

УДК 597.554.3

МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ИЗМЕНЕНИЯ В ПОПУЛЯЦИИ ПЛОТВЫ (*RUTILUS RUTILUS*, CYPRINIDAE) ОЗЕРА ПЛЕЩЕЕВО В РЕЗУЛЬТАТЕ ВСЕЛЕНИЯ МОЛЛЮСКА *DREISSENA POLYMORPHA* (BIVALVIA)

© 2017 г. Ю. В. Кодухова*, Д. П. Карабанов

Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, пос. Борок 152742, Россия

*e-mail: dk@ibiw.yaroslavl.ru

Поступила в редакцию 21.08.2016 г.

Дана морфологическая характеристика плотвы (*Rutilus rutilus*) озера Плещеево (Россия, Ярославская обл.). Отмечено, что с момента проникновения в озеро моллюска дрейссены (*Dreissena polymorpha*) началось формирование “моллюсковядного” морфотипа плотвы. Данный морфотип характеризуется массивными глоточными зубами, высоким темпом линейного и весового роста. Также отмечено увеличение максимальных размеров и продолжительности жизни рыб в озере. Проведен ДНК-баркодирование по локусу COI мтДНК плотвы из озера. Все три выявленных гаплотипа встречаются как у “моллюсковядной”, так и у “растительновядной” форм рыб. По-видимому, формирование “моллюсковядной” формы имеет экологическую обусловленность и является результатом перехода рыбы на питание дрейссеной.

Ключевые слова: плотва, *Rutilus rutilus*, озеро Плещеево, морфотип, питание, моллюск, дрейссена, *Dreissena polymorpha*

DOI: 10.7868/S0044513417090100

До 80-х годов прошлого века популяция плотвы *Rutilus rutilus* (Linnaeus 1758) (Actinopterygii, Cyprinidae) в озере Плещеево состояла из не крупных особей длиной тела до 200 мм, преимущественно 120–150 мм (Стрельников, Пермитин, 1983). По типу питания в популяции выделялись две группировки – литоральная, основу питания которой составляли организмы зарослевой фауны и растительные остатки, и пелагическая, основу питания которой составлял зоопланктон (Кияшко, Половкова, 1983). Кардинальная трансформация экосистемы озера Плещеево началась в результате вселения моллюска *Dreissena polymorpha* Pallas 1771 (Mollusca, Bivalvia). Впервые взрослые особи были зарегистрированы в 1984 г. (Жгарева, 1992), а с 1990-х годов и по настоящее время дрейссена является видом-супердоминантом в донном зооценозе озера. Такое существенное изменение кормовой базы привело к переходу части особей на питание этими моллюсками, и через одно поколение в озере возникла группировка “моллюсковядной” плотвы, которая характеризуется высоким темпом роста и имеет ряд морфологических особенностей (Касьянов, Изюмов, 1995). Сравнительный материал по морфологии плотвы до вселения дрейссены, в период взрывообразного увеличения ее численности и на современном этапе позволяет нам выявить модусы морфологи-

ческих изменений при возникновении “моллюсковядного” морфотипа плотвы.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Сбор ихтиологического материала проводили на акватории оз. Плещеево с апреля по октябрь с 2013 по 2016 гг. Основными орудиями лова служили ставные фрагментарные жаберные сети с ячейкой 10–80 мм ($\times 10$), 1.8×30 м. Всего за этот период отработано 86 ставок сетей. Общая экспозиция составила 420 ч.

Морфологический анализ проводили по количественным (меристическим), пластическим и альтернативным неметрическим (формула глоточных зубов) признакам (Дислер, 1960; Правдин, 1966; Яковлев и др., 1981). Из меристических признаков проанализированы: число разветвленных лучей в спинном (Db) и анальном (Ab) плавниках, число жаберных тычинок на 1-й жаберной дуге ($sp.br.$), формула глоточных зубов ($d.ph.$), признаки осевого скелета – число позвонков в грудном (Va), переходном (Vi), туловищном ($Va + Vi$) и хвостовом (Vc) отделах, общее число позвонков ($Vert$); число чешуй в боковой линии ($l.l.$), число рядов чешуй над (S_D) и под (S_A) боковой линией; число отверстий в каналах сейсмодатчика системы в краниальных костях ($CSO_{fr + par}$),

parietale (CST_{par}), praeoperculum (CPM_{pop}), dentale (CPM_{dn}). Анализировали пластические признаки, выраженные в процентах от длины тела рыбы (l): длина головы (c), длина основания анального плавника (lA), длина основания спинного плавника (lD), антеанальное расстояние (aA), постанальное расстояние (pA), антедорсальное расстояние (aD), постдорсальное расстояние (pD), наибольшая (H) и наименьшая высота тела (h); в процентах от длины головы: диаметр глаза (lo), длина рыла (ao), межглазничное расстояние (io). Подсчет позвонков и отверстий в сейсмочувствительных каналах головы выполняли на сухих остеологических препаратах.

Плотва имеет массивные зубы, с короткими и широкими отростками (Касьянов и др., 1981). Наиболее показательным для описания массивности глоточных зубов является индекс отношение ширины зубной площадки ($w_{d,ph}$) к длине глоточной кости ($l_{d,ph}$). Чтобы исключить влияние длины на изменчивость пропорции глоточной кости, наряду с индексом $w_{d,ph}/l_{d,ph}$ использовали следующие отношения: длины переднего отростка ($al_{d,ph}$) и длины заднего отростка ($pl_{d,ph}$) к длине глоточной кости.

Все измерения и подсчеты выполнены одним оператором.

Для определения изменчивости признаков использовали коэффициент вариации (CV , %). Для выборки изученных особей численностью n определяли средние значения (M), пределы вариации (lim) и ошибку среднего (m). Статистический анализ осуществляли в соответствии с основными методическими требованиями при изучении как отдельных признаков, так и их комплексов для решения идентификационных задач с применением метода главных компонент (ГК). Расчет проводили по корреляционным матрицам, длину вектора принимали равной единице, факторные нагрузки нормировали (Ивантер, Коросов, 2003). Статистическую обработку материала проводили используя пакет программ Statistica v.6.1 (StatSoft, Inc., USA).

Закономерности индивидуального роста рыб исследовали на основе анализа cleithrum. Для контроля возрастных определений использовали жаберную крышку operculum и чешую рыб. Линейный рост анализировали по данным обратных расчислений, проведенных по формуле Э. Леа. Анализ роста рыб проводили по общепринятым методам (Чугунова, 1952).

Для сравнения приведены данные по популяции плотвы Рыбинского водохранилища. Этот водоем имеет большие размеры с разнообразными биотопами и богатой фауной, в связи с чем возможно оценить влияние биотических и абиотических факторов и пространственную дифференцировку популяций рыб, что позволяет мак-

симально охватить пределы изменчивости. Также были привлечены большой коллекционный материал лаборатории Экологии рыб по размерно-возрастным рядам и морфологические данные Остеологической коллекции ИБВВ РАН для оз. Плещеево и Рыбинского водохранилища.

Для подтверждения видовой принадлежности и определения степени генетической дифференцировки было проведено штрих-кодирование видов на основе ДНК (ДНК-баркодирование). Для этого изучено нуклеотидное разнообразие по 5'-концу локуса цитохромоксидазы-1 (COI) митохондриальной ДНК по стандартной методике, применяемой в исследованиях для рыб (Ivanova et al., 2007). Всего генотипировано 6 особей плотвы, которые относятся к "моллюскоядной" и "растительноядной" формам. Полученные гаплотипы зарезервированы в базе данных GenBank (NCBI) под номерами KT989765–KT989767.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Плотва – вид-доминант в прибрежном комплексе рыбной части сообщества озера. На литорали озера были отмечены различия в распределении особей разных размеров. Особи длиной $l = 5–100$ мм нагуливаются в основном на участках с глубинами 0.5–4 м, тогда как крупных рыб ($l > 200$ мм) можно выловить в основном на глубинах 4 м и более. Причины такого распределения, на наш взгляд, кроются в различиях спектров питания плотвы разных размеров. Основу питания молодежи и мелких рыб составляют водная растительность и планктон, обильно развивающийся на хорошо прогреваемом, заросшем мелководье. Крупные моллюскоядные рыбы потребляют в основном дрейссену и держатся на большей глубине вплоть до 10–14 м (глубже из-за неподходящего субстрата моллюски не встречаются).

Значения морфологических признаков для плотвы (табл. 1) как из оз. Плещеево, так и Рыбинского водохранилища располагаются в пределах видовых значений для плотвы Европейской части России (Касьянов и др., 1982). Привлечение данных по Рыбинскому водохранилищу обусловлено сходством трофической ниши у плотвы этих водоемов. В настоящее время у плотвы водохранилища наблюдается устойчивая возрастная динамика питания (Рыбы..., 2015). Сеголетки и молодежь питаются микропланктоном, личинками насекомых и растительностью. С увеличением возраста в рационе возрастает доля планктонных и бентосных организмов, а с достижением длины более 150 мм плотва получает возможность потреблять дрейссену. Так как вселение в водохранилище дрейссены и переход плотвы на питание этим моллюском произошли более полувека назад, к настоящему моменту в водохранилище отмечено существование локальных, пространственно раз-

Таблица 1. Значения признаков и коэффициента вариации (*CV*, %) для популяций плотвы

Признак	Рыбинское водохранилище (2013–2015) <i>n</i> = 340			Оз. Плещеево (2013–2015) <i>n</i> = 135		
	<i>M</i> ± <i>m</i>	lim	<i>CV</i> , %	<i>M</i> ± <i>m</i>	lim	<i>CV</i> , %
Возраст <i>l</i> , мм	3–12 97.37–212			4–14 145.5–294		
Пластические признаки, % от <i>l</i>						
<i>c</i>	23.4 ± 0.50	21.7–25.3	2.85	22.2 ± 0.73	20.6–24.2	4.11
<i>lA</i>	12.4 ± 1.03	10.3–15.3	9.93	12.0 ± 0.64	10.0–14.6	10.41
<i>lD</i>	15.0 ± 0.92	13.0–17.2	7.14	14.4 ± 0.74	11.9–17.0	6.41
<i>aA</i>	71.4 ± 1.79	67.9–75.7	3.00	72.0 ± 1.87	65.4–78.1	3.37
<i>pA</i>	15.3 ± 1.43	11.4–19.7	11.90	15.6 ± 1.60	10.8–20.7	12.48
<i>aD</i>	52.6 ± 1.69	47.7–56.2	4.11	53.1 ± 1.63	48.2–58.1	3.85
<i>pD</i>	34.8 ± 1.61	30.6–38.4	5.63	33.8 ± 2.04	27.4–41.1	7.66
<i>H</i>	30.2 ± 1.69	26.4–34.8	7.10	29.6 ± 1.61	23.7–37.0	7.01
<i>h</i>	10.2 ± 0.45	8.8–11.1	5.52	9.6 ± 0.62	8.1–12.3	8.09
Пластические признаки, % от <i>c</i>						
<i>ao</i>	27.6 ± 1.49	23.1–31.4	6.70	27.2 ± 1.60	23.4–32.9	7.25
<i>lo</i>	26.4 ± 2.02	21.6–32.4	9.77	25.6 ± 1.83	20.5–35.3	9.19
<i>io</i>	36.3 ± 1.88	31.4–41.0	6.23	35.9 ± 2.33	28.2–55.6	9.53
Меристические признаки						
<i>sp.br.</i>	11.4 ± 0.79	10–14	8.38	11.3 ± 0.74	9–15	8.15
<i>l.l.</i>	43.2 ± 0.93	41–45	2.59	43.8 ± 0.97	42–47	2.67
<i>S_D</i>	8.2 ± 0.37	7–9	6.12	8.1 ± 0.23	7–9	4.60
<i>S_A</i>	4.0 ± 0.05	4–5	3.93	4.0 ± 0.06	3–5	5.44
<i>Ab</i>	10.4 ± 0.55	9–11	5.70	10.2 ± 0.42	9–12	5.48
<i>Db</i>	10.0 ± 0.25	8–11	5.55	9.8 ± 0.31	9–11	4.32
<i>Va</i>	16.3 ± 0.47	15–17	3.40	16.5 ± 0.56	15–19	3.67
<i>Vi</i>	3.6 ± 0.51	2–4	15.37	3.2 ± 0.44	2–4	16.72
<i>Va + Vi</i>	19.9 ± 0.38	19–21	2.69	19.7 ± 0.56	18–22	3.31
<i>Vc</i>	14.3 ± 0.54	13–15	4.48	14.8 ± 0.42	14–16	3.85
<i>Vert</i>	41.1 ± 0.53	40–42	1.67	41.5 ± 0.61	40–44	2.63
<i>CSO_{fr + par}</i>	9.2 ± 0.55	7–11	7.95	9.5 ± 0.77	7–12	9.83
<i>CST_{par}</i>	3.0 ± 0.54	1–4	25.37	3.4 ± 0.58	2–6	21.02
<i>CPM_{pop}</i>	10.4 ± 0.59	9–13	7.11	10.6 ± 0.67	8–13	7.52
<i>CPM_{dn}</i>	5.5 ± 0.55	5–8	11.58	5.5 ± 0.54	4–7	10.44
Частота встречаемости, %						
<i>d.ph.</i> 6-5	90			87		
<i>d.ph.</i> 5-5	10			13		

деленных группировок “растительной” и “моллюсковой” плотвы (Рыбы..., 2015). В оз. Плещеево специализация плотвы еще не привела к образованию подобных локальных стад и мониторинг этого процесса позволяет проследить морфологические изменения “в режиме реального времени”. Однако все наблюдаемые морфологические изменения в популяциях плотвы как

Рыбинского водохранилища, так и оз. Плещеево не выходят за рамки общей широкой нормы для этого вида. Изменчивость признаков, в большинстве случаев, в обеих популяциях ниже 30%.

При переходе плотвы к потреблению моллюсков (изменение спектра питания), в первую очередь, должны произойти изменения в глоточных зубах рыбы, основная функция которых и заклю-

Таблица 2. Индексы для глоточных костей плотвы оз. Плещеево

Признак		1979–1980, $n = 136$	1991, $n = 34$	2013–2016, $n = 117$
Формула глоточных зубов (% встречаемости)	6–5	79.07	91.89	87.97
	5–5	20.93	8.11	12.03
$w_{d,ph}/l_{d,ph}$	$M \pm m$	55.9 ± 2.63	56.4 ± 2.32	57.2 ± 2.68
	lim	45.4–63.3	47.5–61.3	46.1–64.4
$al_{d,ph}/l_{d,ph}$	$M \pm m$	57.5 ± 3.16	57.3 ± 3.74	59.8 ± 3.54
	lim	45.3–67.9	47.9–68.2	47.8–68.7
$pl_{d,ph}/l_{d,ph}$	$M \pm m$	37.1 ± 3.15	32.9 ± 3.05	33.4 ± 2.94
	lim	16.1–45.6	16.6–40.1	26.3–41.2

чается в перемалывании пищи. Ранее (Касьянов и др., 1981) для характеристики глоточных зубов было предложено использование индексов отношения высоты к толщине и высоты к основанию коронки зуба. Однако наши наблюдения показывают, что переход к моллюскоядности приводит не столько к изменению в пропорции именно зубов, сколько к увеличению массивности зубной кости. Это наблюдение имеет простое объяснение: при переходе на более калорийное питание начинается активный рост рыбы, сопряженный с ростом глоточных зубов. При этом сам зуб растет практически пропорционально росту рыбы, тогда как для поддержания достаточной жесткости всей структуры более массивной становится зубная кость. Нами проведена остеометрия глоточных зубов половозрелых особей плотвы. Для этого использован коллекционный материал в период отсутствия дрейссены в озере, непосредственно после вселения сюда дрейссены, и материал, полученный на современном этапе (табл. 2).

Для ДНК-баркодинга было взято от плотвы возраста 6+ по 3 особи “моллюскоядной” и 3 особи “растительноядной” формы из оз. Плещеево. Выделить гаплотипы, характерные именно для этих экологических форм, не удалось, что может свидетельствовать лишь об экологической, а не о генетической обусловленности этого признака у плотвы. Всего нами описано 3 гаплотипа (КТ989765, КТ989766 и КТ989767), которые различаются по трем синонимичным нуклеотидным заменам. Все гаплотипы соответствуют консенсусной последовательности, характерной для *Rutilus rutilus*.

ОБСУЖДЕНИЕ

При морфологическом анализе признаков в пространстве главных компонент наблюдаются две области со значительным перекрытием (рис. 1). Основной вклад по ГК1 вносят признаки, определяющие пропорции тела рыбы (табл. 3). В целом, можно отметить, что за последние десятилетия морфотип плотвы оз. Плещеево приобрел черты сходства с таковым для Рыбинского во-

дохранилища. Как и другие виды рыб (лещ, густера, язь), плотва из озера характеризуется меньшим размером глаза, чем особи из водохранилища, что можно объяснить высокой прозрачностью воды в озере. Также в ГК1 (условно определяемую как “габитус рыбы”) значительный вклад вносят морфометрические признаки головы и высоты тела (табл. 3).

Для меристических признаков между всеми изученными выборками достоверных различий не наблюдается. Это подтверждает предположение (Касьянов, Изюмов, 1995), что изменение экологии у плотвы, перешедшей на питание дрейссеной, не сопровождалось изменением признаков, функционально не связанных с особенностями питания. Также и генетическое разнообразие по локусу COI мтДНК показывает, что различия между “моллюскоядной” и “растительноядной” плотвой имеют прежде всего экологическую основу.

Особый интерес при изучении плотвы возраста более 6 лет вызвало изменение строения глоточных костей после вселения дрейссены в озеро. С увеличением размеров тела рыбы и переходом на питание дрейссеной форма глоточных зубов изменяется: в частности, происходит заметное укорочение заднего отростка, а также увеличение длины зубной площадки и длины переднего отростка кости относительно общей длины глоточной кости (табл. 2). При сравнении выборок плотвы, пойманной в разные годы, по совокупности признаков глоточной кости в пространстве главных компонент выделяются три области перекрытия, отражающие изменения в популяции после вселения дрейссены (рис. 2). Основной вклад по ГК1 (условно определяемой как “массивность глоточных зубов”) вносят длина заднего отростка глоточной кости и длина тела, т.е. происходит значительное изменение пропорций зуба при росте рыбы (табл. 4). По ГК2 основной вклад вносит длина переднего отростка, трансформация которого не столь очевидна. По-видимому, в первые годы после вселения моллюска остеоло-

△ — Рыбинское водохранилище, 2013–2015 гг. ▲ — оз. Плещеево, 2013–2016 гг.

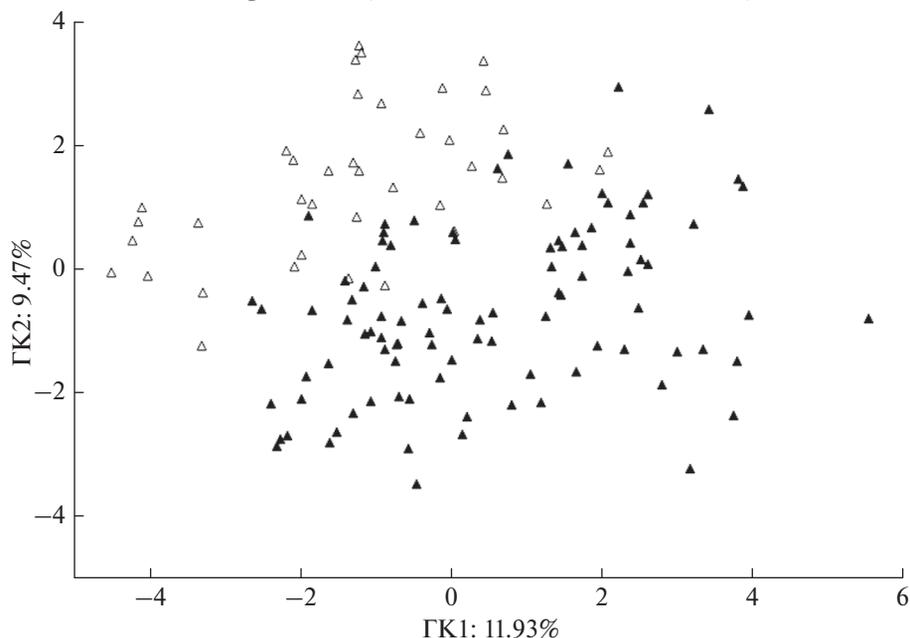


Рис. 1. Распределение особей плотвы в пространстве главных компонент по совокупности морфологических признаков.

гические изменения у плотвы были не столь заметны, но сейчас уже можно отчетливо выделить морфотип крупных моллюскоядных особей. Вероятно, изменившиеся в размерах отростки глоточной кости позволяют выдерживать высокое давление на эту кость в процессе дробления раковин при поедании рыбой дрейссены.

Таким образом, проникновение в озеро дрейссены послужило причиной возникновения, а в настоящее время доминирования морфотипа “моллюскоядной” плотвы. Это должно сопровождаться изменением и биологических показателей (такой комплексной характеристики как темп роста рыбы). В начале 1980-х годов плотва из оз. Плещеево по темпу роста существенно отставала от популяций Верхней Волги (Стрельников, Пермитин, 1983). В настоящее время темп роста плотвы из озера значительно выше не только в сравнении с таковым в прошлом веке, но и выше, чем темп роста плотвы из Рыбинского водохранилища (рис. 3). Также интересно, что переход на питание моллюсками, наблюдаемый при достижении рыбой длины тела более 170 мм, приводит к качественному скачку набора массы тела (рис. 4). Вероятно, у особей до 6 лет ($l < 200$ мм), питающихся зоопланктоном и растительными остатками, наблюдается преобладание линейного роста над весовым. Ускоренный рост позволяет этим рыбам перейти на питание дрейссеной (более доступным и калорийным кормом). При достижении длины тела более 200 мм у плотвы замедляется линейный рост и начинает преобладать прирост

массы тела (рис. 4). Так, в младших возрастных группах (3–5 лет) на 10 мм прироста длины тела масса возрастает на 10–12 г, а скорость роста составляет около 30 мм в год. В группе с возрастом более 8 лет рыбы растут лишь на 10–15 мм в год, при этом прирост массы составляет 60–80 г.

За последние десятилетия у плотвы в Плещеевом озере увеличилась и продолжительность жизни.

Таблица 3. Факторные нагрузки на главные компоненты к рис. 1

Признак	ГК1	ГК2	Признак	ГК1	ГК2
<i>l</i>	-0.360	-0.086	<i>l.l.</i>	0.322	-0.231
<i>c</i>	-0.646	0.333	<i>S_D</i>	0.189	0.180
<i>ao</i>	-0.202	0.423	<i>S_A</i>	0.085	0.076
<i>lo</i>	-0.756	-0.228	<i>Ab</i>	0.015	0.301
<i>io</i>	0.503	0.459	<i>Db</i>	-0.224	0.271
<i>lA</i>	0.122	0.391	<i>Va</i>	-0.221	-0.306
<i>lD</i>	0.106	0.559	<i>Vi</i>	0.109	0.393
<i>aA</i>	0.016	-0.057	<i>Va + Vi</i>	-0.109	0.076
<i>pA</i>	0.119	-0.191	<i>Vc</i>	0.409	-0.410
<i>aD</i>	0.075	0.153	<i>Vert</i>	0.273	-0.302
<i>pD</i>	-0.159	0.237	<i>CSO_{fr + par}</i>	0.198	0.021
<i>H</i>	0.467	0.583	<i>CST_{par}</i>	0.299	-0.188
<i>h</i>	0.503	0.459	<i>CPM_{pop}</i>	0.216	-0.088
<i>sp.br.</i>	0.095	0.109	<i>CPM_{dn}</i>	-0.014	0.037

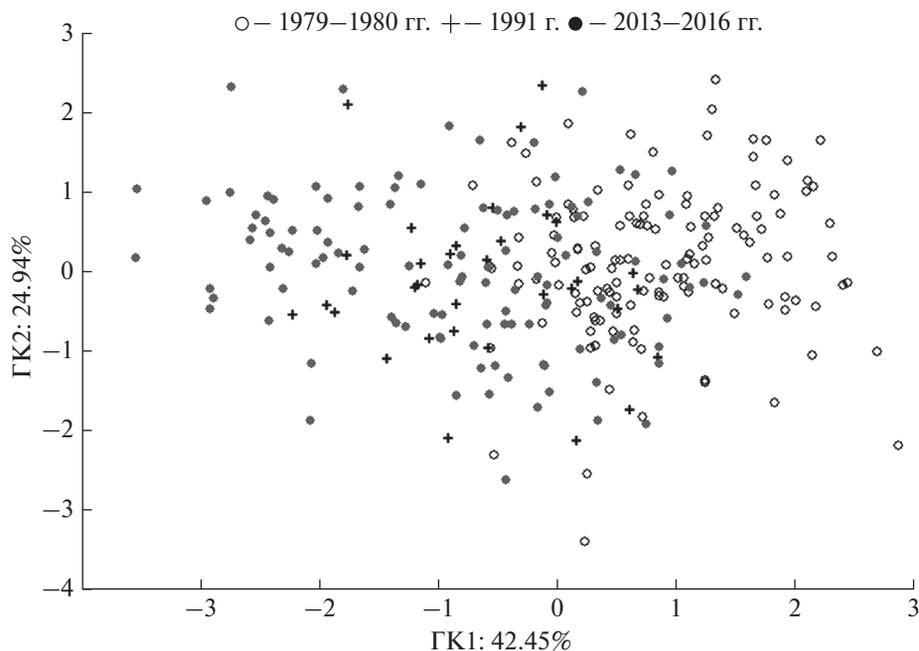


Рис. 2. Распределение особей плотвы в пространстве главных компонент по совокупности признаков костей глоточных зубов.

ни. В опубликованных ранее работах установленная максимальная продолжительность жизни плотвы составляла: для 1980-х годов – 12 лет при $l = 194$ мм (Стрельников, Пермитин, 1983), для 1990-х годов – 11 лет при $l = 239$ мм (Касьянов, Изюмов, 1995), а в наших исследованиях зафиксирован возраст плотвы в 14 лет при $l = 294$ мм.

Обоснованность выделения “литоральных” и “пелагических” группировок (Стрельников, Пермитин, 1983; Столбунов, 2008) а также локальных стад (Яковлев и др., 1982) требует дополнительного изучения. У рыб, как правило, внутривидовая дифференциация связана либо с лимитированием по какому-либо фактору среды (обычно ограниченность кормовой базы), либо с географической изоляцией (наличие заливов, плесов, русловых и озеровидных участков), либо их сочетанием. Для оз. Плещеево в настоящий момент (при массовом развитии дрейссены) нельзя говорить о недостатке кормовой базы для плотвы. Особи, достигшие определенного разме-

ра (и достижения соответствующей массивности глоточных зубов), переходят на питание дрейссеной, запасы которой с лихвой перекрывают кормовые потребности всей популяции. Таким образом, те рыбы, что ранее вытеснялись с литорали в пелагиаль и были вынуждены потреблять зоопланктон, сейчас переходят на потребление дрейссены, освобождая мелководье для нагула младших возрастных групп. Возникновение географически детерминированных локальных группировок плотвы в озере затруднено. В оз. Плещеево береговая линия мало изрезана, а разнообразие ландшафту придают лишь устье р. Трубез и исток р. Векса.

Таким образом, в озере Плещеево у плотвы, вероятно, имеется лишь онтогенетическая дифференцировка, связанная со сменой типа питания, – переход на предпочтительное потребление моллюсков при достижении длины тела 170–200 мм. Это предположение можно подтвердить путем анализа “онтогенетических каналов” (рис. 5) – распределения оценок первой главной компоненты в зависимости от длины тела рыбы (Mina, 2001). Вероятно, формирование внешнего вида плотвы (ГК1, ранее условно определенная нами как “габитус рыбы”) идет в два этапа в пределах одного онтогенетического канала. Вначале, в процессе активного роста плотвы довольно сильно меняются пропорции тела, до достижения размеров около 140 мм. В онтогенетическом канале этот этап характеризуется уменьшением значений ГК1 (рис. 5), рыба активно растет и набирает

Таблица 4. Факторные нагрузки на главные компоненты к рис. 2

Признак	ГК1	ГК2
$w_{d,ph}/l_{d,ph}$	-0.524193	-0.400457
$al_{d,ph}/l_{d,ph}$	-0.468354	0.812803
$pl_{d,ph}/l_{d,ph}$	0.725353	0.395881
l	-0.823245	0.141380

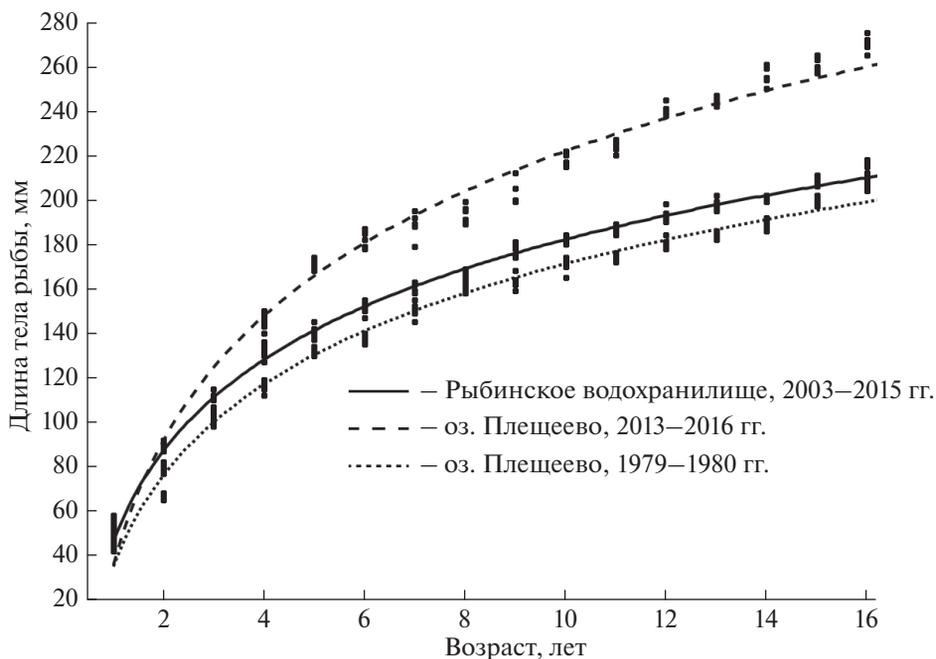


Рис. 3. Рост плотвы оз. Пleshчево и Рыбинского водохранилища.

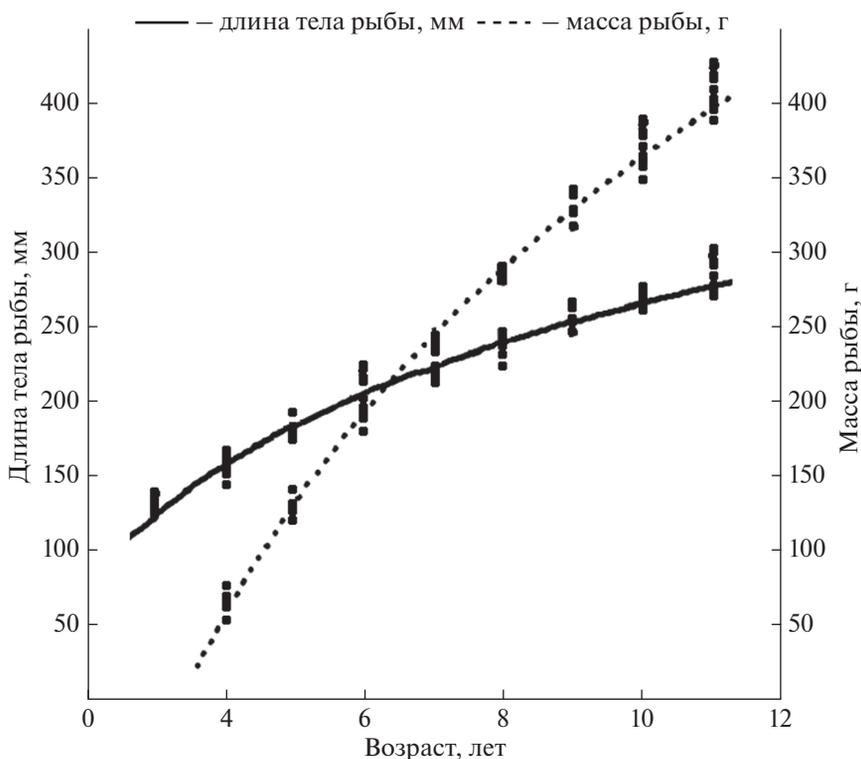


Рис. 4. Линейный и весовой рост плотвы оз. Пleshчево в 2013–2016 гг.

массу (рис. 4). В дальнейшем, при достижении длины тела 170 мм и более плотва в Пleshчевом озере, так же как и в Рыбинском водохранилище, переходит на питание дрейссеной. Это приводит к дальнейшему росту тела, при этом пропорцио-

нально увеличивается “массивность” всего внешнего облика рыбы, а также происходит существенное увеличение массивности глоточных зубов. В данном случае, например, наблюдается иной процесс, чем у специализированных форм

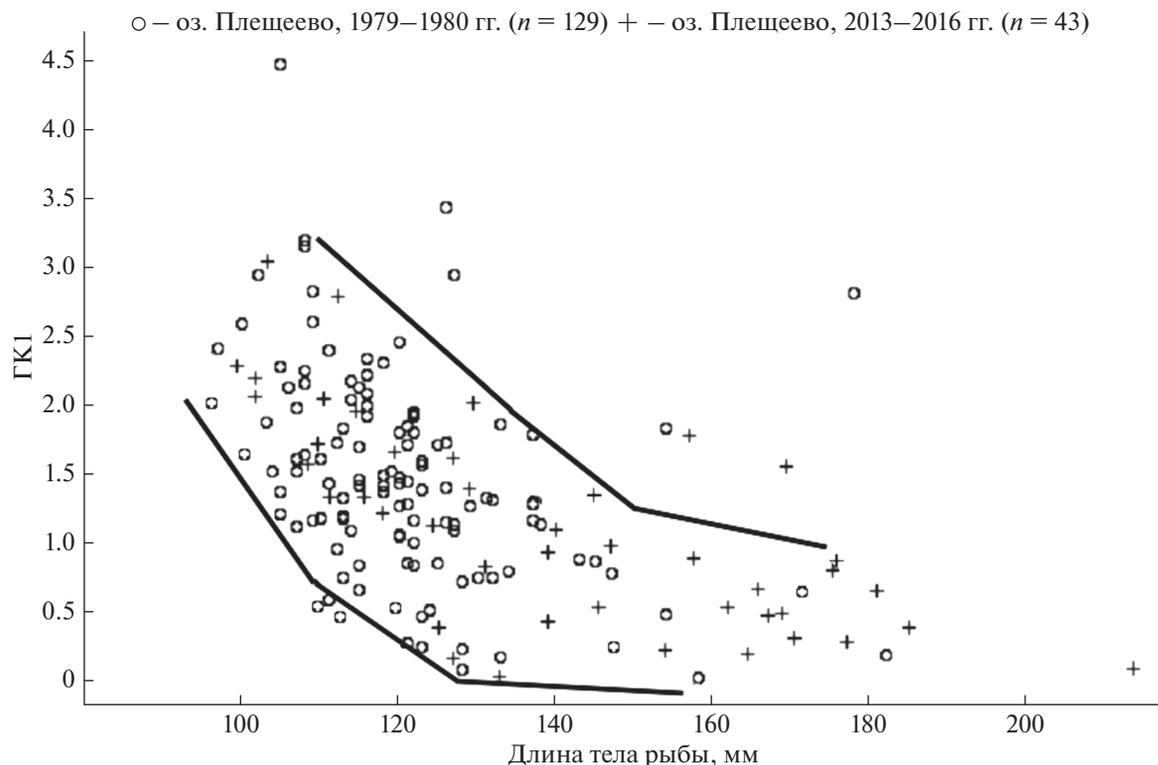


Рис. 5. Распределение плотвы из оз. Плещеево в координатах длины тела рыбы (l , мм) и оценок первой главной компоненты (ГК1) по 24 морфологическим признакам.

африканских усачей (Mina et al., 2016). В случае усачей различные пропорции черепа предопределяют пищевые спектры. Но для плотвы, наоборот — переход на питание дрейссеной приводит к некоторым морфологическим изменениям, связанным, прежде всего, с ростом размеров и массы тела (за счет потребления более калорийной пищи) и увеличением массивности глоточных зубов (для раздробления раковин моллюсков). Таким образом, если для усачей имеется разобщение онтогенетических каналов уже на самых ранних этапах онтогенеза, еще до окончательной пищевой специализации, то в случае плотвы происходит последовательная смена пищевой парадигмы в процессе роста рыбы и освоения ей новых объектов питания. То, что формирование “моллюскоядного” морфотипа плотвы происходит в пределах одного онтогенетического канала, подтверждается и данными по ДНК-баркодингу. Все три выявленных гаплотипа по локусу COI мтДНК не различаются по транскрибируемой последовательности и встречаются как у “моллюскоядной”, так и “растительноядной” форм. По-видимому, значимая (и в эволюционном плане, и для целей геносистематики) дифференциация между “моллюскоядной” и “растительноядной” плотвой не наблюдается, а все изменения происходят в пределах одного модуля.

Представленные данные свидетельствуют о возросшем морфо-биологическом разнообразии в популяции плотвы оз. Плещеево, связанной с проникновением и массовым развитием дрейссены. Таким образом, в озере формируется своеобразный внешний вид плотвы: это крупная короткоголовая рыба с массивными глоточными зубами и удлиненным, умеренно сжатым с боков телом. Возникновение и массовость подобной морфы имеют значение в повышении привлекательности озера для рыболовов-любителей, а как следствие — и увеличение стоимости биологического разнообразия данного водоема, что повышает его рекреационное значение.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают глубокую признательность М.В. Мине (Институт биологии развития им. Н.К. Кольцова РАН) за ценные замечания, рекомендации и исправления в первоначальном варианте рукописи. Авторы выражают благодарность коллективу Национального парка “Плещеево озеро” и лично директору М.Ю. Федорову за всестороннюю помощь в сборе материала.

Работа выполнена при финансовой поддержке Национального парка “Плещеево озеро” в рам-

ках проекта “Комплексное исследование экосистемы оз. Плещеево”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Дислер Н.Н.*, 1960. Органы чувств системы боковой линии и их значение в поведении рыб. М.: Изд-во АН СССР. 560 с.
- Жгарева Н.Н.*, 1992. Состав и распределение фауны зарослей озера Плещеево // Факторы и процессы эвтрофикации оз. Плещеево. Ярославль: ЯрГУ. С. 95–105.
- Ивантер Э.В., Коросов А.В.*, 2003. Введение в количественную биологию. Петрозаводск: ПетрГУ. 304 с.
- Касьянов А.Н., Изюмов Ю.Г.*, 1995. К изучению роста и морфологии плотвы *Rutilus rutilus* оз. Плещеево в связи с вселением дрейссены // Вопросы ихтиологии. Т. 35. № 4. С. 546–548.
- Касьянов А.Н., Изюмов Ю.Г., Яковлев В.Н.*, 1982. Морфологическая изменчивость и внутривидовая структура плотвы *Rutilus rutilus* (L.) (Cypriniformes, Cyprinidae) водоемов Волжского бассейна // Зоологический журнал. Т. 61. № 12. С. 1826–1836.
- Касьянов А.Н., Яковлев В.Н., Изюмов Ю.Г., Жгарева Н.Н.*, 1981. Изменчивость глоточных зубов плотвы *Rutilus rutilus* (L.) в зависимости от типа питания // Вопросы ихтиологии. Т. 21. № 4. С. 595–599.
- Кияшко В.И., Половкова С.Н.*, 1983. Питание и пищевые взаимоотношения рыб оз. Плещеево // Функционирование озерных экосистем. Рыбинск: ИБВВ РАН. С. 112–124.
- Правдин И.Ф.*, 1966. Руководство по изучению рыб (преимущественно пресноводных). М.: Пищевая промышленность. 376 с.
- Рыбы Рыбинского водохранилища: популяционная динамика и экология, 2015. Ред. Герасимов Ю.В. Ярославль: Фелигрань. 418 с.
- Столбунов И.А.*, 2008. Морфофункциональные различия плотвы (*Rutilus rutilus*) оз. Плещеево // Вісник Дніпропетровського університету. Біологія, екологія. № 16. С. 191–196.
- Стрельников А.С., Пермитин И.Е.*, 1983. Ихтиофауна оз. Плещеево и состояние рыболовства // Функционирование озерных экосистем. Рыбинск: ИБВВ РАН. С. 97–112.
- Чугунова Н.И.*, 1952. Методика изучения возраста и роста рыб. М.: Советская наука. 115 с.
- Яковлев В.Н., Изюмов Ю.Г., Касьянов А.Н.*, 1981. Фенетический метод исследования популяций карповых рыб // Биологические науки. № 2. С. 98–101.
- Яковлев В.Н., Изюмов Ю.Г., Касьянов А.Н.*, 1982. К изучению локальных группировок плотвы *Rutilus rutilus* (L.) озера Плещеево // Биология внутренних вод: информационный бюллетень. № 56. С. 53–55.
- Ivanova N.V., Zemlak T.S., Hanner R.H., Hebert P.D.N.*, 2007. Universal primer cocktails for fish DNA barcoding // Molecular Ecology Notes. V. 7. № 4. P. 544–548.
- Mina M.V.*, 2001. Morphological diversification of fish as a consequence of the divergence of ontogenetic trajectories // Russian Journal of Developmental Biology. V. 32. № 6. 3. 397–401.
- Mina M.V., Mironovsky A.N., Dgebuadze Yu. Yu.*, 2016. Polymorphism of skull proportions in large African barbs *Barbus intermedius* sensu Banister (Cyprinidae) from Lakes Awasa and Langano (Rift Valley, Ethiopia) // Journal of Ichthyology. V. 56. № 4. P. 498–504.

**MORPHOLOGICAL CHANGES IN THE POPULATION OF ROACH
(*RUTILUS RUTILUS*, CYPRINIDAE) IN LAKE PLESHCHEEVO
AS A RESULT OF THE INTRODUCTION OF THE MOLLUSK,
DREISSENA POLYMORPHA (BIVALVIA)**

Yu. V. Kodukhova[#], D. P. Karabanov

Papanin Institute for the Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences, Borok, Yaroslavl Region 152742, Russia

[#]e-mail: dk@ibiw.yaroslavl.ru

Morphological characteristics of roach (*Rutilus rutilus*) from Lake Pleshcheyevo, Yaroslavl Region, Russia are presented. Since the introduction of the zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) to the lake, the formation of a new, “mollusc-eating” roach morphotype is noted. This morphotype is characterized by massive pharyngeal teeth, and high rates of body size and mass growth. An increase in the maximum size and lifespan of the fish in the lake is also revealed. DNA-barcoding of the COI locus of mtDNA was performed for the roach from the lake. All three dhaplotypes iscovered were found both in “mollusci-eating” and “herbivorous” roach forms. The appearance of a “mollusk-eating” form seems to be ecologically determined and results from fish feeding being switched to zebra mussel.

Keywords: roach, *Rutilus rutilus*, Lake Pleshcheevo, morphotypes, feeding, *Dreissena polymorpha*, zebra mussel