



Морфологическая изменчивость сазана *Cyprinus carpio* (Linnaeus, 1758) в водоемах Балкаш-Алакольского бассейна

Бараков Р.Т. ^{a,b} , Шарахметов С.Е. ^a , Исбеков К.Б. ^b , Нуртазин С.Т. ^a 

^a Казахский национальный университет им. аль-Фараби, пр. аль-Фараби, 71, Алматы, 050040, Республика Казахстан

^b ТОО «Научно-производственный центр рыбного хозяйства», пр. Суюнбая, 89а, Алматы, 050016, Республика Казахстан

АННОТАЦИЯ

В статье приведены результаты изучения морфологической изменчивости сазана (*Cyprinus carpio* Linnaeus, 1758) в пределах трех крупных водоемов Балкаш-Алакольского бассейна - оз. Балкаш, оз. Алаколь и Капшагайского водохранилища. По трем выборкам сазана обнаружены морфологические различия по ряду признаков (счетные и пластические). При анализе внешних признаков были изучены 24 пластических и 14 счетных признаков. С применением метода обработки цифровых изображений (*MorphoJ*) проанализированы различия сазана по форме тела. Применение метода главных компонент (РСА) позволило определить основные нагрузки на изученные морфологические признаки сазана. Выявленные статистически достоверные различия позволяют говорить о том, что формирование морфологических изменений сазана было вызвано длительностью адаптивной радиации, средовыми факторами водоемов и ежегодным искусственным зарыблением молодью.

Подана в редакцию:
13 марта 2024

Принята к публикации:
16 августа 2024

Доступ онлайн:
7 сентября 2024

КЛЮЧЕВЫЕ СЛОВА

Балкаш-Алакольский бассейн, *Cyprinus carpio*, популяции, морфологическая изменчивость

1. Введение

В настоящее время наблюдается устойчивый интерес к изучению фундаментальной научной проблемы биологического разнообразия. Причем при проведении мониторинга биоразнообразия особенно важен популяционный подход. Наиболее важны подобные исследования для популяций, испытывающих существенные антропогенные нагрузки - промысел, искусственное воспроизводство и др. В частности, недостаточно изучен уровень популяционного разнообразия у сазана, одного из основных промысловых видов ихтиофауны Казахстана.

Данные о внешнем строении сазана (*Syrpinus carpio*) из разных бассейнов Казахстана представлены в литературных источниках (Сармолдаева и др., 2017; Мамилов и др., 2018; Кириченко, 2019; Бараков, 2023). Вместе с тем отсутствуют обобщающие материалы, посвященные его внутривидовой изменчивости. Известно, что на морфологическую изменчивость прежде всего влияет комплекс факторов, обусловленных конкретным местом обитанием рыб (Дгебуадзе, 2001; Бонина, 2008).

Все большее значение приобретают исследования морфологии рыб в условиях различных мест обитания. Например, в исследовании морфологии неотропических рыб были выявлены различия по форме тела. Веретенообразная форма тела была более характерна для рыб, держащихся в верхних и средних слоях воды с быстрым течением, нежели для рыб, обитающих в открытых местах с низким течением (Langerhans et al., 2003).

Вместе с тем исследователями рассматриваются вопросы фенотипических изменений, связанных с режимом стока, поскольку режим стока всеобъемлюще влияет на водные экосистемы (Ficke et al., 2007; Harris et al., 2000). Помимо рассмотренных факторов, рацион питания и использование ресурсов оказывают влияние на морфологию, в результате чего изменения могут происходить внутри популяций и между ними (Wainwright and Reilly, 1994).

Особый интерес представляет пресноводная ихтиофауна Балкаш-Алакольского бассейна, где в результате возникшей определенной изоляции водоемов наблюдаются микроэволюционные процессы (Мамилов и др., 2023). В этих процессах не является исключением и сазан, популяции которого исторически претерпели длительную историю своего формирования в пределах трех водоемов - оз. Балкаш, оз. Алаколь и Капшагайского водохранилища.

Начало вселения сазана в Балкаш-Алакольский бассейн относят к 1885 г. (Касымбеков, Пазылбеков, 2020). В последующий период 1964-1988 гг. масштабные мероприятия по интродукции рыб привели к формированию промысловых запасов сазана в Капшагайском водохранилище и оз. Алаколь (Митрофанов и др.,

1992; Асылбекова и др., 2018). В настоящее время промысловые запасы сазана существенно сократились прежде всего из-за ННН-промысла (незаконного, неучтенного и нерегулируемого промысла) и опосредованного с ним действия биотических и абиотических факторов данного бассейна (Puerpke et al., 2018). Изучение внешнего строения рыб в условиях трансформации водных экосистем является важной основой ихтиомониторинга, и вместе с тем оно необходимо для наблюдений за микроэволюционными процессами (Попов, 2004; Abecia et al., 2022; Johansen et al., 2006; O'Sullivan et al., 2019).

В связи с этим настоящее исследование морфологических изменений сазана из трех основных рыбохозяйственных водоемов Балкаш-Алакольского бассейна является весьма актуальным. Кроме того, применение современного программного обеспечения позволяет расширить некоторые теоретические и практические основы ихтиомониторинговых исследований. Подобные исследования направлены на выявление популяционных различий, определение механизмов возникновения морфологических изменений и их связи с факторами среды обитания.

Исходя из этого продиктована необходимость в изучении фенотипической дивергенции популяций сазана с целью оценки его качественной структуры популяции в условиях динамики изменений среды обитания трех рыбохозяйственных водоемов.

Основной целью работы является сравнительное исследование внешних признаков сазана трех водоемов Юго-Восточного Казахстана.

2. Материал и методы

Сбор материала для анализа внешних признаков сазана проводился в летнее время (июнь - август 2022 и 2023 г.). Отбор проб производился в оз. Балкаш (Lat. 46° 30.809'С; Lng. 74° 29.728'В), в оз. Алаколь (Lat. 46° 14.420'С; Lng. 81° 26.022'В), в Капшагайском водохранилище (43° 49.273'С; 77° 36.485'В). Станции отбора проб по трем водоемам показаны на рисунке 1.

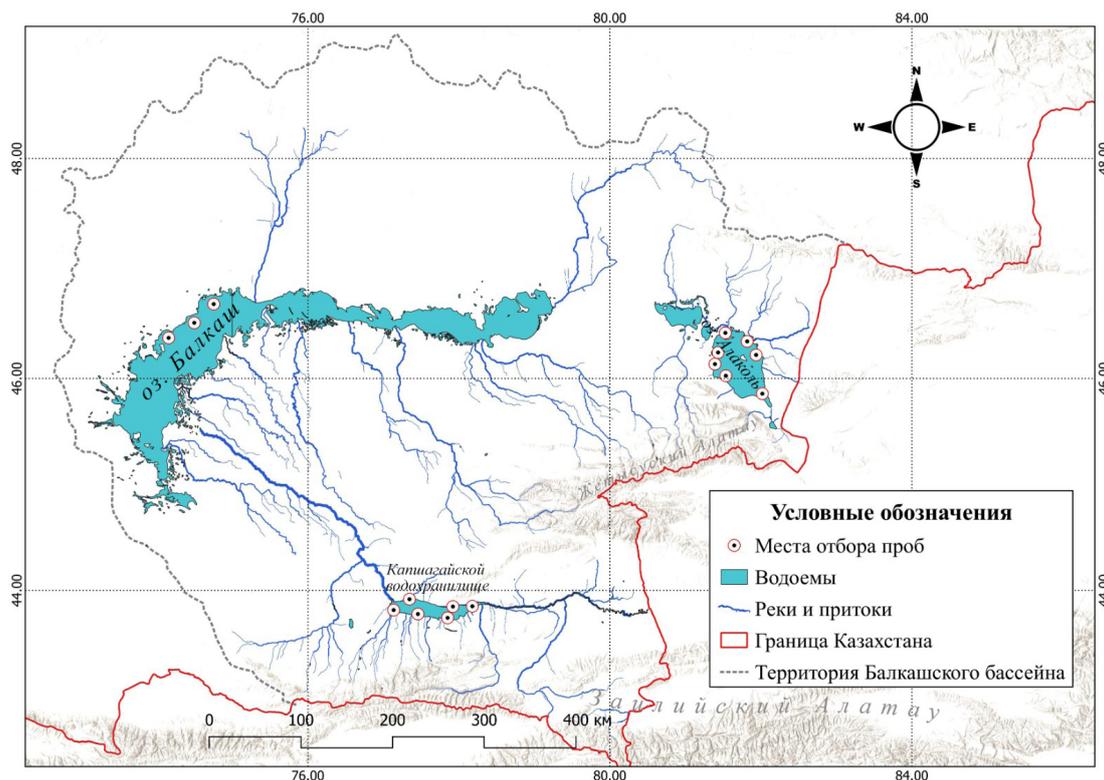


Рис. 1. Карта-схема отбора проб сазана по трем водоемам

Озеро Балкаш расположено в Балкаш-Алакольской котловине на юго-востоке Казахстана. По своим орографическим характеристикам озеро имеет длину 600 км, ширину от 9 до 19 км в восточной части и до 74 км - в западной. Река Иле, впадающая в 13 западную часть озера, дает от 73 до 80 % всего притока воды в озеро. Река начинается в горах Тянь-Шаня и питается в основном ледниками, что обуславливает дневные и сезонные колебания уровня воды - период таяния горных ледников приходится на июнь-июль (Шиварева и др., 2012).

Капшагайское водохранилище - это созданное в 1970 г. крупное водохранилище на р. Иле, берущей начало в Китае и впадающей в оз. Балкаш (60 км севернее г. Алматы). Проектная емкость Капшагайского водохранилища составляет 28,1 км³, фактическая - 14,0 км³ (Стародубцев, 1986; Стародубцев и др., 1983). В настоящее время общая протяженность береговой линии водохранилища - 430 км, длина - 187 км, ширина - 15-20 км, площадь водного зеркала составляет 1847 км².

Озеро Алаколь - самое крупное среди озер Алакольской группы, занимает более низкую впадину в системе. При среднемноголетнем уровне воды 347,3 м над уровнем моря его зеркальная площадь составляет 2650 км² (с островами - 2696 км²), а объем воды 58,56 млрд. м³. Озеро бессточное, имеет неправильную грушевидную форму и вытянуто с северо-запада на юго-восток. Длина озера - 104

км, ширина - 52 км, длина береговой линии - 384 км, наибольшая глубина - 54 м, средняя - 22,1 м. Площадь водосбора озера составляет 47 859 км² (Актымбаева, Таукебаева, 2015; Филонец, 1981; Кенжебеков и др., 2018).

Анализ внешних признаков сазана был проведен по общепринятым методам рыбохозяйственных исследований (Правдин, 1966). Всего морфологическому анализу было подвержено 70 экземпляров. До начала анализа осуществили фотосъемку выловленных особей сазана с целью проведения дополнительного анализа с использованием фотоснимков. При проведении морфологического анализа рыба фиксировалась на правом боку. Каждая выборка сазана подверглась морфометрическому анализу, включающему 24 пластических и 14 меристических (счетных признаков). Схема промеров пластических признаков представлена на рисунке 2.

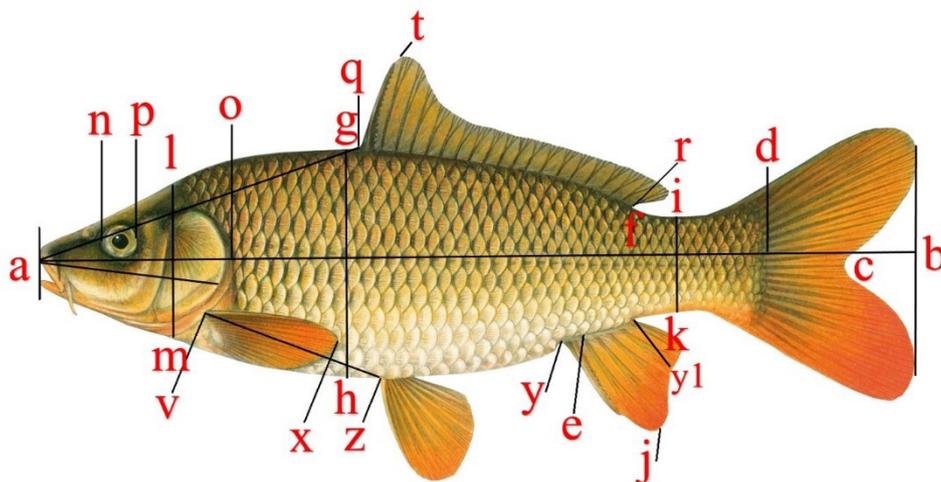


Рис. 2. Схема промеров сазана (*Cyprinus carpio* Linnaeus, 1758)

Основные обозначения морфологических признаков были следующими: *ab* - абсолютная длина (*L*), мм; *ac* - длина без хвостового плавника (*l*), мм; *Q* - полная масса тела, г; *q* - тела без внутренних органов, г; *ao* - длина головы; *od* - длина туловища; *gh* - наибольшая высота тела; *ik* - наименьшая высота тела; *aq* - антедорсальное расстояние; *rd* - постдорсальное расстояние; *ay* - антеанальное расстояние; *az* - антевентральное расстояние; *fd* - длина хвостового стебля; *qr* - длина основания (*D*) спинного плавника; *qt* - наибольшая высота (*D*) спинного плавника; *уу1* - длина основания (*A*) анального плавника; *еj* - наибольшая высота (*A*) анального плавника; *vx* - длина грудного плавника; *vz* - расстояние от начала грудного до брюшного плавника *P* и *V*; *zy* - расстояние от начала брюшного до анального плавника *V* и *A*; *av* - антепектральное расстояние; *lm* - длина головы у затылка; *np* - ширина лба; *an* - длина рыла; *pr* - диаметр глаза; *po* - заглазничный отдел головы.

Обозначения для счетных признаков: Дж - число жестких лучей в спинном плавнике; Дм - число мягких лучей в спинном плавнике; Аж - число жестких лучей в анальном плавнике; Ам - число мягких лучей в анальном плавнике; Р - число лучей в грудном плавнике; V - число лучей в брюшном плавнике; ll - количество чешуй в боковой линии; sup. - количество чешуй над боковой линией; sub. - количество чешуй под боковой линией; ll fd - количество чешуй в хвостовом стебле; sp. br - число жаберных тычинок; vert. - число позвонков, vert. ch. - число грудных позвонков; vert. tail - число хвостовых позвонков.

В качестве основных программ по статистической обработке данных применялись программы Excel 2013, Past version 4.03 и IBM SPSS Statistics 22. При использовании программ руководствовались методиками (Hammer et al., 2001; IBM SPSS, 2013; Klingenberg, 2011).

Для построения карты мест отбора проб была использована геоинформационная программа QGIS версии 3.34.6.

Для обработки фотоснимков для проведения геометрической морфометрии применялась программа MorphoJ. Перед построением моделей было выполнено маркирование изображений посредством программы tpsdig264. Образец маркировки сазана показан на рисунке 3.



Рис. 3. Маркировка изображения сазана в программе tpsdig264

Для анализа изображений были построены цифровые модели, отражающие контур формы тела сазана по трем водоемам Балкаш-Алакольского бассейна. При сравнении методом компонентного анализа каждый контурный рисунок сазана был атрибутом главной компоненты (PC1, PC2 и т. д.). В качестве атрибутов главных компонент послужили места отбора проб сазана. Общая схема работы с программами для проведения геометрической морфометрии представлена на рисунке 4.

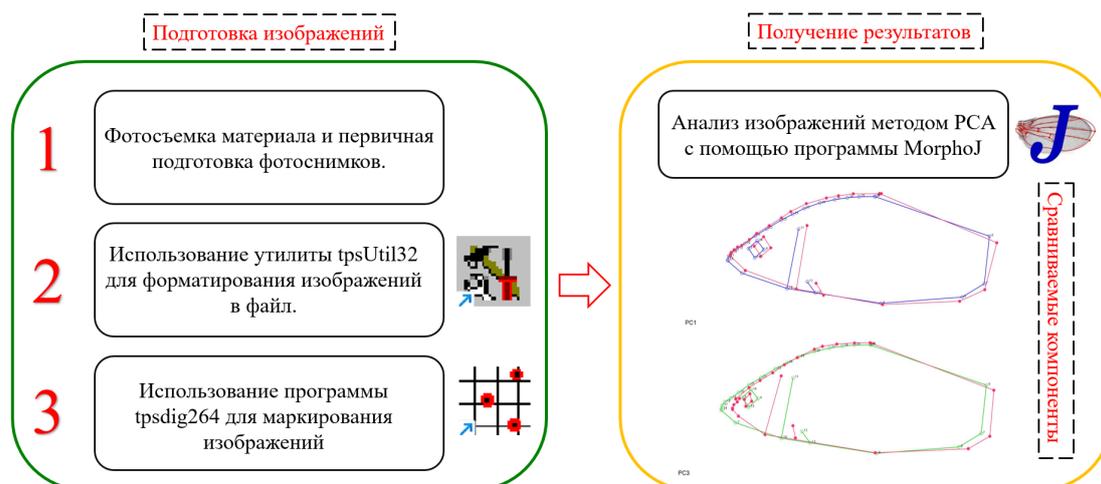


Рис. 4. Схема подготовки и анализ изображений в программе MorphoJ

Метод сравнения выборок был применен только для обоих полов. Конечной обработкой послужил метод анализа главных компонент на основе наблюдаемых измерений счетных и пластических признаков. Для пластических признаков были приняты относительные значения.

3. Результаты

По результатам статистической обработки внешних признаков сазана были выявлены различия между выборками (таблица I). Статистически достоверные различия по счетным признакам наблюдались в отношении количества грудных (vert. ch.) и хвостовых (vert. tail) позвонков.

Упитанность сазана по трем водоемам в сравнении с многолетними данными была ниже средних показателей (Митрофанов и др., 1988). Для сазана из оз. Балкаш по Фультону - 1.32, по Кларк - 1.13; для оз. Алаколь - 1.37 и 1.29; для водохранилища Капшагай - 1.27 и 1.17 соответственно. Изменения коэффициентов упитанности могли быть связаны с изменением кормовой базы, климатических, гидрологических, гидрохимических и гидробиологических условий обитания.

Таблица I. Сравнительная морфологическая характеристика сазана из водоемов Балкаш-Алакольского бассейна

Признаки	M±m			Достоверность различий Tst		
	оз. Балкаш N = 20	оз. Алаколь N = 25	вдхр. Капшагай N=25	I-II	I-III	II-III
Основные биологические показатели						
L, mm	377.8±12.58	334.5±32.50	393.8±23.58	-	-	-
l, mm	311.7±11.96	278.4±28.40	367.2±23.50	-	-	-
Q, g	711.6±59.38	531.0±57.89	787.2±69.14	-	-	-
q, g	605.5±43.71	501.2±49.40	725.6±52.88	-	-	-
Коэффициенты упитанности						
Fulton	1.32±0.11	1.37±0.09	1.27±0.09	-	-	-
Clark	1.13±0.08	1.29±0.09	1.17±0.08	-	-	-
Счетные признаки						
Дж	3.0±0.10	3±0.00	2.9±0.26	0.00	0.36	0.38
Дм	19.1±0.57	18.7±0.97	18.6±0.87	0.36	0.48	0.08
Аж	2.9±0.26	3.0±0.08	2.8±0.42	0.37	0.20	0.47
Ам	6.0±0.29	5.9±0.15	5.4±0.48	0.31	1.07	0.99
P	13.6±1.10	15.9±0.82	15±0.92	1.68	0.98	0.73
V	9.6±1.00	9.0±0.15	8.7±0.40	0.59	0.84	0.70
ll	38.4±1.15	38.4±1.05	37.9±0.90	0.17	0.34	0.36
sup.	5.9±0.36	5.5±0.50	5.4±0.50	0.65	0.81	0.14
sub	5.8±0.53	5.6±0.46	5.8±0.40	0.28	0.00	0.33
ll fd	11.1±1.02	11.5±0.78	11±0.43	0.31	0.09	0.56
sp.br	28.9±1.34	30.5±1.97	29.5±1.00	0.67	0.36	0.45
vert.	38.1±1.11	37.6±1.11	37.1±1.10	0.32	0.64	0.32
vert.ch.	22.0±0.78	18.1±0.77	18.1±0.77	3.56	3.56	0.00
vert. tail	16.3±1.00	19.4±0.89	18.6±0.98	2.32	1.64	0.60
Пластические признаки						
ao	78.6±3.33	75.5±7.62	85±4.01	0.37	1.23	1.10
od	233.1±10.47	202.9±21.16	250±20.54	1.28	0.73	1.60
gh	99.8±3.51	91.2±9.57	97.8±6.55	0.84	0.27	0.57
ik	39.1±3.54	35.3±3.77	38.8±2.80	0.73	0.07	0.75
aq	150.2±7.14	135.8±13.39	154.2±12.56	0.95	0.28	1.00
rd	50.7±7.19	42.5±5.90	50.2±5.30	0.88	0.06	0.97
ay	234.0±9.65	207.6±19.22	248.4±16.99	1.23	0.74	1.59
az	143.1±7.37	130.7±11.75	149.0±13.87	0.89	0.38	1.01
fd	56.0±5.89	51.8±5.43	61.2±4.68	0.52	0.69	1.31

Таблица I. Продолжение

qs	119.3±5.24	100.9±10.67	124.5±7.94	1.55	0.55	1.77
qt	47.8±2.69	40.4±4.58	46.4±2.80	1.39	0.30	1.12
yy1	25.4±3.71	24.1±2.64	28.2±1.87	0.29	0.67	1.27
ej	44.2±3.39	37.8±4.31	43.1±3.66	1.17	0.22	0.94
vx	55.7±3.32	48.4±5.89	55.7±4.38	1.08	0.00	0.99
zz1	53.5±3.27	42.6±4.75	49.4±4.12	1.89	0.78	0.77
vz	151.5±10.27	158.1±7.50	159.3±16.78	0.52	0.40	0.07
zy	81.8±4.91	73.1±8.01	89.1±7.84	0.92	0.79	1.43
aP	74.6±3.33	75.8±7.17	80.9±4.74	0.15	1.09	0.59
lm	51.0±1.58	44.7±4.17	56.6±4.80	1.41	1.11	1.87
nn	31.6±2.95	27.7±3.21	31.3±1.46	0.89	0.09	1.02
an	26.2±1.93	18.8±2.30	28.5±1.76	2.46	0.88	0.10
np	12.1±1.51	11.2±0.89	13.0±0.88	0.51	0.51	1.44
po	42.2±2.90	39.2±3.06	46.5±2.46	0.71	1.13	1.86
Критическое значение t-критерия Стьюдента = 2.011						
P < 0.05						

Морфологическая неоднородность сазана прослеживалась в отношении отдельной категории признаков. Например, различия сазана были обнаружены для счетных и пластических признаков (рисунок 5).

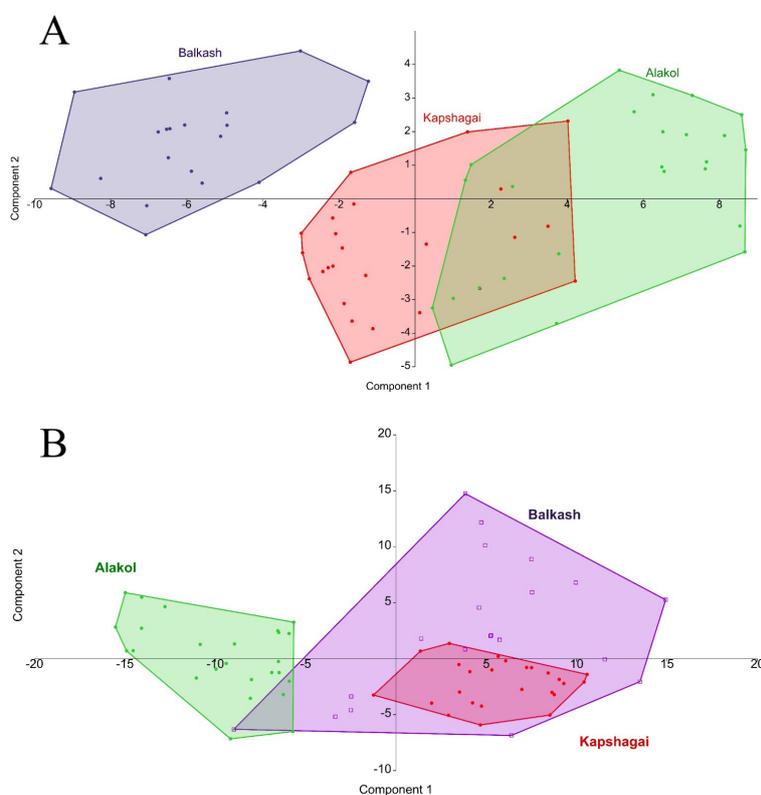


Рис. 5. Морфологические различия сазана на основе анализа главных компонент: А - по совокупности счетных признаков; В - по совокупности пластических признаков.

Представленные на рисунке 5 результаты многомерного анализа главных компонент показали, что морфологическая неоднородность сазана наблюдалась по группе счетных признаков между тремя выборками, однако наибольшие различия были с выборкой сазана из оз. Балкаш. В отношении группы пластических признаков основные различия были с выборкой сазана из оз. Алаколь, и в то же время для сазана из оз. Балкаш и вдхр. Капшагай различий обнаружено не было.

Характерным для группы счетных признаков сазана из Капшагайского водохранилища и оз. Алаколь было большее количество хвостовых позвонков (vert. tail). Что касается грудных позвонков (vert. ch.), у выборок из оз. Балкаш их оказалось больше, чем у двух сравниваемых, что показало положительные нагрузки по PC2. Наибольшую отрицательную нагрузку по числу жаберных тычинок (sp.br.) показали выборки из оз. Балкаш и вдхр. Капшагай, так как у этих выборок было меньше на 1 диапазон, чем у оз. Алаколь (таблица II).

Таблица II. Морфобиологические отличия сазана из трех водоемов Балкаш-Алакольского бассейна по основным признакам с учетом нагрузок на главные компоненты

Признаки	оз. Балкаш n = 20		оз. Алаколь n = 25		вдхр. Капшагай n = 25		Главные компоненты		
	M	±m	M	±m	M	±m	1	2	3
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Счетные признаки									
vert. ch.c	22.0	0.78	18.1	0.77	18.1	0.77	-0.2716	0.4712	0.3323
vert. tail a,b	16.3	1.00	19.4	0.89	18.6	0.98	0.2390	-0.1992	-0.0581
sp.br. b	28.9	1.34	30.5	1.97	29.5	1.00	0.1107	-0.4481	0.7706
Пластические признаки									
vzc	151.5	10.27	158.1	7.50	159.3	16.78	-0.6099	0.3120	-0.3071
vx c	13.6	1.10	15.9	0.82	15	0.92	0.1701	-0.2208	0.3168
lma	51.0	1.58	44.7	4.17	56.6	4.80	0.4040	0.1561	0.0628
anb	26.2	1.93	18.8	2.30	28.5	1.76	0.5210	0.1403	0.0862
ghb	99.8	3.51	91.2	9.57	97.8	6.55	-0.1480	0.3800	0.2405
aqb, a	150.2	7.14	135.8	13.39	154.2	12.56	-0.1549	0.3287	0.3230
nnb	31.6	2.95	27.7	3.21	31.3	1.46	0.1867	0.4212	0.0493
pob	42.2	2.90	39.2	3.06	46.5	2.46	0.1852	0.4834	0.6126
a - сазан из вдхр. Капшагай; b - сазан из оз. Алаколь; c - сазан из оз. Балкаш.									

По совокупности пластических признаков в выборке сазана из оз. Балкаш наибольшую отрицательную нагрузку показали пектоventральное расстояние и длина грудного плавника (vx), поскольку средние значения этих признаков оказались ниже, чем у двух сравниваемых. Во второй и третьей компонентах наблюдалась положительная нагрузка у выборок из оз. Алаколь, что свидетельствует о том, что признаки, такие как наибольшая высота тела (gh), антедорсальное расстояние (aq), длина рыла (an), ширина лба (np) и заглазничный отдел головы (po) были короче. В то же время у выборок из водохранилища Капшагай отмечалась большая высота головы (lm) и антедорсальное расстояние (aq) по сравнению с двумя сравниваемыми группами.

4. Обсуждение

Полученные нами результаты морфологической изменчивости сазана из основных водоемов Балкаш-Алакольского бассейна коррелируют с литературными данными о влиянии средовых факторов на изменчивость признаков у карповых рыб (Феклистова, 1951; Jacquemin, Pyron, 2016; Zhenhong et al., 2024). Выявленные изменения в отношении формы тела и отдельных частей тела, таких как расстояния между плавниками, может объясняться влиянием течений и движением сазана в водной среде (Jacquemin, Pyron, 2016; Мамилов и др., 2018). Вместе с тем без проведения генетического анализа достаточно сложно говорить о результатах фенотипической дифференциации сазана трех водоемов, вызванной только гидродинамическим влиянием стока рек. С другой стороны, полученные результаты в отношении пластических признаков демонстрируют сходство балкашской и капшагайской популяции сазана за счет имеющейся гидрологической связи двух рыбохозяйственных водоемов. Река Иле в данном случае играет ключевую роль в миграционном обмене сазана, в то же время для популяции сазана из оз. Алаколь ввиду отсутствия единой гидрологической связи с оз. Балкаш и Капшагайским водохранилищем сходства между популяциями в отношении пластических признаков не характерны.

Другая причина сходства в отношении отдельных признаков связана с историей формирования популяций сазана. Известно, что появление сазана в оз. Балкаш и Капшагайском водохранилище носило случайный характер. В 1905 г. в результате размыва плотины сазан по рр. Малая Алматинка и Каскелен проник в р. Иле, где широко расселился и попал в оз. Балкаш. В дальнейшем он стал важным объектом промысла в данном регионе (Митрофанов и др., 1992). Для алакольской группы озер формирования промысловых стад сазана отмечались в 1939 г. (Асылбекова и др., 2018), вселение сазана осуществлялось с оз. Балкаш в притоки рек алакольских озер в 1932-1933 гг. (Митрофанов и др., 1992).

В работе Кириченко (2019) приводятся результаты исследований сазана по трем водоемам. В качестве основного признака автором отмечаются различия в отношении количества жаберных тычинок между выборками сазана из оз. Балкаш и вдхр. Капшагай. Морфологические различия были отмечены по 5 пластическим признакам: диаметру глаза, по параметрам парных и непарных плавников. По пластическим признакам наблюдались увеличения длины головы, заглазничного расстояния и размеров анального плавника. По результатам наших исследований различия сазана по морфологическим признакам прослеживались в количестве позвонков (грудных и хвостовых), параметрах головы (высота головы, ширина лба, длина рыла и заглазничный отдел головы), в количестве жаберных тычинок. В нашем исследовании в отношении счетных признаков выражено сходство между популяциями сазана из Капшагайского водохранилища и оз. Алаколь. Вероятно, что сходство данных популяций связано с ежегодным зарыблением молодью карпа/сазана из рыбоводных хозяйств Алматинской области, где ключевую роль в зарыблении выполняет ТОО «Капшагайское нерестово-выростное хозяйство - 1973». Кроме того, в рамках научно-исследовательской работы «Искусственное воспроизводство и выращивание рыбозасадочного материала сазана с целью дальнейшей его реализации для зарыбления естественных водоемов Республики Казахстан» на базе данного хозяйства были созданы РМС (ремонтно-маточные стада) сазана из числа диких производителей оз. Алаколь (Кан и др., 2012; Бараков, 2021). Полученная от диких производителей молодь использовались в зарыблении рассматриваемых водоемов.

В целом, изученные морфологические особенности сазана по трем водоемам Балкаш-Алакольского бассейна не выходят за рамки видовой специфики. Полученные результаты согласуются с исследованиями по изучению морфологических особенностей рыб в изменяемых условиях обитания (Beland, 2004; Cibert et al., 1999; Khosrow, Keramat, 2010). Основываясь на анализе литературных данных и собственных результатах, мы можем предположить, что возникшие фенотипические изменения, прослеживающиеся у сазана, вероятно, связаны с комплексом факторов: историческим прошлым формирования популяций, неоднородностью среды обитания, единством гидрологической сети (возможности мигрировать), пластичности вида и ежегодным зарыблением молодью сазана, полученной от диких производителей оз. Алаколь.

Достаточно сложно дать однозначное утверждение в отношении влияния отдельного фактора на изменения морфологии рыб. Мнения исследователей по данному вопросу разнятся. Например, Wanink & Witte (2000) рассматривали морфологическую изменчивость на фоне миграций рыб от пелагической к бентической зоне. В другом исследовании (Douglas, 1993) учитывалось влияние полового деморфизма. В связи с этим для более глубокого понимания

фенотипической изменчивости необходимы дополнительные исследования с рассмотрением связи отдельных факторов биотической и абиотической среды обитания сазана.

5. Заключение

Морфологическая, то есть фенотипическая изменчивость сазана по трем исследованным водоемам Балкаш-Алакольского бассейна, вероятно, определяется, с одной стороны, разнообразием условий его местообитания, а с другой стороны - генетической неоднородностью состава соответствующих популяций. Изменчивость, проявляемая сазаном в ответ на средовые факторы, может свидетельствовать о продолжительной адаптивной радиации в исследованных водоемах и в то же время быть результатом компенсирующих эффектов организма в ответ на изменения условий среды обитания. Кроме того, на изменчивость сазана могли повлиять результаты ежегодного искусственного зарыбления молодь.

Резюмируя вышеприведенное, мы можем предположить, что морфологическая дифференциация сазана связана с рядом факторов абиотической и биотической природы, однако определить действие отдельно взятого фактора остается крайне затруднительной задачей и требует дополнительных исследований, целью которых является определение корреляционных взаимосвязей, зависимости между фенотипической изменчивостью и средовыми факторами.

Данное исследование выполнено в рамках грантового финансирования Министерства сельского хозяйства Республики Казахстан (грант № BR23591065).

Список литературы

- Актымбаева, А.С., Таукебаева, М.Т. (2015). Геоэкологическая характеристика и оценка туристско-рекреационного потенциала Алакольского региона. *Новости науки Казахстана*, 2, 83-104
- Асылбекова, С.Ж., Исбеков, К.Б., Куликов, Е.В., Неваленный, А.Н. (2018). Акклиматизация рыб и водных беспозвоночных в водоемах Казахстана. Алматы: Казак университеті.
- Бараков, Р.Т. (2023). Морфологические характеристики сазана (*Syrpinus carpio*) из Западной части озера Балкаш в условиях современной антропогенной нагрузки. *Вестник КазНУ. Серия биологическая*, 94(1), 112-120. <https://doi.org/10.26577/eb.2023.v94.i1.010>
- Бараков, Р.Т. (2021). Воспроизводство сазана (*Syrpinus carpio*) для сохранения и восполнения промысловой численности водоемов Казахстана. *Гылым және білім*, Т. 1, 3(64), 78-85. <https://doi.org/10.52578/2305-9397-2021-1-3-78-85>
- Бонина, Т.А. (2008). Структура вида и внутривидовая изменчивость. БГПУ.
- Дгебуадзе, Ю.Ю. (2001). Экологические закономерности изменчивости роста рыб. Москва: Наука.
- Кан, О.М., Кегенова, Г.Б., Джалаева, Л.А. (2012). Характеристика производителей карпа (*Syrpinus carpio*) Капшагайского нерестово-выростного хозяйства. *Вестник КазНУ: Серия экологическая*, 1(33), 76-77.

- Касымбеков, Е.Б., Пазылбеков М.Ж. (2020). Современное состояние водных биоресурсов Балхаш-Илийского бассейна. *Водные биоресурсы и среда обитания*, 3(1), 89-105. DOI: [10.47921/2619-1024_2020_3_1_89](https://doi.org/10.47921/2619-1024_2020_3_1_89)
- Кенжебеков, Б.К., Данько, Е.К., Сансызбаев, Е.Т. (2018). К современному состоянию озер Алакольской системы. *Гидрометеорология и экология*, 3, 145-151.
- Кириченко, О.И. (2019). Морфологическая изменчивость сазана *Cyprinus carpio* (Linnaeus, 1758) в водоемах Южного Казахстана. *Рыбоводство и рыбное хозяйство*, 9(164), 16-23.
- Мамилов, Н.Ш., Муталипов, Р.А., Сутуева, Л.Р., Конысбаев, Т.Г. (2018). Морфологическое разнообразие сазана *Cyprinus carpio* в западной части озера Балкаш и Капшагайском водохранилище. Вестник КазНУ. Серия экологическая, 100. *Experimental Biology*, 2 (71), 33-39.
- Мамилов, Н.Ш., Шарахметов, С.Е., Амирбекова, Ф.Т., Лопатин, О.Е., Магда, И.Н., Кегенова, Г.Б., Сапаргалиева, Н.С., Ургенишбаева, Ж.И., Турсынали, М.Т. (2023). Рыбное население малых рек Балхашского бассейна (Центральная Азия, Республика Казахстан). *Труды ИБВВ РАН*, 101(104), 58-69. <https://doi.org/10.47021/0320-3557-2023-57-68>
- Митрофанов, В.П., Дукравец, Г.М., Мельников, В.А. (1988). Сазан. *Рыбы Казахстана*. Т. 3. Алма-Ата: Наука, 231-279.
- Митрофанов, В.П., Дукравец, Г.М., Сидорова, А.Ф. и др. (1992). *Рыбы Казахстана*. Т.5: Акклиматизация, промысел. Алма-Ата: Гылым.
- Попов, П.А. (2004). О некоторых теоретических и практических аспектах ихтиомониторинга. *Сибирский экологический журнал*, 4(11), 507-512.
- Правдин, И.Ф. (1966). Руководство по изучению рыб. Москва: Пищевая промышленность.
- Сармолдаева, Г.Р., Шалгимбаева, С.М., Омарова, З.С., Джумаханова, Г.Б., Каират, Б.К., Даутбаева, К.А. (2017). Гистоморфологическое исследование репродуктивной системы самок сазана (*Cyprinus carpio* L.) озера Балхаш. *Вестник КазНУ. Серия биологическая*, 71(2), 32-39.
- Стародубцев, В.М. (1986). Влияние водохранилищ на почвы. Алма-Ата: Наука.
- Стародубцев, В.М., Некрасова, Т.Ф. Попов, Ю.М. (1983). Изменения мелиоративных условий головной части дельты р. Или при зарегулировании речного стока. *Водные ресурсы*, 5, 75-84.
- Феклистова, М.В. (1951). Об эколого-географической изменчивости рыб. *Известия Карело-Финского филиала АН СССР*, 1, 110-120.
- Филонец, П.П. (1981). Очерки по географии внутренних вод Центрального, Южного и Восточного Казахстана. Алма-Ата: Наука.
- Шиварева, С.П., Ли, В.И., Ивкина, Н.И. (2012). Водные ресурсы Казахстана: оценка, прогноз, управление: в 21-м томе. Том IX. Внутренние и окраинные водоемы Казахстана (Арал, Балкаш, Каспий), Книга 1: *Оценка современной и прогнозной динамики гидрологического режима озера Балкаш, Каспийского и Аральского морей*. Алматы.
- Abecia, J.E., Osmar, J.L., Crook, D.A., Banks, S. C., Wedd, D.J., King, A.J. (2022) Morphological changes and reproductive costs in brooders of two mouthbrooding freshwater fishes. *Ecology of Freshwater Fish*, 31, 369-378. <https://doi.org/10.1111/eff.12636>
- Beland, C. (2004) Effects of Genetic and Environmental Variation on the Morphology of *Pimelodella chagresi*, a Neotropical Catfish Species. *Montreal: McGill University*.
- Cibert, C., Fermon, Y., Vallod, D., V., Meunier, F.J. (1999). Morphological screening of carp *Cyprinus carpio*: Relationship between morphology and fillet yield. *Aquatic Living Resources*, 12(1), 1-10. <https://www.alr-journal.org/articles/alr/pdf/1999/01/alr9235.pdf>
- Douglas, M.E. (1993). Analysis of sexual dimorphism in an endangered cyprinid fish (*Giga cypha* Miller) using video image technology. *Copeia*, 2, 334-343. DOI:[10.2307/1447134](https://doi.org/10.2307/1447134)
- Ficke, A.D., Myrick, C.A., Hansen, L.J. (2007). Potential impacts of global climate change on freshwater fisheries. *Reviews Fish Biology Fisheries*, 17(4), 581-613. <https://doi.org/10.1007/s11160-007-9059-5>



- Hammer, O., Harper, D.A., Ryan, P.D. (2001). PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontologia Electronica*, 4(1), 1-9. https://palaeo-electronica.org/2001_1/past/past.pdf
- Harris, N.M., Gurnell, A.M., Hannah, D.M., Petts, G.E. (2000). Classification of river regimes: a context for hydroecology. *Hydrological processes*, 14, 2831-2848. doi:10.1002/1099-1085(200011/12)14:16/17<283::aid-hyp122>3.0.co;2-o
- IBM SPSS Advanced Statistics (2013). Дата обращения 27.02.2024. <https://pdf4pro.com/view/ibm-spss-advanced-statistics-22-university-of-sussex-4718e9.html>
- Jacquemin, S.J., Pyron, M. (2016). A century of morphological variation in Cyprinidae fishes. *BMC Ecology*, 16(1), 11-18. <https://doi.org/10.1186/s12898-016-0104-x>
- Johansen, R., Needham, J.R., Colquhoun, D.J., Poppe, T.T., Smith, A.J. (2006). Guidelines for health and welfare monitoring of fish used in research. *Laboratory Animals*, 40(4), 323-340. doi:10.1258/002367706778476451
- Klingenberg, C.P. (2011). MorphoJ: An Integrated Software Package for Geometric Morphometrics. *Molecular Ecology Resources*, 11(2), 353-357. <https://doi.org/10.1111/j.1755-0998.2010.02924.x>
- Khosrow, J. K., Keramat, A. (2010). Comparison of Common Carp (*Cyprinus carpio* L.) Morphological and Electrophoretic characteristics in the Southern Coast of the Caspian Sea. *Journal of Fisheries and Aquatic Science*, 5(3), 200-207. <https://doi.org/10.3923/jfas.2010.200.207>
- Langerhans, R.B., Layman, C.A., Langerhans, A.K., DeWitt, T.J. (2003). Habitat-associated morphological divergence in two Neotropical fish species. *Biological Journal of the Linnean Society*, 80(4), 689-698.
- O'Sullivan, R.J., Aykanat, T., Johnston, S.E., Kane, A., Poole, R., Reed, T.E. (2019). Evolutionary stasis of heritable morphological trait in a wild fish population despite apparent directional selection. *Ecology and Evolution*, 9(12), 7096-7111. <https://doi.org/10.1002/ece3.5274>
- Pueppke, S.G., Iklasov, M.K., Beckmann, V., Nurtazin, S.T., Thevs, N., Sharakhmetov, S., Hoshino, B. (2018). Challenges for Sustainable Use of the Fish Resources from Lake Balkhash, a Fragile Lake in an Arid Ecosystem. *Sustainability*. 10(4), 1234. <https://doi.org/10.3390/su10041234>
- Wainwright, P.C., Reilly, S.M. (1994). Ecological morphology: integrative organismal biology. *Chicago: University of Chicago Press*
- Wanink, J.H., Witte, F. (2000). The impact of Evolution and Socio-economics of commercially exploited fish Stock: A Review on *Rastrineobola argentea* in Lake Victoria. *Netherlands Journal of Zoology*, 50(3), 365-372
- Zhenhong, Z., Jianfeng, T., Minghua, X., Sarr, O., Tianji, G. (2024). Assessing the influence of abiotic factors on small pelagic fish distribution across diverse water layers in the Northwest Pacific Ocean trough acoustic methods. *Ecological Indicators*, 158(9), 1-11. DOI:10.1016/j.ecolind.2024.111563



Morphological variability of *Cyprinus Carpio* Linnaeus, 1758 in water bodies of the Balkash-Alakol basin

Barakov R.T. ^{a,b}, Sharakhmatov S.E. ^a, Isbekov K.B. ^b, Nurtazin S.T. ^a

^a Al-Farabi Kazakh National University, 71 Al-Farabi Ave., Almaty, 050040, Kazakhstan

^b Scientific and Production Center of Fishery, 89a Suyunbay Ave., Almaty, 050016, Kazakhstan

Email: barakovrin@gmail.com

<https://doi.org/10.29258/CAJWR/2024-R1.v10-2/26-44.rus>

ABSTRACT

The article presents the results of investigating the morphological variability of carp (*Cyprinus carpio* Linnaeus, 1758) in three large reservoirs of the Balkash-Alakol Basin - Lake Balkash, Lake Alakol, and Kapshagay Reservoir. Morphological differences in several features (counting and plasticity) were found in three carp samples. The study included the examination of 24 plastic and 14 counting features. The method of digital image processing (Morpho J) was applied to analyze the differences of the target fish species specimens by body shape. The application of the principal component analysis (PCA) method allowed determining the main loadings on the studied morphological traits of carp. The statistically reliable differences revealed allow to confirm the formation of morphological changes in carp caused by the duration of adaptive radiation, environmental factors of water bodies and annual artificial stocking of young fish.

ARTICLE HISTORY

Received: March 13, 2024

Accepted: August 18, 2024

Published: September 7, 2024

KEYWORDS

Balkash-Alakol basin,
Cyprinus carpio, populations,
morphological variability

References

- *Abecia, J.E., Osmar, J.L., Crook, D.A., Banks, S. C., Wedd, D.J., & King, A.J. (2022) Morphological changes in fish. *Ecol Freshw fish*, 31, 369-378. <https://doi.org/10.1111/eff.12636>
- *Ashley, D. F., Christopher, A. M., Lara, J.H. (2007). Potential impacts of global climate change on freshwater fisheries. *Rev. Fish Biol. Fisheries*, 17, 581-613. <https://doi.org/10.1007/s11160-007-9059-5>
- *Chris, K. (2011). MorphoJ: An Integrated Software Package for Geometric Morphometrics. *Molecular Ecology Resources*, 11(2), 353-357. <https://doi.org/10.1111/j.1755-0998.2010.02924.x>
- *Christian, G., Yves, F., Dominique, V., & Francois, J.M. (1999). Morphological screening of carp *Cyprinus carpio*: relationship between morphology and fillet yield. *Aquat. Living Resour*, 12, 1-10. <https://www.alr-journal.org/articles/alr/pdf/1999/01/alr9235.pdf>
- *Johansen, R., Needham, J.R., Colquhoun, D.J., Poppe, T.T., & Smith, A.J. (2006). Guidelines for health and welfare monitoring of fish used in research. *Laboratory animals*, - 2006, 323-340. <https://norecopa.no/media/6839/8-guidelinesfish.pdf>
- *Khosrow, J. K., & Keramat, A. (2010). Comparison of Common Carp (*Cyprinus carpio* L.) Morphological and Electrophoretic characteristics in the Southern Coast of the Caspian Sea. *Journal of Fisheries and Aquatic Science*, 5(3), 200-207. <https://doi.org/10.3923/jfas.2010.200.207>
- *Langerhans, RB, Layman, CA, Langerhans, AK, Dewitt, T.J. (2003). Habitat-associated morphological divergence in two Neotropical fish species. *Biol J Linn Soc.*, 80, 689-98.
- *Neil, M.H., Angela, M.G., David, M.H., Geoff, E.P. (2000). *Hydrological processes*, 14, 2831-2848
- *Pueppke, S. G., Iklasov, M K., Beckmann V. ID., Nurtazin S. T., Thevs N., Sharakhmetov S.E., & Hoshino B. (2018). Challenges for Sustainable Challenges for sustainable use of the fish resources from Lake Balkhash, a fragile lake in an arid ecosystem. *Sustainability*. 4(10), 1234. <https://doi.org/10.3390/su10041234>
- *Ronan, J.O., Tuktu, A., Johnston, S.E., Kane, A., Poole, R., & Reed, T.E. (2019). Evolutionary stasis of heritable morphological trait in a wild fish population despite apparent directional selection. *Ecology and Evolution*, 9, 7096-7111. <https://doi.org/10.1002/ece3.5274>
- *Stephen, J. J., Mark, P. (2016). A century of morphological variation in Cyprinidae fishes. *BMC Ecology*, 16, 11-18. <https://doi.org/10.1186/s12898-016-0104-x>
- *Zhenhong, Z., Jianfeng, T., Minghua, X., Ousmane, S., Tianji, G. Assessing the influence of abiotic factors on small pelagic fish distribution across diverse water layers in the Northwest Pacific Ocean trough acoustic methods. *Ecological Indicators*, 158 (9), 1-11.
- Aktymbaeva, A.S., Taukebaeva, M.T. (2015). Geoekologicheskaya karakteristika i ozenka turistsko-rekreativnogo potentsiala Alakol'skogo regiona [Geo-ecological characterization and assessment of tourist and recreational potential of the Alakol region]. *Novosti nauki Kazahstana*, 2, 83-104. (In Russian)
- Asylbekova, S.Zh., Isbekov, K.B., Kulikov, E.V., & Nevalennyj, A.N. (2018). Akklimatizatsiya ryb i vodnyh bespozvonochnyh v vodoemah Kazahstana [Introduction fish and aquatic invertebrates into the reservoirs of Kazakhstan] Almaty: Qazaq universiteti. (in Russian)
- Barakov, R.T. (2023). Morphological characteristics of the carp (*Cyprinus carpio*) from the western part of lake Balkash under conditions of modern anthropogenic pressure. *Bulletin of the KazNU. Experimental Biology*, 94(1), 112-120. <https://doi.org/10.26577/eb.2023.v94.i1.010>
- Barakov, R.T. Vosproizvodstvo sazana (*Cyprinus carpio*) dlya sohraneniya i vospolneniya promyslovoj chislennosti vodoemov Kazahstana [Reproduction of carp (*Cyprinus carpio*) for preservation and replenishment of commercial abundance of water bodies of Kazakhstan.]. *Gylym zhane bilim*, 78-84. <https://doi.org/10.52578/2305-9397-2021-1-3-78-85> (in Russian)
- Beland, C. (2004) Effects of genetic and environmental variation on the morphology of *Pimelodella chagresi*, a Neotropical Catfish species: McGill University

- Bonina, T.A. (2008). Struktura vida i vnutrividovaja izmenchivost' Species structure and intraspecific variability. *BGPU*. (in Russian)
- Dgebuadze, Yu.Yu. (2001). *Ekologicheskie zakonomernosti izmenchivosti rosta ryb (Ecological Patterns of Fish Growth Variability)*, Moscow: Nauka. (in Russian)
- Douglas, M.E. (1993). Analysis of sexual dimorphism in an endangered cyprinid fish (*Giga cypha* Miller) using video image technology. *Copeia*, 2, 334-343.
- Feklistova, M.V. (1951). Ob ekologo-geograficheskoy izmenchivosti ryb [On the ecological and geographical variability of fishes]. *Izvestiya Karelo-Finskogo filiala AN SSSR*, 1, 110-120. (in Russian)
- Filonec, P.P. (1981). Oчерки по географии внутренних вод Central'nogo, YUzhnogo i Vostochnogo Kazakhstana [Essays on the geography of inland waters of Central, Southern and Eastern Kazakhstan]. Alma-ata: Nauka. (in Russian)
- Hammer, Ø., Harper, D.A., Ryan, P.D. (2001). PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontologia Electronica*, 4(1), 1-9. https://palaeo-electronica.org/2001_1/past/past.pdf
- IBM SPSS Advanced Statistics (2013). <https://pdf4pro.com/view/ibm-spss-advanced-statistics-22-university-of-sussex-4718e9.html>
- Kan, O.M., Kegenova, G.B., Dzhalalova, L.A. (2012). Harakteristika proizvoditelej karpa (*Cyprinus carpio*) Kapshagajskogo nerestvo-vyrostnogo hozyajstva [Characterization of carp (*Cyprinus carpio*) producers of Kapshagai spawning farm]. *Vestnik KazNU: Ser. ekologiya*, 1 (33), 76-77. (in Russian)
- Kassymbekov, E.B., & Pazylbekov M.Zh. (2020). Sovremennoe sostojanie vodnyh bioresursov Balhash-Ilijskogo bassejna [Current state of aquatic biological resources of the Balkhash-Ili basin]. *Vodnye bioresursy i sreda obitanija*, 3(1), 89-105. DOI: [10.47921/2619-1024_2020_3_1_89](https://doi.org/10.47921/2619-1024_2020_3_1_89) (in Russian)
- Kenzhebekov, B.K., Dan'ko, E.K., Sansyzbaev, E.T. (2018). K sovremennomu sostoyaniyu ozer Alakol'skoj sistemy [Toward the current state of the lakes of the Alakol system. Hydrometeorology and Ecology]. *Gidrometeorologiya i ekologiya*, 3, 145-151. (in Russian)
- Kriričenko, O.I. (2019). Morfologičeskaja izmenchivost' sazana *Cyprinus carpio* [Linnaeus, 1758] v vodoemah Juzhnogo Kazakhstana [Morphological variability of carp *Cyprinus carpio* (Linnaeus, 1758) in water bodies of southern Kazakhstan]. *Rybovodstvo i rybnoe hozjajstvo*, 9(164), 16-23. (in Russian)
- Mamilov, N.Sh., Mutalipov, R.A., Sutueva, L.R., & Konysbaev T.G. (2018). Morfologičeskoe raznoobrazie sazana *Cyprinus carpio* v Zapadnoj časti ozera Balkash i Kapshagajskom vodohranilišhe [Morphological diversity of carp *Cyprinus carpio* in the western part of the Balkhash Lake and Kapshagay water reservoir]. *Bulletin of the KazNU Eurasian journal of Ecology*, 2(55), 100-110. <https://bulletin-ecology.kaznu.kz/index.php/1-eco/article/view/821> (in Russian)
- Mamilov, N.Sh., Sharakhmetov, S.E., Amirbekova, F.T., Lopatin, O.E., Magda I.N., Kegenova, G.B., Sapargaliev, N.S., Urganishbaeva, Zh.I., & Tursynali M.T. (2023). Rybnoe naselenie malyh rek Balhashskogo bassejna [Fish diversity in small rivers of the Balkhash basin (Central Asia, Republic of Kazakhstan)]. *Transactions of Papanin institute for biology of inland waters RAS*, 101(104), 58-69. <https://doi.org/10.47021/0320-3557-2023-57-68> (in Russian)
- Mitrofanov, V.P., Dukravets G.M., & Sidorova A.F. (1992). Ryby Kazakhstana. T.5: Akklimatizacija, promysel [Fishes of Kazakhstan. T.5: Acclimatization, fishing]. Alma-Ata, Gylm. (in Russian)
- Mitrofanov, V.P., Dukravets, G.M., & Melnikov V.A. (1988). Sazan [Common carp]. *Fishes of Kazakhstan*. V.3. Alma-Ata, Nauka, 231-279 (in Russian)
- Popov, P.A. (2004). O nekotoryh teoreticheskix i praktičeskix aspektah ihtiomonitirovannja [On some theoretical and practical aspects of ichthyomonitoring]. *Sibirskij jekologičeskij zhurnal*, 4(11), 507-512. (in Russian)
- Pravdin, I F. (1966). Rukovodstvo po izučeniju ryb [Fish Study Guide]. Moskva: Pishhevaja promyšlennost'. (in Russian)



- Sarmoldayeva, G.R., Shalgimbayeva, S.M., Omarova, Zh.S., Jumakhanova, G.B., Kairat, B.K., & Dautbayeva K.A. (2017). Gistomorfologicheskoe issledovanie reproductivnoj sistemy samok sazana (*Cyprinus carpio* L.) ozera Balhash [The histomorphologic research on reproductive system of carp (*Cyprinus carpio* L.) females in lake Balkhash]. *Bulletin of the KazNU Experimental Biology*, 2 (71), 33-39. <https://bb.kaznu.kz/index.php/biology/article/view/1263/1201> (in Russian)
- Shivareva, S.P., Li, V.I., Ivkina, N.I. (2012.). Vodnye resursy Kazakhstana: ochenka, prognoz, upravlenie: v 21-m tome. Tom IX Vnutrennie i okrainnye vodoemy Kazakhstana (Aral, Balkash, Kaspij), *Kniga 1: Ocenka sovremennoj i prognoznnoj dinamiki gidrologicheskogo rezhima ozera Balhash, Kaspijskogo i Aral'skogo morej* [Water Resources of Kazakhstan: Assessment, Forecasting, Management: in Volume 21. Volume IX Inland and Marginal Water Bodies of Kazakhstan (Aral, Balkash, Caspian), Book 1: Assessment of Current and Forecast Dynamics of the Hydrological Regime of Lake Balkhash, Caspian and Aral Seas]. Almaty (in Russian)
- Starodubcev, V.M. (1986). Vliyanie vodohranilishch na pochvy [Influence of water reservoirs on soils]. Alma-ata: Nauka. (in Russian)
- Starodubcev, V.M., Nekrasova, T.F. Popov, YU.M. (1983). Izmeneniya meliorativnyh uslovij golovnoj chasti del'ty r. Ili pri zaregulirovanii rechnogo stoka [Changes in ameliorative conditions of the head part of the Ili River delta under river flow regulation]. *Vod. Resursy*, 5, 75-84. (in Russian)
- Wainwright, PC, Reilly, SM. (1994). Ecological morphology: integral organismal biology. *Chicago: University of Chicago Press*
- Wanink, J.H., Witte, F. (2000). The impact of Evolution and Socio-economics of commercially exploited fish Stock: A Review on *Rastrineobola argentea* in lake Victoria. *Netherlands Journal of Zoology*, 50(3), 365-372.