

УДК 597.554.3:(575.21+574.3):57.044

DOI: 10.17072/1994-9952-2018-1-31-42.

**Б. Г. Котегов**

Удмуртский государственный университет, Ижевск, Россия

## НАПРАВЛЕННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ СЧЕТНЫХ ПРИЗНАКОВ ОСЕВОГО СКЕЛЕТА ПЛОТВЫ *RUTILUS RUTILUS* (L.) В УСЛОВИЯХ УРБАНИЗАЦИИ: ФОРМИРОВАНИЕ «ГОРОДСКОГО» МОРФОТИПА

У плотвы из Чемошурского пруда, расположенного на окраине г. Ижевска, выявлены статистически значимые отличия от плотвы из других городских и пригородных водоемов Удмуртии по четырем счетным признакам осевого скелета, которые характерны для «индустриальной расы» данного вида. Только в этом пруду отмечена периодическая гибель части годовалых особей плотвы, совпадающая по времени с весенним повышением уровня его химического загрязнения в результате поступления талых вод с городской территории. Выжившие весной годовики чемошурской плотвы также имели статистически значимые отличия от погибших «сверстников» по комплексу счетных признаков осевого скелета. По итогам визуальных наблюдений за живыми и погибающими ювенильными особями плотвы в подпорных зонах пруда сделано предположение о функциональных механизмах отбора на выживание, связанных с различиями их двигательной активности в весенний период в условиях загрязнения воды.

**Ключевые слова:** плотва; счетные признаки; осевой скелет; изменчивость; химическое загрязнение.

**B. G. Kotegov**

Udmurt State University, Izhevsk, Russian Federation

## DIRECTIONAL VARIABILITY OF COUNTING FEATURES OF THE AXIAL SKELETON OF ROACH *RUTILUS RUTILUS* (L.) IN THE CONDITIONS OF URBANIZATION: FORMATION OF URBAN MORPHOTYPE

In the Chemoshur pond located on the Izhevsk suburb the roach had statistically significant differences from the roaches of other urban and suburban ponds of the Udmurt Republic in four counting features of the axial skeleton. Such differences are corresponded with the characteristics of "industrial race" of this species. Only in this pond a periodic death of the individuals of roach of one-year age was marked, coinciding in time with the spring increase in the level of its chemical pollution as a result of the flow of melt water from the urban area. The juveniles of roach surviving in the spring also had statistically significant differences from the dead individuals of the same age in complex of counting features of the axial skeleton. Based on the results of visual observations of the living and dying juvenile individuals of roach in the retaining zones of the pond, an assumption was made about the functional mechanisms of selection for survival associated with differences in their locomotor activity in the spring period in conditions of water pollution.

**Key words:** roach; counting features; axial skeleton; variability; chemical pollution.

### Введение

Особенности количественного проявления некоторых счетных признаков у особей плотвы *Rutilus rutilus* (Linnaeus 1758) в популяциях, обитающих в городских водоемах и водотоках в условиях высокого уровня хронического антропогенного загрязнения, отмечались ранее многими авторами [Яковлев, 1992; Мироновский, 1994; Бакланов,

2002; Izyumov et al., 1998]. В подобных условиях плотва часто характеризуется увеличением числа ветвистых лучей в непарных плавниках и позвонков в хвостовом отделе позвоночника на фоне уменьшения их числа в туловищном отделе. Такие изменения фенотипа, сходные по направлению и амплитуде, наблюдаются у плотвы в отдельных загрязненных водоемах, часто расположенных в разных регионах, то есть формируются независимо

друг от друга и во многих случаях приводят к статистически значимым количественным отличиям от типовых морфологических показателей этого вида. Например, по результатам проведенного нами ранее кластерного анализа с привлечением литературных данных [Мироновский, 1994] плотва из Чешошурского пруда, собирающего неорганизованные стоки с территории г. Ижевска, оказалась по комплексу средних значений пяти счетных признаков скелета ближе к географически более удаленной плотве, обитающей в загрязненных реках г. Москвы и Подмосковья, нежели к «соседним» представителям данного вида из водохранилищ и рек Удмуртской Республики [Котегов, 2003a].

Все это позволяет говорить о возможности формирования у такого экологически пластичного и морфологически изменчивого вида рыб, как плотва, особого «городского» морфотипа, который ряд авторов склонен называть «индустриальной расой». В.Н. Яковлев [1992] высказывал предположение, что подобная форма плотвы может появиться в результате жесткого отбора ее гамет, устойчивых к химическому загрязнению воды. Более поздние экспериментальные данные показали, что воздействие ряда химических токсикантов на зародышевые стадии развития плотвы может приводить к изменению процессов морфогенеза ее эмбрионов и последующей избирательной элиминации отдельных развивающихся особей, со стати-

стически значимым сдвигом среднего числа позвонков в разных отделах позвоночника у выживших и сформировавшихся сеголеток [Kas'yanov et al., 2001; Chebotareva et al., 2009]. Однако регистрируемый при этом тренд изменения среднего числа туловищных позвонков у экспериментальных особей плотвы чаще всего противоположен тому, что наблюдается у представителей данного вида в природных условиях некоторых техногенно загрязненных водоемов. Таким образом, механизмы образования и возможности устойчивого существования особого морфотипа плотвы в городских водоемах с высоким уровнем химического загрязнения на данный момент не выяснены.

Цель настоящей работы – изучить особенности формирования направленной межгрупповой изменчивости плотвы по счетным признакам осевого скелета в водоемах Удмуртии, подверженных влиянию урбанизированной среды.

### Материал и методы исследования

Ихтиологический материал собран нами в 1999–2000 и 2009–2017 гг. в девяти прудах и двух старых заводских водохранилищах, расположенных на урбанизированных территориях центрально-восточной части Удмуртской Республики (рис. 1). Все водоемы относятся к бассейнам двух правобережных притоков р. Камы – р. Иж и Сива.



Рис. 1. Карта-схема района исследований с указанием мест сбора ихтиологического материала (нумерацию водоемов см. в тексте)

1. Чешошурский пруд образован на восточной окраине г. Ижевска в результате зарегулирования плотиной р. Чешошурки – притока второго порядка р. Иж. Площадь водоема около 6 га, длина вдоль русла – 700 м, глубина – до 3 м. Водосборная тер-

ритория пруда на 90% подвержена антропогенной трансформации, на ней находятся селитебные участки с городской многоэтажной застройкой, многочисленные объекты автотранспортной инфраструктуры, несколько производственных площа-

док, а также сельхозугодья.

2. Пироговский пруд площадью около 38 га образован на р. Пироговке – притоке второго порядка р. Иж. Водоем расположен на южной окраине г. Ижевска, на его водосборе находятся селитебные участки с городской малоэтажной застройкой, садово-огородные массивы и автогаражные кооперативы, спортивно-рекреационные объекты и сельхозугодья.

3. Нагорный пруд площадью около 10 га образован на р. Игерманке – притоке второго порядка р. Иж (Ижевского водохранилища). Водоем расположен на северной окраине г. Ижевска, по его плотине проходит городская объездная автомобильная трасса. Водосбор пруда включает в себя участки нескольких садово-огородных массивов и селитебную территорию Нагорного дома инвалидов.

4. Пруд «Шайба», водоем запрудно-наливного типа площадью около 10 га, находится на северо-восточной окраине г. Ижевска. Из пруда вытекает ручей – приток третьего порядка р. Иж, который в период летней межени полностью пересыхает. На водосборной территории пруда расположены участки коттеджной застройки и садово-огородных массивов.

5. Ижевское водохранилище – антропогенный водоем плотинного типа с сезонным регулированием стока, образованный в 1760 г. на р. Иж. Акватория водоема площадью 2 640 га полностью расположена в черте г. Ижевска, с городской территории в водохранилище поступают подогретые сбросы ТЭЦ-1, а также ливневые и коммунально-бытовые стоки различного происхождения. Кроме того, на водосборе находятся сельские населенные пункты, объекты добычи нефти, торфа и стройматериалов, предприятия деревообработки и агропромышленного комплекса, сельхозугодья и объекты рекреации.

6. Ягульский пруд площадью около 14 га образован на р. Ягулке – притоке третьего порядка р. Иж. Водоем расположен в северо-восточной пригородной зоне г. Ижевска, на его водосборе находятся объекты транспортной инфраструктуры и сельского хозяйства, участки коттеджной застройки и садово-огородных массивов.

7. Завьяловский пруд площадью около 8 га образован на р. Быдвайке – притоке второго порядка р. Иж. Водоем расположен в юго-восточной пригородной зоне г. Ижевска, на его водосборной территории находятся производственные площадки, объекты транспортной инфраструктуры, участки многоэтажной и малоэтажной жилой застройки, садово-огородные массивы, рекреационные объекты и сельхозугодья.

8. Вожойский пруд площадью около 19 га образован на р. Вожойке – притоке второго порядка р. Иж. Водоем расположен в северо-восточной пригородной зоне г. Ижевска, на его водосборе находятся объекты добычи нефти и торфа, производст-

венные площадки, участки многоэтажной и малоэтажной жилой застройки.

9. Березовский пруд-«нефтеловушка» площадью около 7 га образован на р. Березовке, притоке второго порядка р. Сивы. Водоем расположен на северной окраине г. Воткинска, на его водосборной территории находятся объекты добычи, хранения и транспортировки нефти Мишкинского месторождения, а также садово-огородные массивы.

10. Воткинский пруд-водохранилище – антропогенный водоем плотинного типа с сезонным регулированием стока, образованный в 1759 г. на р. Вотке – правобережном притоке р. Сивы. Водоем имеет площадь 1880 га, его акватория полностью расположена в черте г. Воткинска, с городской территории в водохранилище поступают ливневые и коммунально-бытовые стоки различного происхождения. На водосборной территории находятся также несколько крупных действующих месторождений нефти, сельские населенные пункты, сельхозугодья, объекты рекреации и агропромышленного комплекса.

11. Волковский пруд-карьер (нижний) – антропогенный водоем, образованный в результате обводнения выработанного участка песчано-гравийного месторождения вблизи пгт. Новый. Площадь водоема около 62 га, из него вытекает р. Язевка, впадающая в устьевую протоку р. Сивы на участке ее слияния с р. Камой. На водосборе находятся объекты добычи песчано-гравийных материалов, производственные площадки и участки стихийной рекреации.

Отлов рыбы в водоемах осуществлялся жаберной сетью с ячейей 18 мм, ставными сетевыми экранами с ячейей от 11 до 22 мм, крючковыми рыболовными снастями и мальковыми сачками. Общая выборка плотвы для морфологического анализа составила 1 130 экземпляров, в том числе 770 взрослых особей возраста 2<sup>+</sup>–9<sup>+</sup> лет и 360 годовиков. У каждого экземпляра измерялась стандартная длина SL (мм) и подсчитывалось количество следующих метамерных органов скелета (после освобождения его от мягких тканей):  $D$  – число ветвистых лучей в спинном плавнике,  $A$  – число ветвистых лучей в анальном плавнике,  $V_a$  – число позвонков в туловищном отделе позвоночника, включая переходный (без позвонков Веберова аппарата),  $V_c$  – число позвонков в хвостовом отделе позвоночника (без двух преуральных позвонков и уростиля). Полученные таким образом первичные количественные данные обработаны стандартными методами математической статистики [Лакин, 1990] с применением программного обеспечения MS Excel и STATISTICA. Парный сравнительный анализ выборочных частотных распределений вариантов отдельных признаков и их сочетаний проведен по критерию соответствия ( $\chi^2$ ), многомерный сравнительный анализ данных – методом главных компонент (PCA).

Минерализация воды в Чемошурском пруду и других исследованных водоемах измерялась портативным мультимонитором «РНТ-028» в полевых условиях несколько раз в течение весенне-осенних сезонов разных лет. Анализ проб воды на содержание неорганических ионов в Чемошурском пруду проведен в весенний период 2015 г. по аттестованным методикам в Центральной химико-аналитической лаборатории Удмуртского государственного университета.

### Результаты и их обсуждение

По результатам изучения ихтиологического материала из 11 прудов и водохранилищ, расположенных на урбанизированных территориях Удмуртии, выяснено, что взрослые особи плотвы из Чемошурского пруда имели в среднем больше ветвистых лучей в непарных плавниках и позвонков в хвостовом отделе позвоночника, а также меньше позвонков в туловищном отделе позвоночника по сравнению с взрослыми особями плотвы из других

водоемов (табл. 1). При этом выборка чемошурской плотвы, взятая в 2014–2016 гг., характеризовалась статистически значимыми ( $p < 0.05$ ) отличиями от выборок плотвы из Ижевского водохранилища, Березовского пруда, пруда «Шайба» и Волковского карьера по частотным распределениям значений всех изученных признаков осевого скелета (табл. 2). От особой плотвы из Воткинского пруда-водохранилища и Ягульского пруда особи чемошурской плотвы статистически значимо отличались по трем из четырех признаков (за исключением  $V_c$ ). По сравнению с плотвой из остальных исследованных прудов, плотва из Чемошурского пруда имела наименьшее количество статистически различимых счетных признаков осевого скелета – два из четырех. Выборка чемошурской плотвы, отловленной в 2014–2016 гг., характеризовалась статистически значимыми отличиями по признаку  $V_a$  от всех остальных выборок, в том числе и от выборки плотвы из Чемошурского пруда, взятой 15–17 годами ранее.

Таблица 1

Средние значения четырех счетных признаков осевого скелета плотвы из исследованных водоемов

№ водоема	Годы отлова	<i>n</i> , экз.	<i>D</i>	<i>A</i>	$V_a$	$V_c$
1 (а)	1999	59	10.14±0.05	10.58±0.08	18.66±0.06	15.39±0.06
1 (б)	2014–16	84 (69)	10.14±0.05	10.62±0.06	18.22±0.06*	15.45±0.07*
2	2016–17	54	9.94±0.03	10.48±0.07	18.63±0.07	15.28±0.07
3	2015–16	52	9.94±0.06	10.40±0.07	18.90±0.06	15.19±0.08
4	2015–16	44	9.91±0.04	10.36±0.07	18.93±0.08	14.86±0.10
5	2000	122	9.80±0.09	10.33±0.10	18.79±0.04	14.86±0.11
6	2016	43 (41)	9.88±0.07	10.33±0.10	18.78±0.07*	15.46±0.09*
7	2017	44	10.00±0.03	10.11±0.08	19.00±0.08	15.16±0.10
8	2017	45	9.98±0.05	10.49±0.09	18.91±0.08	15.09±0.09
9	2014–16	52	9.96±0.06	10.27±0.07	18.96±0.05	15.04±0.08
10	2016	75 (67)	9.83±0.04	10.22±0.07	18.97±0.05*	15.25±0.06*
11	2009–10	96 (56)	9.98±0.04	10.39±0.06	19.00±0.07*	15.05±0.09*

\* Средние значения признака определены по выборкам с уменьшенным объемом *n*, указанным в скобках.

Таблица 2

Абсолютные частоты вариантов четырех счетных признаков плотвы и значения критерия  $\chi^2$  при сравнении выборки Чемошурского пруда 2014–2016 гг. с выборками из других водоемов Удмуртии

№ водоема	<i>D</i>				<i>A</i>				$V_a$				$V_c$				
	9	10	11	12	9	10	11	12	17	18	19	20	13	14	15	16	17
1 (б)	1	71	11	1	0	36	44	4	2	50	17	0	0	3	33	32	1
2	3	51	0	0	0	29	24	1	0	21	32	1	0	1	37	16	0
	10.24*				2.01				17.87*				5.82				
3	6	43	3	0	0	31	21	0	0	8	41	3	0	4	34	14	0
	8.99*				5.27				43.82*				5.93				
4	4	40	0	0	0	28	16	0	0	8	31	5	1	10	27	6	0
	11.04*				6.17*				37.82*				19.59*				
5	25	97	0	0	0	82	40	0	2	24	94	2	10	18	74	19	1
	32.27*				15.65*				54.00*				27.12*				
6	7	34	2	0	2	24	17	0	0	10	30	1	0	0	23	17	1
	12.87*				7.94*				27.95*				2.41				
7	1	42	1	0	3	34	6	1	0	6	32	6	0	7	23	14	0
	4.74				23.54*				43.77*				6.20				
8	3	40	2	0	1	23	19	2	0	9	30	6	0	7	27	11	0
	5.61				2.93				36.66*				8.79*				
9	6	42	4	0	1	36	15	0	0	4	46	2	0	7	36	9	0
	8.21*				12.41*				55.24*				13.51*				

Окончание табл. 2

№ водоема	D				A				V <sub>a</sub>				V <sub>c</sub>				
	9	10	11	12	9	10	11	12	17	18	19	20	13	14	15	16	17
10	13	62	0	0	5	49	19	1	0	6	57	4	0	2	46	19	0
	22.46*				18.15*				62.18*				6.62				
11	8	82	6	0	3	56	34	3	0	7	42	7	0	9	36	10	1
	7.94*				8.01*				51.23*				13.45*				

\* Значения  $\chi^2$ , соответствующие уровню значимости  $p < 0.05$ .

По результатам PCA-анализа, проведенного с использованием средних значений четырех признаков осевого скелета, обе выборки чешошурской плотвы оказались удаленными от группы остальных выборок в пространстве двух главных компонент (рис. 2). Вторая выборка, взятая в 2014–2016 гг. (1б, см. рис. 2), отстояла от основной группы выборок вдоль ГК1 в два раза дальше, чем первая, включавшая особей, отловленных в 1999 г. (1а, см. рис. 2). С первой главной компонентой было связано более 70% межгрупповой вариации средних значений изученных признаков. Нагрузки на ГК1 (коэффициенты корреляции Пирсона) у всех счетных признаков были максимальными и составили для среднего числа ветвистых лучей в спинном и анальном плавниках 0.800 и 0.849, для среднего числа хвостовых и туловищных позвонков 0.736 и –0.885 соответственно. При этом между индивидуальными значениями признаков D и A у чешошурской плотвы наблюдалась статистически значимая ( $p < 0.05$ ) положительная корреляция по Спирмену, а между значениями признаков V<sub>a</sub> и V<sub>c</sub> – отрицательная.

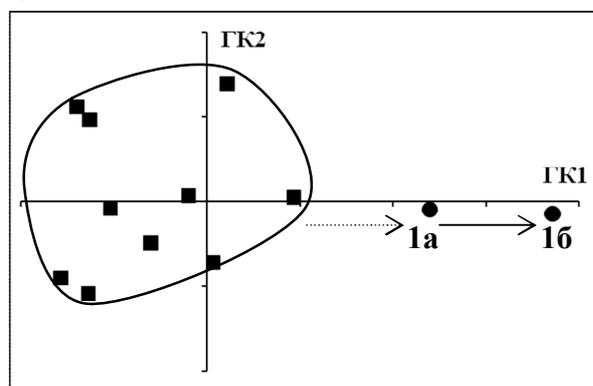


Рис. 2. Расположение выборок плотвы из Чешошурского пруда (1а – 1999 г., 1б – 2014–2016 гг.) и других водоемов в пространстве главных компонент PCA-анализа по комплексу средних значений четырех признаков осевого скелета

Таким образом, нами прослежен временной тренд изменчивости плотвы из Чешошурского пруда по комплексу признаков осевого скелета, который связан с одной главной компонентой (показан стрелками на рис. 2). Результатом направленного и скоррелированного изменения средних значений четырех диагностически важных счетных признаков стало формирование у чешошурской плотвы

морфотипа, не характерного для плотвы из других исследованных водоемов Удмуртии. За последние 15–17 лет ее морфологическое своеобразие стало еще более выраженным, особенно по соотношению среднего числа туловищных и хвостовых позвонков (см. табл. 1). Выявленные у плотвы из Чешошурского пруда количественные особенности осевого скелета полностью соответствовали морфотипу, описанному ранее как «индустриальная раса» [Яковлев, 1992; Мироновский, 1994], которая может формироваться в загрязненных водоемах урбанизированной среды.

Как показали наши исследования, расположение какого-либо водоема на городской или пригородной территории является скорее необходимым, но явно недостаточным условием для того, чтобы в нем образовалась и устойчиво существовала такая форма плотвы. Десять других исследованных нами прудов и водохранилищ тоже испытывали постоянные воздействия со стороны урбанизированной среды и были подвержены в разной степени техногенному химическому загрязнению, связанному с промышленной и/или транспортной деятельностью. Однако в этих водоемах обитала плотва без выраженных морфологических особенностей по изученным признакам осевого скелета, лишь доля ее взрослых особей с различными мелкими аномалиями развития позвоночника и плавников в некоторых популяциях была повышена, достигая в двух старых заводских водохранилищах 17–19 % [Котегов, 2001].

Вследствие этого предположено, что из всех исследованных водоемов только в Чешошурском пруду в перманентном или периодическом режиме должны быть реализованы определенные и специфические гидролого-гидрохимические условия, которые и ранее направленно влияли на изменение популяционно-морфологических характеристик плотвы, и в настоящее время могут поддерживать тренд этого изменения. По нашим данным [Котегов, 2017], одна из особенностей этого пруда состояла в том, что в конце весеннего периода снеготаяния он испытывал максимальную по сравнению с другими сезонами антропогенную химическую нагрузку в виде повышенных суммарных концентраций растворенных загрязняющих веществ, поступающих с сильно трансформированной городской территории с талыми водами. В других исследованных нами прудах и водохранилищах сток

весенних талых вод с их водосборов, наоборот, разбавлял концентрацию имеющихся в водоемах растворенных веществ, в том числе и неорганических ионов, в сумме определяющих показатели минерализации воды (рис. 3). Учитывая эту особенность Чешошурского пруда, в 2015 г. мы провели более детальное обследование его акватории во второй половине весны – в период наибольшего химического загрязнения.

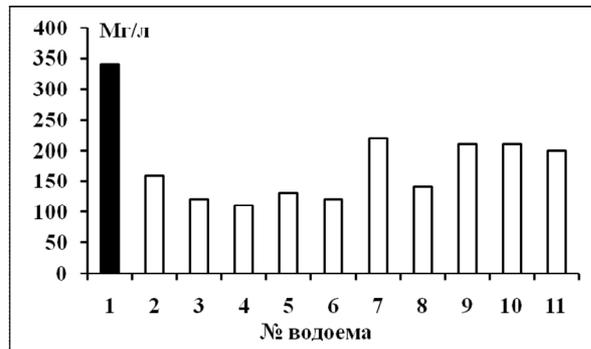


Рис. 3. Усредненные показатели общей минерализации воды в Чешошурском пруду (1) и других водоемах (2–11) в конце периода снеготаяния после распаления льда

Наблюдения были организованы в апрельский период активного снеготаяния, когда Чешошурский пруд был еще полностью покрыт льдом, а его притоки свободны ото льда и наполнены загрязненными талыми водами, стекающими с городских участков водосбора. В течение апреля в верховьях пруда происходил постепенный подъем температуры с 4 до 12°C и минерализации воды с 290 до 330 мг/л, в его правобережном заливе – с 6 до 15°C и с 270 до 350 мг/л соответственно. За два солнечных дня 29 и 30 апреля температура воздуха резко повысилась с 14 до 27°C в дневные часы, что привело к полному стаиванию льда в акватории Чешошурского пруда. Высокая температура воздуха с ясной погодой наблюдалась и в первые пять дней мая, после чего она снизилась до 10...17°C, а осадков не было еще в течение недели. Значения минерализации воды в пруду в этот период достигли своего внутригодового максимума и были в среднем в два раза выше фоновых показателей для рассматриваемой природной зоны, составляющих 100–200 мг/л [Китаев, 1984].

1 мая 2015 г. на поверхности воды Чешошурского пруда нами зарегистрированы и собраны сачком первые мертвые и погибающие особи плотвы годовалого возраста. К 3 мая их количество существенно возросло, особенно в заливе пруда, визуально в прибрежье отмечены также живые и активно плавающие ювенильные особи этого вида. Химический анализ пробы воды, взятой в заливе в этот день, выявил в ней превышение рыбохозяйственных нормативов предельно допустимого содержания ионов меди в 4.9 раза, нитритов – в 2.1

раза, аммония – в 1.6 раза. 8 мая мертвые годовики плотвы были зарегистрированы только в подпоре залива. Всего за период с 1 по 8 мая на водоеме было собрано 50 мертвых и погибающих особей этого вида в возрасте 1 год. По нашим наблюдениям, угнетенные и погибающие годовики плотвы неподвижно лежали на боку в поверхностном слое воды прибрежного мелководья или медленно перемещались в горизонтальном направлении, лишь при отлове их сачком начинали более активно двигаться, пытаясь принять нормальное положение тела и уплыть в глубину. Мертвые особи плотвы имели гиперемизированные жабры с фиолетовым оттенком, у некоторых из них отмечены кровоизлияния на нижней части тела в области парных плавников. Подобные поведенческие и морфофизиологические симптомы характерны, в частности, для фенольного отравления рыб, но могли быть следствием воздействия и иных экстремальных химических факторов [Лукияненко, 1983; Alabaster, Lloyd, 1980].

После недели дождей, прошедших 13–20 мая, мертвых и погибающих рыб в акватории Чешошурского пруда нами зарегистрировано не было, а у поверхности воды во многих местах визуально отмечены активно плавающие взрослые особи плотвы размером около 10–12 см. Выжившие к этому времени годовики плотвы были отловлены сачком в подпорных зонах верховьев и залива у подмытых берегов на глубине около 0.5 м в местах со слабым течением. Повторный химический анализ воды из залива пруда в конце мая выявил снижение концентраций ионов меди по сравнению с началом мая до 2.1 ПДК, нитритов – до 1.5 ПДК, аммония – до значений ниже ПДК, с уменьшением общей минерализации воды до 260 мг/л. В ходе последующих визуальных наблюдений летне-осеннего периода 2015 г. в прибрежной акватории Чешошурского пруда погибших особей рыб не зарегистрировано. Таким образом, только в начале мая отмечена гибель годовиков плотвы в подпорных зонах этого водоема, которая, вероятно, была вызвана поступлением через основные городские притоки с талой водой в конце периода снеготаяния избыточного количества растворенных загрязняющих веществ с сильно трансформированной территории водосбора на фоне резкого повышения температуры воздуха. Тип загрязняющего вещества из-за которого произошло отравление ювенильных особей плотвы, нами не выяснен.

Весенние наблюдения в следующем 2016 г. зафиксировали в Чешошурском пруду аналогичную ситуацию. Вследствие более ранней и «дружной» весны он полностью освободился ото льда уже к 21 апреля. С этого времени в прибрежье водоема стали единично встречаться мертвые и погибающие годовалые особи плотвы, которые были собраны

нами в отдельную выборку. Максимальное их количество отмечено в верховьях пруда 30 апреля (15–20 экз.), в заливе – 5 мая (более 100 экз.). Мертвые годовики чешошурской плотвы имели такие же симптомы отравления, что и предыдущей весной. За несколько дней до отмеченного в заливе «пика» смертности нами визуальными были зарегистрированы стайки живых годовиков плотвы. Рыбы держались в поверхностных слоях воды в месте впадения ручьевого стока несколькими плотными группами (30–50 см в диаметре), перемещаясь внутри них по кругу. При этом отдельные особи периодически всплывали и ложились неподвижно на бок, принимая через какое-то время снова нормальное положение.

К середине мая 2016 г. мертвые и погибающие особи рыб в акватории Чешошурского пруда перестали встречаться. После этого в водоеме нами

были проведены отловы выживших годовалых особей плотвы. Изучение счетных признаков осевого скелета показало, что выжившие после весеннего химического воздействия годовики плотвы имели в среднем больше ветвистых лучей в непарных плавниках и позвонков в хвостовом отделе позвоночника, а также меньше позвонков в туловищном отделе по сравнению с одновозрастными особями, погибшими в весенний период. Аналогичная тенденция наблюдалась и в предыдущем году (табл. 3). Сравнительный анализ выборок годовиков, погибших и выживших в 2016 г., выявил статистически значимые ( $p < 0.05$ ) различия между ними по частотным распределениям значений трех из четырех рассматриваемых счетных признаков:  $A$  ( $\chi^2 = 14.6$ ;  $k = 3$ ),  $V_a$  ( $\chi^2 = 12.3$ ;  $k = 3$ ) и  $V_c$  ( $\chi^2 = 10.7$ ;  $k = 3$ ).

Таблица 3

**Средние значения (над чертой) с диапазонами варьирования (под чертой) линейных размеров и четырех счетных признаков у годовалых особей плотвы из Чешошурского пруда, погибших и выживших в весенние периоды 2015–2016 гг.**

№	Выборка годовиков	<i>n</i> , экз.	<i>SL</i> , мм	<i>D</i>	<i>A</i>	<i>V<sub>a</sub></i>	<i>V<sub>c</sub></i>
1	Погибшие, 2015 г. (01–08.05)	50	<u>42.30±0.50</u> 37–52	<u>10.02±0.05</u> 9–11	<u>10.54±0.08</u> 10–12	<u>18.40±0.07</u> 18–19	<u>15.24±0.08</u> 14–16
2	Выжившие, 2015 г. (22.05)	21	<u>43.33±0.63</u> 38–48	<u>10.10±0.07</u> 10–11	<u>10.86±0.13</u> 10–12	<u>18.14±0.10</u> 17–19	<u>15.38±0.15</u> 14–17
3	Погибшие, 2016 г. (27.04–13.05)	141 (139)	<u>48.49±0.52</u> 30–63	<u>9.99±0.03*</u> 9–11	<u>10.50±0.05</u> 9–12	<u>18.42±0.05</u> 17–20	<u>15.20±0.05</u> 14–17
4	Выжившие, 2016 г. (14.05–14.06)	148 (143)	<u>53.00±0.32</u> 42–64	<u>10.05±0.03</u> 9–11	<u>10.74±0.04</u> 10–12	<u>18.22±0.04</u> 17–19	<u>15.41±0.05*</u> 14–17

\* Средние значения признака определены по выборкам с уменьшенным объемом *n*, указанным в скобках.

Следует отметить, что направленные и статистически значимые изменения, происходившие в группах годовалых особей чешошурской плотвы после весеннего избирательного легального воздействия, полностью соответствовали отмеченному выше тренду межпопуляционной изменчивости этого вида в сторону формирования «городского» морфотипа. Добавленные в рассмотренное ранее пространство главных компонент выборки годовиков чешошурской плотвы, погибших и выживших в весенние периоды 2015–2016 гг., расположились вдоль *ГК1* на разном удалении от центра пересечения осей (рис. 4). При этом две группы погибших годовалых особей плотвы, элиминированных из состава популяции Чешошурского пруда, оказались ближе к основной совокупности выборок из других исследованных водоемов, имея комплекс средних значений счетных признаков осевого скелета, более характерный для этого вида в регионе. Наоборот, выжившие годовики чешошурской плотвы демонстрировали заметное морфологическое сходство с ее взрослыми особями, отловленными в последние несколько лет.

Отсюда следует предположение, что именно

избирательная гибель части годовиков чешошурской плотвы, повторявшаяся в весенние периоды предыдущих лет, могла привести к постепенному отклонению ее среднепопуляционного морфологического облика от условной «нормы», характерной для плотвы из водоемов Удмуртии, в сторону формирования особого морфотипа.

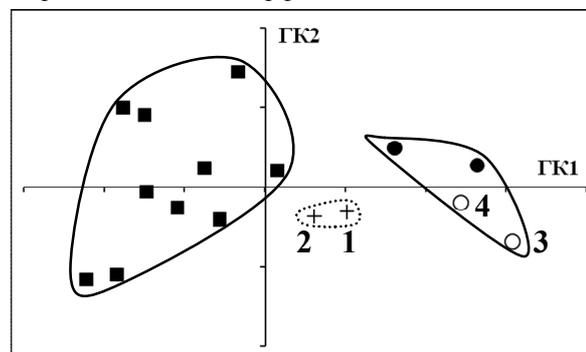


Рис. 4. Расположение выборок плотвы в пространстве главных компонент по результатам *РСА*-анализа с добавлением выборок годовиков, погибших (1, 2) и выживших (3, 4) в Чешошурском пруду в весенние периоды 2015 и 2016 гг.

Если особи плотвы, отловленные в Чешошурском пруду в 1999 г., еще были отчасти сходны с особями данного вида из некоторых прудов г. Ижевска и его окрестностей, в первую очередь по средним значениям признаков  $V_a$  и  $V_c$  (см. табл. 1), то к настоящему времени отличия чешошурской плотвы от плотвы из других водоемов по комплексу признаков осевого скелета оказались более выраженными как у взрослых ее экземпляров, так и у выживших годовиков (см. рис. 4). Черты прежнего «нормального» морфотипа, по-видимому, могли проявляться у сеголетков плотвы из Чешошурского пруда в рамках их изначальной фенотипической разнокачественности, но большей частью утрачивались каждой весной после избирательной элиминации перезимовавших годовалых особей. Эта избирательность, по нашему мнению, связана с неодинаковой вероятностью выживания разных фенотипов годовиков в условиях периодического повышения уровня химического загрязнения воды.

В подтверждение этому приведены результаты PCA-анализа распределений фенотипов выживших и погибших в 2016 г. годовалых особей плотвы из Чешошурского пруда с разными сочетаниями четырех признаков осевого скелета в пространстве главных компонент (рис. 5). Первые две главные компоненты позволили описать около 67% суммарной вариации (накопленной дисперсии) фенотипов в изученных выборках. При этом максимальные нагрузки (коэффициенты корреляции) на первую компоненту  $ГК1$  отмечены для числа туловищных и хвостовых позвонков и составили соответственно  $-0.776$  и  $0.840$ , на вторую компоненту  $ГК2$  – для числа ветвистых лучей в спинном и анальном плавниках ( $0.737$  и  $0.746$ ).

Из рис. 5 видно, что в выборке годовиков чешошурской плотвы, выживших после весеннего химического воздействия, полностью отсутствовали некоторые варианты фенотипов, отмеченные среди погибших от этого воздействия годовалых особей. В первую очередь, это «крайние» варианты, расположенные в левой части двумерного пространства главных компонент, соответствующие фенотипам с наибольшим числом позвонков в туловищном отделе позвоночника и наименьшим числом – в хвостовом. Так, среди погибших особей чешошурской плотвы были экземпляры с максимальным значением признака  $V_a$ , равным 20, которое совсем не отмечено у ее выживших годовиков и взрослых особей, но в то же время зарегистрировано с небольшой частотой в выборках плотвы из всех остальных исследованных водоемов. Кроме того, среди погибших годовиков плотвы есть экземпляры с минимальным числом ветвистых лучей в анальном плавнике (9), которое не зарегистрировано среди выживших особей чешошурской плотвы годовалого и более старшего возраста, но наблюдалось у отдельных особей

блюдалось у отдельных особей этого вида из шести других водоемов (см. табл. 2, 3). Варианты фенотипов с указанными выше значениями счетных признаков осевого скелета, вероятно, оказались наименее жизнеспособными в весенний период повышенного химического загрязнения воды и, в первую очередь, были элиминированы из состава популяции плотвы Чешошурского пруда.

Наоборот, в правой части пространства  $ГК1$  и  $ГК2$  (рис. 5) расположены «крайние» варианты фенотипов выживших годовиков чешошурской плотвы, которые не были обнаружены среди их погибших «сверстников», но единично встречались среди взрослых ее экземпляров и в этой связи могли рассматриваться как наиболее жизнеспособные в условиях весеннего загрязнения воды Чешошурского пруда. Подобные фенотипы плотвы характеризовались наименьшими отношениями значений признаков  $V_a$  и  $V_c$  –  $17/17$  и  $17/16$ . Несмотря на то, что многие из реализованных сочетаний отдельных значений четырех счетных признаков осевого скелета были зарегистрированы в обеих изученных выборках годовиков (на рис. 5 показаны перекрывающимися значками), частоты их встречаемости в группах выживших и погибших экземпляров могли различаться в два раза и более. Сравнительный анализ двух перекрывающихся частотных распределений фенотипов с общим количеством различных сочетаний значений рассматриваемых признаков, равным 44, выявил статистически значимые различия на уровне  $p < 0.05$  ( $\chi^2 = 60.13$ ;  $k = 43$ ).

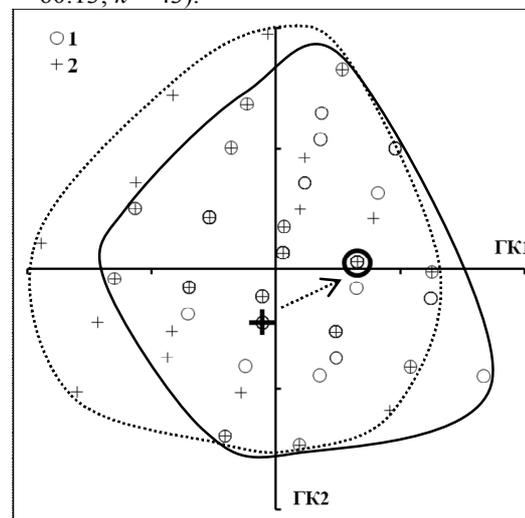


Рис. 5. Расположение разных вариантов фенотипов – индивидуальных сочетаний четырех счетных признаков осевого скелета у выживших (1) и погибших (2) годовиков чешошурской плотвы в пространстве главных компонент (см. пояснения в тексте)

Среди выживших годовиков плотвы преобладал фенотип с сочетанием признаков  $D$ ,  $A$ ,  $V_a$  и  $V_c$ , составляющий  $10/11/18/16$  (около 17% всех

особей), а среди погибших наибольшее количество особей (около 18 %) имело фенотип 10 / 10 / 18 / 15 (на рис. 5 показаны двумя большими значками). Смещение вершины (моды) распределения выживших фенотипов относительно вершины распределения погибших наблюдалось вдоль горизонтальной оси вправо, вдоль вертикальной оси – вверх (на рис. 5 показано стрелкой). Мы увидели в этом сдвиге основной результат однократного действия отбора на выживание, направленного на уменьшение соотношения числа туловищных и хвостовых позвонков ( $V_a / V_c$ ), тесно и отрицательно связанного с  $GK1$ , и на увеличение числа лучей в непарных плавниках, имеющее тесную положительную связь с  $GK2$ . Такая картина полностью соответствовала общей схеме отбора со сдвигом «нормы» при изменении условий в определенном направлении, описанной еще И.И. Шмальгаузен [Schmalhausen, 1949]. При этом автор особо подчеркивал, что отбор на выживание имеет индивидуальный характер, основанный на элиминации отдельных, наименее приспособленных особей, и чем меньше интенсивность этой элиминации, тем больше ее избирательность, которая в итоге и определяет творческое значение отбора (его результат).

Таким образом, увеличение концентраций загрязняющих веществ в Чешошурском пруду в конце весны в условиях влияния городской среды могло стать основной причиной, вызвавшей направленные изменения в распределении значений ряда счетных признаков осевого скелета в группах годовалых особей плотвы посредством отбора наиболее приспособленных фенотипов и избирательной элиминации нежизнеспособных в таких условиях. Механизм подобного отбора, по нашему предположению, связан у плотвы с той функциональной ролью, которую выполняют метамерные органы ее осевого скелета с выявленной направленной изменчивостью и которая может выходить на первый план под влиянием химического загрязнения и сопутствующих ему факторов, чтобы обеспечить выживание конкретной особи. В частности, известно, что непарные плавники с большим числом лучей (с более длинным основанием) способствуют стабилизации положения тела рыб при их движении, не давая заваливаться на бок, а также повышают маневренность и облегчают повороты тела в вертикальной плоскости [Алеев, 1963]. Последний эффект, вероятно, обеспечивается и уменьшением числа позвонков в туловищном отделе позвоночника на фоне отрицательно скоррелированного увеличения числа хвостовых позвонков и относительного удлинения хвостового стебля, выполняющего функцию «рычага» при поворачивании туловища рыбы по вертикали. В то же время уменьшение относительной длины хво-

стового стебля у плотвы тесно связано с увеличением скорости течения в местах ее постоянного обитания, как проявление морфофизиологической адаптации к речным гидродинамическим условиям [Котегов, 2003б]. Уменьшение числа позвонков в хвостовом отделе позвоночника и укорачивание хвостового стебля – весьма характерные приспособления реофильных видов рыб к эффективному поступательному движению в проточных условиях [Nikolsky, 1963].

В нашем случае такие «реофильные» фенотипы годовиков плотвы, оказавшиеся в Чешошурском пруду, в первую очередь подвержены избирательной элиминации в весенний период снеготаяния. По-видимому, это связано с тем, что с увеличением весенних расходов воды в притоках водоема такие ювенильные особи могли заходить на их устьевые проточные участки из подпорных зон, в наибольшей степени подвергаясь негативному химическому воздействию городских стоков загрязненных талых вод. Наоборот, годовики чешошурской плотвы с другими сочетаниями счетных признаков осевого скелета, не обеспечивавшими им достаточных физических возможностей для выхода на быстрое течение притоков, держались на застойных и более глубоких участках подпорных зон с лимническими условиями, где воздействие загрязненных стоков было ослаблено разбавлением прудовой водой. Как следствие, они имели больше шансов пережить неблагоприятный весенний период максимального загрязнения. Среди них преимущество в выживании получали те особи, которые при достижении сублетального уровня химического воздействия дольше других были способны сохранять контроль равновесия, избегая неконтролируемого всплытия с заваливанием на бок, и оперативно уходить в глубину при ухудшении гидрхимических условий. По нашему мнению, более длинные основания непарных плавников и относительно укороченное туловище с удлиненным хвостовым отделом у части годовиков плотвы могли обеспечить им такое преимущество в условиях Чешошурского пруда.

Отметим, что дифференцировка особей плотвы на «мигрантов» и «резидентов», обладающих разными возможностями двигательной активности, начинается еще на личиночных этапах онтогенеза, обеспечивая им разные стратегии поведения в период покатной миграции [Pavlov et al., 2001]. Уже на первом году жизни плотва может образовывать группировки сеголетков, различающихся по морфологии и поведению, как в крупных водохранилищах [Stolbunov, Gerasimov, 2008], так и в небольших водоемах [Чеботарева и др., 2017]. Однако устойчивость существования в условиях Чешошурского пруда обособленных в пространстве времени групп ювенильных особей плотвы с раз-

ной двигательной активностью подвергается нами сомнению в связи со слабой пространственной гетерогенностью его водных биотопов и изолированностью их от нижележащих участков р. Чемошурки плотиной. Скорее всего, степень дискретности пространственного распределения молоди плотвы в подпорных зонах пруда непостоянна и обусловлена сезонными изменениями гидродинамических и кормовых условий. В частности, после первой зимовки в начале весеннего нагульного периода наиболее подвижные годовики плотвы («мигранты»), адаптированные к расселению и освоению новых биотопов, могли отделяться от основной части молоди, активно перемещаясь из подпорных зон в места впадения притоков, где попадали в неблагоприятные химические условия загрязненного талого стока с городской территории и погибали.

### Заключение

Результаты наших исследований позволяют утверждать, что химическое загрязнение водоема в условиях урбанизации может стать причиной направленного изменения морфологического облика плотвы, постоянно обитающей в таком водоеме. Существенное повышение величин некоторых химических параметров водной среды, возникавшее в конце периода весеннего снеготаяния в подпорных зонах Чемошурского пруда, расположенного на индустриальной окраине г. Ижевска, выступало в качестве фактора избирательного летального воздействия с элиминацией наименее устойчивых к нему вариантов фенотипа особей данного вида в конце первого года их жизни. Механизмы подобного отбора могли быть связаны с индивидуальными функциональными (физиолого-поведенческими) различиями организмов рыб, обладавших разными количественными характеристиками морфологических признаков и проявлявших себя по-разному в новых для них, экстремальных условиях среды с неодинаковым успехом в выживании. В случае хронического из года в год повторяющегося негативного химического воздействия результат направленного изменения средних значений ряда морфологических признаков особей может проявляться весьма устойчиво и усиливаться в ряду поколений всей популяции рыб, что показано нами на примере многолетнего изучения плотвы из Чемошурского пруда и позволяет говорить о формировании особого, «городского» морфотипа у данного вида рыб в этом водоеме.

### Библиографический список

Алеев Ю.Г. Функциональные основы внешнего строения рыбы. М.: Изд-во АН СССР, 1963. 248 с.

- Бакланов М.А. Фауна и особенности рыб малых рек урбанизированных территорий Прикамья: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Пермь, 2002. 18 с.
- Кутаев С.П. Экологические основы биопродуктивности озер разных природных зон. М.: Наука, 1984. 208 с.
- Котегов Б.Г. Комплексный анализ морфологических отклонений у плотвы *Rutilus rutilus* (L.) из водоемов Удмуртии // Вестник Удмуртского университета. 2001. № 7. С. 143–151.
- Котегов Б.Г. Морфофенетические особенности плотвы *Rutilus rutilus* (L.) из водоемов Удмуртии в условиях урбанизации // Биология и экология рыб Прикамья. Пермь, 2003а. Вып. 1. С. 48–58.
- Котегов Б.Г. Особенности экстерьера плотвы *Rutilus rutilus* (L.) в зависимости от условий ее обитания // Вестник Удмуртского университета. Сер. Биол. 2003б. С. 109–120.
- Лакин Г.Ф. Биометрия. М.: Высш. шк., 1990. 352 с.
- Лукьяненко В.И. Общая ихтиотоксикология. М.: Легпищепромиздат, 1983. 320 с.
- Мироновский А.Н. Морфологическая дивергенция популяций плотвы *Rutilus rutilus* (Cyprinidae) из малых водоемов Москвы: к вопросу о формировании «индустриальных рас» // Вопросы ихтиологии. 1994. Т. 34, № 4. С. 486–493.
- Чеботарева Ю.В., Изюмов Ю.Г., Крылов В.В. Морфологические группировки сеголеток плотвы *Rutilus rutilus* (L.) (Cyprinidae, Cypriniformes) в экспериментальных прудовых выборках // Генетика и биохимия водных животных. 2017. Вып. 80 (83). С. 76–85.
- Яковлев В.Н. «Индустриальная раса» плотвы *Rutilus rutilus* (Pisces, Cyprinidae) // Зоологический журнал. 1992. Т. 71, № 6. С. 81–85.
- Alabaster J.S., Lloyd R. Water quality criteria for freshwater fish. London-Boston: Butterworth, 1980. 297 p.
- Chebotareva Yu.V., Izyumov Yu.G., Talikina M.G. Some morphological features of roach *Rutilus rutilus* (Cyprinidae) fry after exposure to toxicants in the early stages of ontogenesis (vertebral phenotypes, plastic features, and fluctuating asymmetry) // Journal of Ichthyology, 2009. Vol. 49, № 2. P. 200–207.
- Izyumov Yu.G., Talikina M.G., Kas'yanov A.N., Kas'yanova N.V., Papchenkova G.A. Anthropogenous microevolution of the roach *Rutilus rutilus* in the Sheksna bay of the Rybinsk reservoir // Journal of Ichthyology, 1998. Vol. 38, № 8. P. 680–684.
- Kas'yanov A.N., Talikina M.G., Izyumov Yu.G., Kas'yanova N.V., Papchenkova G.A. Variability of axial skeleton characters in fingerlings of the roach *Rutilus rutilus* after toxicant action during

- early individual development // *Journal of Ichthyology*, 2001. Vol. 41, № 6. P. 425–434.
- Kotegov B.G. Variability of quantitative features of the head seismosensory system in european perch *Perca fluviatilis* L. under conditions of anthropogenic mineralization of ponds and medium-size reservoirs // *Russian Journal of Ecology*, 2017. Vol. 48, № 1. P. 35–44.
- Nikolsky G.V. The ecology of fishes. London and New York: Academic Press, 1963. 352 p.
- Pavlov D.S., Lupandin A.I., Kostin V.V., Nechaev I.V., Kirillov P.I., Sadkovskii R.V. Downstream migration and behavior of juvenile roach *Rutilus rutilus* (Cyprinidae) from two phenotypic groups // *Journal of Ichthyology*, 2001. Vol. 41, № 2. P. 133–179.
- Schmalhausen I.I. Factors of evolution: the theory of stabilizing selection. Philadelphia: Blakiston, 1949. 327 p.
- Stolbunov I.A., Gerasimov Yu.V. Morphological and behavioral variation in juvenile roach *Rutilus rutilus* (Cyprinidae, Cypriniformes) from different biotopes of the Rybinskoe water reservoir // *Journal of Ichthyology*, 2008. Vol. 48, № 2. P. 177–187.
- ### References
- Alejev Yu.G. *Funktsional'nyje osnovy vneshnego stroenija ryby* [Functional fundamentals of fish external structure]. Moscow, AN SSSR Publ., 1963. 248 p. (In Russ.).
- Baklanov M.A. *Fauna i ekologiya ryb malych rek urbanizirovannykh territorij Prikam'ya. Avtoref. diss. kand. biol. nauk* [Fauna and peculiarities of fishes of small rivers in urbanized areas of the Kama region. Abstract Cand. Diss.]. Perm, 2002. 18 p. (In Russ.).
- Kitajev S.P. *Ėkologičeskije osnovy bioproduktivnosti ozor raznykh prirodnykh zon* [Ecological basics of biological productivity of lakes of different natural zones]. Moscow, Nauka Publ., 1984. 208 p. (In Russ.).
- Kotegov B.G. [Complex analysis of morphological deviations in roach *Rutilus rutilus* (L.) from water bodies of the Udmurt Republic]. *Vestnik Udmurtskogo universiteta*, N. 7 (2001): pp. 143–151. (In Russ.).
- Kotegov B.G. [Morphophenetical peculiarities of roach *Rutilus rutilus* (L.) from water bodies of the Udmurt Republic in the conditions of urbanization]. *Biologiya i ekologiya ryb Prikam'ya* [Biology and ecology of fishes in the Kama region]. Perm, 2003a, Iss. 1, pp. 48–58. (In Russ.).
- Kotegov B.G. [Features of the exterior of the roach *Rutilus rutilus* (L.) depending on the conditions of its habitat]. *Vestnik Udmurtskogo universiteta. Ser. Biologiya* (2003b): pp. 109–120. (In Russ.).
- Lakin G.F. *Biometriya* [Biometrics]. Moscow, Vysshaja Shkola Publ., 1990. 352 p. (In Russ.).
- Lukjanenko V.I. *Obščaja ihtiotoksikologija* [General ichthyotoxicology]. Moscow, Ljogkaja i Piševaja promyshlennost' Publ., 1983. 320 p. (In Russ.).
- Mironovsky A.N. [Morphological divergence of roach *Rutilus rutilus* (Cyprinidae) populations from the small water bodies of Moscow: on the issue about formation of "industrial races"]. *Voprosy ihtologii*. V. 34. Iss. 4 (1994): pp. 486–493. (In Russ.).
- Chebotareva Yu.V., Izyumov Yu.G., Krylov V.V. [Morphological units of roach *Rutilus rutilus* (L.) (Cyprinidae, Cypriniformes) fingerlings in experimental pond samples]. *Genetika i biohimia vodnykh zhyvotnykh* [Genetics and biochemistry of aquatic animals]. Borok, 2017, Iss. 80 (83), pp. 76–85. (In Russ.).
- Yakovlev V.N. ["Industrial race" of roach *Rutilus rutilus* (Pisces, Cyprinidae)]. *Zoologičeskij zhurnal*. V. 71. Iss. 6 (1992): pp. 81–85. (In Russ.).
- Alabaster J.S., Lloyd R. Water quality criteria for freshwater fish. London, Boston, Butterworth Publ., 1980. 297 p.
- Chebotareva Yu.V., Izyumov Yu.G., Talikina M.G. Some morphological features of roach *Rutilus rutilus* (Cyprinidae) fry after exposure to toxicants in the early stages of ontogenesis (vertebral phenotypes, plastic features, and fluctuating asymmetry). *Journal of Ichthyology*. V. 49, N. 2. (2009): pp. 200–207.
- Izyumov Yu.G., Talikina M.G., Kas'yanov A.N., Kas'yanova N.V., Papchenkova G.A. Anthropogenous microevolution of the roach *Rutilus rutilus* in the Sheksna bay of the Rybinsk reservoir. *Journal of Ichthyology*. V. 38, N. 8 (1998): pp. 680–684.
- Kas'yanov A.N., Talikina M.G., Izyumov Yu.G., Kas'yanova N.V., Papchenkova G.A. Variability of axial skeleton characters in fingerlings of the roach *Rutilus rutilus* after toxicant action during early individual development. *Journal of Ichthyology*. V. 41, N. 6 (2001): pp. 425–434.
- Kotegov B.G. Variability of quantitative features of the head seismosensory system in european perch *Perca fluviatilis* L. under conditions of anthropogenic mineralization of ponds and medium-size reservoirs. *Russian Journal of Ecology*. V. 48, N. 1 (2017): pp. 35–44.
- Nikolsky G.V. The ecology of fishes. London, New York, Academic Press Publ., 1963. 352 p.
- Pavlov D.S., Lupandin A.I., Kostin V.V., Nechaev I.V., Kirillov P.I., Sadkovskii R.V. Downstream migration and behavior of juvenile roach *Rutilus rutilus* (Cyprinidae) from two phenotypic groups. *Journal of Ichthyology*. V. 41, N. 2 (2001): pp. 133–179.

Schmalhausen I.I. Factors of evolution: the theory of stabilizing selection. Philadelphia, Blakiston Publ., 1949. 327 p.  
Stolbunov I.A., Gerasimov Yu.V. Morphological and behavioral variation in juvenile roach *Rutilus ruti-*

*lus* (Cyprinidae, Cypriniformes) from different biotopes of the Rybinskoe water reservoir. *Journal of Ichthyology*. V. 48, N. 2 (2008): pp. 177-187.

Поступила в редакцию 13.02.2018

#### Об авторе

Котегов Борис Георгиевич, кандидат биологических наук, доцент кафедры экологии и природопользования  
ФГБОУ ВО «Удмуртский государственный университет»  
**ORCID:** 0000-0003-0749-2899  
426034, Ижевск, ул. Университетская, 1;  
rutilus@yandex.ru; (3412)916433

#### About the author

Kotegov Boris Georgievich, candidate of biology, associate professor of department of ecology and nature management  
Udmurt State University.  
**ORCID:** 0000-0003-0749-2899  
1, Universitetskaya str., Izhevsk, Russia, 426034;  
rutilus@yandex.ru; (3412)916433

#### Информация для цитирования:

Котегов Б.Г. Направленная изменчивость счетных признаков осевого скелета плотвы *Rutilus rutilus* (L.) в условиях урбанизации: формирование «городского» морфотипа // Вестник Пермского университета. Сер. Биология. 2018. Вып. 1. С. 31-42. DOI: 10.17072/1994-9952-2018-1-31-42.

Kotegov B.G. [Directional variability of counting features of the axial skeleton of roach *Rutilus rutilus* (L.) in the conditions of urbanization: formation of urban morphotype]. *Vestnik Permskogo universiteta. Biologija*. Iss. 1 (2018): pp. 31-42. (In Russ.). DOI: 10.17072/1994-9952-2018-1-31-42.

