

ГОСУДАРСТВЕННЫЙ НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ
ИНСТИТУТ ОЗЕРНОГО И РЕЧНОГО РЫБНОГО ХОЗЯЙСТВА
(ГосНИОРХ)

На правах рукописи

МИЛЕРЕНЕ Эугения-Нийоле Юозовна

**СРАВНИТЕЛЬНАЯ ОЦЕНКА ЗОНАЛЬНОЙ И
ЛОКАЛЬНОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ
МОРФОМЕТРИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ
РЫБЦА И ЛЕЩА**

03.00.10 - ИХТИОЛОГИЯ

ДИССЕРТАЦИЯ

на соискание ученой степени
кандидата биологических наук
в форме научного доклада

САНКТ-ПЕТЕРБУРГ

1992

Работа выполнена в Институте экологии Академии наук Литвы

Научные руководители: - кандидат биологических наук,
старший научный сотрудник,
Вольский Р.С.
кандидат биологических наук,
старший научный сотрудник,
Кудерский Л.А.

Официальные оппоненты:

- доктор биологических наук, профессор Вирбицкас Ю. Б.
- доктор биологических наук, профессор Рыжков Л. П.

Надущее учреждение:

Институт зоологии АН Белоруссии

Защита состоится "19" мая 1992 г. в 13 час. на заседании специализированного совета К 117.03.01 при Государственном научно - исследовательском институте озерного и речного рыбного хозяйства (ГосНИОРХ) по адресу: 199053 Санкт-Петербург, наб. Макарова 26, ГосНИОРХ.

С опубликованными работами по теме научного доклада можно ознакомиться в библиотеке ГосНИОРХ.

Доклад разослан "14" апреля 1992г.

Ученый секретарь
специализированного совета, к.б.н.

Дементьева М. А.

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность проблемы. Многие виды занимают обширные ареалы, охватывающие ряд ландшафтно-географических зон. Изменчивость таких видов может достигать значительных масштабов. Изучение подобных видов рыб в ограниченном количестве местообитаний не дает полного представления о действительных границах колебания величин биологических показателей и морфометрических признаков. Как показывает история ихтиологических исследований, такой подход нередко приводит к неправильным представлениям о структуре вида как системы и способствует описанию многих популяций в качестве отдельных таксономических единиц. Эта тенденция особенно наглядно проявилась в случае лососевых и сиговых рыб. Известна она и на примере таких изучавшихся нами видов, как рыбец и лещ, у которых выделялся ряд внутривидовых таксономических единиц (Берг, 1949).

Условия среды, при которых существуют водные организмы, формируются под влиянием двух групп экологических факторов: а) локальных, зависящих от конкретного размещения местообитания в ландшафтной системе и могущих значительно различаться в соседних водоемах, б) зональных, обусловливаемых географическим положением водоема и изменяющихся в направлении с севера на юг и с востока на запад. Такой неоднозначный характер преобразующих факторов среды усложнит анализ экологической изменчивости рыб, так как изучение этого явления приходится осуществлять как бы в двух измерениях. При этом размах локальной изменчивости может достигать значительных масштабов, иногда перекрывая эффект зональных факторов.

При изучении экологической изменчивости рыб этот двойственный характер variability факторов среды часто не учитывается, что приводит иногда к некорректным заключениям.

Из вышесказанного следует, что изучение рыб в границах видовых ареалов представляет существенный научный интерес. Оно позволяет выявить весь спектр изменчивости рыб и вскрыть основные ее закономерности. Получаемые таким путем материалы имеют нередко решающее значение при решении таксономических вопросов и находят практическое приложение при разработке охранных мероприятий и предложений по акклиматизации.

Цель и задачи исследования. Изучение экологической изменчивости рыба и леща осуществлялось как часть программы комплексного исследования видов организмов в пределах их ареалов. Наши работы, входившие в общую программу, выполнялись с целью изучения изменчивости рыба и леща в нескольких

участках их ареалов. При этом ставились следующие основные задачи:

- выявить характер изменчивости изучаемых видов рыб в разрезе ландшафтно-географической зональности;
- выявить характер изменчивости этих видов рыб в границах одной ландшафтно-географической зоны (водосемы Литвы);
- сопоставить особенности зональной и локальной изменчивости и на этой основе выявить общие закономерности экологической изменчивости рыба и леща.

Сформулированные задачи оправдывают выбор изучавшихся видов рыб. Они различны в экологическом отношении. Рыбец - активная рыба, по характеру поведения приближающаяся к лососевым. Он нагуливается в слабосоленых морских акваториях (моря Балтийское, Азовское и др.) или водоемах с пониженным водообменом (озера, водохранилища), но размножается в реках на участках с относительно сильным течением и жесткими грунтами. Лещ - малоактивный вид. Он обитает в слабопроточных водоемах (озера, водохранилища, равнинные реки, слабосоленые морские акватории) и размножается в мелководной зоне с зарослями макрофитов или на заливаемых паводковыми водами прибрежных участках, покрытых луговой или степной растительностью. Экологическая разнородность рассматриваемых видов позволила более полно проанализировать особенности изменчивости рыб в зональном и локальном аспектах.

Научная новизна и теоретическая значимость. Выполнявшаяся нами работа является составной частью комплексных исследований рыба и леща, осуществлявшихся в рамках международного проекта "Вид и его продуктивность в ареале", входившего в программу ЮНЕСКО "Человек и биосфера". Благодаря проводимым исследованиям внесен существенный вклад в проблему экологической изменчивости отдельных видов рыб (Вольскис, 1973, 1990). В частности, при нашем участии впервые проведено широкомасштабное исследование изменчивости морфометрических признаков рыба и леща на значительной части их ареалов, включая области интродукции (см. список публикаций). Изучение большого числа выборок позволило впервые на уровне тенденций показать связи изменчивости рыб с биотическими и абиотическими характеристиками водосемов и наметить закономерности изменчивости в границах ареала. Впервые на основе анализа меристических признаков рассмотрена изменчивость леща из разнотипных водоемов Литвы и вскрыты отличия между отдельными популяциями. Накопленный при исследовании рыба и леща опыт использован при изучении других видов рыб по

предложенной методике. Нами аналогичные работы были продолжены при изучении подуста (Вольскис, Милерене и др., 1984).

Практическое значение. Проведенная работа явилась частью международного проекта "Вид и его продуктивность в ареале", входившего в программу ЮНЕСКО "Человек и биосфера". В связи с этим полученные нами материалы включены в единый банк данных и могут быть использованы другими специалистами при проведении исследований по экологической изменчивости рыб. Кроме того, наши материалы могут служить в качестве фоновых данных при последующей оценке состояния популяций и степени воздействия на них антропогенных факторов.

Полученные данные и вскрытые закономерности могут быть использованы при разработке акклиматизационных мероприятий, а также при проведении работ по восстановлению в отдельных водоемах утраченных популяций рассматриваемых видов рыб. Наши данные могут служить основой при определении комплекса мероприятий, направленных на сохранение как отдельных популяций, так и обоих видов в целом.

Апробация работы. Результаты исследований и основные положения работы докладывались: на научных конференциях по изучению внутренних водоемов Прибалтики и Белоруссии (Петрозаводск, 1971, 1991, Таллин, 1973, Вильнюс, 1975, 1987, Псков, 1983); I и II конференции молодых ученых Института зоологии и паразитологии АН ЛитССР (Вильнюс, 1976, 1978); Всесоюзных конференциях по экологической физиологии и биохимии рыб (Киев, 1976, Вильнюс, 1985); Всесоюзных совещаниях "Вид и его продуктивность в ареале" (Вильнюс, 1972, 1976, Паланга, 1980, Свердловск, 1984, Тбилиси, 1988); III международном ихтиологическом конгрессе (Варшава, 1976); съездах Всесоюзного гидробиологического общества (Киев, 1981, Мурманск, 1991); VI Всесоюзном лимнологическом совещании (Иркутск, 1985); III Научной конференции Литовского гидробиологического общества (Вильнюс, 1982); Конференции "Микроэволюция пресноводных животных" (Борок, 1988)

Публикации. По материалам исследования опубликовано 56 работ, в том числе по теме научного доклада 45.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Сбор материалов, на которых основана настоящая работа, осуществляется нами в 1972-1991 г. из отдельных популяций рыбаца (сырты) *Vimba vimba* L., и неца *Abramis brama* L., обитающих в географически удаленных участках ареалов, относящихся к бассейнам Балтийского, Азовско-Черноморского и Каспийского морей. Материал по рыбацу (сырты) собирался в прибрежной зоне

Балтийского моря, заливе Куршо-Марёс, в бассейне р. Нямунас, а также в реках Днепр, Кубань, Терек и Ткибульском водохранилище. Значительная часть материала собрана при проведении комплексных экспедиций по проекту "Вид и его продуктивность в ареале". Кроме того, осуществлено многолетнее (1977-1991 гг.) изучение рыбка в заливе Куршо-Марёс во время весеннего и осеннего хода.

Таблица 1
Общий объем обработанного материала

Водоем	Годы	Общий биологический анализ, экз.	Морфометрия, экз.
<i>Vimba vimba</i> L.			
Балтийское море	1991	112	-
Залив Куршо-Марёс	1977; 1979; 1981; 1985; 1986 - 1991	981	479
Бассейн р. Нямунас	1974-1976; 1982-1984; 1989-1990	790	790
Р. Днепр	1972	410	410
Р. Кубань	1973	182	182
Р. Терек	1983	100	100
Ткибульское водохранилище	1973	100	100
Всего:		2675	2061
<i>Abramis brama</i> L.			
Балтийское море	1991	147	-
Залив Куршо-Марёс	1988; 1991	168	160
Р. Нявежис	1975-1979	870	870
Р. Нямунас	1990	35	35
Каунасское водохранилище	1978-1991	1608	150
Озера Литвы	1975-1985	1354	664
Всего:		4182	1879

Материалы по рыбку собирались в разнотипных водоемах Литвы: озерах,

реках, Каунасском водохранилище, заливе Куршю-Марёс, прибрежной зоне Балтийского моря.

Общее количество собранного и обработанного материала приведено в таблице 1.

Кроме того, для сравнения использованы данные комплексных исследований обих рассматриваемых видов, полученные в 1975-1977 гг. разными коллективами исследователей в реках, озерах и водохранилищах, относящихся к бассейнам Черного, Азовского и Каспийского морей. Эти данные опубликованы в ряде работ, в которых автор настоящего доклада участвовал в качестве соавтора.

Для анализа закономерностей, отражающих реакцию рыб на изменения условий среды, материалы собирались и обрабатывались по типовым методикам, принятым для проекта "Вид и его продуктивность в ареале" (Вольские, 1973).

Статистическая обработка собранных материалов проводилась на ЭВМ БЭСМ-6, а также IBM PC/AT с помощью стандартного пакета статистических программ STATGRAFICS, версия 4.0

ИЗМЕНЧИВОСТЬ БИОЛОГИЧЕСКИХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ РЫБЦА И ЛЕЩА И СТРУКТУРЫ ИХ ПОПУЛЯЦИЙ

Изменчивость различных показателей и признаков у рыб ограничена пределами генетически закрепленной видовой нормы реакции. Теоретически в каждой популяции могут быть встречены особи, характеризующиеся любой величиной признака, не выходящей за указанные пределы. Однако в действительности потенциальные возможности изменчивости вида во всей широте не реализуются в связи с различными экологическими ограничениями. Это наглядно проиллюстрировано на примере рыбака. Так, максимальная длина особей в нерестовом стаде этого вида существенно зависит от географического положения водоема:

	Максимальная длина, см		Максимальная длина, см
Балтийское море	38	р. Днепр	27
Залив Куршю-Марёс	33	р. Кубань	29
р. Нилунас	37	р. Терек	27.5

Однако в условиях водохранилищ изменение предельных размеров рыбака иное. В Каунасском водохранилище максимальная длина этой рыбы достигает 30 см, в то время как в Цимлянском - 36 см и в Сивилеевском - 41 см. В Тихвибальском водохранилище, расположенном за границами естественного ареала, максимальная длина акклиматизированного рыбака в нерестовом стаде во время наших исследований не превышала 17 см.

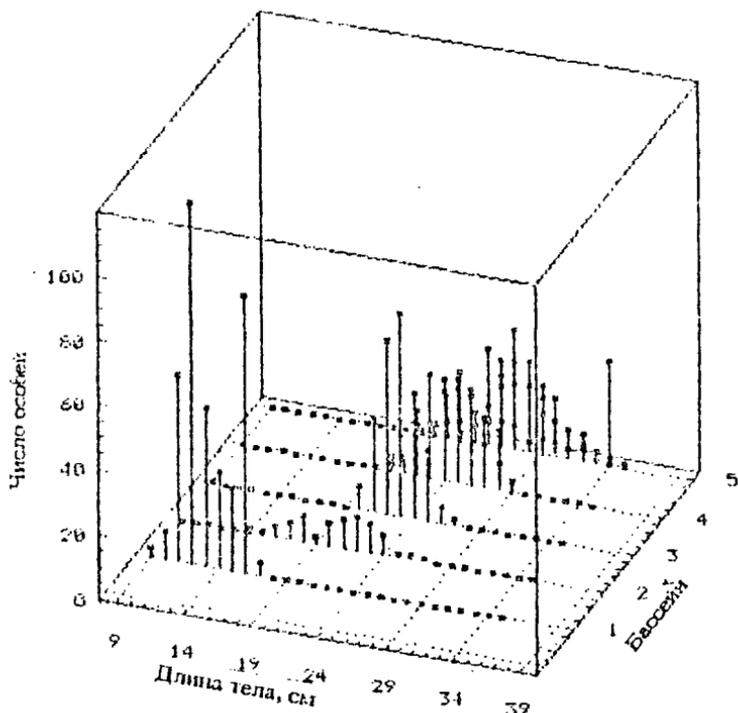


Рис. 1. Размерный состав популяции рыбака из разных участков ареала: 1 - Ткибульское водохранилище; 2 - р. Терек; 3 - р. Днепр; 4 - р. Кубань; 5 - бассейн р. Пямунас

Параллельно с максимальной длиной тела изменяется продолжительность жизни рыбака в различных участках ареала. Так, в бассейне Балтийского моря в популяциях этого вида встречается до 12 возрастных групп, в бассейне Черного моря - до 9, Азовского и Каспийского - до 7.

Различна структура нерестовых стад рыбака. В бассейне р. Пямунас диморфизуют самцы в возрасте 4-7 лет с длиной тела 21-31 см и самки в возрасте 4-8 лет при длине тела 23-35 см. Соответствующие цифры для популяций из р. Днепр для самцов 3-5 лет и 18-25 и самок - 4-7 лет и 19,5-30 см, из р. Кубани

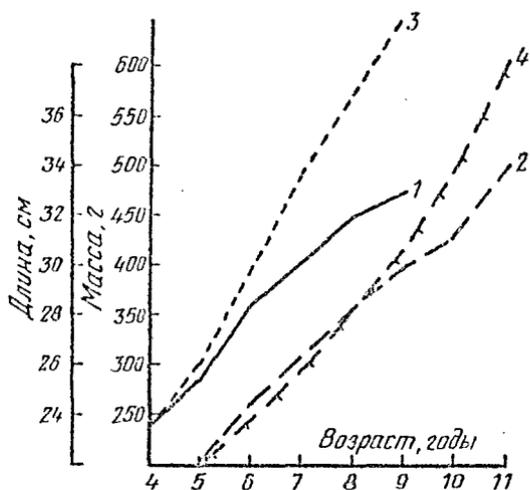


Рис. 2. Изменение длины тела (1, 3) и массы рыб (2, 4) в зависимости от возраста рыбы в Каунасском водохранилище (1, 2) и в р. Нярис (3, 4)

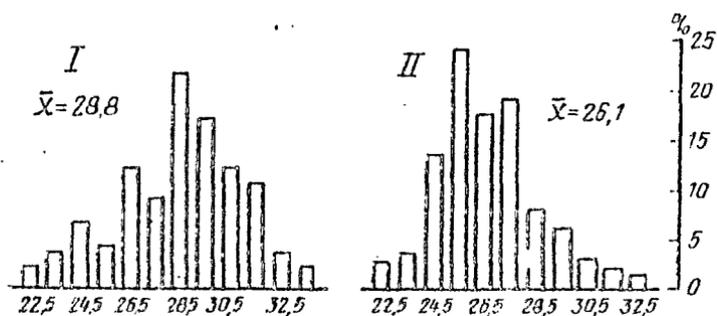


Рис. 3. Распределение числа особей по длине тела рыбы в нерестовый период в р. Нярис (I), Каунасском водохранилище (II)

дли самцов 3-4 года - 20.5-26 см и самок - 3-5 лет и 22.5-30 см. Точно так же в Каунасском водохранилище преобладают 5-6-годовики, в Цимлянском - 4-годовики, в Сентилеевском - 4-5-годовики и в Ткибульском - 2-3-годовики. Различаются нерестовые стада рыба и по такому структурному показателю, как размерный состав (рис.1). Экологические условия водоема существенно влияли на темп линейного и весового роста рыба и возраст полового созревания. Так, 5- рыбы в р. Кубани достигают длины 27.9 см и веса 415 г, в бассейне р. Нямунас соответственно 24.7 см и 272 г и в р. Днепр - 24 см и 253 г. В Сентилеевском водохранилище пятигодовалые самцы имели вес 560 г, самки - 620 г, Цимлянском - соответственно 482 и 647 г, Каунасском - 292 и 314 г и Ткибульском - 79 и 88 г. Каспийский рыба созревает раньше, чем рыба в северо-западной части арала.

Наряду с зональной у рыба отмечается локальная изменчивость ряда биологических показателей. В Каунасском водохранилище темп роста рыба ниже, чем в р. Нярис (рис.2). В соответствии с этим изменяется размерный состав обеих популяций. В р. Нярис доминируют особи с длиной тела более 28.5 см, в Каунасском водохранилище - с длиной менее 28.5 см (рис. 3). В заливе Куршо-Марёс весной и осенью среди проходящих рыба преобладают у самцов 7-8-летки длиной тела 27-30 см и у самок - 8-10-летки длиной 28-30 см. В Каунасском водохранилище преобладают 5-6-летки длиной тела 22-25 см. В заливе рыба созревает на 4-5 году, в водохранилище - в возрасте 6 лет. Средняя длина самцов в нерестовом стаде рыба в заливе Куршо-Марёс в 1985-1988 гг. составляла 28.1 см и средний вес - 427 г, самок - соответственно 29.5 см и 427 г. В Каунасском водохранилище средняя длина самцов равнялась 24.9 см и вес 262 г, самок - 25.4 см и 255 г.

Обсуждая различия между популяциями рыба Каунасского водохранилища, р. Нярис и залива Куршо-Марёс, необходимо учитывать, что водохранилищное стадо сформировалось после строительства гидроэлектростанции (1960 г.) из остатков производителей, сохранившихся в зоне затопления и верхнем течении реки после перекрытия ее плотинной, и рыба, искусственно вселенных в этот новый водоем. Водохранилищная популяция молодая. Тем не менее она значительно отклонилась от исходной полупроходной формы рыба.

В литературе отмечается, что в ряде речных бассейнов встречаются две биологические формы рыба, отличающиеся по наибольшей высоте тела (Бэнзреску и др., 1970). Нами специально проанализирован этот вопрос. Установлено, что такие признаки, как высота и толщина тела достоверно коррелируют с упитанностью рыба. Во всех исследованных точках упитанность

рыбцов одинаково влияет на наибольшую высоту тела. Толщина тела также находится в прямой зависимости от упитанности. В то же время упитанность изменяется по сезонам. Так, у осей осеннего захода в реках Нямунас и Кубань упитанность (по Фультону) выше, чем у рыб весеннего захода. В заливе Куршо-Марёс в 1985-1988 гг. самки весеннего захода имели упитанность 1.90 ± 0.03 , осеннего - 2.12 ± 0.02 , т.е. достоверно более высокую. В то же время упитанность нагульных рыб равнялась лишь 1.59 ± 0.03 . Мы считаем, что нет оснований выделять у рыбцов низкотелую и высокотелую формы, поскольку изменение высоты тела носит сезонный характер и зависит от упитанности рыб.

При изучении структуры популяций и биологических показателей леща нами обращалось основное внимание на локальную изменчивость, проявляющуюся в пределах одной ландшафтной зоны.

В работе Р.С. Вольскиса (1989) показано, что скорость роста и созревание, а также другие биологические показатели некоторых карповых рыб, в том числе и леща, на протяжении ареала вида в однотипных водоемах закономерно изменяются. В зоне экологического оптимума вида особи созревают раньше и достигают большей массы, чем в северной части ареала. Наряду с этим на небольшой территории в разнотипных водоемах также могут наблюдаться существенные различия в скорости роста, в возрасте наступления половозрелости и плодовитости особей одного вида в величине удельного веса популяций данного вида в сообществе и по ряду других показателей. Ю.Е. Лапин и Ю.Г. Юровицкий (1959) отметили, что отсутствует единый для разных популяций одного вида размерный показатель, при котором рыбы достигают половозрелости.

Эти общие соображения подтверждаются конкретными материалами. Структура популяций леща в разнотипных водоемах Литвы изменяется в широких пределах. Так, максимальная длина тела у этой рыбы в отдельных водоемах колеблется от 29 до 51 см (Милерене, Орлова, 1989). В тесной связи с длиной тела находится предельный возраст рыб. В водоемах Литвы у отдельных популяций леща он колеблется от 9 до 17 лет. Непостоянен и такой показатель как, максимальный вес отдельных особей. В различных водоемах Литвы он изменяется от 0.90 до 3.95 кг. (табл.2).

Таблица 2.

Максимальные значения возраста, длины и массы тела в нерестовых популяциях леща в водоемах Литвы

Водоем	Максимальная глубина водоема, м	Максимальные значения			коэфф. упит. по Фультону	возраст половой зрелости
		возраст, годы	длина, см	масса, г		
Оз. Галстас	50.0	12	44.5	1750	2.33	8-9
Оз. Друکشяй	31.0	16	46.2	2225	2.01	8-9
Оз. Диснай	6.0	12	37.5	930	1.86	7-8
Оз. Англивику	5.6	9	27.0	437	2.29	6-7
Оз. Жувинтас	2.5	16	51.0	3220	2.39	7-8
Р. Нявежис	1.7	12	45.4	2090	2.43	8-9
Каунасское вдх.	21.0	17	54.0	3950	2.51	8-9
Зал.Куришо-Марс	7.4	16	46.0	2050	2.25	7-8

Широкая изменчивость продолжительности жизни у леща наблюдается также в водоемах других регионов. У изученных 45 популяций леща из озер Псковской области длина возрастного ряда изменялась от 7 до 20+. Причем у более половины популяций продолжительность жизни достигала 13-16+ (Кудерский, 1991):

Предельный

возраст	7-8+	9-10+	11-12+	13-14+	15-16+	17-18+	19-20+
Число популяций	3	5	5	9	15	4	4

Изменяя у леща различных водоемов и такой показатель, как возраст впервые созревающих особей и возраст массового полового созревания. В прибрежной зоне Балтийского моря созревание леща происходит в возрасте 9-10 лет при достижении длины 35 см и веса более 1 кг. В озерах Псковской области впервые созревающие особи появляются в возрастных группах от 2-2+ до 8-8+. Массовое половое созревание у отдельных популяций леща в этих озерах отмечается в возрасте от 3-3+ до 8-8+ (Кудерский, 1991).

наступает, начиная с 2- и растягивается на 4-5 лет (Казанчев, 1981), можно считать, что в водоемах Литвы и озерах Псковской области наблюдается весь диапазон изменчивости этого показателя, отмечаемый в границах ареала вида.

Изменчивость биологических показателей леща и рыбца при вселении в новые условия обитания неоднотипна. В отличие от рыбца, лещ в Каунасском водохранилище характеризуется крупными размерами (длиной и весом), хорошим темпом роста и удовлетворительной упитанностью.

Обобщая приведенные материалы, можно отметить, что локальная изменчивость биологических показателей и структуры популяций и у рыбца, и у леща в отдельных случаях колеблется в диапазоне, свойственном виду. Тем не менее при рассмотрении однотипных в экологическом отношении популяций (например, полупроходной рыбец, нагуливающийся в море и разносящийся в реках) зональный характер изменчивости сохраняется либо в полной мере, либо в виде достаточно четко выходящейся тенденции.

ИЗМЕНЧИВОСТЬ МЕРИСТИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ РЫБЦА И ЛЕЩА

В литературе сложилось мнение, что популяции рыбцов крупных рек (Днепр, Дон, Кубань и т.д.) бассейнов Черного и Азовского морей образуют расу *Vimba vimba nalis saginata*. Признаком, отличающим этих рыбцов от популяций бассейна Балтийского моря, является количество чешуй в боковой линии. У популяций рыбцов из бассейна Черного моря их меньше (обычно 56-61), чем у популяции Балтийского моря (59-61) (Берг, 1949). Впоследствии П. Бэзреску, М. Панадопол (1971) сопоставили данные по большому количеству особей из 10 популяций рыбцов из бассейнов названных морей и пришли к выводу, что указанное различие слишком невелико и нет оснований говорить о двух подвидах. Каспийский рыбец, который выделен в отдельный подвид *Vimba vimba persa Pallas*, характеризуется наименьшим числом чешуй в боковой линии (49-57).

Сопоставление таких меристических признаков как количество чешуй в боковой линии, ветвистых лучей в спинном и анальном плавниках, жаберных тычинок у исследованных популяций рыбца свидетельствует о том, что только среднее число чешуй в боковой линии достоверно ($p < 0.05$) варьирует по направлению с юга на север (рис.4). По остальным признакам отмечена тенденция в зональной изменчивости, но различия несущественны. Анализ двух таксономических признаков: числа чешуй в боковой линии и ветвистых лучей в анальном плавнике показал значительное сходство рыбцов рек Днепр и Кубань, а также рыбцов бассейна р. Нимунас весеннего и осеннего хода и отличие их от каспийского рыбца (рис.5) (Милерене, Репенка, 1986). Обе дидерогрэммы

показывают значительное сходство рыбцов рек Днепр и Кубань, а также бассейна Балтийского моря. Выборки популяций соединяются в единое целое на уровнях сходства 0.907 (по числу ветвистых лучей в анальном плавнике) и 0.861 (по числу чешуй в боковой линии). Выборка популяции рыба бассейна р. Терек соединяется с остальными популяциями на более низких уровнях - 0.255 (по числу чешуй в боковой линии) и 0.537 (по числу ветвистых лучей в анальном плавнике). Это ставит в какой-то мере под сомнение непризнание формы *carinata* в качестве обособленного подвида *Vimba vimba vimba* L..

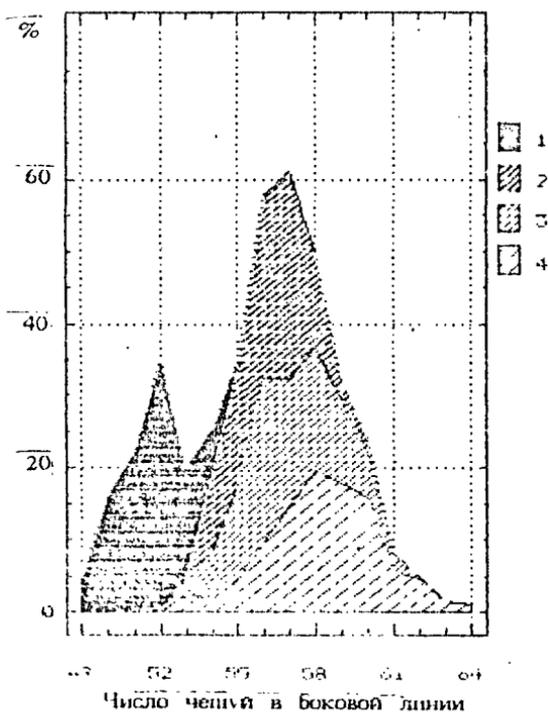


Рис. 4. Распределение особей по числу чешуй в боковой линии из разных участков ареала: 1 - р. Терек, 2 - р. Днепр, 3 - р. Кубань, 4 - бассейн р. Нимунас

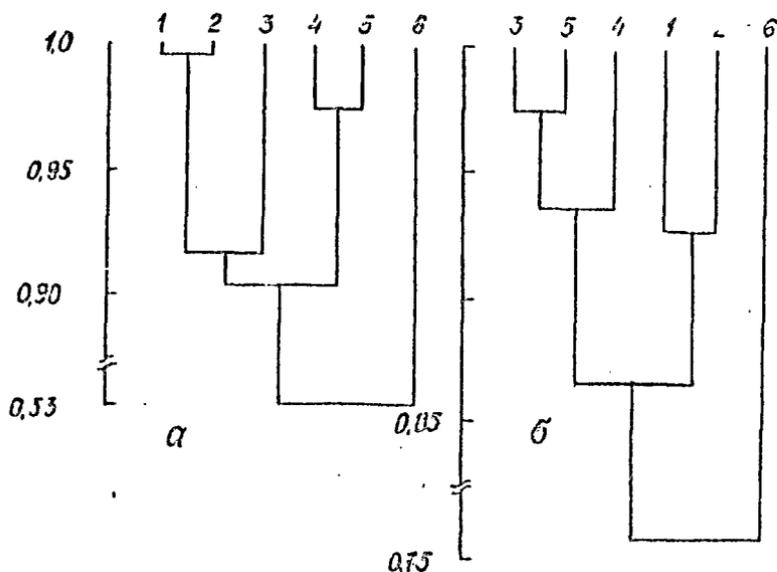


Рис. 5. Дендрограмма сходства между популяциями рыба по числу ветвистых лучей в анальном плавнике (а) и по числу чешуи в боковой линии (б). Водоем: р. Днепр (1), р. Кубань (2), залив Куршско-Марес (3), р. Ширвинта (весенняя миграция) (4), р. Нямунас (Неман) (осенняя миграция) (5), бассейн, р. Терек (6).

Как показали многолетние исследования в бассейне р. Нямунас, показатели морфологических признаков рыба по интервалам колебания и по средним значениям могут изменяться в разные годы, однако проявляющиеся различия незначительны. Более существенные различия были получены при исследовании числа позвонков. Их количество в разных выборках у рыба колеблется от 44 до 46. Среднее значение 45.06 ± 0.04 . Число туловищных позвонков обычно 14-17, чаще 15. В строении переходных позвонков (3-4) установлено 9 морф, среди них тип А и Л. Число хвостовых позвонков изменяется в пределах 21-24, чаще 22.

Частота встречаемости различного числа хвостовых позвонков мало меняется в разных выборках. Полученные данные по осевому скелету в какой-то мере указывают на наличие у рыбы разного экстерьера.

У рыбы отмечается изменчивость меристических признаков при вселении в новые водоемы. Так, уже первые поколения рыбы, появившиеся от нереста производителей, вселенных в 1961-1962 гг. в Каунасское водохранилище, по меристическим признакам достоверно отличались от рыб из магочной реки (Нимунас): а) меньшим количеством чешуй в боковой линии; б) меньшим количеством ветвистых лучей в А плавнике (у самцов); в) меньшим количеством жаберных тычинок. В Сенгилеевском водохранилище рыбец спустя 10-11 лет после вселения отличался от исходного кубанского меньшим количеством ветвистых лучей в анальном плавнике (Астанин, Саманева, 1967), а спустя 20 лет - увеличенным числом жаберных тычинок.

Изучению влияния среды обитания на формирование морфологических признаков леща посвящено большое число исследований, которые не обнаружили какой-либо тенденции в изменчивости меристических признаков. Например, лещ бассейна Волги (Яковлев и др., 1986) оказался мономорфным, причем параметры его популяционной изменчивости не выходят за границы таковой для типичного подвида в озерах Эстонии (Хаберман, 1974). При обобщении данных по числу чешуй из географически отдаленных популяций леща клинальной изменчивости по этому признаку не установлено (Подгорный, Попова, 1982). При более детальном анализе лещей из различных по экологическим условиям водоемов Литвы установлено, что интервалы колебания и средние значения меристических признаков являются такими же, как и у географически отдаленных популяций леща в ареале (Милерене, Орлова, 1989). Для большинства исследованных популяций леща из водоемов, расположенных в различных частях ареала, число ветвистых лучей в спинном плавнике (D) колебалось в пределах 9-10 (в среднем 9) (Берг, 1949; Коваль, 1977; Хаберман, 1974). В исследованных нами 13 популяциях леща водоемов Литвы число ветвистых лучей в спинном плавнике колебалось от 8 до 10 при повсеместном преобладании особей с 9-10 лучами. Средние значения числа ветвистых лучей в спинном плавнике в исследованных выборках колебались в пределах 8.94-9.09, однако достоверных различий по данному признаку не было выявлено.

Число ветвистых лучей в анальном плавнике (A) колебалось в пределах 22-29. Интервалы колебаний этого показателя в отдельных выборках были неодинаковыми. Максимальное среднее значение признака (25.5) отмечено у

леща из оз. Утиянас, а минимальное - из оз. Ангишкю-Эжярг (24.2) и оз. Жувинтас (24.3). Сравнение средних значений этого признака показало, что только лещ, у которого имеются наименьшие средние значения данного признака, достоверно отличаются от рыб других исследованных нами водоемов ($P < 0.95$), что, по-видимому, связано с условиями обитания рыб. Как известно, лучи в плавниках формируются на разных этапах личиночного развития и их число изменяется в зависимости от температуры воды в период их развития (Крыжановский, 1949; Татарко, 1968). При сопоставлении средних значений этого признака с таковыми у лещей из водоемов Польши были получены аналогичные данные - более низкое среднее значение признака у рыб из озера с изотермическим режимом (Gasowska, 1968). В целом средние значения числа ветвистых лучей в анальном плавнике у леща водоемов Литвы не выходят за видовые границы (24.2-25.5).

Считается, что есть тенденция к увеличению числа чешуй в боковой линии в популяциях леща в направлении с юга на север (Волгин, 1962; Трыпицина, 1979; Житенева, Краснопер, 1982). Однако средним значениям этого признака географическая изменчивость не свойственна. В популяциях леща из водоемов Литвы число чешуй в боковой линии колебалось в пределах 49-60. Максимальные средние значения этого признака отмечены у леща из оз. Облини и р. Нявежис (55.68 и 55.18), а минимальное - из залива Куршо-Марьс (53.17). Из меристических признаков число жаберных тычинок - наиболее изменчивый показатель. По нашим данным, число жаберных тычинок у лещей в разных выборках колебалось от 21 до 27, что входит в интервал для вида в целом. Среднее число жаберных тычинок у леща водоемов Литвы колеблется от 22.0 до 24.5. Разные выборки лещей по среднему числу жаберных тычинок, зависящему не от размеров рыб, а, скорее всего, от бассейна реки, были распределены на 3 группы. К I группе были отнесены выборки лещей комплекса озер, расположенных в основном в северо-восточной части Литвы. Для них были характерны максимальное среднее число жаберных тычинок (23.6-24.5) и минимальная изменчивость ($C.V. = 2.5-3.9$). Ко II группе были отнесены выборки лещей, обитающих в расположенных в южной части республики озерах бассейна р. Нямунас, со средним числом жаберных тычинок 23.0-23.6 ($C.V. = 3.9-6.9$). К III группе были отнесены выборки лещей из р. Нявежис, Каунасского водохранилища (среднее течение р. Нямунас), залива Куршо-Марьс и Балтийского моря. Озерные лещи достоверно отличались средним числом жаберных тычинок от лещей из водоемов III группы (рис.6).

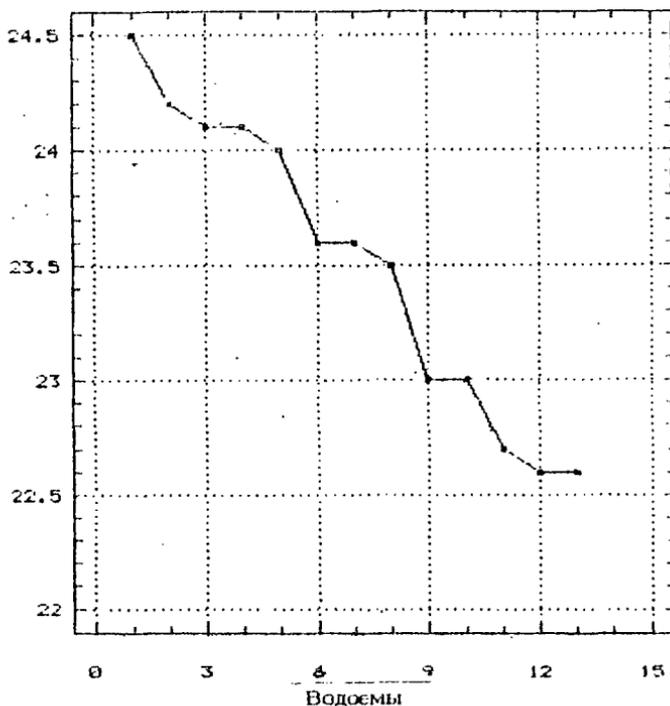


Рис. 6. Среднее число жаберных тычинок в популяциях леща из водоемов Литвы: 1 - оз. Глукас, 2 - оз. Утянос, 3 - оз. Луодис, 4 - оз. Дрингис, 5 - оз. Диснай, 6 - оз. Друкляй, 7 - оз. Ангинику-Эжярас, 8 - оз. Жувингас, 9 - оз. Галстас, 10 - Балтийское море, 11 - Залив Куршо-Марес, 12 - Каунасское водохранилище, 13 - р. Нявежис

По степени изменчивости меристические признаки в порядке увеличения коэффициента вариации располагаются в следующей последовательности: число позвонков, чешуя в боковой линии, ветвистых лучей в спинном и анальном плавниках (наибольш.ой, в большинстве случаев, у озерных лещей) и число жаберных тычинок. Аналогичная последовательность изменчивости меристических признаков отмечалась для лососевых рыб (Решетников, 1980).

Для сравнения 13 выборок лещей на основе показателя сходства построена дендрограмма (рис.7), на которой видно, что озерные лещи характеризуются меньшим сходством, чем лещ р. Нявежис, Каунасского водохранилища и оз. Галстас. Озерные лещи не объединяются в компактную группу. В целом можно

констатировать, что лещи из водоемов, принадлежащих к бассейну одной реки, характеризуются большим сходством меристических признаков и объединяются соответственно термике. Исключение составляют лещи оз. Прукишый, у которых были выявлены межпопуляционные различия в хромосомном аппарате (Баршене, 1983). Наиболее отдаленными являются лещи озер Жувинтас и Ангининку-Эжжарас, выборки которых присоединяются при меньшем уровне сходства (0,88).

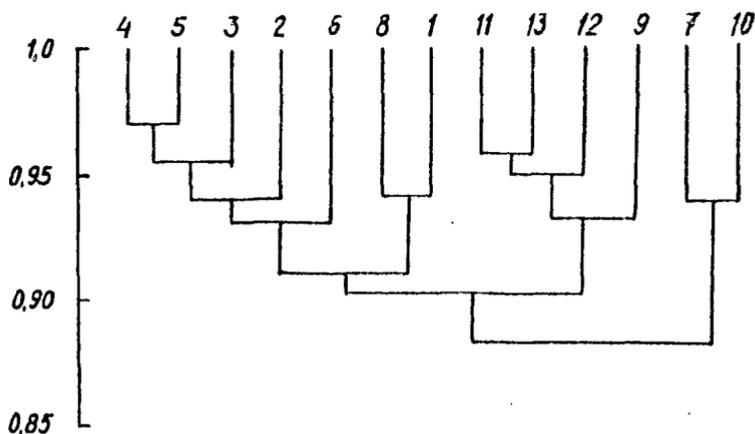


Рис. 7. Дендрограмма сходства между выборками лещей: 1 - оз. Прукишый, 2 - оз. Диснай (бассейн р. Дисна), 3 - оз. Луодис (бассейн р. Швянтойи), 4 - оз. Утянос, 5 - оз. Дрингис (бассейн р. Жеимена), 6 - оз. Глукас (бассейн р. Мяркис), 7 - оз. Ангининку-Эжжарас, 8 - оз. Обялия, 9 - оз. Галстас, 10 - оз. Жувинтас, 11 - р. Нявежис (бассейн р. Нямунас), 12 - Каунасское водохранилище, 13 - Залив Куршю-Марс

Таким образом, развитие меристических признаков (число ветвистых лучей в спинном и анальном плавниках, чешуй в боковой линии, позвонков и жаберных тычинок) зависит от бассейна реки, к которому принадлежит водоем (озеро). Основным фактором, оказывающим влияние на развитие некоторых меристических признаков, является термический режим водоемов. Отмечена определенная тенденция в направленности изменчивости этих признаков: уменьшение их числа у лещей из мелководных озер и увеличение в термически глубоких.

Сопоставление значений меристических признаков по 13 популяциям леща

из волосом Литвы с аналогичными данными по популяциям из бассейнов Черного, Каспийского и Аральского морей показало, что локальная изменчивость этих признаков по региону соответствует изменчивости в ареале в целом.

ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПЛАСТИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ РЫБЦА И ЛЕЩА

Использование пластических признаков в качестве критерия для выделения отдельных популяций или стад осложняется многими методическими трудностями (учет размерной и возрастной изменчивости, изменение в зависимости от темпа роста). Тем не менее морфометрический метод позволяет в компактной форме и на объективной основе характеризовать фенотипический облик отдельных видовых популяций, изучить изменчивость рыб (Кудерский, 1986).

При комплексном исследовании рыба и леща установлена изменчивость многих морфологических признаков у особей разных популяций. Было выявлено, что пределы межпопуляционной изменчивости ряда признаков, исследованных в течение нескольких лет, часто не превышали величины их же внутривидовой изменчивости. Это может быть объяснено рядом причин, в частности, тем, что у большинства видов рыб, имеющих многочисленное потомство, диапазон вариации наследуемых признаков значительно шире. При этом следует учесть, что у рыб наследственность пластических признаков выражена значительно слабее, чем меристических.

Накопленный материал по изменчивости пластических признаков у рыба и леща в границах их ареалов носит пока фрагментарный характер и недостаточен для всестороннего анализа этого явления. В связи с этим картина изменчивости пластических признаков, например, у рыба напоминает мозаику, что наглядно видно по данным таблицы 3 и рисунка 8. По мнению Р.С. Волынского (1987), современная изученность рассматриваемого явления позволяет говорить лишь о тенденциях в зональной изменчивости пластических признаков. Им, в частности, отмечалось, что у рыба и леща такой признак, как высота тела достигает максимальной величины в зоне оптимума условий обитания вида. Поэтому нами в настоящем разделе рассматриваются лишь отдельные аспекты ширококомасштабного вопроса изменчивости пластических признаков.

Среднее значение некоторых пластичеcких признаков самок рыбы

Водоем	Длина головы	Наибольшая высота тела	Антелдоральное расстояние	P - V	Длина А	V - А
Залив Куршский-Барс,						
весенний ход, 1979 г.	22.40±0.08	28.28±0.17	53.94±0.14	26.05±0.12	19.12±0.10	22.98±0.15
Весенний ход, 1986 г.	22.13±0.15	29.32±0.41	52.83±0.27	28.20±0.16	19.08±0.31	23.58±0.29
Осенний ход 1981 г.	21.52±0.09	27.17±0.16	53.24±0.17	27.22±0.13	18.68±0.12	27.22±0.13
Осенний ход 1986 г.	22.63±0.16	28.66±0.31	52.67±0.32	27.28±0.39	19.55±0.21	21.36±0.33
Р. Нямунас, осенний ход	22.30±0.12	27.41±0.20	53.39±0.17	26.04±0.14	18.53±0.16	22.37±0.15
Р.Нярис, нерестовая	22,13±0,11	27,41±0,18	53,10±0,15	26,25±0,14	18,71±0,12	23,00±0,15
Р.Ширванта, нерестовая	21.46±0.10	27.41±0.21	51.98±0.29	25.09±0.29	19.03±0.25	22.73±0.21
Каунасское водохранилище	22.38±0.15	26.51±0.27	53.91±0.27	25.95±0.31	18.66±0.33	23.14±0.25
Р.Днепр, нерестовая	24.14±0.18	27.3±0.37	53.17±0.25	25.80±0.26	18.56±0.23	21.70±0.31
Р.Кубань, осенний ход	22.54±0.18	28.43±0.24	52.33±0.31	25.76±0.31	18.68±0.26	22.05±0.27
Ткибульское водохранилище	24.55±0.13	24.31±0.22	51.92±0.12	23.35±0.20	16.87±0.18	20.29±0.21

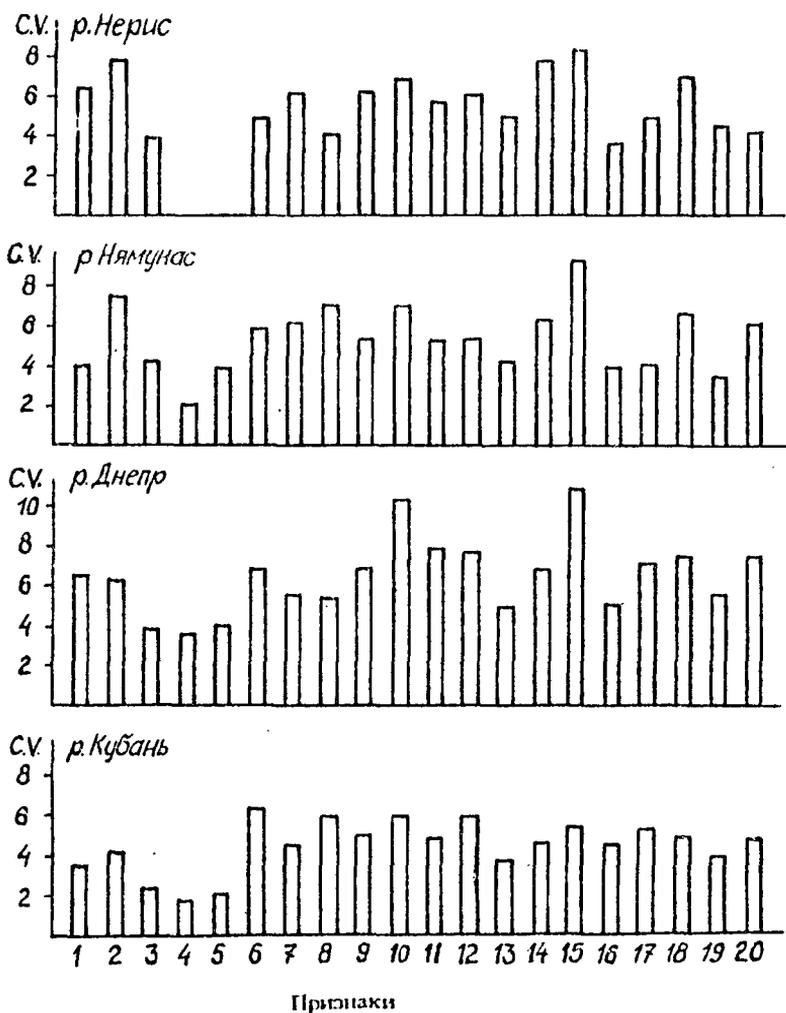


Рис. 8. Сравнение индивидуальной изменчивости (С.У.) пластических признаков *Vimba vimba* (L.) из разных точек ареала: 1 - наибольшая высота; 2 - наименьшая высота; 3 - длина головы; 4 - антедорсальное расстояние; 5 - постдорсальное расстояние; 6 - длина хвостового стебля; 7 - длина D; 8 - высота D; 9 - длина A; 10 - высота A; 11 - длина P; 12 - длина V; 13 - расстояние P-V; 14 - расстояние V-A; 15 - толщина тела; 16 - обхват тела; 17 - длина рыла; 18 - диаметр глаза; 19 - заглазничный отдел головы; 20 - ширина лба.

Остановимся на проявлениях половой изменчивости. У исследованных видов рыб пол особей можно определить по брачному наряду взрослых индивидов во время нереста. Нерестовые стада рыба и леща состоят из разных фенологических групп, которые нерестятся при разных температурах. Первыми участвуют в нересте самцы леща с ярко выраженным брачным нарядом, тело их темное. Позже в нерест включаются более светлые самцы без брачного наряда, внешне похожие на самок. У рыба, наоборот, в конце нерестового периода встречаются черные, относительно низкотелые самки с более вытянутым телом, по внешнему виду схожие с самцами. Возникновение полового диморфизма у рыб в природе обычно связывают со стабилизацией тела в пространстве и изменением характера движения рыб, в частности, это объясняют разной подвижностью самцов и самок во время нереста (Алиев, 1963; Никольский, 1963).

Пластические признаки самцов и самок рыба изучались в 5 точках ареала (Милерене, Каминскене и др., 1979; Милерене, Каминскене, 1983; Каминскене, Милерене, 1980). Для сравнения всех пластических признаков у самцов и самок применяли обобщенную T^2 статистику (Андерсон, 1963), так как распределение этих признаков с достаточной точностью совпадает с нормальным. Мерой изменчивости каждого признака у особей обоих полов служили разбросанность (дисперсия) его значений и средние значения. При сравнении дисперсий пластических признаков особей разного пола у рыба оказалось возможным разделить их на 2 группы: признаки, имеющие одинаковую дисперсию как у самцов, так и у самок, и признаки, дисперсия которых значительно различаются. Причем оказалось, что в отдельные годы наблюдения не отмечаются различия у различных признаков. В 1975 г. не отмечено различий дисперсий по следующим признакам: длина головы, наименьшая высота тела, длина хвостового стебля, антедорсальное расстояние, расстояние V-A, длина D, высота A, длина верхней и нижней лопастей C, диаметр глаза и заглазничного отдела головы; в 1976 г. по признакам: длина хвостового стебля, парные и непарные плавники, длина рыла, диаметр глаза, заглазничный отдел головы; в 1977 г. по признакам: наименьшая высота тела, длина верхней и нижней лопастей C, длина рыла. Таким образом, не дают различий признаки, в основном характеризующие гидродинамические особенности рыб. Во вторую группу относились такие признаки, как постдорсальное расстояние, обхват тела, толщина тела, наибольшая высота тела. Половые различия у леща детально изучались в течение 4 лет на примере популяции из бассейна р. Нямунас. Наблюдались различия между самцами и самками почти по всем признакам,

отмеченным исследователями для разных популяций леща (Шапошникова, 1948; Волгин, 1962, Щербуха, Смирнов, 1965; Хаберман, 1974 и др.)

При изучении половой изменчивости леща были выделены 4 группы пластических признаков;

1) средние значения и дисперсии которых у самцов и самок не различаются значимо. Сюда в основном относятся наименьшая высота тела, постдорсальное расстояние, длина основания анального плавника;

2) средние значения которых различаются достоверно, но дисперсии одинаковы. Эту группу чаще всего составляют те признаки, по которым обычно проявляется половой диморфизм весной: наибольшая высота тела, расстояние P-V, V-A, толщина и обхват тела. По осенним данным для этого вида таких признаков не установлено;

3) по дисперсиям которых самцы и самки различаются значимо, а средние значения признаков не различаются. В нее входят длина головы, антедорсальное расстояние, высота и длина D, длина P и V;

4) остальные признаки, имеющие значимые различия по средним значениям и дисперсиям.

Сравнение по всем пластическим признакам в совокупности показало, что самцы и самки рыба из бассейна р. Нямунас по всем исследованным признакам не различаются достоверно только по данным осени 1976 г. и весны 1977 г. Сравнение же особей разного пола леща показало, что значимых различий не имеется почти по всем выборкам, за исключением весны 1977 г. Различающихся выборок по совокупности пластических признаков у рыба выявлено больше, чем у леща. На основе дисперсионного анализа и средних величин абсолютных значений за 4 года исследования для обоих сезонов установлено, что наиболее характерными половыми признаками для обоих видов являются наибольшая высота тела, расстояния P-V и V-A. Величины этих показателей больше у самок. Сравнение одноразмерных особей каждого вида, физиологическое состояние которых было схожим, показало, что самцы достоверно отличаются от самок в основном только лишь по индексам длины анального плавника и парных плавников. Эти различия повторяются во всех выборках. Кроме того, у самок леща и рыба из года в год отмечаются большие значения расстояния V-A, а у самок рыба еще и большие значения P-V (рис. 9). Пределы колебания индивидуальных значений пластических признаков самцов и самок рыба и леща перекрываются. Проявление полового диморфизма у этих видов в разные годы неодинаково, и в нагульный период самок обычно невозможно отличить от самцов.

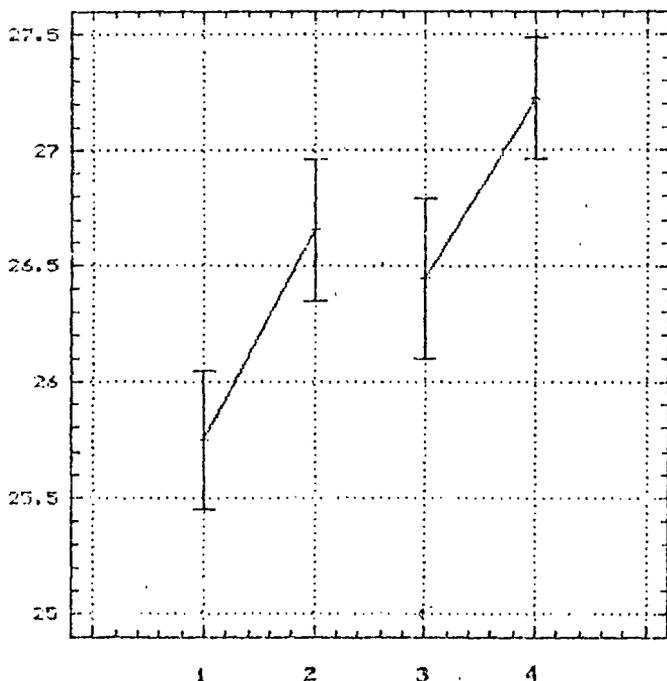


Рис. 9. Средние и их доверительный интервал расстояния P-V рыбы бассейна р. Нямунас: самцов (1) и самок (2) весеннего хода; самцов (3) и самок (4) осеннего хода;

Второй аспект изменчивости пластических признаков - существование сезонных рас. Этот вопрос изучался на примере популяции рыбыца из р. Нямунас (Милерене, Паюсова, 1980). На одних и тех же рыбах было изучено 26 пластических и 4 меристических признаков и полиморфизм миогенов. Сравнительный анализ рыб из экологически отличающихся весенних и осенних рас (Вольскис, 1964, 1966) показал их отличия по наибольшей высоте тела, расстояниям между плавниками, толщине и обхвату тела, т.е. признакам, изменчивость которых зависит от упитанности и жиронакопления (Милерене,

Шиндерите, 1976). По частоте встречаемости фенотипов миогенов и по их соотношению различий между сезонными расами не наблюдается. Таким образом, сезонные расы рыба в р. Нямунас хорошо отличаются экологическими и некоторыми пластическими признаками, не отличаются меристическими и частотой встречаемости фенотипов миогенов. Нет различий и по фенотипам лактадегидрогеназы и эстеразы (Корешкова, Паюсова, 1978). Отсутствие таковых в частотах полиморфных белков и наличие их в пластических и экологических признаках свидетельствует о фенотипическом характере различий сезонных рас. Устойчивое воспроизведение по годам сходного генотипического состава популяции говорит об отсутствии репродуктивной изоляции между сезонными расами и позволяет характеризовать популяцию рыба в р. Нямунас как единое репродуктивное сообщество.

Третий аспект рассматриваемой проблемы - межгодовая изменчивость пластических признаков. В этом отношении нами получены некоторые предварительные данные (Милерене, Каминскене и др., 1979; Милерене, Паюсова, 1980). По материалам за 1975 г. у рыбцов из Цимлянского и Сингилеевского водохранилищ достоверные различия между самцами и самками отмечались соответственно по 11 и 16, а в 1976 г. только по 3-6 пластическим признакам из 22. Непрерывный (1972-1976 гг.) сбор материала по популяции рыба из р. Нямунас и сравнение выборок по годам приводит к заключению, что в изменчивости пластических признаков наблюдается мозаичность. Однако какая-либо межгодовая изменчивость не выявляется. Наконец, исследования половозрелого леща в 1975-1977 и 1979 гг. в р. Нявекис показали, что такие меристические признаки, как число ветвистых лучей в непарных плавниках и число чешуй в боковой линии в течение ряда лет остаются неизменными. Однако число жаберных тычинок непостоянно. Среднее их число составляло в 1976 г. - 22.16, а в 1979 г. - 23.04 ($M_{diff.}=4.40$).

Четвертый аспект изменчивости пластических признаков - их вариации при переходе рыбы в новые условия обитания. Как показали исследования, вселенный в водохранилища рыбец существенно изменяется по сравнению с исходными популяциями. Уже первые поколения самцов этого вида, вселенные в Каунасское водохранилище, имели достоверно меньшую длину головы, длину тела, длину грудных плавников. У них увеличилась наименьшая высота тела. У самок оказалось достоверно меньшее антедорсальное расстояние и большая толщина тела. Через 10 лет после вселения рыба в Сингилеевское водохранилище он отличается от материнской формы из р. Кубани достоверно меньшими расстояниями P-V и V-A, диаметром глаза и длиной головы. Более

высокими оказались показатели высоты спинного плавника, длины анального плавника и длины брюшных плавников. Через 20 лет после вселения рыбец Сенилиевского водохранилища отличался от кубанского уменьшенным антедорсальным расстоянием. Больше изменений в пластических признаках отмечалось у самок. Достоверные различия в сторону уменьшения выявлены в следующих показателях: а) наибольшей высоте тела, б) расстоянии Р-У. Достоверные различия в сторону увеличения установлены в отношении подплавника дорсального плавника. По некоторым признакам, а именно: по высоте спинного, длине основания анального, длине парных плавников - сенилиевский рыбец улова 1973 г. (как и в 1963 г.) превосходит кубанского. Несомненный интерес представляет сравнение сенилиевских рыбцов улова 1963 г. с рыбцами, добытыми в 1973 г. За 10 лет, как у самцов, так и у самок, отмечено уменьшение антедорсального расстояния. Кроме того, у самцов наблюдались меньшие значения: высоты анального плавника, увеличение длины брюшных плавников. У самок установлены более длинный хвостовой стебель, большее расстояние V-A, выше спинной плавник и меньше толщина тела. Следует отметить, что новые условия обитания у первых поколения самцов вызвали большие изменения в пластических признаках по сравнению с самками. В следующих поколениях самки Сенилиевского водохранилища стали отличаться от исходной формы большим количеством признаков. Если рассмотреть связанные с ростом экстерьерные признаки (длину головы, ширину лба, диаметр глаза и некоторые другие), то можно заметить, что рыбец из Кауцасского водохранилища, как и рыбец из Сенилиевского водохранилища отличается от исходной формы меньшим значением диаметра головы, диаметра глаза, но более широким лбом (в % от длины головы).

Обнаруженные различия, видимо, можно объяснить следующим образом. Как известно, в популяции существуют различия по жизнестойкости индивидов: одни из них оказываются более пластичными, могут приспособиться к условиям новой среды обитания, другие менее пластичны или даже инертны - не находят подходящих условий для существования, плохо растут и не нерестятся. Можно предположить, что потомство первого поколения становится более приспособленным к новым условиям, чем родители. Известно, что на разных стадиях развития рыбов, как и другие организмы, лучше приспосабливаются к изменившимся условиям среды: этим отчасти можно объяснить, что у представителей первого поколения в водохранилище отмечены некоторые изменения в признаках. Следующие поколения рыбцов все больше приспособляются к новым условиям в данном водохранилище и преобразуются

специфические черты.

Полученные нами результаты исследований показывают, что рыбы в водохранилищах, за исключением Ткибульского, нашли благоприятные условия для развития, что подтверждают пластические признаки, характеризующие рост рыбы.

ИЗМЕНЧИВОСТЬ MORFOФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ У РЫБЦА И ЛЕЦА

Для выяснения особенностей различных популяций рыба и леца, кроме анализа меристических и пластических признаков, использовался метод морфофизиологических индексов (Смирнов и др., 1974). Исследования осуществлялись в двух направлениях: 1) в пределах ограниченного региона и 2) в различных географически удаленных точках ареала. Работы по первому направлению осуществлялись в водоемах Литвы и заключались в изучении половых и возрастных различий и изменчивости признаков в различных водоемах (Ренецка, Милерене, 1978; Маркова, Акстинене, Вольскис, Милерене и др., 1979; Милерене, 1982, 1983; Багараускайте, Милерене, и др., 1980, 1983 и др.). Сравнительный анализ величин морфофизиологических показателей у самцов и самок рыба из водоемов Литвы свидетельствует о значимых различиях в индексе печени как у одновозрастных особей, так и по средним значениям выборок весеннего и осеннего заходов в разные годы. Индекс печени выше у самок. По другим показателям такой четкой закономерности не наблюдали. По индексам сердца, селезенки и глаза у одновозрастных особей различия в основном не достоверны, хотя обобщенные средние значения этих показателей в большинстве случаев достоверны. Индексы упомянутых органов у самцов выше.

Возрастные различия наблюдаются в основном у особей старше 6 лет. В преднерестовый период (февраль - апрель) возрастная тенденция к увеличению печени сохраняется. Причем у самок с возрастом эти изменения выражены сильнее, что, по-видимому, можно объяснить повышенными затратами эндогенных питательных веществ в ходе формирования гонад. В посленерестовый и нерестовый периоды (май - июнь) эта закономерность нарушается. Одной из причин незакономерного изменения является нерест. У порционно нерестующего рыба наблюдается взаимная величина печени с коэффициентом зрелости гонад. В период нереста, когда коэффициент зрелости производителей достигает максимальной величины, отмечена соответственно и большая величина печени. В осенне-зимний период с возрастом постепенно повышается индекс печени и достигает максимальных значений у старших

возрастов. По другим показателям изменения индексов в основном закономерны и с возрастом снижаются. Это наиболее ярко выражено по индексу сердца у самцов. Мало изменяется с возрастом индекс селезенки у половозрелых особей и индекс сердца у самок.

Существенно изменяются исследуемые показатели в сезонном аспекте. Подтверждением этого являются полученные значения по индексам печени, селезенки, глаза и частично по величине сердца. Наиболее высокие показатели характерны для особей в преднерестовый период. Аналогичные результаты получены и по индексу жабр. Среднее значение индекса жабр ниже осенью не только у рыбы бассейна р. Нимунас, но и у популяций из р. Дунай и Циклинского водохранилища (Милерен, 1982). Как отмечал Р.М.Лав (1976), ключ к пониманию сезонной изменчивости заключается в концепции "биологических часов" - своего рода внутреннего ритма. К таким внутренним ритмам можем отнести сезонные изменения индекса упитанности, роста массы особей, коэффициента зрелости гонад. Эти показатели отражают изменчивость биохимических процессов в синтезе белков и жиронакопления и являются лабильными. Лабильность этих показателей отражается и на исследуемых органах. Чувствительным индикатором является величина печени, которая сильно варьирует в зависимости от условий среды и физиологического состояния рыб. О воздействии неблагоприятных условий на изученную популяцию рыб свидетельствует также и увеличение величины селезенки.

По морфофизиологическим показателям леща был собран материал в р. Невежис и Каунасском водохранилище с целью выяснения влияния новых условий обитания на интерферентные признаки. Различия среды в реке и водохранилище отражаются на некоторых исследуемых показателях (табл.4). Индекс сердца, вес плавников, больший вес головы и соответственно более развитая жаберная система, т.е. вес жабр, жабрных лепестков, у рыб речной популяции выше, чем у лещей из водохранилища. По индексу печени, количеству жира и влаги в мышцах существенных различий между особями леща из обоих бассейнов не отмечено. Однако, по нашим данным, между количеством жира и длиной, а также - весом тела, у леща существует прямая зависимость. При сравнении рыб одинаковой длины и веса лещ из водохранилища характеризуется большим количеством жира. На более высокую пищевую ценность леща Каунасского водохранилища указывают большая мясистость и в 2.5 раза больший жировой коэффициент, а также относительное уменьшение как длины, так и веса головы, что вызвано более благоприятными кормовыми условиями в водохранилище по сравнению с рекой.

Таблица 4

Межпопуляционная изменчивость интерьерных показателей леща р. Нявежис и Каунасского водохранилища (по данным 1976 г.)

Признак	I р. Нявежис				II Каунасское водохранилище				Достоверность различий
	n	x	$\pm m$	Cy	n	x	$\pm m$	Cy	
Длина тела (l), см	28*	32.36	0.34	5.6	20	30.23	0.32	4.8	4.07
Вес тела, г	22	33.62	0.38	5.2	23	31.30	0.54	8.3	3.52
Вес тела без внутренностей, г	28	756.14	23.71	16.6	20	627.51	39.89	28.4	2.96
	22	841.59	33.46	18.6	23	741.52	44.66	28.9	1.81
	28	648.50	29.98	15.3	20	569.00	18.07	14.2	2.07
	22	714.64	26.16	17.2	23	631.74	35.76	27.1	1.87

Индексы от веса тела без внутренностей (%)

Сердце	27	0.158	0.03	19.0	20	0.134	0.02	22.8	3.05
	22	0.151	0.02	16.3	20	0.131	0.03	16.3	2.37
Селезенка	28	0.478	0.11	22.2	20	0.551	0.10	17.8	2.40
	22	0.447	0.10	21.9	20	0.513	0.11	21.3	2.10
Печень	27	2.075	0.26	12.6	20	1.986	0.29	14.7	1.10
	22	2.227	0.31	13.8	20	2.231	0.31	13.9	0.04
Жабры	28	2.318	0.28	11.9	19	2.032	0.24	11.6	2.88
	22	2.556	0.40	15.9	20	2.130	0.25	11.5	4.03
Жаберные лепестки	20	1.291	0.11	27.8	7	0.965	0.13	13.2	2.32
	21	1.504	0.29	19.0	7	0.950	0.16	16.5	4.77
Голова	27	14.786	1.11	7.5	5	12.03	0.83	6.9	5.26
	22	15.224	1.08	7.1	8	13.55	0.85	6.3	4.03
Мясистость	28	65.174	2.72	4.2	8	67.360	2.45	3.6	2.05
	22	64.080	3.43	5.5	11	67.410	1.53	2.3	3.01
Жировой коэффициент	27	1.507	0.24	51.2	20	3.931	1.37	34.9	7.71
	19	1.307	1.15	87.6	20	3.595	1.45	40.3	5.45

Примечание: первая строчка - значение для самцов,

вторая строчка - для самок.

Определенный интерес при сравнительном анализе различных популяций рыб представляют данные по весу жабр, так как относительная величина жабр отражает уровень энергетических затрат. К тому же на величину этого показателя оказывает влияние и разная концентрация кислорода в воде. Более

детально, чем другие признаки, исследовались жабры. Они изучались у рыба и леща в 3 географически отдаленных и четко изолированных частях их ареалов: в реках, озёрах, водохранилищах, заливах Балтийского, Азовско-Черноморского и Каспийского бассейнов. Выяснялась связь веса жабр с длиной или массой тела при помощи корреляционно-регрессионного анализа. Рассматривались следующие формы изменчивости веса и индекса жабр: половые, возрастные, сезонные и годовые, а также межпопуляционные различия.

Коэффициент корреляции веса жабр с длиной и массой тела (r) у исследованных популяций леща и рыба из разных мест его обитания оказался высоким и выражался величинами 0.71-0.96 и 0.74-0.93 соответственно. Рассматриваемая зависимость, выраженная уравнением регрессии $y=a+bx$, носит прямолинейный характер. Вес жабр у леща и рыба в отдельных популяциях увеличивается пропорционально длине или массе тела. По параметрам из уравнения регрессии получили, что темп роста веса жабр с ростом массы тела у обоих видов рыб довольно схожий, за некоторыми исключениями. У рыба более резко выделяются особи из Цимлянского водохранилища и р. Чарна Орава, у которых отмечен соответственно самый низкий (0.006) и самый высокий (0.026) коэффициент интенсивности роста (b) из уравнения регрессии. У леща интенсивность роста носит определенную географическую изменчивость. Высокая интенсивность роста веса жабр и массы тела (b) характерна для рыб бассейна Балтийского моря. Например, для леща, выловленного весной из р. Нявежис (1975-1979) гг.), $b = 1.0-1.57$, а для отличающихся по величине изменчивости соматических признаков популяции леща из р. Дунай, водохранилищ Мостиште и Мингечаурского - колеблется от 0.51 до 0.57.

Для исследованных видов рыб взаимосвязь роста жабр с длиной или массой тела является достоверной как у самцов, так и у самок, однако характер выражения полового диморфизма разный.

Анализ материала одновозрастных особей разного пола популяций рыба показал, что вес жабр в основном достоверно больше у самок, а индекс выше у самцов. Такая же тенденция наблюдается и при анализе обобщенных выборок. При сравнении обоих полов, отловленных в разные сезоны и годы, у самок рыба вес жабр достоверно больше (по критерию Стьюдента) в 16 случаях из 19. По весовому индексу жабр самцы достоверно отличаются от самок в 8 случаях. Как отметили И.В. Волков и др. (1976), уровень окислительных процессов в организме самок и самцов рыба обеспечивается несколько различными механизмами: у самцов - за счет большей обеспеченности гемоглобином, а у самок - за счет его большей функциональной активности.

Таблица 5

Сезонные различия среднего индекса жабр у рыба и леща из различных водоемов (за 1975-1979 гг.)

Водоем	Весна			Осень			t	n
	x	+m	S.V.	x	+m	S.V.		
Рыбец								
Бассейн р. Нямунас	1.73	0.02	21.5	1.59	0.02	15.8	4.65	450
Р. Дон	1.58	0.02	15.3	1.80	0.02	14.3	7.57	294
Р. Дунай	1.5	0.02	17.0	1.36	0.02	13.6	6.61	293
Сенгилеевское водохранилище	1.52	0.01	20.9	1.65	0.02	22.4	5.74	982
Цимлянское водохранилище	0.89	0.03	33.1	0.66	0.02	19.7	5.79	158
Лещ								
Элим Куршо-Марёс	2.01	0.02	12.6	2.17	0.02	11.8	6.15	208
Р. Няежис	2.02	0.01	12.8	2.18	0.02	12.7	8.57	333
Водоохранилище Гочалковиче	2.11	0.02	21.0	2.22	0.02	17.4	3.54	704
Оз.Миколайки	1.83	0.03	15.0	1.84	0.03	19.3	0.35	239
Р. Дон	1.72	0.02	14.0	1.98	0.03	19.6	7.06	146
Сенгилеевское водохранилище	1.80	0.02	20.2	1.87	0.02	20.1	2.88	879
Р. Дунай	1.64	0.02	14.5	1.47	0.02	19.9	5.28	294
Мингечаурское водохранилище	1.45	0.02	21.9	1.40	0.02	14.2	1.26	472

У самцов и самок леща по весу жабр и индексу получаем изменчивость другого характера. Сравнение однополых особей выявило в основном отсутствие достоверных половых различий. Анализ обобщенных выборок из всех возрастных групп показал, что самки отличались большим весом жабр только в 13 случаях из 41, а индекс жабр был выше у самцов в 6 случаях. Характер возрастных изменений индекса жабр почти одинаков для разных популяций рыба, а также для одной популяции в разные годы исследований. Наблюдается почти закономерное уменьшение индекса жабр с возрастом. Как отмечает Г.В.Никольский (1963), количество потребляемого рыбой кислорода не является постоянным. Оно изменяется с возрастом в связи с изменением активности рыбы. При изучении популяций рыба рассматривали сезонные изменения

индекса жабр. Приведенные в таблице 5 данные по 5 популяциям рыба из разных водоемов показывают, что средний индекс жабр в 3 случаях был ниже осенью. Это в какой-то мере связано с температурным режимом, поскольку рыбец очень начинает миграцию при низких температурах (Эрм, 19770) и его потребность в кислороде меньше. Коэффициент вариации отдельных выборок, например, рыба из бассейна р. Нямунас, весной колеблется от 18.9 до 24.3 %, а осенью - значительно меньше - от 11.4 до 19. Этот вывод в основном подтверждается и данными других популяций рыба (табл. 5).

При обработке данных по весу и индексу жабр рыба, выловленного осенью из р. Нямунас в разные годы (1973, 1975- 1976 гг.) выявлена определенная разница в изменчивости этого признака как у самцов, так и у самок. Более развитым дыхательным аппаратом выделялся рыбец, выловленный осенью 1976 г. (индекс 1.69), который достоверно отличался от рыба из осенних отловов 1973 г. (индекс 1.55, $t = 5.7$) и 1975 г. (индекс 1.50, $t = 3.1$). Материалы по средним значениям индекса жабр, а также различная интенсивность роста массы жабр и тела рыба из осеннего отлова 1976 г. и весеннего 1977 г. показывают, что этой популяции присуща тенденция к дифференциации на особей с более развитым и слабо развитым жаберным аппаратом. Неоднородность рыба по развитию жаберного аппарата в заливе Куршю-Марёс в сравнении с иными популяциями (днепровской и кубанской) отмечали и другие авторы (Божко, 1976).

В отличие от рыба, у леща характер возрастных изменений индекса жабр различен не только в разных его популяциях, но и в пределах одной популяции в разные годы исследований. У речных популяций леща отмечено снижение индекса жабр с возрастом, а у водохранилищных - увеличение или стабилизация его. Сравнение одновозрастных особей в популяциях леща показало достоверность различий. Например, в возрасте от 6 до 11 лет, (1976 г.) индекс жабр ниже 2 %, в остальные годы и сезоны его значение выше 2 %. Различный индекс жабр у рыб из одного бассейна в основном свойствен лещам, обитающим в больших водоемах. Наибольшая вариабельность индекса жабр отмечена у озерных (9.5-24.1) и водохранилищных лещей (12.2- 24.7), а наименьшая - у речных (10.4-19.6).

Для разных популяций леща отмечена также сезонная изменчивость. При сезонных сравнениях однополых особей одного года исследования отмечены достоверные различия у самцов в 13 и у самок в 12 случаях из 41 (для обоих полов в 12 случаях). Обобщенные сезонные данные одной популяции за ряд лет показывают, что индекс жабр для 8 исследованных популяций в основном выше

осенью. Только для лещей из р. Дуная и Мингечаурского водохранилища показатели обратимы (табл. 5). Наличие в популяциях рыба и леща отличающегося по величине изменчивости индекса жабр в разные сезоны, очевидно, обусловлено различным образом жизни рыбы. У рыба (из осеннего отлова), мигрирующего из моря в реки при низких температурах, жабры потребляют кислорода меньше, в то время как у леща происходит более активный обмен веществ.

Межпопуляционные различия индекса жабр леща достигают достоверного уровня только по критерию Стьюдента. По обобщенным средним данным без разделения по полу, установлено, что более развитый жаберный аппарат характерен для лещей бассейна Балтийского моря. Индекс жабр в среднем составляет 1.7-2.2 % массы тела, для лещей Азовско-Черноморского бассейна - 1.6-1.9. Минимальный индекс, по имеющимся данным, отмечен у лещей из Мингечаурского водохранилища (бассейн Каспийского моря) - 1.4 %, максимальный - у лещей из водохранилища Мостиште - 2.2. Довольно сходные индексы оказались у лещей из озер Выртъярви - 1.81, Дружский - 1.82 и Миколайки - 1.83 %. Однако у лещей из озер Мястро и Жувинтас, индекс иной - около 1.70 и 1.65 %.

Полученные данные показывают, что для жаберного аппарата свойственна весьма обширная изменчивость в процессе адаптации изученных видов рыб

ЗАКЛЮЧЕНИЕ И ОБЩИЕ ВЫВОДЫ

1. Экологическая изменчивость у рыб зависит от двух групп факторов: локальных, связанных с особенностями среды конкретного водоема, и зональных, обусловленных географическим положением местообитания. У различных видов рыб адаптивная реакция на обе группы факторов обычно оказывается неоднозначной. Аналогично реагируют на обе группы факторов и отдельные признаки. В связи с этим зональная изменчивость у рыб по отдельным признакам нередко проявляется не в виде прямолинейной зависимости от положения водоема в системе географических координат, а как тенденция, иногда нарушаемая локальной изменчивостью. Это общее заключение приложимо ко всем группам признаков рыб: биологическим показателям, особенностям структуры популяций, меристическим, пластическим, морфофизиологическим признакам, а также признакам и

показателям, не рассматриваемым нами, но описанным в литературе (соотношение генотипов в популяциях, биохимические показатели и т.д.).

2. При анализе структуры популяций установлено, что у каспийского рыбака (р. Терек) половое созревание начинается в возрасте 2+ при длине тела 11,5 см, у балтийского (бассейн р. Нямунас) - в возрасте 4+ при длине тела 22 см. В бассейне Балтийского моря при схожей массе тела самки старше, продолжительность их жизни относительно больше, встречаются особи до 12 лет. На юге половозрелость наступает скорее и вместе с тем уменьшается продолжительность жизни - до 7 лет.

3. Популяции рыбака бассейна р. Нямунас имеют сложную структуру. Они мигрируют в реки весной и осенью и нагуливаются в Балтийском море и заливе Куршо-Марёс. Рыбак сформировал самостоятельную популяцию в Каунасском водохранилище. В течение последнего десятилетия отмечены изменения в размерно-возрастном составе среди мигрирующих особей: как весной, так и осенью мигрируют более крупные рыбы. Но весенний ход мало эффективен, численность рыбака упала до крайне низкого уровня, что вызывает обоснованный тревогу.

4. Полученные данные по упитанности рыб по Фультону свидетельствуют о неоднородности качественного состава рыбака в заливе Куршо-Марёс. Здесь встречается рыбак разных биологических групп. Выявленные особенности следует учитывать при отборе производителей для рыбоводных целей.

5. Лещ относится к числу массовых и распространенных в водоемах Литвы видов рыб. Обитает в речных системах, водохранилищах, озерах, заливе Куршо-Марёс и в прибрежной зоне Балтийского моря. Исследование нерестовых популяций леща по темпу роста, скорости полового созревания, биологической продуктивности выявило различия между ними, зависящие от морфологических показателей, гидрофизических свойств и степени эвтрофикации водоемов, кормового зообентоса. Характерной особенностью как нерестового стада, так и нагуливающегося леща в море является сравнительно большое количественное преобладание самоцов.

Лещ относится к видам рыб, отличающимся большей изменчивостью и адаптивностью к разнообразным условиям существования. Изменчивость меристических признаков леща, обитающего в разнотипных водоемах Литвы, проявляется в рамках ограниченного региона, тем не менее отражает общие черты, свойственные экологической изменчивости этого вида в ареале.

6. Изменение меристических признаков как у рыбака, так и у леща в пределах ареала незначительно. Исключение составляет тот же число чешуи в боковой

длины у рыба, достоверно возрастающее с юга на север.

7. Половые различия по пластическим признакам в большей степени выражаются после наступления половозрелости. Наибольшее число различий установлено между самцами и самками как весной, так и осенью в составляющей основную часть стада размерной группе 28.5-29.5 см. У леща и р. Нивежис длиной 29.5-30.5 см (в основном впервые переступающие особи) различия между самцами и самками проявляются в основном в размерах плавников. Лучшие результаты получены и по лещу из Каунасского водохранилища, когда анализу подвергались впервые переступающие особи. Для популяции леща из р. Нивежис за 4 года исследования наблюдались половые различия почти по всем признакам, отмеченным исследователями для разных популяций леща в границах ареала.

Изучением изменчивости пластических признаков самцов и самок рыба из нерестовых популяций (бассейн р. Нимунас, Цимлиньское водохранилище, Сентпилежское водохранилище, Р. Чарна Орала), исследованных в течение ряда лет в весенний и осенний периоды (1975-1979 гг.), установлено, что самцы в основном отличаются от самок показателями брюшной части тела, разной величиной плавников. Проявление половых различий за смежные годы неодинаково как у рыба, так и у леща.

8. Существенные половые различия установлены у особей из разных популяций в индексах сердца, селезенки, почек, печени и других органов. Выяснено, что в оба сезона года (весной и осенью) средние значения индексов сердца, селезенки и кишечника у самцов и самок леща и рыба не всегда имеют достоверный характер, но сохраняют положительный знак разностей. У самцов они выше. Показатель индекса печени, наоборот, выше у самок. У рыба индекс жабр достоверно больше у самцов (в 16 выборках из 19), у леща - в 6 из 41. Более высокая относительная масса некоторых органов у самцов обусловлена, очевидно, их более значительной функциональной активностью в сравнении с самками. У самок более высокая нагрузка в связи с продуцированием половых продуктов препятствует столь же интенсивному увеличению индексов органов.

9. Характер взаимосвязи величины пластических признаков с биологическими показателями (длины или массы тела) свидетельствует о тесной зависимости. При изменении в росте одного признака неизбежно наступают изменения других (по данным корреляционной матрицы). Установлено, что доля умеренной и сильной корреляции у самцов и самок рыба в основном различна в каждой выборке, в то время как для исследованного леща р. Нивежис в каждой выборке схожа. Изменчивость

коэффициента корреляции от сильных до умеренных указывает на наличие у рыбка бассейна р. Нимунас рыб с разным экстерьером. Сравнение межгодовой изменчивости пластических признаков рыбка бассейна р. Нимунас показало, что в их изменчивости наблюдается мозаичность, не позволяющая выявить какой-либо закономерности. Все признаки взаимосвязаны и скорость их рюкта зависит от вегетационного сезона.

10. На основании уравнений, описывающих зависимость между морфометрическими признаками и длиной тела, установлено, что разные отделы тела, плавников, головы в различной степени способны к изменению интенсивности скорости роста. Наибольшая интенсивность рюкта пластических признаков характерна для признаков тела, наименьшая - для признаков головы и плавников. Коэффициенты уравнений регрессии одного и того же признака в разных выборках являются показателями данной выборки для конкретного года и вегетационного сезона.

11. При сравнении рыбов, обитающих в Каунасском, Сенисесском и Ткибульском водохранилищах установлено, что рыбки из Ткибульского водохранилища (за пределами естественного ареала) по метрическим и пластическим признакам достоверно отличаются от других пловуний рыбка. Эта тугорослая форма рыбка сохраняет черты молодых особей: увеличение относительного размера длины головы, диаметра глаза, ширины лба, длины хвостового стебля, высоты непарных и длины парных плавников, уменьшения длины основания непарных плавников, расстояния V-A.

Этот пример, а также материалы по рыбку Каунасского водохранилища подтверждают точку зрения, сводящуюся к тому, что экстерьер в большей степени контролируется условиями жизни, чем наследуется по наследству.

12. Обобщение полученных данных при изучении жаберного аппарата отдаленных популяций рыбка и леща приводит к выводу, что для обоих видов рыб существует достоверная взаимосвязь массы жабр с массой или длиной тела. Подтверждается общее для многих видов рыб правило, что при условии быстрого роста и достижения крупных размеров и полового созревания в сравнительно раннем возрасте в дальнейшем относительные приросты снижаются. Поскольку масса жабр коррелирует с массой и длиной тела (0.71-0.96 и 0.74- 0.93 соответственно), то по индексу жабр наблюдается некоторая тенденция изменчивости в географическом плане. У рыб одинаковых возрастов более низкий индекс жабр наблюдается у представителей бассейнов Азовского, Черного и Каспийского морей по сравнению с рыбами бассейна Балтийского моря. Исключение составляют самые мелкие по средней массе тел.

половозрелые особи рыба из Кызыл-Агачского залива (бассейн Каспийского моря) и леща низкий индекс жабр наблюдается у представителей бассейнов Азовского, Черного и Каспийского морей по сравнению с рыбами бассейна Балтийского моря. Исключение составляют самые мелкие по средней массе тела из водохранилища Мостиште и р. Дунай (бассейн Черного моря), у которых, по-видимому, сохраняются присущие неполовозрелым особям пропорции индекса жабр.

13. Организм рыбы является высокоинтегрированной системой, и различные изменения сопровождаются лабильностью жаберного аппарата. На развитие жабр оказывает влияние множество факторов. Даже в пределах одной популяции, исследованной в течение ряда лет, установлены различия в проявлении фенотипической пластичности, несмотря на то, что анализировались рыбы близкого физиологического состояния, одного пола или одинаковых возрастов. Дифференциация жабр характерна как для рыба, так и для леща из крупных водоемов. По некоторым рассматриваемым вопросам наблюдается различный характер изменчивости для рассматриваемых двух видов рыб.

14. При комплексном исследовании рыба и леща установлена изменчивость многих морфологических признаков у особей разных популяций. Было выявлено, что пределы межпопуляционной изменчивости ряда признаков, исследованных в течение нескольких лет, часто не превышали величины их же внутривидовой изменчивости.

Опыт обработки первичных данных показал, что для того, чтобы более объективно установить величину изменчивости какого-либо показателя или признака отдаленных популяций, следует сравнивать особей одного пола, имеющих сходную степень созревания половых продуктов.

ПРАКТИЧЕСКИЕ ПРЕДЛОЖЕНИЯ

1. При разработке рыбоохранных мероприятий и осуществлении рыбохозяйственных работ принимать во внимание возможность наличия в составе одной и той же популяции рыба разных биологических групп особей, различающихся по высоте тела, упитанности, жирности и т.п.

2. Учитывать специфику структуры популяций рыба и леща (в частности, скорость роста и различную продолжительность жизни этих рыб в водоемах разного типа) при разработке правил и режимов рыболовства и осуществлении конкретных мероприятий по охране рыбных запасов. Принимать специальные меры по охране рыба в период нерестовой миграции

3. При разработке рыбооленно-биологических обоснований для вселения представителей разных видов рыб в новые водоемы (водохранилища и др.) наряду с другими в качестве ведущего лимитирующего фактора учитывать наличие доступной им кормовой базы, так как при ее ограниченности возникает тугорослое стадо рыб, имеющих невысокие товарные качества. В водоемах, населенных тугорослыми рыбами, проводить мероприятия по улучшению кормовой базы и общего уровня биологической продуктивности.

4. Продолжить комплексное изучение рыба и леща в границах их ареалов (включая районы интродукции) с целью выявления закономерностей изменчивости морфометрических признаков в разных условиях среды в пределах ареала.

СПИСОК ПЕЧАТНЫХ РАБОТ, ИСПОЛЬЗОВАННЫХ ПРИ ПОДГОТОВКЕ НАУЧНОГО ДОКЛАДА

1. Милерене Е.Ю. Сравнительно-морфологическая характеристика сырты Каунасского водохранилища и реки Нярис // Материалы . 16 конф. по изучению внутренних водоемов Прибалтики. - Петрозаволск: Часть.1, - 1971, - С.137.
2. Вольскис Р.С., Гудайтис А.П., Жилюкене В.Р., Милерене Е.Ю., Палокенайте Б.Б., Станкявичюс В.В., Шиндерите В.С. Комплексное изучение сырты бассейна р. Нямунас // Основы биопродуктивности внутренних водоемов Прибалтики. - Вильнюс, - 1975, - С. 199-202.
3. Милерене Е.Ю. К вопросу о выделении высокотелой и низкотелой формы у рыбцов // Конференция молодых ученых Института (тезисы доклада). - Вильнюс. - 1976, - С.3-5.
4. Милерене Е.Ю., Шиндерите В.С. Особенности меристических и пластических признаков и характеристика кариотипа // Рыбец (комплексные исследования в нескольких точках ареала). - Вильнюс, - 1976 - С.11-26.
5. Вольскис Р.С., Попова И.С., Подгорный М.И., Милерене Е.Ю. Лебенка А.Ю., Николаева Т.С., Лукша Р.К. Биология и промысловое значение рыбцов в Каунасском, Цимлянском, Сегилеевском и Ткибульском водохранилищах // Рыбец (комплексные исследования в нескольких точках ареала). - Вильнюс, - 1976, - С. 154-210.
6. Вольскис Р.С., Попова И.С., Подгорный М.И., Милерене Е.Ю. Лебенка А.Ю., Николаева Т.С., Лукша Р.К. Некоторые биологические особенности интродуцированного в водохранилища вида *Vimba vimba* L. в различных точках ареала // Материалы к II Всесоюзному совещанию "Вид и его

- продуктивность в ареале'. - Вильнюс, - 1976, - С. 39-42.
7. Шиндерите В.С., Гудайтис А.П., Милерене Е.Ю. Некоторые биологические параметры трех популяций вида *Vimba vimba* L. в нескольких точках ареала // Материалы к II Всесоюзному совещанию 'Вид и его продуктивность в ареале'. - Вильнюс, - 1976, - С. 134-136.
 8. Милерене Е.Ю. Эколого-морфологические особенности рыба и подуста // 3 Всесоюзная конференция по экологической физиологии рыб. - Киев, - 1976. - С.67-68.
 9. Репечка Р., Милерене Е. Сравнение интерьерных показателей леща бассейна Р.Нямунас // Тезисы II конференции молодых ученых. - Вильнюс, - 1978, - С.38-41.
 10. Каминскене Б.А., Милерене Е.Ю., Сукацкас В.Т. К методике анализа морфологических показателей рыб при помощи ЭВМ // Типовые методики исследования продуктивности рыб в пределах их ареалов. - Вильнюс, - 1978, - Часть 3. - С. 105-111.
 11. Милерене Е.Ю. Особенности некоторых морфобиологических показателей самцов и самок рыба и леща в бассейне р. Нямунас. // 4 Всесоюз. конф. по экологич. физиологии и биохимии рыб. - Астрахань, 11.2, - 1979, - С.227-228.
 12. Милерене Э.Ю., Каминскене Б.А., Кулиев З.М., Мухамедова А.Ф., Подгорный М.И., Скура С. Эколого-географическая изменчивость морфологических признаков самцов и самок вида *Vimba vimba* L. // Материалы IX/XVII заседания рабочей группы по проекту №.86(18) "Вид и его продуктивность в ареале". - Вильнюс, - 1979, - С. 61-63.
 13. Вольскис Р.С., Акстинене Я., Милерене Е., Гайдушек И., Либосварски И. Применение корреляционных матриц для изучения морфометрических признаков рыб // Материалы IX (XVII) заседания рабочей группы по проекту №.86 (18) "Вид и его продуктивность в ареале". - Вильнюс, - 1979, - С.47-51.
 14. Маркова Е.К., Акстинене Я.А., Вольскис Р.С., Милерене Е.Ю., Маханько В.И., Скура С. Особенности изменчивости морфометрических показателей рыба в различных точках ареала // Материалы IX (XVII) заседании рабочей группы по проекту №.86 (18) "Вид и его продуктивность в ареале". - Вильнюс, - 1979, - С.59-61.
 15. Gažiusek J., Mileriene E. Sexual dimorphism of common bream *Abramis brama* / *Folia zoologica*. - 1979. Vol. 28. N1. P.25-33.
 16. Markova E.K., Akstiniene J.A., Volskis R.S., Makhanko V.I., Mileriene E.J., Skorin S. Peculiarities of the variability of vimba morphophysiological characters in different localities of the range // Third European ichthyological congress; Abstracts.

- Warszawa, 1979. - P.128-129.
17. Mileriene E.J., Kaminskiene B.A., Kuliyeв E.M., Mukhamedova A.F., Podgorny N.I., Skora S. Ecologo-geographic variability of morphological characters in males and females of the species *Vimba vimba* (L.) // Third European ichthyological congress; Abstracts. - Warszawa, 1979. - P.138.
 18. Libosvarsky J., Gajlusek J., Volskis R., Mileriene E., Akstiniene J. Adopting correlation matrix in a study of morphometric characters of common bream // *Folia zoologica*. - 1980. Vol.29. N1. P.79-85.
 19. Каминскене Б.А., Милерене Е.Ю., Использование многомерного метода при биометрических исследованиях популяций вида // Материалы I совещания представителей национальных комитетов МАБ социалистических стран и X (XVIII) заседания советской рабочей группы по проекту №286 (18) "Вид и его продуктивность в ареале". - Вильнюс, - 1980. - С.19-22.
 20. Милерене Е.Ю., Гайдусек Й., Репечка Р.Т. Экологическая характеристика леща водохранилища Каунасской ГЭС и р. Нявежис // Труды АН Лит.ССР. Сер. В. Т.1(89), - 1980, - С.77-83
 31. Багараускаене В.Т., Милерене Е.Ю., Акстине Я.А., Маркова Е.К., Маханько В.И. Сравнительные данные половой изменчивости внутренних органов *Abramis brama* L. и *Vimba vimba* L. в различных точках их ареалов // Материалы к III Всесоюзному совещанию "Вид и его продуктивность в ареале". - Вильнюс, - 1980. - С.149-150.
 22. Каминскене Б.А., Милерене Е.Ю. Изменчивость пластических признаков самцов и самок рыбка и леща бассейна р. Нямунас // Материал. к III Всесоюзному совещанию "Вид и его продуктивность в ареале". - Вильнюс, - 1980, - С.158-160
 23. Либосварски И. Вольскис Р., Гайдусек И., Влодек Я., Акстине Я., Милерене Е. Сравнение морфометрических признаков рыбка и леща при помощи корреляционных матриц // Материалы к III Всесоюзному совещанию "Вид и его продуктивность в ареале". - Вильнюс, - 1980. - С.162-164.
 24. Милерене Е.Ю., Паюсова А.Н. О характере различий сезонных рас и выборки из популяций рыбка р. Нямунас // Там же. - С.164-166.
 25. Вольскис Р.С., Жиликас В.Ю., Милерене Е.Ю., Рауцкис Э.Ю., Стапкявичюс В.В. Результаты комплексных исследований рыбка и леща в различных участках их ареала // 4 съезд Всесоюзного гидробиологического общества (тезисы докладов). - Киев, - 1931. - Часть 2. - С.18-19.
 26. Милерене Е.Ю. Меристические признаки леща р. Нямунас и его систематическое положение // Труды АН Лит.ССР. Сер. В.1932. Т.3(79). -

С.73-77.

27. Милерене Е.Ю. Материалы по изучению внутривидовой изменчивости биологии рыбка в водоемах Литвы // Труды III гидробиол. конф. Лит. гидробиол. общества. - Вильнюс, - 1982, - С.36-53(депонировано в ЛитНИИНТИ 30.12.82).
28. Милерене Е.Ю. Исследование жабр рыбка и леща из различных мест его обитания // Материалы II совещания представителей национальных комитетов МАБ социалистических стран и XII(XX) заседания рабочей группы по проекту №.86 "Вид и его продуктивность в ареале". Вильнюс, - 1982, - С.45-50
29. Милерене Е.Ю. Сравнительный морфофизиологический анализ многолетних наблюдений *Vip. a vimba L.* рыбка в северо-западной части его ареала // Там же .1983, - С.49-53.
30. Милерене Е.Ю., Каминскена Б.А. Изменчивость пластических признаков самцов и самок рыбка и леща бассейна р. Нямунас // Вид и его продуктивность в ареале; - Москва, - 1983, - С.152- 167.
31. Багараускаене В.Т., Милерене Е.Ю., Акстинене Я.А., Маркова Е.К., Маханько В.И. Сравнительные данные половой изменчивости морфологических индикаторов в различных точках их ареалов // Вид и его продуктивность в ареале. - Москва, - 1983. - С.134-137.
32. Mileiene E. Differentiation of gill apparatus in fish // 4th Congress of European Ichthyologists. Abstracts. Hamburg, 1982.
33. Милерене Е.Ю. Морфофизиологические особенности самцов и самок сырты и леща бассейна р. Нямунас // Деп. в ВИНТИ.- Москва. - 03.02.84.-N.738-84 депю - с.32.
34. Милерене Е.Ю. Результаты многолетних исследований морфологических показателей сырты и леща бассейна р. Нямунас // Вид и его продуктивность в ареале. Материалы 4-го Всесоюзного совещания. - Свердловск, - 1984. - часть 3.
35. Гярулайтис А., Милерене Е. Характеристика популяции сырты и леща Каунасского водохранилища // Материалы к VI Всесоюзному лимнологическому совещанию. - Иркутск, - 1985, - С.29- 30.
36. Милерене Е.Ю. Некоторые особенности изменчивости массы жабр рыбка и леща // Экологическая физиология и биохимия рыб. Тезисы докладов VI Всесоюзного совещания по экологической физиологии и биохимии рыб. - Вильнюс. - 1985. - С.156-157.
37. Милерене Е.Ю., Репечка Р.Т. Морфологическая и биохимическая

- характеристика рыба бассейна р. Терек // Труды АН ЛитССР. Сер. В. - 1986. - том 3(95). - С.65-73.
38. Сукацкас С.В., Милерене Е. Морфологические исследования ряпушки и леща // Теплоэнергетика и окружающая среда. - Вильнюс. - 1986. - С.160-173.
39. Милерене Е.Ю. Некоторые черты морфологии рыб озера Жувинтас // Материалы 22 научной конференции по изучению водоемов Прибалтики. "Биологические ресурсы водоемов бассейна Балтийского моря". - Вильнюс. - 1987. - С.124-125.
40. Милерене Е.Ю., Орлова А.М. Экологическая изменчивость меристических признаков леща из водоемов Литовской ССР // Материалы 5 Всесоюзного совещания "Вид и его продуктивность в ареале". - Вильнюс. - 1988. - С.
41. Милерене Е.Ю., Орлова А.И. Меристические признаки леща водоемов Литовской ССР // Труды АН ЛитССР. Сер. В. - 1989. - том 1 (105). - С.102-110.
42. Милерене Е.Ю. О зависимости между морфометрическими признаками и длиной тела у сырты и леща бассейна р. Нямнас // Депонировано в ЛитНИНТИ. - Вильнюс. - 1989.03.28. - 2340- Ли. - 23 с.
43. Милерене Е.Ю. К вопросу внутривидовой дифференциации сырты // Фенетика природных популяций. Материалы IV Всесоюзного совещания. Борок. - Москва. - 1990. - С.186-187.
44. Милерене Е., Гяруляйтис А. Особенности нереста, распределения личинок и молоди рыб в Каунасском водохранилище // Acta hydrobiologica Lithuanica - 1991. - том 9. - С.104-114.
45. Кудержий Л.А., Милерене Е.Ю. Экологическая изменчивость леща водоемов Литвы // Биологические ресурсы водоемов бассейна Балтийского моря. Тезисы докладов XXIII научной конференции по изучению водоемов Прибалтики. - Петрозаводск. - 1991. - С.80-81.

Elkerp

ГОСУДАРСТВЕННЫЙ НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ ИНСТИТУТ
ОЗЕРНОГО И РЕЧНОГО РЫБНОГО ХОЗЯЙСТВА (ГосНИОРХ)
МИЛЕРЕНЕ ЭУТЕНИЯ-НИОЛЕ ЮЗОВНА
СРАВНИТЕЛЬНАЯ ОЦЕНКА ЗОНАЛЬНОЙ И ЛОКАЛЬНОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ
МОРФОМЕТРИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ РЫБА И ЛЕЩА
БУМАГА ТИПОГРАФСКАЯ 60x84 1/16. ТИРАЖ 100 ЭЖ, ЗАКАЗ 264. УСЛ.ПЕЧ.ЛИТ.06:
2000.ВИЛЬНЮС,ТОТОРЮ 27.