

УДК 597.554.3–115.13

И. А. Столбунов

*Институт биологии внутренних вод РАН*

## **ВНУТРИПОПУЛЯЦИОННЫЙ ПОЛИМОРФИЗМ ПЛОТВЫ *RUTILUS RUTILUS***

Виявлено явище зміщення морфологічних ознак і параметрів плітки звичайної *Rutilus rutilus* (Linnaeus, 1758), що поширена у прибережній та відкритій глибоководній зонах Рибінського водосховища. Це явище носить адаптивний характер і дозволяє популяції більш ефективно використовувати середовище. Розглянуто вплив спадковості та екологічних чинників на утворення внутрішньопопуляційних форм.

The phenomenon of shift of morphological features and parameters of the roach *Rutilus rutilus* (Linnaeus, 1758) dwelling in littoral and pelagic areas of the Rybinsk reservoir are marked. The given phenomenon has adaptive character and allows to utilize of the environment more effectively and to master existing spatial and temporal subniches with alternative resources perfectly. Influence of non-ecological (inheritable) differences and ecological factors on differentiation of fishes on various intrapopulation forms is considered.

### **Введение**

Изучение механизмов формирования внутрипопуляционных экологических групп (или экологических форм) является важным направлением исследований в рамках фундаментальной проблемы сохранения биологического разнообразия, про-

---

© Столбунов И. А., 2005

183

гнозирования роста и развития организмов в условиях быстрых природных и антропогенных изменений. С этим направлением исследований тесно связана проблема факторов и механизмов разнообразия, включающая такие вопросы как генетические основы разнообразия популяций, экологическая и эволюционная роль полиморфизма, факторы и закономерности адаптивной радиации и процессов сегрегации экологических ниш [4; 10; 11; 13]. Под экологическими группами чаще всего понимаются отдельные совокупности популяций, различающиеся по характеру своих взаимодействий с окружающей средой [5].

Популяция плотвы, населяющая Рыбинское водохранилище, сформировалась и достигла высокой численности на четвертом–пятом году существования водоема, то есть в 1945–1946 гг. [8]. С заселением твердых субстратов дна Рыбинского водохранилища моллюском *Dreissena polymorpha*, плотва, обладающая мощными глоточными зубами и являющаяся потенциальным моллюскоедом, одной из первых начала осваивать новую кормовую базу [8].

В настоящее время структура популяции плотвы Рыбинского водохранилища включает две экологические группы: прибрежную (со смешанным спектром питания) и пелагическую (преимущественно моллюскоядную), отличающиеся по комплексу морфологических признаков и параметров. Однако остается невыясненным механизм дифференциации особей на внутривидовые экологические формы в процессе онтогенеза.

Цель настоящего исследования – выявление влияния наследственных различий и ряда экологических факторов на формирование внутривидовых форм плотвы.

### Материал и методы исследований

Сбор материала осуществляли в ходе комплексных исследований Рыбинского водохранилища в период 1996–2005 гг. Морфологический анализ плотвы производили по ряду пластических и меристических признаков рыб [9]. Анализировали следующие морфологические показатели: туловищные (стандартная длина, длина туловища, наибольшая и наименьшая высота тела, анте- и постдорсальное расстояние, антеанальное и антевентральное расстояние); плавниковые (длина основания и наибольшая высота  $D$  и  $A$ , число лучей в  $D$  и  $A$ , длина  $P$  и  $V$ , расстояние между  $P$  и  $V$ , а также между  $V$  и  $A$ ); головного отдела (длина головы, диаметр глаза, посторбитальное расстояние); ротового аппарата (длина дуги верхней и нижней челюстных костей). Изучение глоточных зубов молоди плотвы проводили по ряду показателей: длина, ширина, высота и вес глоточной дужки, количество зубов. Измеряли показатели обеих глоточных дужек (правой и левой). При проведении статистического анализа морфологических показателей использовали относительные величины признаков, рассчитанные по отношению к общей длине и длине головы рыбы. Показатель формы корпуса, характеризующий прогонистость тела рыб, определяли по методике Ю. Г. Алеева [1].

Изучение наследования особенностей строения ротового аппарата плотвы проводили экспериментальным путем с использованием морфобиологических методов. Во время нереста плотвы, в мае 2004–2005 гг., проводили отлов производителей в Волжском плесе Рыбинского водохранилища. Из общей выборки отбирали две группы равноразмерных и одновозрастных особей с крайними вариантами величины ротового отверстия – «малоротые» и «большеротые». Величину ротового отверстия рыб определяли по методике A. Shirota [14]. Плотву каждой экспериментальной группы высаживали в отдельные пруды экспериментальной базы ИБВВ РАН, в которых происходил нерест производителей и последующий нагул молоди. В начале осе-

ни пруды спускали и проводили сбор сеголетков плотвы. Проводили сравнительный анализ особенностей морфологии искусственно полученной молоди плотвы с молодью, отловленной в естественных местообитаниях, на разных участках Рыбинского водохранилища. Всего изучено около 1500 экз. рыб.

### Результаты и их обсуждение

Отмечено, что дифференциация плотвы на разные экологические формы (морфы) происходит уже на самых ранних стадиях онтогенеза [12]. Причем формирование определенного морфотипа у молоди рыб в открытой литорали Рыбинского водохранилища происходит на более ранних этапах онтогенеза, чем у молоди в защищенных биотопах, то есть стабилизирующий отбор происходит быстрее в более «жестких» экологических условиях: активной гидродинамики, отсутствия естественных убежищ от пресса хищников [12]. Выявлены различия и по ряду морфофункциональных показателей плотвы. У молоди плотвы в открытой литорали Рыбинского водохранилища величина ротового отверстия и форма корпуса достоверно выше, чем у плотвы, обитающей в защищенной литорали с зарослями высшей водной растительности (рис. 1).

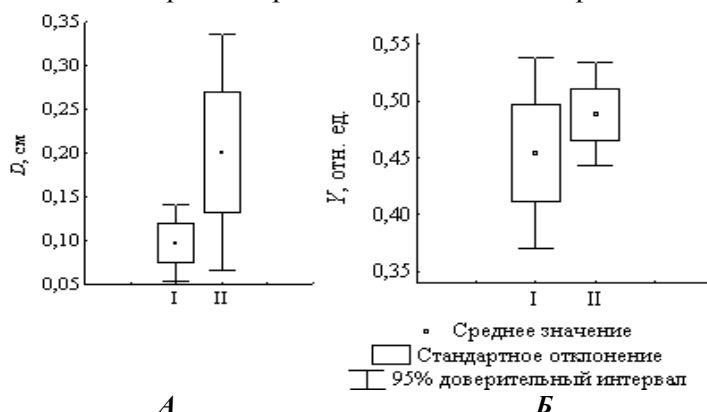


Рис. 1. Величина ротового отверстия  $D$ , см<sup>2</sup> (А) и индекс формы корпуса  $Y$ , отн. ед. (Б) молоди плотвы в биотопах разного типа Рыбинского водохранилища: I – защищенная литораль с зарослями, II – открытая литораль без зарослей

С возрастом у плотвы указанных групп различия по размеру ротового отверстия сохраняются (табл. 1). У пелагической плотвы в открытой части водохранилища величина ротового отверстия остается достоверно выше, чем у плотвы в прибрежье, но переход на питание моллюсками приводит к тому, что плотва в пелагиали Рыбинского водохранилища имеет менее прогонистую форму корпуса (см. табл. 1). Для нее характерна большая кривизна верхнего профиля корпуса и высокотелость. Плотва, обитающая в литорали водохранилища, отличается более прогонистой формой корпуса.

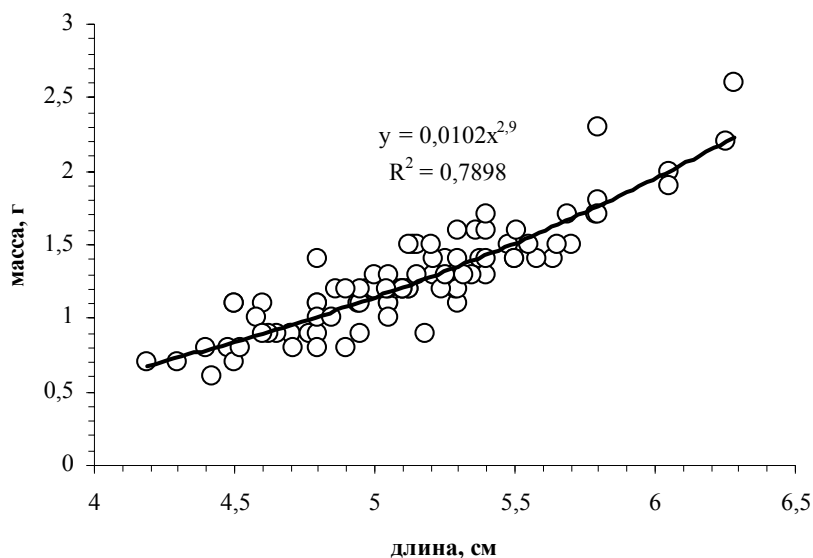
Не исключено, что особенности морфологического строения ротового аппарата рыб, развивающихся в различных экологических условиях, генетически закрепляются и передаются наследственно. Эксперимент по изучению наследования морфологических особенностей разных экоморф плотвы показал, что искусственно полученная и выращенная молодь «малоротой» морфы плотвы обладала достаточно выровненными линейно-массовыми характеристиками. Соотношение между длиной и массой сеголетков рыб было аппроксимировано степенной функцией и имело высокий коэффициент корреляции ( $r = 0,79$ ;  $p < 0,05$ ). Необходимо отметить, что константы уравнения линейно-массовой зависимости сеголетков плотвы относительны, поскольку репрезентативные значения констант не могут быть получены в тех услови-

ях, когда диапазон линейных размеров исследуемых животных мал (длина сеголетков колебалась от 4,2 до 6,4 см). Из полученного уравнения следует, что вся выборка молоди плотвы обладала сходными геометрическими пропорциями [2] – показатель степени фактически равен 3 (рис. 2).

Таблица 1

**Морфофункциональные показатели плотвы разных экологических форм Рыбинского водохранилища (над чертой – в литорали; под чертой – в пелагиали)**

| Возраст, лет | Форма корпуса, отн. ед. | Ротовое отверстие, см <sup>2</sup> |
|--------------|-------------------------|------------------------------------|
| 3            | 0,67                    | 0,49                               |
|              | 0,49                    | 0,80                               |
| 4            | 0,90                    | 0,49                               |
|              | 0,50                    | 1,15                               |
| 5            | 0,99                    | 0,60                               |
|              | 0,54                    | 1,43                               |
| 6            | 1,47                    | 0,70                               |
|              | 0,60                    | 1,72                               |
| 7            | 1,61                    | 0,80                               |
|              | 0,70                    | 2,04                               |
| 8            | 1,65                    | 1,12                               |
|              | 0,80                    | 2,38                               |



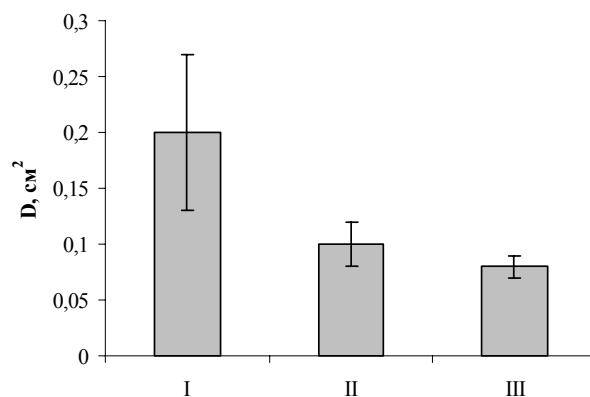
**Рис. 2. Зависимость линейно-массовых характеристик искусственно полученной молоди «малоротой» формы плотвы**

В комплексе признаков ротового аппарата экспериментальной выборки молоди плотвы наибольшая изменчивость отмечена у показателей высоты и веса глоточных костей рыб. Длина и наибольшая ширина глоточной кости у молоди рыб варьировали в меньшей мере. Глоточные зубы однорядные. Число глоточных зубов на левой и правой костях в среднем было равно 5, то есть формула глоточных зубов имела вариант 5–5. Для взрослой плотвы Рыбинского водохранилища более характерна формула глоточных зубов 6–5, значительно реже встречаются фенотипы 5–5 и 4–4 [6]. Возможно, что нами, в данном случае, отмечен переходный временный вариант формулы глоточных зубов у молоди плотвы, поскольку для карповых рыб характерна связь

между периодами развития рыб и этапами в развитии ее глоточных зубов, которая рассматривается как приспособление к возрастной смене состава пищи [3]. Первичные зубы появляются у рыб в периоде предличинки. В конце предличиночного и на протяжении личиночного периода развития рыбы обладают глоточными зубами переходных форм. В течение малькового периода у рыб глоточные зубы меняются, постепенно приобретая дефинитивную постоянную форму.

Отмечена асимметрия ( $As$ ) в развитии парных глоточных костей экспериментальной молоди плотвы. В первую очередь это касается параметров, характеризующих наибольшую ширину и вес глоточной кости, а также количества глоточных зубов рыб. В большей мере проявляется асимметрия параметров рыб для левой ( $As = 0,9$ ) и правой ( $As = 0,3$ ) глоточной кости.

Средние значения и диапазон изменчивости показателей ротового аппарата у молоди «малоротой» плотвы в эксперименте совпадают с таковыми у «малоротой» молоди прибрежной морфы плотвы в водохранилище и достоверно отличаются от большеротой формы (рис. 3), что косвенно свидетельствует о наследовании характерных особенностей морфологического строения ротового аппарата плотвы разных экологических групп.



**Рис. 3. Величина ротового отверстия молоди плотвы разных экологических групп: молодь «большеротой» (I) и «малоротой» (II) формы плотвы водохранилища, молодь «малоротой» плотвы, полученная путем искусственного оплодотворения (III)**

### Заклучение

В настоящее время существование полиморфизма известно у многих видов рыб, относящихся к различным семействам. В процессе филогенеза у отдельных особей в пределах вида под воздействием абиотических и биотических факторов вырабатывается способность существовать в определенных местообитаниях. В результате образуются внутривидовые группы организмов, различающиеся уровнями адаптации (в том числе и морфологической) к обитанию в различных условиях. У плотвы Рыбинского водохранилища в настоящее время наблюдается явление смещения [7] ряда морфологических признаков и параметров, что позволяет популяции более эффективно использовать среду обитания, наиболее полно осваивать существующий набор пространственных и временных субниш с альтернативными ресурсами, уменьшает перекрытие пищевых ниш особей разных экологических форм.

Данное явление можно было бы рассматривать как процесс симпатрического видообразования, но разные экологические формы плотвы Рыбинского водохранилища репродуктивно не изолированы. Их возникновение имеет скорее адаптивный

характер, что отмечают и другие авторы [10], утверждая, что образование экологических форм у рыб «это не динамический процесс, а квазистационарное состояние приостановившейся дивергенции, способной в ряде случаев к реверсии», например в случае значительных изменений условий среды.

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта РФФИ №04–05–64618.

### Библиографические ссылки

1. **Алеев Ю. Г.** Функциональные основы внешнего строения рыбы. – М.: Изд-во АН СССР, 1963. – 247 с.
2. **Алимов А. Ф.** Введение в продукционную гидробиологию. – Л.: Гидрометеоздат, 1989. – 152 с.
3. **Белогуров А. Я.** Смена глоточных зубов у сазана, воблы и леща // Морфологические особенности, определяющие питание леща, воблы и сазана на всех стадиях развития. – М.: Изд-во АН СССР, 1948. – С. 254–262.
4. **Герасимов Ю. В.** Роль поведенческого полиморфизма в процессе внутривидовой сегрегации экологических ниш у рыб / Ю. В. Герасимов, И. А. Столбунов, Д. Д. Павлов // Поведение рыб. Материалы докладов Международной конференции. 1–4 ноября 2005 г., Борок, Россия. – М.: Акварос, 2005. – С. 104–110.
5. **Дгебуадзе Ю. Ю.** Экологические закономерности изменчивости роста рыб. – М.: Наука, 2001. – 276 с.
6. **Изыюмов Ю. Г.** Популяционная морфология плотвы (*Rutilus rutilus*) водоемов Верхней Волги / Ю. Г. Изюмов, А. Н. Касьянов, В. Н. Яковлев // Фенетика популяций. – М.: Наука, 1982. – С. 222–233.
7. **Одум Ю.** Основы экологии. – М.: Мир, 1975. – 740 с.
8. **Поддубный А. Г.** Экологическая топография популяций рыб в водохранилищах. – Л.: Наука, 1971. – 309 с.
9. **Правдин И. Ф.** Руководство по изучению рыб. – М.: Пищ. пром-сть, 1966. – 367 с.
10. **Савваитова К. А.** Проблемы эндемизма рыб Арктики / К. А. Савваитова, Б. М. Медников // Биологические ресурсы побережья Российской Арктики: Материалы симпозиума. – М.: Изд-во ВНИРО, 2000. – С. 130–133.
11. **Столбунов И. А.** Пространственная сегрегация плотвы *Rutilus rutilus* Рыбинского водохранилища // Поведение рыб. Материалы докладов Международной конференции. 1–4 ноября 2005 г., Борок, Россия. – М.: Акварос, 2005. – С. 483–489.
12. **Столбунов И. А.** Морфологическая изменчивость молоди плотвы *Rutilus rutilus* (L.) Рыбинского водохранилища // Биология внутренних вод. – 2005. – № 4. – С. 85–89.
13. **Чернов Ю. И.** Биологическое разнообразие: сущность и проблемы // Успехи современной биологии. – 1991. – Т. 111, вып. 4. – С. 499–507.
14. **Shirota A.** Studies on the mouth size of fish larvae // Bulletin of the Japanese Society of Scientific Fisheries. – 1970. – Vol. 36, N 4. – P. 353–367.

Надійшла до редколегії 15.09.05.