // Вопросы ихтиологии. – 2008. – Т. 48, № 3. – С. 427–429.

Бознак, Э. И. О находках уклейки (*Alburnus alburnus*) и верховки (*Leucaspius delineatus*) в водоемах бас-

сейна р. Печора / Э. И. Бознак, Р. Р. Рафиков // Проблемы изучения и охраны животного мира на Севере : материалы докладов Всероссийской конференции с международным участием, 16–20 ноября 2009 г., Сыктывкар / редкол.: А. И. Таскаев, М. М. Долгин, А. А. Колесникова [и др.]. – Сыктывкар : Коми НЦ УрО РАН, 2009. – С. 34–35.

Ершов, Н. П. О географической изменчивости меристических признаков у бельдюги *Zoarces viviparus* (L.) и керчака *Myoxocephalus scorpius* (L.) / Н. П. Ершов // Вестник Санкт-Петербургского университета, Серия 3. Биология. – 2003. – № 4. – С. 64–72.

Естественные и антропогенные факторы формирования популяций рыб-вселенцев в водных экосистемах Вологодской области / Н. Л. Болотова, А. Ф. Ковалова, М. Я. Борисов, Н. В. Думнич // Российский журнал биологических инвазий. – 2010. – № 3. – С. 13–32.

Животовский, Л. А. Показатели внутривидовой изменчивости / Л. А. Животовский // Журнал общей биологии. – 1980. – Т. 41, № 6. – С. 828–836.

Зверева, О. С. Особенности биологии главных рек Коми АССР / О. С. Зверева. – Ленинград : Наука, 1969. – 279 с.

Зверева, О. С. Рыбные богатства Коми АССР и пути их освоения / О. С. Зверева, Е. С. Кучина, Л. Н. Соловкина. – Сыктывкар : Коми книжное издательство, 1955. – 106 с.

Интересова, Е. А. Верховка *Leucaspius delineatus* (Cyprinidae) в водоемах юга Западной Сибири / Е. А. Интересова // Вопросы ихтиологии. – 2012. – Т. 52, № 3. – С. 352–357.

Кожара, А. В. Общая и географическая изменчивость числа позвонков у некоторых пресноводных рыб / А. В. Кожара, Ю. Г. Изюмов, А. Н. Касьянов // Вопросы ихтиологии. – 1996. – Т. 36, вып. 2. – С. 179–94.

Корляков, К. А. Продукционная и паразитологическая характеристика чужеродных короткоцикловых рыб водоемов восточного склона Южного Урала / К. А. Корляков, К. А. Дубчак // Экология. – 2010. – № 4. – С. 312–316.

Молекулярно-генетический анализ верховки обыкновенной – *Leucaspius delineatus* (Neckel, 1843) из водоемов Республики Коми / Р. Р. Рафиков, Д. М. Шадрин, Я. И. Пылина, И. Ф. Чадин, А. П. Новоселов // Известия Коми НЦ УрО РАН. – 2015. – № 2 (22). – С. 31–39.

Никольский, Г. В. К истории ихтиофауны бассейна Белого моря / Г. В. Никольский // Зоологический журнал. – 1943. – Т. 22, № 1. – С. 27–32.

Павлов, Д. А. Морфологическая изменчивость в раннем онтогенезе костистых рыб / Д. А. Павлов. – Москва : ГЕОС, 2007. – 264 с.

Понкратов, С. Ф. Инвазии чужеродных видов рыб в бассейн ангарских водохранилищ / С. Ф. Понкратов // Российский журнал биологических инвазий. – 2013. – № 4. – С. 59–69.

Попов, П. А. Характеристика ихтиоценозов водохранилищ Сибири / П. А. Попов // География и природные ресурсы. – 2012. – № 3. – С. 77–84.

Правдин, И. Ф. Руководство по изучению рыб / И. Ф. Правдин. – Москва : Пищепромиздат, 1966. – 376 с.

Рафиков, Р. Р. Особенности морфологии и биологии локальной популяции карпа (*Cyprinus carpio* Linnaeus, 1758) в бассейне реки Печора / Р. Р. Рафиков // Актуальные проблемы биологии и экологии : материалы докладов XII Всероссийской молодежной научной конференции, 6–10 апреля 2015 г., Сыктывкар / редкол.: С. В. Дёгтева, А. Ф. Осипов. – Сыктывкар : Коми НЦ УрО РАН, 2015. – С. 71–75.

Рафиков, Р. Р. Особенности рыбного населения индустриального водоема в бассейне р. Печора / Р. Р. Рафиков // Экологические проблемы северных регионов и пути их решения : материалы докладов V Всероссийской конференции с международным участием, 23–27 июня 2014 г., Апатиты : в 3 ч. / отв. редакторы Г. А. Евдокимова, О. И. Вандыш. – Апатиты, 2014. – Ч. 2. – С. 212–215.

Рафиков, Р. Р. Формирование рыбного населения искусственных водных объектов Республики Коми / Р. Р. Рафиков // Актуальные проблемы биологии и экологии : материалы докладов XIX Всероссийской молодежной научной конференции, 4–8 апреля 2012 г., Сыктывкар / редкол.: С. В. Дёгтева, О. Е. Валуйских, И. В. Новаковская. – Сыктывкар, 2012. – С. 94–96.

Соловкина, Л. Н. О находках серебряного карася (*Carassius auratus gibelio* (Bloch)) и краснопёрки (*Scardi-*

nus erythrophthalmus (L.) на европейском северо-востоке СССР / Л. Н. Соловкина // Вопросы ихтиологии. – 1969. – Т. 9, вып. 5 (58). – С. 945–948.

Соловкина, Л. Н. Рыбные ресурсы Коми АССР / Л. Н. Соловкина. – Сыктывкар : Коми книжное издательство, 1975. – 168 с.

Терещенко, В. Г. Формирование структуры рыбного населения водохранилища при интродукции новых видов рыб с первых лет его существования / В. Г. Терещенко, О. В. Терещенко, Л. И. Трифонова // Вопросы ихтиологии. – 2004. – Т. 44, № 5. – С. 619–631.

Recent releases and dispersal of non-native fishes in England and Wales, with emphasis on sunbleak *Leucaspis delineatus* / G. Zieba, G. H. Copp, G. D. Davies, P. Stebbing, K. J. Wesley, J. R. Britton // Aquatic Invasions. – 2010. – N 5. – P. 155–161.

PHENETIC DIVERSITY OF SUNBLEAK *LEUCASPIUS DELINEATUS* (HECKEL, 1843) POPULATIONS OF LARGE RIVER SYSTEMS OF EUROPEAN NORTH EAST OF RUSSIA

R.R. Rafikov

Institute of Biology of Komi Scientific Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Syktvyvkar

Summary. Results of the study of morphological diversity of *Leucaspis delineatus* (Heckel, 1843) populations in the large river systems of the European North-East of Russia are presented in this paper.

This species belongs to pontokaspian fauna complex and lives in the Vychegda and Kama rivers basins. Recent findings in several streams in the middle course of the Pechora River allow to extend its distribution area to the north-east. In this region, the Pechora power station cooling reservoir is located, which is used for fish farming. The main part of its fish community consists from naturalized species – carp *Cyprinus carpio* Linnaeus, 1758 and bleak *Alburnus alburnus* (Linnaeus, 1758). Sunbleak (*Leucaspis delineatus* (Heckel, 1843)) of the Pechora River can be attributed to alien species. On the other hand, its resettlement could take place after decrease of maximum glacial ice when the hydrographic net of the region was represented by a system of glacial lakes flowing to the Vychegda and Kama rivers.

Obtained data revealed an increase of the number of elements in some meristic characteristics (number of vertebrae, perforated scales and transverse rows of scales on the side body part) moving north-east. Phenetic diversity of sunbleak population estimated by Zhivotovsky index (μ) decreases in the same direction. Accumulation of this type of variability in different population is the result of the species areal expansion with long term isolation in the local landscapes and geographical zones with different environment. This study demonstrates significant connection in contact zone between the Pechora and Vychegda river basins.

Key words: sunbleak *Leucaspis delineatus* (Heckel, 1843), Pechora river basin, phenetic diversity, geographical variability