

УДК 597.554.3.575.2

МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ И ПОВЕДЕНЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ МОЛОДИ ПЛОТВЫ *Rutilus rutilus* (CYPRINIDAE, CYPRINIFORMES) ИЗ РАЗНЫХ БИОТОПОВ РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

© 2008 г. И. А. Столбунов*, Ю. В. Герасимов

Институт биологии внутренних вод РАН – ИБВВ, Борок Ярославской области

* E-mail: sia@ibiw.yaroslavl.ru

Поступила в редакцию 13.02.2006 г.

Выдвинута гипотеза, в соответствии с которой разделение плотвы *Rutilus rutilus* на прибрежную и пойменную-придонную экологические группы происходит уже на ранних мальковых этапах развития. Основными маркерными морфологическими показателями для разных биотопических группировок молоди плотвы на ранних этапах онтогенеза являются величина ротового отверстия и форма тела рыб (молодь в открытой литорали характеризуется большим размером ротового отверстия и более прогонистой формой тела по сравнению с молодь в защищенном прибрежье). В открытых биотопах отбор, вероятно, происходит на более ранних этапах онтогенеза, чем в защищенных. Выявлены различия в трофических, гидродинамических характеристиках, а также плавательной и оборонительной способности молоди рыб, развивающейся в условиях биотопов разного типа.

Наличие в популяции групп особей, обладающих адаптациями к разным условиям среды, позволяет популяции более эффективно использовать среду обитания, наиболее полно осваивать существующие в пределах ареала биотопы с разными ресурсами (Bock, 1970; Schluter, Grant, 1984; Magurran, 1993; Schluter, 1993, 1995; Mina et al., 1996; Герасимов, Поддубный, 1999; Дгебуадзе, 2001; Герасимов и др., 2005; Столбунов, 2005а, 2005б, 2006; Stolbunov, Pavlov, 2006).

Популяция плотвы *Rutilus rutilus* Рыбинского водохранилища сформировалась и достигла высокой численности на 4–5-м году существования водоема, т.е. в 1945–1946 гг. (Поддубный, 1971). С заселением плотных субстратов дна Рыбинского водохранилища моллюском *Dreissena polymorpha*, плотва, обладая мощными глоточными зубами и являясь потенциальным моллюскоедом, одной из первых начала осваивать новый кормовой ресурс (Поддубный, 1971). В настоящее время структура популяции плотвы Рыбинского водохранилища включает две экологические группы: прибрежную (со смешанным спектром питания) и пойменную-придонную (преимущественно моллюскоядную), различающиеся по комплексу морфологических признаков (Изюмов и др., 1982). Плотва пойменно-придонной группы вследствие протяженных миграций и обмена генами образует в водоеме, даже таком обширном как Рыбинское водохранилище, практически единую популяцию. Плотва прибрежной группы, сильнее привязанная к местам нереста и нагула, распадается на ряд субпопуляций, приуроченных к эстуариям рек, большим заливам и заостровным простран-

ствам (Касьянов и др., 1982). По мнению ряда авторов (Поддубный, 1966, 1971; Изюмов и др., 1982), молодь пойменно-придонной и прибрежной плотвы нагуливается в прибрежье, питаясь одной и той же пищей, и только достигнув возраста 5–6 лет (4–6 лет – по Касьянову и др., 1982), пойменно-придонная плотва уходит на глубины 4–8 м и переходит на питание моллюсками, прибрежная же остается на мелководьях, продолжая питаться растительностью и зарослевой фауной.

Предварительные морфологические исследования молоди плотвы на ранних этапах развития (Столбунов, 2005а, 2005б, 2006) показали, что уже в это время отмечается разделение на два морфотипа. Их пространственное распределение совпадает с основными прибрежными биотопами водохранилища – открытой литоральной зоной водохранилища с песчаными или песчано-каменистыми грунтами и редкими зарослями макрофитов, незащищенной от ветрового воздействия, и защищенным прибрежьем с песчано-илистым грунтом и хорошо развитыми зарослями высшей водной растительности, располагающимся в заливах, эстуариях рек и под прикрытием островов. Основные морфологические признаки, позволяющие разделить группы молоди плотвы на ранних этапах развития – размер ротового отверстия и форма тела (у молоди в открытой литоральной зоне ротовое отверстие достоверно больше, а форма тела более прогонистая) (Столбунов, 2005а, 2005б).

В связи с этим была выдвинута гипотеза, согласно которой формирование морфотипов и их дивергенция начинаются на более ранних этапах

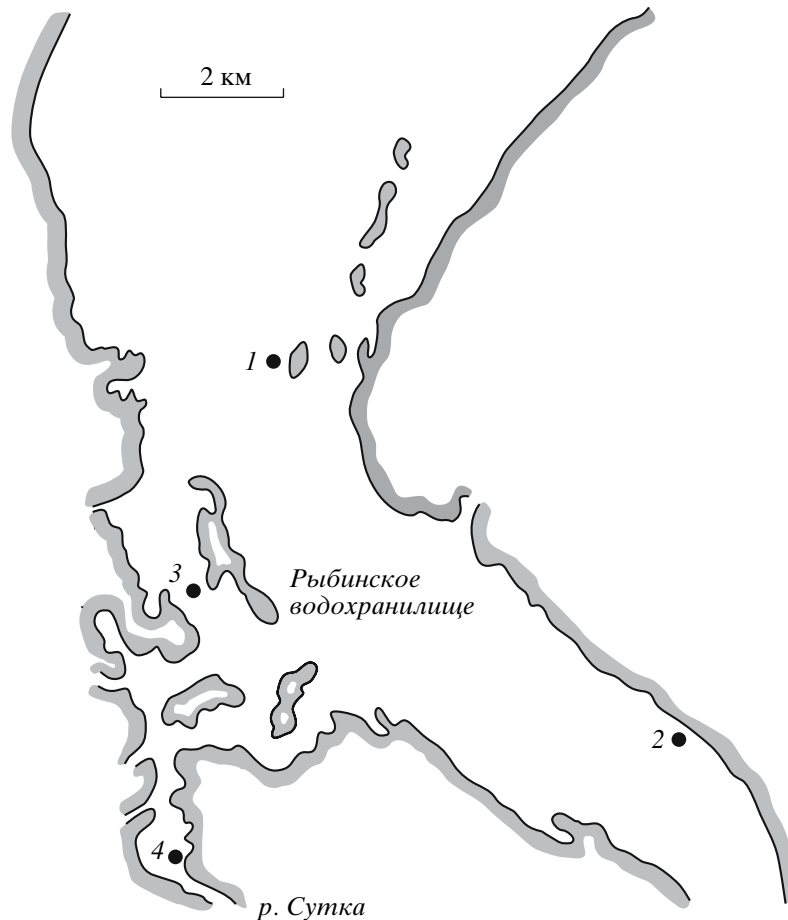


Рис. 1. Карта-схема мест отлова молоди плотвы *Rutilus rutilus* (Волжский плес, Рыбинское водохранилище): 1, 2 – открытое побережье без зарослей высшей водной растительности; 3, 4 – защищенное побережье с зарослями макрофитов.

развития (до того как плотва переходит на питание моллюсками), и сделано предположение, что в открытой литоральной зоне действует отбор, основными факторами которого являются размер пищевых организмов, сильный пресс хищников-угонщиков и высокие гидродинамические нагрузки.

Целью данной работы была проверка гипотезы, предполагающей пространственное разделение пойменно-придонной и прибрежной плотвы уже на ранних стадиях онтогенеза. Изучали пространственно-временную устойчивость выделенных группировок молоди, оценивали их различия по уровню плавательной способности, эффективности оборонительного поведения и размеру основных кормовых организмов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал собирали на прибрежных мелководьях Волжского плеса Рыбинского водохранилища и одного из его основных притоков – р. Сутка,

в летний (июнь–август) период 1996–1999 гг. и 2003–2006 гг. Исследования проводили на 4 полигонах, расположенных в открытой литоральной зоне и в защищенном побережье (рис. 1). Молодь для морфологического анализа и проведения экспериментов всегда отлавливали в течение одного дня на протяжении 3–4 ч светлого времени (с 10 до 14 ч) и сразу доставляли в лабораторию для анализа или помещали в одинаковые аквариумы (500 л) с идентичными условиями содержания для использования в экспериментах.

Молодь ловили сачком, мальковой волокушей и мелкочейным неводом, рыб старшего возраста – крупночейным неводом и разноглубинными травами с борта э/с “Ареал” ИБВВ РАН. Видовую принадлежность определяли по руководству Коблицкой (1981).

Морфологический анализ проводили по 19 пластическим признакам. Исследованная молодь, отловленная в разных биотопах, находилась на одних и тех же этапах развития (F, G) (Крыжановский, 1949; Васнецов, 1953). Измерения прово-

дили по схеме Правдина (1966) при помощи штангенциркуля и окуляр-микрометра с точностью до 0.1 мм. Анализ морфологических признаков проводили методом главных компонент (РСА) по вариационно-ковариационной матрице. При проведении статистического анализа морфологических показателей молоди рыб использовали относительные величины (индексы) пластических признаков, рассчитанные по отношению к общей длине и длине головы рыбы. Варьирование признаков оценивали величиной коэффициента вариации (CV). Величину ротового отверстия молоди рыб определяли по методике Широга (Shirota, 1970).

Кормовая база и питание молоди. Для выяснения состояния кормовой базы рыб одновременно с обловом молоди собирали зоопланктон. Пробы зоопланктона отбирали малым планктометром объемом 5 л (МПБ-5) и мерным 10-литровым ведром с поверхности воды, затем процеживали через газ № 76 и фиксировали 4%-ным формалином. Камеральную обработку проводили по общепринятой в гидробиологии методике (Методика изучения биогеоценозов..., 1975) с использованием таблицы реконструированных весов (Мордухай-Болтовской, 1954). Определяли размер зоопланктонных организмов.

Изучение питания молоди рыб проводили счетно-весовым методом (Бокова, 1955; Бокова и др., 1960; Методическое пособие..., 1974). При количественном анализе питания молоди использовали реконструированные веса пищевых организмов (Мордухай-Болтовской, 1954; Боруцкий, 1960; Общие основы изучения..., 1979; Балушкина, 1985; Алимов, 1989). Рассчитывали частные индексы потребления пищи (Фортунатова, 1964), частоту встречаемости отдельных компонентов пищи и средний размер кормовых организмов.

Эффективность оборонительной реакции. Для оценки встречаемости молоди плотвы в питании хищников проводили анализ пищевого комка хищных рыб, отловленных в сравниваемых биотопах, а также анализировали состав погадок чак. Определение вида, массы и длины тела рыб в питании хищников проводили по нижнеглоточным и нижнечелюстным костям (Ковалев, 1958).

Сравнение эффективности оборонительной реакции молоди плотвы из биотопов разного типа проводили экспериментальным путем. Молодь плотвы на этапе G отлавливали в открытой незащищенной литорали водохранилища, лишенной зарослей высшей прибрежно-водной растительности и в прибрежье притока водохранилища р. Сутка с обильными зарослями макрофитов (рис. 1: станции 1 и 4). Взятые выборки высаживали в отдельные аквариумы емкостью 300 л и площадью дна 0.8 м². При проведении тестирования оборонительного поведения плотвы группы молоди (по

5 экз.) из открытого и защищенного побережья последовательно помещали в экспериментальный бассейн емкостью 410 л и площадью дна 3.6 м². В качестве хищников использовали 4 экз. взрослых окуней *Perca fluviatilis* (длина 169 ± 63 мм, масса 122 ± 58 г). Сравнение эффективности оборонительной реакции молоди плотвы из разных местообитаний проводили исходя из оценки продолжительности выедания окунем 100% особей в каждой отдельной экспериментальной группе плотвы (из открытых и защищенных биотопов). Кроме того, оценивали успешность оборонительного поведения молоди плотвы в смешанной группе – из каждой выборки плотвы отбирали по 10 особей, одну группу плотвы метили подрезанием кончика анального плавника (для исключения влияния на выживаемость плотвы процесса подрезания плавника в повторностях поочередно метили особи из разных биотопов). Смешанную группу плотвы высаживали в бассейн с хищником. После выедания ~50% особей оставшихся рыб вылавливали и оценивали долю выживших в разных биотопических группировках.

Плавательная способность. Сравнение гидродинамических качеств молоди плотвы в разных экологических условиях развития проводили по показателям формы корпуса (Y) и обтекаемости тела рыб (H/L, %), предложенным Алеевым (1963). Показатель формы корпуса в определенной степени характеризует морфогидродинамические свойства рыб: высокие значения данного показателя свидетельствуют о более прогонистой форме тела особей, а относительно низкие значения показателя свойственны высокотелым особям с большой кривизной верхнего профиля.

Сравнительную оценку плавательной способности молоди на этапе развития G, отловленной на станциях 1 и 4 (рис. 1), проводили в замкнутом гидродинамическом лотке, представляющем собой трубу диаметром 16 см из органического стекла, согнутую в форме прямоугольника (рис. 2). Внутри одной длинной стороны прямоугольника располагался экспериментальный отсек длиной 1 м, ограниченный с двух сторон решетками. Молодь рыб группами по 5 экз. помещали в этот отсек через герметично закрывающийся люк. Поток воды создавался электродвигателем с регулируемыми оборотами и оборудованным винтом на приводе. Максимальная скорость потока, создаваемая в установке – 50 см/с. Тестировали плотву в возрасте 0+. Устойчивость молоди к потоку (показатель плавательной способности исследуемых рыб) определяли по времени начала ската рыб к задней заградительной сетке.

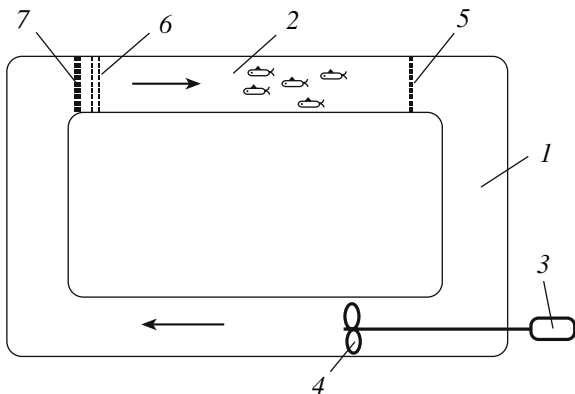


Рис. 2. Установка для изучения плавательной способности рыб: 1 – труба из органического стекла диаметром 16 см; 2 – экспериментальный отсек длиной 1 м; 3 – электродвигатель с регулируемыми оборотами; 4 – винт на приводе; 5, 6, 7 – решетки.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Пространственно-временная устойчивость выделенных группировок молоди. Исследования, проведенные в разные годы на 4 полигонах (рис. 1), показали, что плотва в открытой литорали водохранилища всегда отличалась от молоди в защищенных биотопах более высокими значениями длины основания спинного плавника, анте- и постдорсального расстояний, а также относительно меньшими размерами диаметра глаза,

длины грудных и брюшных плавников. На диаграмме рассеяния молоди плотвы в пространстве двух главных компонент по пластическим признакам наблюдаются две плеяды, соответствующие особям из открытых и защищенных прибрежных биотопов (рис. 3). Первые две главные компоненты связывают 45.7% общей дисперсии. Нагрузки собственных векторов приводятся в табл. 1.

В ходе исследований было обнаружено, что основным маркерным признаком молоди плотвы является величина ротового отверстия. У молоди в открытой литорали величина ротового отверстия всегда была достоверно выше, чем у молоди, обитающей в защищенной литорали (рис. 4, табл. 2). Также были отмечены различия по показателю формы тела рыб: у молоди из открытой литорали значения данного показателя были выше, чем у молоди из защищенного побережья, что свидетельствует о более прогонистой форме тела у плотвы, обитающей в открытых биотопах (рис. 5, табл. 2).

Изменчивость большинства сравниваемых пластических признаков у молоди в открытых биотопах была ниже, чем у молоди в защищенных биотопах водохранилища (табл. 3). По мере роста молоди плотвы размах вариации признаков изменялся. На этапе G уровень морфологической изменчивости плотвы в защищенных биотопах снизился до уровня изменчивости молоди в от-

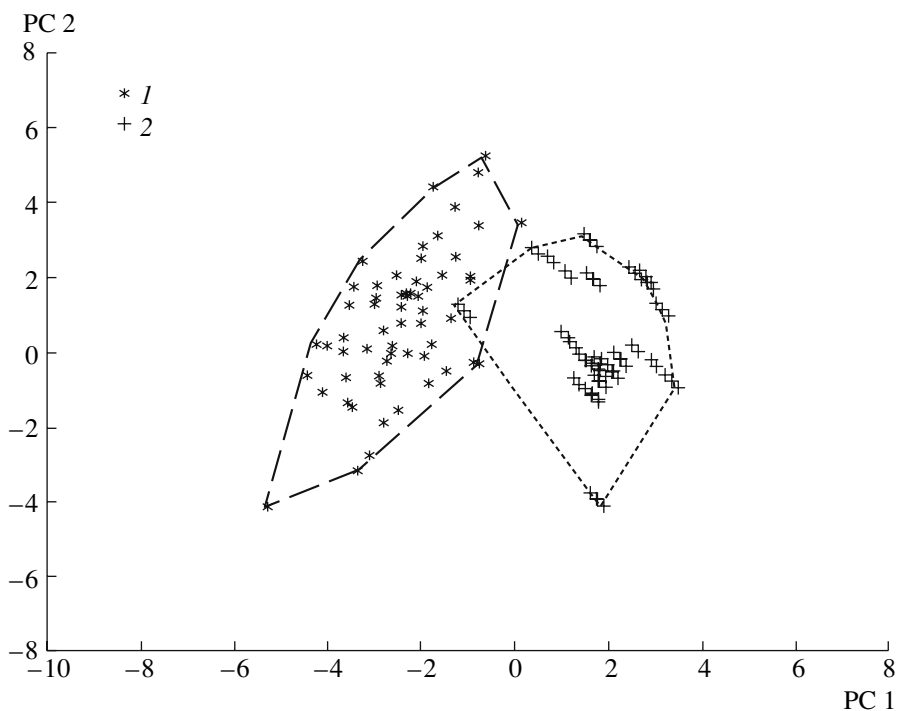


Рис. 3. Диаграмма рассеяния в пространстве двух главных компонент (PC) по 18 пластическим признакам молоди плотвы *Rutilus rutilus* из разных биотопических группировок: 1 – защищенные биотопы, 2 – открытые биотопы.

крытой литорали водохранилища, варьирование же морфологических признаков молоди плотвы в открытой литорали оставалось фактически на прежнем уровне (табл. 3).

Особенности питания молоди плотвы разных биотопических группировок. Основную долю по биомассе в питании молоди в разных биотопах составляли ветвистоусые ракообразные (в открытых биотопах до 75% общей массы пищи, в защищенных – около 90%). Наибольшее значение по массе в пищевом комке (W , %), частоте встречаемости (f , %) и среднему показателю частного индекса потребления (q , ‰) в рационе молоди плотвы в открытых биотопах имели 2 вида: *Daphnia galeata* ($W = 31, f = 70, q = 16$) и *Bosmina longispina* ($W = 20, f = 75, q = 3$). Средний размер этих ракообразных составлял 0.9 мм. В защищенных биотопах основными объектами питания плотвы были *Ceriodaphnia pulchella* ($W = 33, f = 75, q = 18$) и мелкие хидориды, в основном *Scapholeberis mucronata* ($W = 17, f = 65, q = 3$) средним размером 0.6 мм, т.е. средний размер кормовых организмов в питании молоди плотвы на этапе G в открытых биотопах был больше, чем в защищенных ($p < 0.001$) (табл. 4). По мере роста молоди и с переходом во второй мальковый период развития средний размер ее кормовых объектов возрастал. В большей мере эти изменения проявлялись у молоди, обитающей в открытых биотопах, средний размер кормовых объектов увеличился в 1.5 раза, в то время как у молоди в защищенных биотопах – в 1.1 раза.

Эффективность оборонительного поведения. Анализ встречаемости сеголеток плотвы в питании хищных рыб, отловленных в исследованных биотопах, показал, что в защищенном прибрежье водохранилища молодь плотвы выедается преимущественно щукой *Esox lucius*: частота встречаемости молоди плотвы в пищевом комке щуки составляла около 16%, у окуня – 5%. В пищевом комке хищных рыб, отловленных в открытой литорали, сеголетки плотвы не обнаружены (табл. 5).

Экспериментальное изучение оборонительного поведения молоди плотвы из разных биотопических группировок показало, что у молоди из открытых незащищенных биотопов оборонительная реакция была более эффективной по сравнению с молодью из защищенных биотопов. Особи плотвы из открытого прибрежья в течение более длительного периода избегали 100%-ной элиминации хищником (в среднем на 15 мин). После 50%-ного выедания смешанной стаи, она во всех случаях на 2/3 состояла из особей, отловленных в открытой литорали. Обнаруженные различия в оборонительной реакции у молоди рыб из разных мест обитаний были достоверны (табл. 6).

Плавательная способность молоди. Экспериментальное тестирование плавательной способ-

Таблица 1. Нагрузки собственных векторов на первые две главные компоненты для 18 пластических признаков молоди плотвы *Rutilus rutilus* из биотопов разного типа

Признаки	Главные компоненты	
	1	2
<i>SL</i>	-0.253	-0.805
<i>l</i>	-0.028	-0.830
<i>o</i>	-0.727	-0.108
<i>f</i>	0.536	-0.318
<i>c</i>	-0.297	0.259
<i>H</i>	0.841	-0.108
<i>h</i>	0.841	0.006
<i>aD</i>	-0.219	-0.659
<i>pD</i>	0.274	-0.633
<i>lp</i>	0.460	-0.096
<i>lD</i>	0.630	-0.430
<i>hD</i>	0.795	-0.067
<i>lA</i>	0.514	-0.052
<i>hA</i>	0.677	0.050
<i>lP</i>	0.418	0.101
<i>lV</i>	0.791	0.064
<i>PV</i>	-0.185	-0.474
<i>VA</i>	-0.490	-0.487

Примечание. *SL* – стандартная длина тела, *l* – длина туловища, *c* – длина головы, *H* и *h* – наибольшая и наименьшая высота тела, *aD* и *pD* – анте- и постдорсальное расстояние, *lp* – длина хвостового стебля, *lD* – длина основания спинного плавника, *hD* – высота спинного плавника, *lA* – длина основания анального плавника, *hA* – высота анального плавника, *lP* и *lV* – длина грудного и брюшного плавника, *PV* – расстояние между грудным и брюшным плавником, *VA* – расстояние между брюшным и анальным плавником, *o* – горизонтальный диаметр глаза, *f* – заглазничный отдел головы.

ности молоди, отловленной в разных биотопах водохранилища, показало, что плотва, обитающая в открытой литоральной зоне, способна выдерживать более высокие гидродинамические нагрузки по сравнению с молодью из защищенного мелководья (табл. 7). Особи плотвы из открытой литорали не сносились потоком при скорости 50 см/с в среднем на протяжении 50 мин. Молодь держалась компактной стаей, среднее расстояние между особями составляло 20 мм (0.5 длины тела). Молодь плотвы из защищенной литорали образовывала более разреженную стаю, среднее расстояние между особями составляло 50 мм (0.8 длины тела). В отличие от молоди из открытых биотопов, скорость течения 50 см/с выдерживали только 60% особей из защищенных биото-

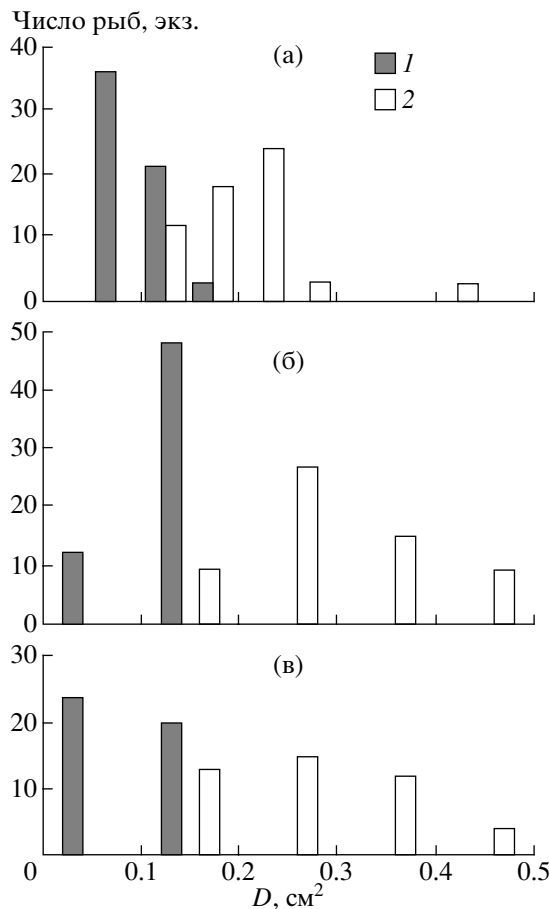


Рис. 4. Величина ротового отверстия (D , см²) молоди плотвы *Rutilus rutilus* на этапе развития F в защищенных (1) и открытых (2) биотопах: а – 1997 г., б – 1998 г., в – 2005 г.

пов, и в среднем через 30 мин скатились последние.

ОБСУЖДЕНИЕ

Места, пригодные для нереста плотвы, в открытой литорали Рыбинского водохранилища отсутствуют в результате высокой гидродинамической активности, и как следствие, отсутствия нерестового субстрата. Поэтому, несмотря на пространственное разделение в период нагула, нерест прибрежной и пойменно-придонной морф происходит на одних и тех же нерестилищах (Касьянов и др., 1982). Каким же образом молодь плотвы в массовом количестве попадает на участки незащищенной литорали?

Исследование миграционного поведения личинок плотвы на этапах C1–D1 показало, что у ранних личинок существуют две фенотипические группировки – мигранты и резиденты (Pavlov et al., 2001; Павлов и др., 2005). Резиденты при освещенности от единиц до десятых долей люкс избегают течения и в природе перемещаются к берегу в тихие участки, поэтому не попадают в русловой поток и скат. Мигранты, наоборот, при низких уровнях освещенности предпочитают течение. В реке они перемещаются на участки прибрежья с течением у границы с русловым потоком, а оттуда и в сам русловой поток, переходя в состояние покатной миграции. Таким образом, реакция личинок на течение определяет ночное пространственное разделение мигрантов и резидентов и их разное участие в покатной миграции, и в этом, по мнению Павлова с соавторами (2005), заключается основополагающий механизм реализации стратегий миграционного поведения личинок плотвы. В работах Павлова с соавторами (Pavlov et al., 2001; Павлов и др., 2005) говорится о русловом потоке, но на мелководьях Рыбинского водохранилища на границе заросшей литорали течения различной природы могут достигать зна-

Таблица 2. Значения маркерных показателей молоди плотвы *Rutilus rutilus* разных биотопических группировок в разные годы

Показатели	Защищенный биотоп			Открытый биотоп		
	1997 г.	1998 г.	2005 г.	1997 г.	1998 г.	2005 г.
Среднее значение	$\frac{0.09}{0.45}$	$\frac{0.12}{0.44}$	$\frac{0.09}{0.38}$	$\frac{0.20}{0.49}$	$\frac{0.30}{0.49}$	$\frac{0.26}{0.45}$
Стандартное отклонение	$\frac{0.02}{0.04}$	$\frac{0.03}{0.03}$	$\frac{0.02}{0.03}$	$\frac{0.06}{0.02}$	$\frac{0.09}{0.02}$	$\frac{0.09}{0.01}$
Минимум	$\frac{0.06}{0.32}$	$\frac{0.05}{0.33}$	$\frac{0.04}{0.30}$	$\frac{0.10}{0.45}$	$\frac{0.17}{0.44}$	$\frac{0.10}{0.42}$
Максимум	$\frac{0.15}{0.50}$	$\frac{0.17}{0.48}$	$\frac{0.15}{0.44}$	$\frac{0.44}{0.53}$	$\frac{0.49}{0.52}$	$\frac{0.50}{0.47}$
Объем выборки, экз.	$\frac{60}{75}$	$\frac{60}{75}$	$\frac{44}{75}$	$\frac{60}{75}$	$\frac{60}{75}$	$\frac{44}{75}$

Примечание. Над чертой – величина ротового отверстия (D), см², под чертой – показатель формы корпуса (Y).

чительных скоростей: стоковые течения 0.04–0.2, вдольбереговые – 0.2–1.0, ветровые – 0.1–0.2 м/с (Герасимов, Поддубный, 1999). Эти скорости соизмеримы со скоростями течения в равнинных реках и могут способствовать реализации указанных стратегий миграционного поведения личинок плотвы.

У личинок-мигрантов могут иметься адаптации к выживанию в агрессивной среде открытой воды (как в реке, так и в водохранилище), характеризующейся активной гидродинамикой, отсутствием убежищ, доминированием хищников-угонщиков и крупных пелагических форм планктона, служащих кормом. Большеротость и прогонистая форма тела должны способствовать выживанию в этих условиях.

Подтверждением существования подобного механизма разделения популяции плотвы может служить высокая временная и пространственная устойчивость скоплений ее молоди в открытой литорали. На протяжении всего периода исследований на одних и тех же участках открытой литорали молодь плотвы отличалась большеротостью (см. табл. 2, рис. 4) и прогонистой формой тела (табл. 2, рис. 5). В то же время в защищенной литорали молодь плотвы была представлена малоротой формой с менее прогонистым телом. Данные группировки молоди рыб устойчиво различались и по ряду других пластических признаков (см. рис. 3).

Адаптивность такого признака, как большеротость, подтверждается тем, что в открытой литорали водохранилища молодь плотвы вынуждена питаться более крупными организмами зоопланктона (табл. 4), которые доминируют здесь по численности и биомассе (Столбунов, 2006).

Известно, что особенности формы тела и внешнего строения рыб зависят от условий обитания (Амосов, 1962; Лягина, 1976). На наш взгляд, одним из наиболее мощных факторов отбора могут быть неблагоприятные гидрологические условия открытой литорали (ветровые течения разной направленности и скорости) (Герасимов, Поддубный, 1999). Молодь плотвы разных биотопических группировок различалась по морфо-гидродинамическим параметрам: показателям формы корпуса и обтекаемости тела. По данным Алеева (1963), при высоте тела, не превышающей 30% его длины, наблюдается четкая зависимость между степенью подвижности рыбы и величиной показателя формы корпуса (Y). Величина отношения наибольшей высоты тела к его длине у молоди как в открытых, так и в защищенных биотопах была менее 30% (Столбунов, 2005б), поэтому различия в показателе формы корпуса у молоди из разных местообитаний указывает на большую подвижность молоди плотвы из открытой литорали водохранилища. Для этой

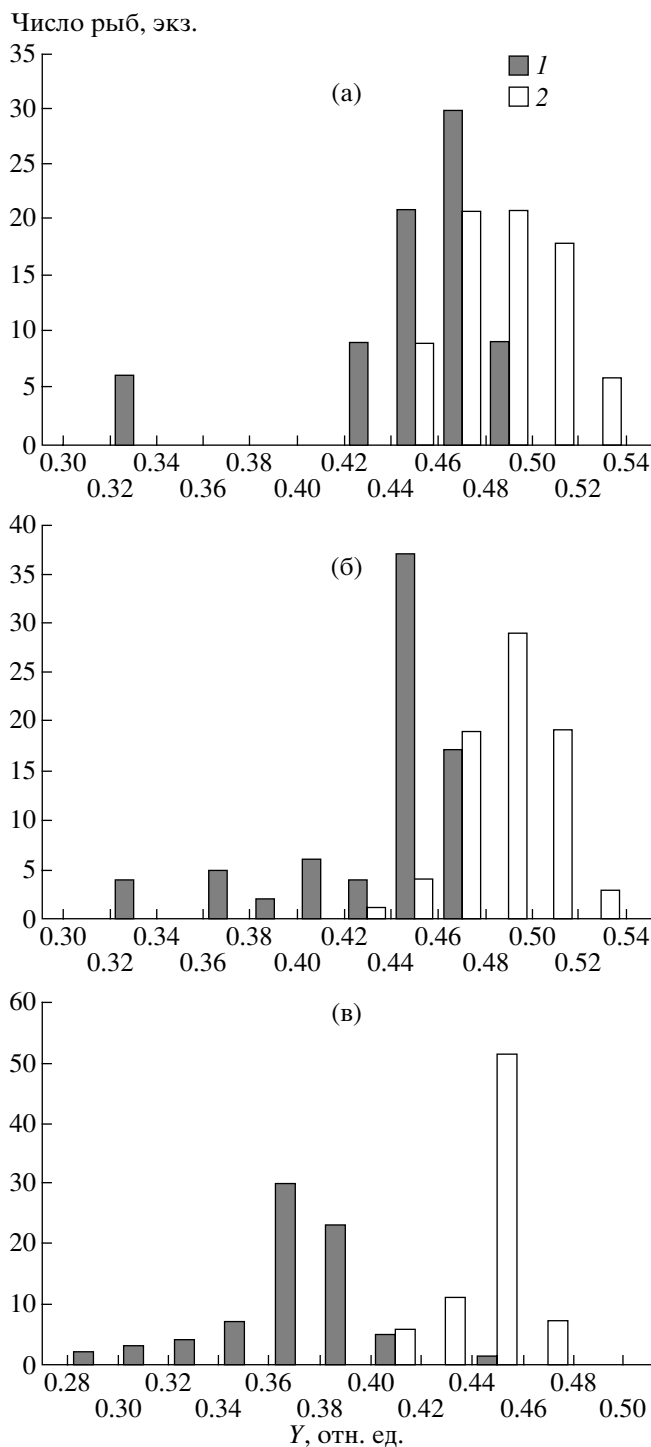


Рис. 5. Показатель формы корпуса (Y , относительные единицы) молоди плотвы *Rutilus rutilus* на этапе развития F в защищенных (1) и открытых (2) биотопах: а – 1997 г., б – 1998 г., в – 2005 г.

молоди на поздних мальковых этапах развития характерно большее смещение максимальной высоты тела по направлению к хвостовому отделу, что положительно сказывается на ее гидроди-

Таблица 3. Пластические признаки молоди плотвы *Rutilus rutilus* в разных местах обитания

Признаки	Тип биотопа					
	открытый			защищенный		
	<i>M</i>	σ	<i>CV</i>	<i>M</i>	σ	<i>CV</i>
<i>TL</i> , мм	$\frac{236}{458}$	$\frac{18}{34}$	$\frac{7.6}{7.4}$	$\frac{174}{448}$	$\frac{18}{35}$	$\frac{10.1}{7.8}$
	По отношению к общей длине тела					
<i>SL</i>	$\frac{0.81}{0.80}$	$\frac{0.02}{0.02}$	$\frac{2.21}{2.19}$	$\frac{0.81}{0.81}$	$\frac{0.02}{0.02}$	$\frac{1.87}{2.21}$
	<i>l</i>	$\frac{0.60}{0.60}$	$\frac{0.01}{0.01}$	$\frac{2.43}{2.43}$	$\frac{0.60}{0.60}$	$\frac{0.02}{0.02}$
<i>c</i>		$\frac{0.21}{0.21}$	$\frac{0.01}{0.01}$	$\frac{4.64}{4.14}$	$\frac{0.19}{0.20}$	$\frac{0.01}{0.01}$
	<i>H</i>	$\frac{0.15}{0.18}$	$\frac{0.01}{0.01}$	$\frac{6.03}{4.37}$	$\frac{0.18}{0.20}$	$\frac{0.01}{0.01}$
<i>h</i>		$\frac{0.08}{0.08}$	$\frac{0.004}{0.004}$	$\frac{5.48}{4.87}$	$\frac{0.07}{0.08}$	$\frac{0.01}{0.00}$
	<i>aD</i>	$\frac{0.44}{0.44}$	$\frac{0.01}{0.01}$	$\frac{3.10}{2.65}$	$\frac{0.42}{0.42}$	$\frac{0.01}{0.01}$
<i>pD</i>		$\frac{0.28}{0.28}$	$\frac{0.01}{0.01}$	$\frac{4.31}{4.31}$	$\frac{0.26}{0.26}$	$\frac{0.01}{0.01}$
	<i>lp</i>	$\frac{0.15}{0.14}$	$\frac{0.01}{0.01}$	$\frac{9.75}{9.65}$	$\frac{0.13}{0.15}$	$\frac{0.02}{0.02}$
<i>lD</i>		$\frac{0.12}{0.12}$	$\frac{0.01}{0.01}$	$\frac{6.26}{6.26}$	$\frac{0.11}{0.11}$	$\frac{0.01}{0.01}$
	<i>hD</i>	$\frac{0.13}{0.16}$	$\frac{0.01}{0.01}$	$\frac{3.90}{3.20}$	$\frac{0.11}{0.13}$	$\frac{0.01}{0.01}$
<i>lA</i>		$\frac{0.11}{0.10}$	$\frac{0.01}{0.01}$	$\frac{5.37}{5.20}$	$\frac{0.10}{0.11}$	$\frac{0.01}{0.01}$
	<i>hA</i>	$\frac{0.09}{0.10}$	$\frac{0.01}{0.01}$	$\frac{6.25}{5.90}$	$\frac{0.08}{0.09}$	$\frac{0.01}{0.01}$
<i>lP</i>		$\frac{0.10}{0.11}$	$\frac{0.01}{0.005}$	$\frac{5.59}{4.14}$	$\frac{0.11}{0.13}$	$\frac{0.02}{0.01}$
	<i>lV</i>	$\frac{0.08}{0.10}$	$\frac{0.005}{0.01}$	$\frac{6.22}{6.45}$	$\frac{0.10}{0.13}$	$\frac{0.01}{0.01}$
<i>PV</i>		$\frac{0.20}{0.20}$	$\frac{0.01}{0.01}$	$\frac{4.48}{4.47}$	$\frac{0.20}{0.20}$	$\frac{0.01}{0.01}$
	<i>VA</i>	$\frac{0.15}{0.16}$	$\frac{0.01}{0.01}$	$\frac{6.43}{5.66}$	$\frac{0.16}{0.15}$	$\frac{0.01}{0.01}$
По отношению к длине головы						
<i>o</i>	$\frac{0.32}{0.32}$	$\frac{0.01}{0.01}$	$\frac{4.34}{4.34}$	$\frac{0.37}{0.34}$	$\frac{0.03}{0.02}$	$\frac{7.90}{5.00}$
	<i>f</i>	$\frac{0.49}{0.49}$	$\frac{0.03}{0.03}$	$\frac{6.48}{5.48}$	$\frac{0.46}{0.47}$	$\frac{0.03}{0.03}$

Примечание. Над чертой – молодь на этапе развития F ($n = 89$ экз.), под чертой – на этапе G ($n = 95$ экз.). *M* – среднее значение, σ – стандартное отклонение, *CV* – коэффициент вариации. Остальные обозначения как в табл. 1.

Таблица 4. Средний размер ($M \pm m$, мм) кормовых организмов молоди плотвы *Rutilus rutilus* разных этапов малькового развития в различных биотопах

Тип биотопа	Число рыб, экз.	Этап F	Этап G
Защищенный	80	$0.50 \pm 0.03^*$	$0.55 \pm 0.05^{***}$
Открытый	80	0.60 ± 0.05	0.90 ± 0.06

Примечание. $M \pm m$ – среднее значение показателя и его ошибка. Достоверность различий по критерию Стьюдента: * – $p < 0.05$, *** – $p < 0.001$.

намических свойствах (Столбунов, 2005б). Это было подтверждено в экспериментальных условиях: молодь плотвы, выловленная в открытой литоральной зоне, обладала лучшей плавательной способностью по сравнению с молодь из защищенного мелководья (см. табл. 7).

Следующим фактором, определяющим выживаемость молоди, является ее устойчивость к воздействию хищников: в открытых мелководьях – окуня, в защищенных и речных – щуки и окуня. Однако анализ содержимого желудочно-кишечного тракта хищников показал, что молодь плотвы открытых мелководий, находящаяся на этапах развития F и G, фактически не выедается (см. табл. 5). По-видимому, у молоди открытой литорали хорошо сформировано оборонительное поведение, и сложившийся морфотип позволяет более эффективно его реализовывать, что подтверждают и результаты проведенного эксперимента: особи плотвы, отловленной в открытой литорали, в течение более длительного периода успешно избегали хищника – окуня и меньше выедались в смешанных стаях, по сравнению с особями из защищенной литорали (см. табл. 6).

В погадках чаек, собранных на песчаных отмелях открытой литоральной зоны водохранилища, остатков молоди плотвы также не было обнаружено. Птицами преимущественно выедаются рыбы старших возрастных групп (2+, 3+).

Характерные особенности внешнего строения молоди плотвы из открытой литорали водохранилища, а также высокая пространственно-временная устойчивость ее скоплений позволяют полагать, что из большеротой молоди плотвы открытых биотопов формируется придонно-пойменная моллюсковая форма (ходовая – по Изюмову и др., 1982), которая с возрастом переходит на практически облигатное питание моллюском *Dreissena polymorpha*, покидает открытую литораль и перемещается на участки обитания данного моллюска, который образует многочисленные колонии на участках дна между изобатами 3–8 м. Малоротая плотва остается в прежних местах обитания, приуроченных к эстуа-

риям рек, большим заливам и заостровным пространствам, образуя прибрежную форму.

У придонно-пойменной и прибрежной плотвы сохраняются различия по размеру ротового отверстия, у первой оно достоверно больше (рис. 6а). Несколько иная картина с показателем формы тела, в возрасте 3+ – 4+ придонно-пойменная плотва становится менее прогонистой, чем прибрежная плотва (рис. 6б). Это связано с ее переходом на питание моллюском *Dreissena polymorpha*, при этом у нее наблюдается изменение биологических показателей (увеличение темпа роста, упитанности и плодовитости) (Поддубный, 1966), с увеличением упитанности изменяются и пропорции тела. Что касается размера рта, то данный признак и в этом возрасте является адаптивным, поскольку *Dreissena polymorpha* достигает значительных размеров, а плотва употребляет в пищу особей размером до 20 мм (Shcherbina, Buckler, 2006). В то же время прогонистая форма тела уже не дает очевидных преимуществ, т.к. в этом возрасте плотва выходит из под пресса наиболее массовых видов хищников, а глубины, на которых она обитает, в меньшей степени подвержены воздействию волнения и ветровых течений (Герасимов, Поддубный, 1999).

Экспериментальные данные подтверждают, что признаки молоди плотвы в открытой литора-

Таблица 5. Встречаемость молоди плотвы *Rutilus rutilus* в желудочно-кишечных трактах хищников, отловленных в биотопах разного типа (июль–август)

Тип биотопа	Хищник	Число рыб, экз.	Встречаемость молоди плотвы в пищевом комке хищников, %
Защищенный	Щука	79	16.5
	Окунь	99	5.1
Открытый	Щука	25	0
	Окунь	82	0

Таблица 6. Экспериментальное сравнение оборонительного поведения молоди плотвы *Rutilus rutilus* из разных мест обитания ($M \pm \sigma$)

Тип биотопа	Число рыб, экз.	Время выедания 100% особей плотвы хищником, мин	Доля особей, съеденных в смешанной стае, %	Средняя длина тела плотвы, мм
Открытый	56	45 ± 5*	33 ± 5*	49 ± 2
Защищенный	56	30 ± 4	62 ± 11	48 ± 3

Примечание. $M \pm \sigma$ – среднее значение показателя и стандартное отклонение; * – различия достоверны по непараметрическому U -критерию Манна–Уитни при $p < 0.05$.

Таблица 7. Плавательная способность молоди плотвы *Rutilus rutilus* из биотопов разного типа при скорости течения 50 см/с

Тип биотопа	Число рыб, экз.	Время ската 100% особей, мин	Средняя длина тела, мм
Открытый	40	50 ± 6*	40 ± 3
Защищенный	32	30 ± 8	38 ± 4

Примечание. $M \pm \sigma$ – среднее значение показателя и стандартное отклонение; * – различия достоверны по критерию Стьюдента при $p < 0.05$.

ли – большеротость и прогонистая форма тела – являются адаптивными, так как способствуют ее выживанию в условиях большого размера пищевых организмов, сильного пресса хищников-угольщиков и значительных гидродинамических нагрузок.

Пространственно-временная устойчивость распределения рыб по основным маркерным при-

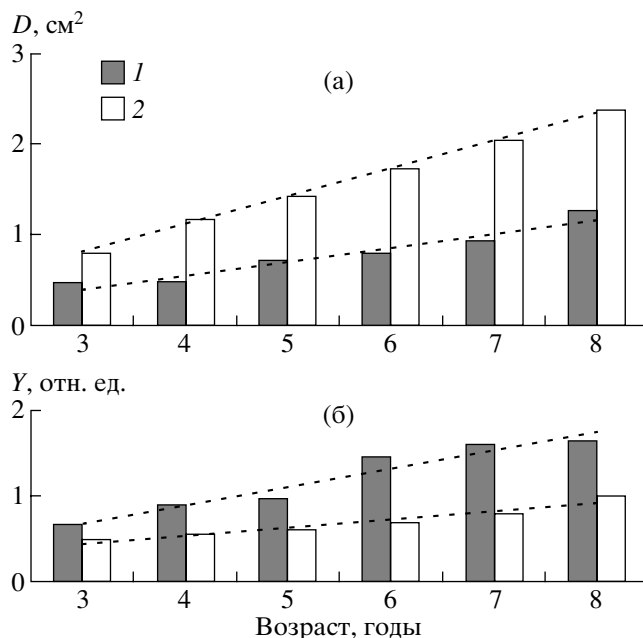


Рис. 6. Изменение величины ротового отверстия D , cm^2 (а) и показателя формы корпуса Y , отн. ед. (б) плотвы *Rutilus rutilus* по мере ее роста (3+ – 8+) в различных биотопах: 1 – защищенная литораль (из неводных уловов), 2 – открытое водохранилище (из траловых уловов).

знакам подтверждает, что дифференциация плотвы на прибрежную и придонно-пойменную (или ходовую) морфы происходит гораздо раньше момента перехода рыб на питание моллюсками.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают глубокую благодарность М.В. Мине и Ю.Г. Изюмову за ценные советы и критические замечания при подготовке рукописи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алеев Ю.Г. 1963. Функциональные основы внешнего строения рыбы. М.: Изд-во АН СССР, 247 с.
- Алимов А.Ф. 1989. Введение в продукционную гидробиологию. Л.: Гидрометиздат, 152 с.
- Амосов В.А. 1962. Форма тела как показатель условий жизни. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л.: ЛГПИ, 12 с.
- Балушкина Е.В. 1985. Функциональное значение личинок хирономид в континентальных водоемах. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л.: ЗИН, 27 с.
- Бокова Е.Н. 1955. Методика изучения питания рыб в естественных условиях на разных этапах развития // Тр. совещ. по методике изучения кормовой базы и питания рыб. Вып. 6. М.: Изд-во АН СССР. С. 143–149.
- Бокова Е.Н., Броцкая В.А., Желтенкова М.В. и др. 1960. Инструкция по сбору и обработке материала по исследованию питания планктоядных и бентосоядных рыб и их молоди. М.: Знание, 90 с.
- Боруцкий Е.В. 1960. Определитель свободноживущих пресноводных веслоногих раков СССР и сопредельных стран по фрагментам в кишечниках рыб. М.: Изд-во АН СССР, 219 с.

- Васнецов В.В. 1953. Этапы развития костистых рыб // Очерки по общим вопросам ихтиологии. М.–Л.: Изд-во АН СССР. С. 207–217.
- Герасимов Ю.В., Поддубный С.А. 1999. Роль гидрологического режима в формировании скоплений рыб на мелководьях равнинных водохранилищ. Ярославль: Изд-во ЯГТУ, 172 с.
- Герасимов Ю.В., Столбунов И.А., Павлов Д.Д. 2005. Роль поведенческого полиморфизма в процессе внутрипопуляционной сегрегации экологических ниш у рыб // Поведение рыб. Мат-лы докл. междунар. конф. 1–4 ноября 2005 г. Борок. Россия. М.: АКВАРОС. С. 104–110.
- Дгебуадзе Ю.Ю. 2001. Экологические закономерности изменчивости роста рыб. М.: Наука, 276 с.
- Изюмов Ю.Г., Касьянов А.Н., Яковлев В.Н. 1982. Популяционная морфология плотвы (*Rutilus rutilus*) водоемов Верхней Волги // Фенетика популяций. М.: Наука. С. 222–233.
- Касьянов А.Н., Изюмов Ю.Г., Яковлев В.Н. 1982. Морфологическая изменчивость и внутривидовая структура плотвы *Rutilus rutilus* (L.) (Cypriniformes, Cyprinidae) водоемов волжского бассейна // Зоол. журн. Т. 61. Вып. 12. С. 1826–1836.
- Коблицкая А.Ф. 1981. Определитель молоди пресноводных рыб. М.: Лег. и пищ. пром-сть, 208 с.
- Ковалев И.Н. 1958. Справочные материалы по определению веса и длины тела некоторых видов рыб дельты Волги по нижнеглоточным и нижнечелюстным костям // Тр. Астрахан. заповедника. Вып. 4. С. 237–267.
- Крыжановский С.Г. 1949. Эколого-морфологические закономерности развития карповых, вьюновых и сомовых рыб (Cyprinoidei и Siluroidei) // Тр. Ин-та морфол. животных АН СССР. Вып. 1. М.: Изд-во АН СССР. С. 5–331.
- Лягина Т.Н. 1976. Морфо-экологические особенности плотвы при разной обеспеченности пищей. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: МГУ, 24 с.
- Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. 1975. М.: Наука, 240 с.
- Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях. 1974. М.: Наука, 254 с.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д. 1954. Материалы по среднему весу беспозвоночных бассейна Дона // Тр. проблемных и тематических совещаний ЗИН АН СССР. Вып. 2. С. 223–241.
- Общие основы изучения водных экосистем. 1979. Л.: Наука, 273 с.
- Павлов Д.С., Лупандин А.И., Костин В.В. 2005. Механизмы покатной миграции рыб // Поведение рыб. Мат-лы докл. междунар. конф. 1–4 ноября 2005 г. Борок. Россия. М.: АКВАРОС. С. 420–425.
- Поддубный А.Г. 1966. Об адаптивном ответе популяции плотвы на изменение условий обитания // Биология рыб волжских водохранилищ. М.–Л.: Наука. С. 131–138.
- Поддубный А.Г. 1971. Экологическая топография популяций рыб в водохранилищах. Л.: Наука, 309 с.
- Правдин И.Ф. 1966. Руководство по изучению рыб. М.: Пищ. пром-сть, 367 с.
- Столбунов И.А. 2005а. Внутрипопуляционный полиморфизм плотвы *Rutilus rutilus* // Вестн. Днепропетровск. ун-та. Биол. Экол. Вып. 14. Т. 2. С. 183–188.
- Столбунов И.А. 2005б. Морфологическая изменчивость молоди плотвы *Rutilus rutilus* (L.) Рыбинского водохранилища // Биол. внутр. вод. № 4. С. 67–71.
- Столбунов И.А. 2006. Трофические характеристики молоди плотвы *Rutilus rutilus* (L.) в различных экологических условиях // Биол. внутр. вод. № 3. С. 73–77.
- Фортунатова К.Р. 1964. Об индексах питания у рыб // Вопр. ихтиологии. Т. 4. Вып. 1(30). С. 188–189.
- Bock W.J. 1970. Microevolutionary sequences as a fundamental concept in macroevolutionary models // Evolution. № 24. P. 704–722.
- Magurran A.E. 1993. Individual differences and alternative strategies // Behaviour of teleost fishes. 2nd ed. P. 441–475.
- Mina M.V., Mironovsky A.N., Dgebuadze Yu.Yu. 1996. Lake Tana large barbs: phenetics, growth and diversification // J. Fish Biol. № 48. P. 383–404.
- Pavlov D.S., Lupandin A.I., Kostin V.V. et al. 2001. Downstream migration and behavior of juvenile roach *Rutilus rutilus* (Cyprinidae) from two phenotypic groups // J. Ichthyology. V. 41. Suppl. 2. P. S133–S179.
- Schluter D. 1993. Adaptive radiation in sticklebacks: size, shape and habitat use efficiency // Ecology. № 74. P. 699–709.
- Schluter D. 1995. Adaptive radiation in sticklebacks: trade-off in feeding performance and growth // Ecology. № 76(1). P. 82–90.
- Schluter D., Grant P.R. 1984. Determinants of morphological patterns in communities of Darwin's finches // Amer. Nat. № 123. P. 175–196.
- Shcherbina G.Kh., Buckler D.R. 2006. Distribution and ecology of *Dreissena polymorpha* (Pallas) and *Dreissena bugensis* (Andrusov) in the Upper Volga basin // J. ASTM Int. V. 3. № 4. P. 426–436.
- Shirota A. 1970. Studies on the mouth size of fish larvae // Bull. Jap. Soc. Sci. Fish. V. 36. № 4. P. 353–367.
- Stolbunov I.A., Pavlov D.D. 2006. Behavioral differences of various ecological groups of roach *Rutilus rutilus* L. and perch *Perca fluviatilis* // J. Ichthyology. V. 46. Suppl. 2. P. S213–S219.