

УДК 597.553.2.591.4.575.21

ФЛУКТУИРУЮЩАЯ АСИММЕТРИЯ НЕКОТОРЫХ ПРИЗНАКОВ У САХАЛИНСКОЙ КРАСНОПЕРКИ *PSEUDASPIUS SACHALINENSIS* (NIKOLSKII, 1889) (CYPRINIFORMES, LEUCISCIDAE)

© 2024 г. Н. С. Романов¹, * (ORCID: 0000-0002-8214-0642)

¹Национальный научный центр морской биологии им. А.В. Жирмунского (ННЦМБ) ДВО РАН,
Владивосток 690041, Россия

*e-mail: n_romanov@inbox.ru

Поступила в редакцию 11.05.2023 г.

После доработки 28.06.2023 г.

Принята к публикации 20.09.2023 г.

В пяти выборках сахалинской красноперки *Pseudaspius sachalinensis* (Nikolskii, 1889) исследована флуктуирующая асимметрия семи признаков. Для большинства выборок при их сравнении между собой соотношение дисперсий флуктуирующей асимметрии между признаками во всех выборках соответствует дисперсии по средним значениям. На уникальность выборки из оз. Большой Чибисан указывают наименьшее число согласований с другими выборками и наибольшая сумма дисперсий по всем признакам. Кластеризация выборок сахалинской красноперки по дисперсиям флуктуирующей асимметрии всех признаков показывает разбиение на два кластера: в один входят выборки из рек Тымь, Тумнин, Сусуя и Проточная, во второй — выборка из оз. Большой Чибисан. По большинству показателей флуктуирующей асимметрии сахалинская красноперка значительно отличается от двух других видов красноперок, обитающих в тех же водоемах, что может свидетельствовать как о видовой специфичности, так и о влиянии факторов среды на начальных этапах индивидуального развития рыб.

Ключевые слова: сахалинская красноперка, *Pseudaspius sachalinensis*, морфологическая изменчивость, флуктуирующая асимметрия, стабильность развития

DOI: 10.31857/S0134347524020031

Сахалинская красноперка *Pseudaspius sachalinensis* (Nikolskii, 1889) из р. Большая Александровка (о-в Сахалин) описана А.М. Никольским (1889) как *Leuciscus sachalinensis*. Эндемик Дальнего Востока, она ведет проходной образ жизни, нагуливается в море, а зимует и нерестится в реках. В озерах может образовывать пресноводную форму, что особенно характерно для водоемов Японии. Ареал *P. sachalinensis* охватывает материковое побережье Японского моря от р. Венюковка на юге до р. Тумнин на севере, Шантарские и южные Курильские о-ва, о-в Сахалин и о-ва Японского архипелага (Гриценко, 2002; Атлас ..., 2003; Колпаков, Колпаков, 2003; Шедько, 2005; Okada and Ikeda, 1937; Nakamura, 1963; Kurawaka, 1977; Sakai, 1995; Pietsch et al., 2001; Sakai et al., 2002). Генетические исследования показали ограниченность

генетического обмена между популяциями сахалинской красноперки и высокий уровень популяционно-генетической структурированности (Семина, 2008; Брыков и др., 2013; Sakai et al., 2002).

Флуктуирующая асимметрия — это одна из наиболее обычных и широко распространенных форм проявления внутрииндивидуальной изменчивости, величину которой можно использовать для оценки стабильности развития. Однако в многочисленных работах по морфологии сахалинской красноперки вопросы флуктуирующей асимметрии не поднимались (Чуриков, Сабитов, 1982; Богуцкая, 1988, 1990; Свиридов, 1999, 2002; Свиридов, Дюбанов, 2001; Гриценко, 2002; Свиридов, Иванков, 2002; Шедько, 2005; Золотова, 2019; Nakamura,

1963; Onodera and Honma, 1976; Kurawaka, 1977; Kahata, 1981). В ряде работ показано, что уровень флуктуирующей асимметрии, как отражение определенной стабильности развития, соответствует условиям среды, в которых проходил эмбриогенез и ранний постэмбриогенез (Захаров, 1987; Романов, 2001; Tebb and Thoday, 1954; Beardmore, 1960; Valentine and Soule, 1973; Romanov, 1995, 1997). При необычных условиях развития, например, при значительной антропогенной нагрузке на нерестовый водоем или при искусственном разведении или гибридизации, дисперсия флуктуирующей асимметрии повышается (Захаров, 1987; Романов, Ковалев, 2005; Романов, 2019; Parsons, 1992; Romanov, 1995, 1997). Адаптация каждой популяции к определенным условиям среды находит отражение в уровне флуктуирующей асимметрии. Это позволяет использовать этот показатель в популяционных исследованиях, а также для контроля за состоянием природных популяций разных видов (Захаров, 1987; Биотест..., 1993; Захаров и др., 2000; Романов, Михеев, 2020; Zakharov, 2003; Turmukhametova and Shadrina, 2020; Zakharov et al., 2020; Graham, 2021). Важность такого мониторинга трудно переоценить, так как от состояния конкретных природных популяций зависит сохранение отдельных видов и нормальное функционирование экосистем в целом.

Цели данного исследования — изучение флуктуирующей асимметрии для семи признаков сахалинской красноперки *Pseudaspius sachalinensis* из нескольких водоемов Дальнего Востока России как популяционного показателя; выделение схожих и уникальных выборок, а также сравнение сахалинской красноперки с крупночешуйной *P. hakonensis* (Günther, 1877) и мелкочешуйной *P. brandtii* (Dybowski, 1872) красноперками из тех же водоемов для определения сходства и различий между этими видами.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Особи сахалинской красноперки были отловлены в водоемах Сахалинской области и Хабаровского края (рис. 1), объем материала приведен в табл. 1.

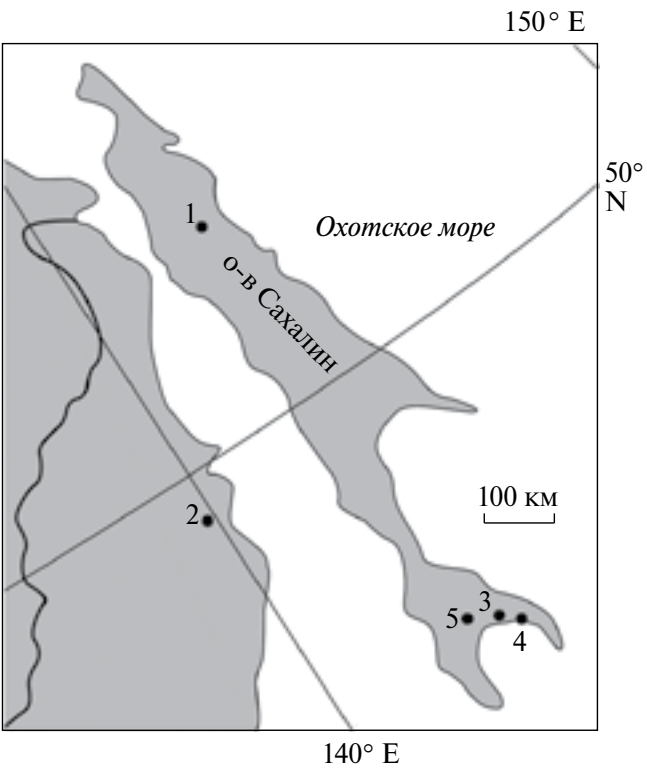


Рис. 1. Карта-схема района исследований и места сбора особей сахалинской красноперки *Pseudaspius sachalinensis*: 1 — р. Тымь, 2 — р. Тумнин, 3 — оз. Большой Чибисан, 4 — р. Протоchnая, 5 — р. Сусуя.

Для анализа выбрали 7 билатеральных признаков, которые хорошо просчитывались с малой вероятностью ошибки: число ветвистых лучей в грудных (*P*) и брюшных (*V*) плавниках, число заглазничных (*porb*) и подглазничных (*iorb*) костей, число каналов второго порядка на первой заглазничной (*porb-I*), слезной (*lacr*) и предкрышечной (*pop*) костях.

Флуктуирующую асимметрию оценивали по нескольким показателям: 1 — доля асимметричных рыб в выборке, %; 2 — доля асимметричных особей по разному числу признаков от числа асимметричных рыб в выборке, % (число рыб, асимметричных по одному признаку, делится на число асимметричных рыб; число асимметричных по двум признакам рыб делится на число асимметричных рыб и т. д.); 3 — доля асимметричных особей по каждому из признаков от общего числа случаев асимметрии в выборке, % (число случаев асимметрии в выборке представляет собой сумму случаев асимметрии по всем признакам); 4 — дисперсия флуктуирующей асимметрии (ДФА) на разных признаках, которую рассчитывали по формуле,

Таблица 1. Объем собранного материала, доля асимметричных и асимметричных по числу признаков особей дальневосточных красноперок

Водоем	N, экз.	Доля асиммет-ричных особей, %	Доля асимметричных особей по числу (от 1 до 6) признаков, %					
			1	2	3	4	5	6
Сахалинская красноперка <i>Pseudaspius sachalinensis</i>								
р. Тымь	52	96.2	26.0	20.0	36.0	14.0	4.0	0.0
р. Тумнин	65	98.5	23.4	46.9	21.9	7.8	0.0	0.0
оз. Большой Чибисан	24	87.5	19.0	23.8	33.3	23.8	0.0	0.0
р. Протоchnая	58	94.8	29.1	21.8	30.9	14.5	3.6	0.0
р. Сусуя	62	95.2	25.4	23.7	27.1	20.3	1.7	1.7
В среднем		95.4	25.3	28.5	28.9	14.9	2.0	0.4
Крупночешуйная красноперка <i>Pseudaspius hakonensis</i> (по: Романов, 2019)								
р. Тымь	53	96.2	43.1	29.4	23.5	7.8	7.8	0.0
р. Тумнин	75	92.0	43.5	31.9	21.7	2.9	0.0	0.0
Мелкочешуйная красноперка <i>Pseudaspius brandtii</i> (по: Романов, Ковалев, 2005)								
р. Тумнин	97	80.4	46.2	37.2	10.3	5.1	1.3	0.0

предложенной Палмером и Штробеком (Palmer and Strobeck, 1986):

$$\sigma_d^2 = \text{var} \left[\frac{A_i}{(R_i + L_i)/2} \right],$$

где $A_i = (R_i - L_i)$, A_i — асимметрия i -той особи, R_i — значение признака справа, L_i — значение признака слева. Данная формула ДФА учитывает мерность признаков. Это позволило сравнить уровень флуктуирующей асимметрии между признаками внутри выборки и, просуммировав дисперсии по всем признакам внутри каждой выборки, получить интегральную оценку флуктуирующей асимметрии (по сумме ДФА признаков) для сравнения разных выборок между собой. Достоверность отличий по ДФА определяли по значению F -критерия (Плохинский, 1970). В ряде случаев в исследованных выборках выявлена ненормальность распределения сравниваемых выборок по дисперсии, а объем некоторых из них был менее 40 экз., поэтому был применен метод Шеффе—Бокса с нормализующим преобразованием Бокса—Кокса (Sokal and Rohlf, 1981; Palmer and Strobeck, 1986; Graham et al., 1993). Для преобразования использовали формулу:

$$d' = (|d| + 0.00005)^{0.33}, \text{ где } d = R - L$$

и в основной формуле для вычисления ДФА A_i заменяли на d' . При оценке доли асимметричных особей по разному числу признаков от числа асимметричных рыб в выборке использовали показатели популяционной изменчивости по полиморфным признакам (Животовский, 1982).

Среднее число морф в популяции вычисляли по формуле:

$$\mu = (\sqrt{p_1} + \sqrt{p_2} + \dots + \sqrt{p_m})^2,$$

где $p_1, p_2 \dots p_m$ — выборочные значения частот, m — число морф в популяции.

Долю редких морф вычисляли по формуле:

$$h = 1 - \mu/m.$$

Показатель r , который является мерой попарного сходства и может быть интерпретирован как частота общих морф в сравниваемых популяциях, вычисляли по формуле:

$$r = \sqrt{p_1q_1} + \sqrt{p_2q_2} + \dots + \sqrt{p_mq_m},$$

где $p_1, p_2 \dots p_m$ – выборочные значения частот в первой, а $q_1, q_2 \dots q_m$ – во второй популяциях.

Критерий идентичности популяций I , основанный на показателе r , вычисляли по формуле:

$$I = \frac{8N_1N_2}{N_1 + N_2} \left(1 - r - \frac{p^0 + q^0}{4} \right),$$

где N_1 и N_2 – численность 1-й и 2-й выборок, p^0 – сумма частот морф 1-й выборки, не представленных во 2-й выборке; аналогично q^0 – сумма частот тех морф, которые отсутствовали в 1-й выборке. Величина I распределена как “хи-квадрат χ^2 ” с $m-1$ степенями свободы при нуль-гипотезе о том, что обе выборки принадлежат одной генеральной совокупности. Достоверность отличий значений показателей μ и h оценивали по величине t -критерия Стьюдента (Плохинский, 1970).

Размах изменчивости того или иного показателя рассчитывали как разницу между минимумом и максимумом. При сравнении долей их ошибки вычисляли по формуле:

$$p = \sqrt{\frac{P(100 - P)}{n - 1}},$$

где p – ошибка доли, P – доля (%), n – количество экземпляров.

Связь между параметрами оценивали посредством непараметрического коэффициента корреляции Спирмена (r_s) (Поллард, 1982); там же были взяты критические значения этого показателя. Под согласованностью понимали наличие положительной связи между выборками или между последними и средними значениями показателей.

Дендрограмму сходства строили методом полного сцепления. В качестве характеристики различий использовали евклидово расстояние. Была применена статистическая программа Systat 5.0 (Wilkinson et al., 1992a, 1992b).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Наименьшая доля асимметричных особей сахалинской красноперки отмечена в выборке из оз. Большой Чибисан, наибольшая – из р. Тумнин. Согласно полученным данным, бо́льшая часть сахалинской красноперки асимметрична по одному (25.3%), двум (28.5%) и трем

Таблица 2. Оценка связи (коэффициент корреляции Спирмена, r_s) по доле асимметричных по числу признаков особей у сахалинской красноперки *Pseudaspius sachalinensis*

	1	2	3	4	5
1		0.600	0.675	1.000**	0.986**
(М) 2	0.943**		–	0.600	0.771
(М) 3		0.814		0.675	0.814
(М) 4			0.886*		0.986**
(М) 5				0.943**	
(М)					0.929*

Примечание. Здесь и в табл. 4, 6 и 8 выборки обозначены в соответствии с рис. 1; r_s крит. для $n = 5$ – 0.900 и 1.000; для $n = 6$ – 0.828 и 0.942; * – различия достоверны при $p < 0.05$, ** – при $p < 0.01$; при $n = 4$ не вычисляется; слева – сравнение выборок со средними (видовыми) значениями (М), справа – сравнение выборок между собой.

признакам (28.9%). Достоверно намного меньше особей асимметричны по четырем (14.9%) и редко – по пяти (2.0%) признакам. При сравнении популяций отмечены отклонения от средних показателей. Так, в выборке из р. Тымь велика доля рыб асимметричных по трем признакам. В р. Тумнин доля асимметричных по двум признакам красноперок в два раза больше ($p < 0.05$), чем по одному и трем признакам. От других эта выборка отличается значительно бо́льшей долей рыб асимметричных по двум признакам ($p < 0.05$ – с выборкой из оз. Большой Чибисан, $p < 0.01$ – с выборками из остальных водоемов). В оз. Большой Чибисан и р. Сусуя значительна доля рыб асимметричных по четырем признакам. В выборке р. Сусуя присутствовали рыбы асимметричные по шести признакам. Красноперки асимметричные по пяти признакам не встречались в р. Тумнин и оз. Большой Чибисан (табл. 1).

Сравнение средней доли всех рыб асимметричных по числу признаков с этим показателем в каждой выборке показало наличие положительной корреляции со всеми выборками, кроме выборки из р. Тумнин. Между отдельными выборками положительная связь по этому показателю отмечена для рыб из рек Тымь, Проточная и Сусуя. Выборки из р. Тумнин и оз. Большой Чибисан демонстрируют отсутствие статистически значимой связи

Таблица 3. Среднее число морф (μ) и доля редких морф (h) в выборках сахалинской красноперки *Pseudaspius sachalinensis*

Водоем	μ	h
р. Тымь	4.54 ± 0.20	0.092 ± 0.04
р. Тумнин	3.67 ± 0.14	0.083 ± 0.03
оз. Большой Чибисан	3.95 ± 0.09	0.012 ± 0.02
р. Проточная	4.55 ± 0.19	0.090 ± 0.04
р. Сусуя	4.94 ± 0.29	0.177 ± 0.05

с выборками из рек Тымь, Проточная и Сусуя, а также между собой. В трех случаях отмечается согласованность, в семи – ее отсутствие (табл. 2).

Выборки из рек Тымь, Проточная и Сусуя выделяются наибольшим значением среднего числа морф в популяции, достоверно отличаясь от остальных выборок (табл. 3, 4). Максимальная доля редких морф характерна для выборки р. Сусуя, а минимальная – для выборки оз. Большой Чибисан, которая по этому показателю достоверно отличается от выборок рек Сусуя и Тумнин (табл. 3, 4). По критерию идентичности I выборка из р. Тумнин значимо отличается от выборок из рек Тымь, Проточная и Сусуя, а выборка из р. Тымь – от выборки из р. Сусуя (табл. 4).

Анализ доли асимметричных по отдельным признакам рыб от общего числа случаев асимметрии показал, что чаще всего встречаются особи с асимметрией числа каналов сейсмосенсорной системы на предкрышечных и первых заглазничных костях, а также числа ветвистых лучей в грудных плавниках. Реже всего встречались особи с асимметрией подглазничных костей. В реках Тумнин и Проточная асимметричные по этому признаку рыбы отсутствовали (табл. 5). Сравнение доли асимметричных по отдельным признакам рыб от общего числа случаев асимметрии по выборкам сахалинской красноперки со средними значениями этого показателя обнаружило положительную связь для выборок из рек Тумнин, Проточная и Сусуя. Положительная связь между этими выборками отмечена и на популяционном уровне (табл. 6). Доля рыб асимметричных по отдельным признакам от общего числа случаев в выборках из р. Тымь и оз. Большой Чибисан отличается от средних значений. На популяционном уровне эти две выборки продемонстрировали наличие статистически значимой связи между собой, выборка из р. Тымь показала связь с выборкой из р. Проточная, а из оз. Большой Чибисан – с выборкой из р. Сусуя. В шести случаях отмечена согласованность, в четырех – ее отсутствие (табл. 6).

Таблица 4. Попарное сравнение выборок сахалинской красноперки *Pseudaspius sachalinensis* по среднему числу морф (μ), доле редких морф (h), показателю сходства (r) и критерию идентичности (I)

	μ						r					
		1	2	3	4	5		1	2	3	4	5
h	1		3.6***	2.7**	0.01	1.10	I		0.938±0.030	0.969	0.998	0.768±0.060
	2	0.18		1.7	3.7***	3.9***		12.0**		0.951	0.947±0.028	0.947±0.026
	3	1.8	2.0*		2.9**	3.3**		2.8	6.9		0.969	0.977
	4	0.04	0.04	1.7		1.1		0.4	10.8*	3.0		0.985
	5	1.3	1.6	3.1**	1.4			51.6***	11.3**	2.6	2.6	

Примечание. Различия достоверны при $p < 0.05$, **при $p < 0.01$, ***при $p < 0.001$; выборочная ошибка вычисляется, если r значимо отличается от 1 (по критерию I).

Таблица 5. Доля асимметричных рыб по каждому признаку у дальневосточных красноперок

Водоем	Доля (%) от общего числа случаев асимметрии признаков						
	<i>P</i>	<i>V</i>	<i>porb</i>	<i>iorb</i>	<i>porb-1</i>	<i>lacr</i>	<i>pop</i>
Сахалинская красноперка <i>Pseudaspius sachalinensis</i>							
р. Тымь	17.6	6.4	18.4	2.4	20.8	16.8	17.6
р. Тумнин	16.8	7.3	15.3	0.0	21.9	16.1	22.6
оз. Большой Чибисан	18.2	7.3	20.0	3.6	16.4	14.5	20.0
р. Проточная	20.3	5.3	15.0	0.0	22.6	16.5	20.3
р. Сусуя	20.7	9.3	12.0	0.7	18.0	15.3	24.0
Среднее с ошибкой	18.8±2.4	7.2±1.6	15.5±2.2	1.0±0.4	20.3±2.5	16.0±2.3	21.2±2.5
Крупночешуйная красноперка <i>Pseudaspius hakonensis</i> (по: Романов, 2019)							
р. Тымь	22.7	12.4	2.1	5.2	16.5	20.6	20.6
р. Тумнин	19.7	7.9	2.4	0.8	17.3	26.0	26.0
Мелкочешуйная красноперка <i>Pseudaspius brandtii</i> (по: Романов, Ковалев, 2005)							
р. Тумнин	17.3	6.5	10.1	2.2	18.0	20.1	225.9

Примечание. Расшифровка сокращений приведена в разделе “Материал и методика”.

Таблица 6. Оценка связи (коэффициент корреляции Спирмена, *r*_s) по доле асимметричных особей по признакам от числа случаев асимметрии у сахалинской красноперки *Pseudaspius sachalinensis*

	1	2	3	4	5
1		0.688	0.759*	0.786*	0.598
(М) 2	0.688		0.688	0.938**	0.964**
(М) 3		1.000**		0.580	0.723*
(М) 4			0.688		0.884*
(М) 5				0.938**	
(М)					0.964**

Примечание. *r*_s крит. для n = 7 – 0.714 и 0.892; *различия достоверны при *p* < 0.05, **при *p* < 0.01; слева – сравнение выборок со средними (видовыми) значениями (М), справа – сравнение выборок между собой.

Минимальные средние значения ДФА характерны для числа лучей в грудных и брюшных плавниках, а максимальные – для числа каналов на первых заглазничных костях (табл. 7). Сравнение ДФА признаков отдельных выборок сахалинской красноперки со средними значениями обнаружило статистически значимую положительную связь, что справедливо для всех выборок и говорит об их согласованности. Сравнение же выборок между собой показало наличие положительной связи между большинством из них, например, выборки из рек Тымь и Сусуя согласуются со всеми. Отмечено отсутствие положительной связи выборки

из оз. Большой Чибисан с выборками из рек Тумнин и Проточная. В восьми случаях отмечена согласованность и в двух – ее отсутствие (табл. 8). Сравнение выборок по ДФА отдельных признаков показало неравноценность признаков для оценки сходства или различия между выборками. Достоверные отличия отсутствовали по числу заглазничных костей и каналов на слезных и предкрышечных костях, а также по числу ветвистых лучей в грудных плавниках. По другим признакам различия были единичны: выборка из р. Проточная отличалась от выборки из р. Сусуя меньшей дисперсией по числу лучей в брюшных плавниках (*p* < 0.05), выборка

Таблица 7. Дисперсия флуктуирующей асимметрии (×10⁻³) некоторых признаков у дальневосточных красноперок

Водоем	<i>P</i>	<i>V</i>	<i>porb</i>	<i>iorb</i>	<i>porb-1</i>	<i>lacr</i>	<i>pop</i>	Сумма
Сахалинская красноперка <i>Pseudaspius sachalinensis</i>								
р. Тымь	0.873	2.128	18.245	8.046	20.161	13.132	4.561	67.145
р. Тумнин	0.834	2.136	16.743	0.000	24.981	13.084	4.657	62.345
оз. Большой Чибисан	0.909	2.124	18.299	11.569	33.165	10.242	5.201	81.509
р. Проточная	0.934	1.553	17.100	0.000	34.165	10.328	4.069	68.149
р. Сусуя	0.929	2.556	16.916	2.341	26.745	8.922	4.664	63.073
В среднем	0.891	2.090	17.241	3.272	27.117	11.123	4.547	66.281
Крупночешуйная красноперка <i>Pseudaspius hakonensis</i> (по: Романов, 2019)								
р. Тымь	0.816	2.783	5.552	12.639	99.681	15.425	4.817	141.713
р. Тумнин	0.814	1.651	3.891	1.935	33.274	14.812	5.416	61.793
Мелкочешуйная красноперка <i>Pseudaspius brandtii</i> (по: Романов, Ковалев, 2005)								
р. Тумнин	0.658	1.082	10.660	9.848	10.551	9.998	2.601	45.398

Примечание. *r*_s крит. для n = 7 – 0.714 и 0.892; *различия достоверны при *p* < 0.05, **при *p* < 0.01; слева – сравнение выборок со средними (видовыми) значениями (М), справа – сравнение выборок между собой.

Таблица 8. Оценка связи (коэффициент корреляции Спирмена, *r*_s) по дисперсии флуктуирующей асимметрии у сахалинской красноперки *Pseudaspius sachalinensis*

	1	2	3	4	5
1		0.786*	0.964**	0.786*	0.893**
(М) 2	0.964**		0.643	1.000**	0.964**
(М) 3		0.893**		0.643	0.786*
(М) 4			0.893**		0.964**
(М) 5				0.893**	
(М)					0.964**

Примечание. *r*_s крит.= 0.714 и 0.892; *различия достоверны при *p* < 0.05, **при *p* < 0.01; слева – сравнение выборок со средними (видовыми) значениями (М), справа – сравнение выборок между собой.

из р. Тымь от выборки из р. Проточная – меньшей дисперсией по числу каналов на первых заглазничных костях (*p* < 0.05). Максимальное число достоверных различий между выборками (восемь из десяти возможных) отмечено только для дисперсии по числу подглазничных костей. Наибольшим значением суммы дисперсий по всем признакам выделялась выборка из оз. Большой Чибисан (табл. 7).

Кластеризация выборок сахалинской красноперки по ДФА всех признаков показала разбиение на два кластера: один объединяет выборки из рек Тымь, Тумнин, Сусуя и Проточная, второй представляет собой выборку из оз. Большой Чибисан. В первом кластере

наиболее близки между собой выборки рек Тумнин и Сусуя (рис. 2).

ОБСУЖДЕНИЕ

При анализе согласованности между соотношениями средних значений анализируемых показателей с таковыми отдельных выборок и последних между собой кажется вполне логичным, что выборки, согласованные со средними значениями, согласуются и между собой. Это справедливо, например, для выборок рек Тымь, Проточная и Сусуя по доле асимметричных особей по числу признаков. Однако такое согласование наблюдается не всегда: выборка

оз. Большой Чибисан не согласуется ни с одной из выборок, а у выборки р. Тумнин отсутствует связь со средними значениями этого показателя.

По доле асимметричных особей по признакам от числа случаев асимметрии картина другая. Выборки, согласованные со средними значениями, согласуются как между собой, так и с выборками из р. Тымь и оз. Большой Чибисан, у которых нет связи со средними значениями. Для последних характерна положительная корреляция по этому показателю.

Для дисперсии флуктуирующей асимметрии соотношение дисперсий между признаками во всех выборках соответствует таковому по средним значениям. Положительная связь между выборками характерна для восьми случаев из десяти. Только выборка оз. Большой Чибисан не согласуется с выборками из рек Тумнин и Проточная. По всем трем показателям наименьшим числом согласований выделяется выборка из оз. Большой Чибисан, а по двум показателям — из р. Тумнин. Наибольшее число согласований по всем показателям отмечено для выборок из рек Сусуя (9), а также Тымь и Проточная (по 8); наименьшее — для выборок из оз. Большой Чибисан и р. Тумнин (4 и 5 соответственно). При суммировании числа несогласований по всем показателям выборки располагаются в следующем порядке: оз. Большой Чибисан — 8, р. Тумнин — 7, реки Тымь и Проточная — по 4 и р. Сусуя — 3. Таким образом, наименее специализированной можно считать выборку сахалинской красноперки из р. Сусуя, а уникальной — выборку из оз. Большой Чибисан. Это подтверждается суммой дисперсий по всем признакам, которая у выборки из р. Сусуя незначительно больше минимальной, а у выборки из оз. Большой Чибисан имеет максимальное значение. Большое число достоверных различий между выборками по ДФА по числу подглазничных костей связано, очевидно, не только с большим размахом изменчивости этого показателя между популяциями, но и с нулевым значением дисперсии в двух выборках из пяти.

По ДФА использованных признаков в один кластер входят наиболее отдаленные друг от друга выборки из рек Тымь, Тумнин, Проточная и Сусуя. Выборки из оз. Большой

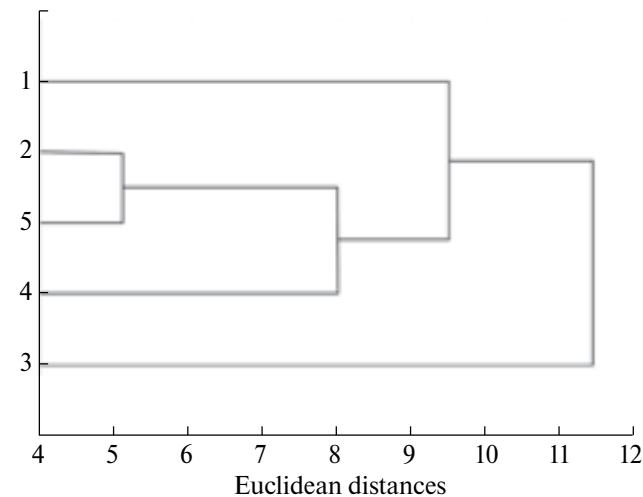


Рис. 2. Дендрограмма сходства выборок сахалинской красноперки *Pseudaspius sachalinensis* по дисперсии флуктуирующей асимметрии исследованных признаков. Выборки обозначены цифрами в соответствии с рис. 1.

Чибисан образуют самостоятельный кластер. Ранее на основе генетических данных было показано, что для сахалинской красноперки характерен высокий уровень популяционно-генетической структурированности (Семина, 2008; Брыков и др., 2013). В этом несоответствии наших результатов и генетических данных нет противоречия. Флуктуирующая асимметрия является проявлением стабильности развития и говорит о сходстве или различиях условий эмбрионального и раннего постэмбрионального развития, когда происходит закладка и становление используемых морфологических структур. Выборка из оз. Большой Чибисан отличается наибольшей суммой ДФА по всем признакам, что может указывать на пониженную стабильность развития красноперки в этом водоеме. Это может быть результатом возможного антропогенного загрязнения из-за плотной застройки коттеджами его берегов.

Несомненный интерес представляет сравнение сахалинской красноперки с крупночешуйной *Pseudaspius hakonensis* (см.: Романов, 2019) и мелкочешуйной *P. brandtii* (см.: Романов, Ковалев, 2005) красноперками из тех же водоемов (табл. 1, 5, 7).

У крупночешуйной красноперки из рек Тымь и Тумнин в отличие от обитающей здесь же сахалинской красноперки доля рыб

асимметричных по одному признаку больше ($p < 0.05$), а доля рыб асимметричных по числу заглазничных костей меньше ($p < 0.01$); ДФА по числу заглазничных костей меньше ($p < 0.001$), а по числу подглазничных костей ($p < 0.05$) — больше. Для красноперок из р. Тымь характерно отсутствие положительной связи по соотношению долей рыб асимметричных по отдельным признакам от общего числа случаев асимметрии; у крупночешуйной красноперки из этой выборки больше значение ДФА по числу каналов на первой заглазничной кости ($p < 0.001$), а также больше сумма дисперсий всех признаков ($p < 0.001$). В отличие от крупночешуйной красноперки среди особей сахалинской красноперки из р. Тумнин нет рыб, асимметричных по числу подглазничных костей, кроме того у сахалинской красноперки из этой выборки отсутствует положительная связь соотношения ДФА признаков.

У мелкочешуйной красноперки из р. Тумнин доля асимметричных рыб меньше, чем у сахалинской красноперки ($p < 0.001$), а доля рыб асимметричных по одному признаку — больше ($p < 0.01$). Среди особей мелкочешуйной красноперки есть рыбы, асимметричные по числу подглазничных костей; меньше ДФА по числу лучей в брюшных плавниках ($p < 0.001$), по числу заглазничных костей ($p < 0.05$) и каналов на первой заглазничной ($p < 0.001$) и предкрышечной ($p < 0.01$) костях, также меньше сумма дисперсий по всем признакам ($p < 0.05$). Однако ДФА по числу подглазничных костей ($p < 0.001$) у представителей этого вида больше, чем у сахалинской красноперки.

Сравнение крупночешуйной и мелкочешуйной красноперок из р. Тумнин показало, что у первой больше доля асимметричных рыб ($p < 0.05$), но меньше доля рыб, асимметричных по числу заглазничных костей ($p < 0.05$); больше ДФА по числу лучей в брюшных плавниках ($p < 0.05$), по числу каналов на первой заглазничной ($p < 0.001$), предкрышечной ($p < 0.001$) и слезной ($p < 0.05$) костях, а также сумма дисперсий по всем признакам ($p < 0.05$), но меньше ДФА по числу заглазничных ($p < 0.001$) и подглазничных ($p < 0.001$) костей.

Таким образом, у обитающих в р. Тымь сахалинской и крупночешуйной красноперок отмечены 7 различий, а у этих же видов из

р. Тумнин — 6. В р. Тымь у представителей разных видов красноперок в два раза больше различий по ДФА, чем у тех же видов, обитающих в р. Тумнин. При сравнении сахалинской и мелкочешуйной красноперок, как и при сравнении мелкочешуйной и крупночешуйной красноперок из р. Тумнин обнаруживается 9 различий. Из них соответственно 6 и 7 различий касаются ДФА, которая является показателем стабильности развития. Это позволяет с уверенностью сказать, что мелкочешуйная красноперка в большей степени отличается от сахалинской и крупночешуйной, чем две последних различаются между собой. Такое заключение не совпадает с данными по митохондриальной ДНК. Генетические различия внутри рода *Tribolodon*, который после ревизии стал называться *Pseudaspius* (см.: Dyldin et al., 2020; Sakai et al., 2020; Dyldin and Orlov, 2021), оцениваются следующими величинами: 10.9% между *P. hakonensis* и *P. sachalinensis*, 8.5% между *P. brandtii* и *P. sachalinensis* (Брыков и др., 2013). Значительные различия между сахалинской и другими видами красноперок из тех же водоемов по большинству показателей флуктуирующей асимметрии могут свидетельствовать как о видовой специфичности, так и о различии мест нереста (в русле реки или в ее притоках), а также о лучшей или худшей адаптации вида к местам размножения. Стабильность развития красноперок можно оценить по сумме ДФА по всем использованным признакам. Самая высокая стабильность развития в данном случае характерна для мелкочешуйной красноперки (сумма дисперсий 45.398), средняя — для крупночешуйной красноперки из р. Тумнин и сахалинской из рек Тымь и Тумнин (сумма дисперсий от 61.793 до 67.145), низкая — для крупночешуйной красноперки из р. Тымь (сумма дисперсий 141.713).

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает благодарность сотрудникам ННЦМБ РАН А.А. Баланову и А.Д. Кухлевскому, а также сотруднику Сахалинского государственного университета С.Н. Сафронову за помощь в сборе материала.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Данная работа финансировалась за счет средств бюджета Национального научного центра морской биологии им. А.В. Жирмунского ДВО РАН. Никаких дополнительных грантов на проведение или руководство данным конкретным исследованием получено не было.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Комиссия по биомедицинской этике Национального научного центра морской биологии им. А.В. Жирмунского ДВО РАН считает, что проведенные экспериментальные процедуры с рыбами (отлов сетными орудиями и умерщвление с целью изучения морфологических особенностей их строения) соответствуют действующим российским и международным нормам права и нормативным актам по проведению исследований с лабораторными животными (протокол № 4-201123 от 20 ноября 2023 г.)

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Автор заявляет, что у него нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Атлас пресноводных рыб России. М.: Наука. 2003.

Биотест: интегральная оценка здоровья экосистем и отдельных видов. М.: Моск. отд. междунар. фонда “Биотест”. 1993.

Богущая Н.Г. Топография каналов сейсмосенсорной системы карповых рыб подсемейств Leuciscinae, Xenocyprinidae и Cultrinae // Вопр. ихтиологии. 1988. Т. 28. С. 367–382.

Богущая Н.Г. Морфологические основы системы карповых рыб подсемейства ельцовых (Leuciscinae, Cyprinidae) // Вопр. ихтиологии. 1990. Т. 30. С. 920–933.

Брыков Вл.А., Полякова Н.Е., Семина А.В. Сравнительный анализ изменчивости митохондриальной ДНК у четырех видов дальневосточных красноперок рода *Tribolodon* (Pisces, Cyprinidae) // Генетика. 2013. Т. 49. С. 355–365.

Гриценко О.Ф. Проходные рыбы острова Сахалин (систематика, экология, промысел). М.: Изд-во ВНИРО. 2002.

Животовский Л.А. Показатели популяционной изменчивости по полиморфным признакам // Фенетика популяций. М.: Наука. 1982. С. 38–44.

Захаров В.М. Асимметрия животных. Популяционно-феногенетический подход. М.: Наука. 1987.

Захаров В.М., Баранов А.С., Борисов В.И. и др. Здоровье среды: методика оценки. М.: Центр экологической политики России, Центр здоровья среды, 2000.

Золотова А.О. Морфологическая и молекулярная изменчивость дальневосточных красноперок рода *Tribolodon* (Osteichthyes: Cyprinidae) с анализом последовательностей ДНК в систематике семейства Leuciscinae: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток. 2019.

Колпаков В.Е., Колпаков Н.В. Ихтиофауна внутренних вод северного Приморья // Вопр. ихтиологии. 2003. Т. 43. С. 739–743.

Никольский А.М. Остров Сахалин и его фауна позвоночных животных. Приложение № 5. Т. 60. СПб. 1889.

Плохинский Н.А. Биометрия. М.: Изд-во МГУ. 1970.

Поллард Дж. Справочник по вычислительным методам статистики. М.: Финансы и статистика. 1982.

Романов Н.С. Флуктуирующая асимметрия лососей заводского и естественного воспроизводства. Чтения памяти В.Я. Леванидова. Владивосток: Дальнаука. 2001. Т. 1. С. 328–335.

Романов Н.С. Морфологическая изменчивость крупночешуйной красноперки *Tribolodon hakonensis* (Cyprinidae) // Вопр. ихтиологии. 2019. Т. 59. С. 258–267. doi: 10.1134/S004287521902022X

Романов Н.С., Михеев П.Б. Изменчивость сибирского тайменя *Hucho taimen* (Salmonidae) реки Амур // Вопр. ихтиологии. 2020. Т. 60. С. 655–664. doi: 10.31857/S0042875220060089

Романов Н.С., Ковалев М.Ю. Морфологическая изменчивость мелкочешуйной красноперки *Tribolodon brandtii* (Cyprinidae) из некоторых водоемов Дальнего Востока. Чтения памяти В.Я. Леванидова. Владивосток: Дальнаука. 2005. Т. 3. С. 483–491.

Свиридов В.В. Морфология и структура чешуи популяций дальневосточных красноперок рода *Tribolodon* Приморья и южного Сахалина. Матер. II регион. конф. “Актуальные проблемы морской биологии, экологии и биотехнологии”. Владивосток: Изд-во ДВГУ. 1999. С. 135–136.

Свиридов В.В. Морфологическая и генетическая дивергенция и географическая изменчивость дальневосточных красноперок рода *Tribolodon*: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток. 2002.

Свиридов В.В., Дюбанов А.М. Особенности подвесочного аппарата дальневосточных красноперок (*Tribolodon*, Cyprinidae). IV регион. конф. “Актуальные проблемы морской биологии, экологии и биотехнологии”. Владивосток: Изд-во ДВГУ. 2001. С. 108–110.

Свиридов В.В., Иванков В.Н. Топография сейсмосенсорных каналов головы молоди дальневосточных красноперок рода *Tribolodon* (Cyprinidae) и ее значение для видовой диагностики // Вопр. ихтиологии. 2002. Т. 42. С. 418–420.

Семина А.В. Молекулярная эволюция и филогенетические отношения в двух группах рыб семейств Mugilidae и Cyprinidae: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Владивосток. 2008.

Чуриков А.А., Сабитов Е.Х. Дополнение к диагнозу дальневосточных красноперок рода *Tribolodon* // Вопр. ихтиологии. 1982. Т. 22. С. 881–883.

Шедько С.В. О таксономическом статусе *Leuciscus sachalinensis* Nikolsky, 1889 (Cypriniformes, Cyprinidae) // Вопр. ихтиологии. 2005. Т. 45. С. 475–481.

Beardmore J.A. Developmental stability in constant and fluctuating temperatures // Am. J. Phys. Anthropol. 1960. V. 14. P. 411–422.

Dyldin Y.V., Hanel L., Fricke R. et al. Fish diversity in freshwater and brackish water ecosystems of Russia and adjacent waters // Publ. Seto Mar. Biol. Lab. 2020. V. 45. P. 47–116. doi: 10.5134/251251

Dyldin Y.V., Orlov A.M. Annotated list of ichthyofauna of inland and coastal waters of Sakhalin Island. 1. Families Petromyzontidae–Salmonidae // J. Ichthyol. 2021. V. 61. P. 48–79. doi: 10.1134/S0032945221010057

Graham J.H. Fluctuating asymmetry and developmental instability, a guide to best practice // Symmetry. 2021. V. 13. P. 9. doi.org/10.3390/sym13010009

Graham J., Freeman D.C., Emlen J. Antisymmetry, directional asymmetry, and dynamic morphogenesis // Genetica. 1993. V. 89. P. 121–137. doi:10.1007/bf02424509

Kahata M. Differences in the swim bladder of three species of the genus *Tribolodon* from Hokkaido // Jpn. J. Ichthyol. 1981. P. 349–350.

Kurawaka K. Cephalic lateral-line systems and geographical distribution of the genus *Tribolodon* (Cyprinidae) // Jpn. J. Ichthyol. 1977. V. 24. P. 167–175.

Nakamura M. Keys to the Freshwater Fishes of Japan Fully Illustrated in Colors. Tokyo: Hokuryukan. 1963.

Okada Y., Ikeda H. Statistical observations on the species of the genus *Tribolodon* in Hokkaido, Japan and notes on their distribution // Zool. Mag. Tokyo. 1937. V. 49. P. 161–172.

Onodera T., Honma Y. Racial differentiation of the Japanese dace (genus *Leuciscus*) in the Northern Japan // Proc. Japan. Soc. Syst. Zool. 1976. V. 12. P. 65–77.

Palmer A.R., Strobeck C. Fluctuating asymmetry: measurement, analysis, patterns // Annu. Rev. Ecol. Syst. 1986. V. 17. P. 391–421.

Parsons P.A. Fluctuating asymmetry: a biological monitor of environmental and genomic stress // Heredity. 1992. V. 68. P. 361–364.

Pietsch T.W., Amaoka K., Stevenson D. et al. Freshwater fishes of the Kuril Islands and adjacent regions // Species Diversity. 2001. V. 6. P. 133–164.

Romanov N.S. Fluctuating asymmetry in chum salmon, *Oncorhynchus keta*, from the Maritime Province // J. Ichthyol. 1995. V. 35. P. 171–182.

Romanov N.S. Fluctuating asymmetry and salmon rearing // J. Morphol. 1997. V. 232. P. 317.

Sakai H. Life-histories and genetic divergence in three species of *Tribolodon* (Cyprinidae) // Mem. Fac. Fish. Sci., Hokkaido Univ. 1995. V. 42. № 1–2. P. 1–98. http://hdl.handle.net/2115/21893

Sakai H., Goto A., Jeon S.R. Speciation and dispersal of *Tribolodon* species (Pisces, Cyprinidae) around the Sea of Japan // Zool. Sci. 2002. V. 19. P. 1291–1303. https://doi.org/10.2108/zsj.19.1291

Sakai H., Watanabe K., Goto A. A revised generic taxonomy for Far East Asian minnow *Rhynchocypris* and dace *Pseudaspius* // Ichthyol. Res. 2020. V. 67. P. 330–334. doi: 10.1007/s10228-019-00726-5

Sokal R.R., Rohlf F.J. Biometry. New York: Freeman & Co. 1981.

Tebb G., Thoday J.M. Stability in development and relational balance of X-chromosomes in *Drosophila melanogaster* // Nature. 1954. V. 174. P. 1109–1110. https://doi.org/ 10.1038/1741109a0

Turmukhametova N., Shadrina E. Changes in the fluctuating asymmetry of the leaf and reproductive capacity of *Betula pendula* roth reflect pessimization of anthropogenically transformed environment // Symmetry. 2020. V. 12. 1970. doi.org/10.3390/sym12121970

Valentine D.V., Soule M. Effect of p,p’-DDT on developmental stability of pectoral fin rays in the grunion // Fish. Bull. Nat. Mar. Fish. Serv. 1973. V. 71. P. 921–925.

Wilkinson L., Hill M.-A., Welna J.P., Birkenbeuel. SYSTAT for Windows: Statistics, Version 5. Evanston: Systat Inc. 1992a.

Wilkinson L., Hill M.-A., Miceli S. et al. SYSTAT for Windows: Graphics, Version 5. Evanston: Systat Inc. 1992b.

Zakharov V.M. Linking developmental stability and environmental stress: a whole organism approach. Developmental instability: Causes and Consequences. New York: Oxford University Press. 2003. P. 402–414.

Zakharov V.M., Shadrina E.G., Trofimov I.E. Fluctuating asymmetry, developmental noise and developmental stability: future prospects for the population developmental biology approach // Symmetry. 2020. V. 12. Art. ID 1376. doi.org/10.3390/sym12081376

Fluctuating Asymmetry of Some Characters in the Sakhalin Redfin *Pseudaspius sachalinensis* (Nikolskii, 1889) (Cypriniformes, Leuciscidae)

N. S. Romanov^a

^a*Zhirmunsky National Scientific Center of Marine Biology, Far Eastern Branch,
Russian Academy of Sciences, Vladivostok 690041, Russia*

Fluctuating asymmetry of seven characters was studied in five samples of the Sakhalin redfin *Pseudaspius sachalinensis* (Nikolskii, 1889). A comparison of these samples with each other showed that the ratio of variances of fluctuating asymmetry between characters corresponds in a majority of samples to the variance of the average values for these samples. The uniqueness of the sample from Bolshoi Chibisan Lake is indicated by the smallest number of agreements with other samples and the largest sum of variances for all characters. Clusterization of samples of the Sakhalin redfins in terms of variances of fluctuating asymmetry of all characters shows a division into two clusters: one includes samples from the Tym, Tumnin, Susuya, and Protochnaya rivers; and the other cluster includes a sample from the Bolshoi Chibisan Lake. For most indicators of fluctuating asymmetry, the Sakhalin redfin differs significantly from two other redfin species living in the same water bodies, this may indicate either species specificity or the influence of environmental factors at the initial stages of individual development of fish in the spawning sites.

Keywords: Sakhalin redfin, *Pseudaspius sachalinensis*, morphological variability, fluctuating asymmetry, stability of development