УЛК 597.554.3.575.2

МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ГРУППИРОВКИ СЕГОЛЕТОК ПЛОТВЫ *RUTILUS RUTILUS* (L.) (CYPRINIDAE, CYPRINIFORMES) В ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫХ ПРУДОВЫХ ВЫБОРКАХ

Ю. В. Чеботарева, Ю. Г. Изюмов, В. В. Крылов

Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН 152742 пос. Борок, Ярославская обл., Некоузский р-н, e-mail: pisces68@mail.ru

Исследованы морфологические признаки сеголеток плотвы, в разное время подходящих к водоспуску при сбросе воды из рыбоводных прудов. У молоди, в течение большего времени находящейся на течении, обнаружено меньшее число позвонков в хвостовом отделе позвоночника и меньшее количество аномалий позвоночника. Отмечена связь межгрупповых различий в выборках с разнообразием условий обитания рыб в пруду, их происхождением и особенностями эмбрионального развития.

Ключевые слова: плотва, изменчивость, морфология, поведение.

ВВЕДЕНИЕ

Плотва Rutilus rutilus (L.) — полиморфный вид, образующий на своем ареале группировки, различающиеся по темпу роста, пластическим и меристическим признакам, питанию, скорости созревания и т.д. [Касьянов, 1990 (Kas'yanov, 1990); Рыбы Рыбинского водохранилища..., 2015 (Fishes of the Rybinsk reservoir..., 2015)]. Различия между популяциями плотвы связывают как с естественными (температура, соленость, кормовая база) [Мироновский, 1986 (Мігопочку, 1986); Касьянов и др., 1997 (Каs'yanov et al., 1997)], так и с антропогенными [Яковлев, 1992 (Yakovlev, 1992); Izyumov et al., 1998] факторами.

Морфологическая дивергенция плотвы начинается уже на первом году жизни. У личинок были выявлены две фенотипические группировки — мигрантов и резидентов [Костин, Лупандин, 2001 (Kostin, Lupandin, 2001); Pavlov et al., 2001]. У сеголеток обнаружены два морфотипа, один из которых обитает в открытой литорали, другой — в защищенном прибрежье [Столбунов, 2005 (Stolbunov, 2005); Stolbunov, Gerasimov, 2008].

В наших экспериментах воздействие различных факторов (токсикантов, магнитного поля, повышенной температуры) на эмбрионы плотвы приводило к изменению ряда морфологических признаков молоди относительно контрольной группы рыб [Kas'yanov et al., 2001; lzyumov et al., 2002; Крылов и др., 2010 (Krylov et al., 2010); Chebotareva et al., 2009 a, b, 2016]. В частности, возрастала доля рыб c нарушениями в строении позвоночника, а также количество и серьезность таких нарушений [Chebotareva et al., 2009 a, 2016]. Аномалии развития осевого скелета рыб могут отражаться на размерах рыб, их пластических признаках, выживаемости [Катасонов, Гомельский, 1991 (Katasonov, Gomel'skiy, 1991); Hansen et al., 2010]. Анализируя эффекты раздельного и совместного воздействия магнитного поля (с частотой 500 Гц и индукцией 1.4-1.6 мкТл) и постоянной температуры 23°C на эмбрионы у сеголеток плотвы, мы разделили контрольную и экспериментальные выборки на 3 группы – рыбы без аномалий ("нормальные"), рыбы с аномалиями в строении позвоночника, но без сращений позвонков ("аномальные") и рыбы со сращениями позвонков [Chebotareva et al., 2016]. В выборке молоди после совместного воздействия двух факторов "аномальные" рыбы превосходили две другие группы и по длине, и по массе. Результатом подобного расхождения (учитывая крайне низкую эмбриональную выживаемость – 0.5%), вероятно, стал жесткий отбор особей по комплексу признаков, связанных с темпом роста. Группу "аномальных" могли составить сеголетки с более высоким темпом роста и относительно устойчивым морфогенезом, а "нормальных" - рыбы со сниженным темпом роста, что препятствовало накоплению ошибок при развитии позвоночника [Chebotareva et al., 2016].

В любой экспериментальной группе молодь плотвы неоднородна, что касается не только размеров и морфологии. Облавливая экспериментальные пруды, мы обратили внимание на различия в поведении сеголеток. При сбросе воды из прудов первыми по течению спускаются одиночные особи, они совершают резкие броски в сторону водоспуска и так же быстро возвращаются в верхнюю часть пруда. Часть рыб держится в русле стекающей воды, постепенно с течением подходя к водоспуску. Некоторое количество сеголеток плотвы вообще не уходит с током воды. Эти рыбы могут оставаться среди водной растительности или в лужах в понижениях водосборной канавы.

Цель настоящей работы – оценить возможные морфологические различия между рыбами, отличающимися по поведению.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В работе использован материал двух прудовых сезонов - 2008 и 2011 гг. Сеголетки 2008 г. получены от скрещивания 10 самок и 6 самцов плотвы из Рыбинского водохранилища (в возрасте 4-8 лет). Молодь 2011 г. получена от 7 самок и 2 самцов (7-годовики) мороцкой плотвы (3 поколение рыб, привезенных на прудовую базу "Сунога" в 1995 г. из оз. Морошкое в Дарвинском заповеднике). Икру осеменяли сухим способом. Инкубацию проводили в кристаллизаторах с речной водой. В эксперименте 2008 г. первые 38 ч. развития эмбрионов прошли при постоянной температуре 23°С (зародыши достигли начала органогенеза), после чего развитие шло при естественном ходе температур (вариант 8-1). В 2011 г. зародыши плотвы развивались при естественном температурном режиме (суточные колебания 16-19°С). При этом вариант 11-2 не подвергался каким-либо воздействиям в эмбриогенезе (контроль), а вариант 11-3 испытал воздействие типичной сильной магнитной бури, записанной на широте эксперимента, в течение 3-их суток развития (48-72 ч. после оплодотворения; этапы развития эмбриона - сегментация, начало движения и пульсации сердца).

Вылупление предличинок началось в 2008 г. через 6 сут., массовое вылупление — через 6.5 сут. после оплодотворения; в 2011 г. — соответственно через 6.5 и 8 сут. Выживаемость эмбрионов к началу вылупления: 8-1 — 28.4%, 11-2 — 69.0% и 11-3 — 65.1%.

После заполнения плавательного пузыря воздухом (10 сут. – 2008 г. и 13 сут. – 2011 г.) личинок выпустили в пруды с естественной кормовой базой, где сеголетки находились около 4 месяцев. Глубина всех трех прудов 1.3-1.5 м. Размеры 40x10 м² (варианты 8-1 и 11-2) и 30х12 (11-3). В больших прудах хорошо развита погруженная растительность (нитчатые водоросли, водяной мох, рдесты), есть небольшие участки, занятые тростником. В меньшем пруду дно покрыто залитой луговой растительностью. Центральная водосборная канава лучше всего была выражена в меньшем из трех прудов, сброс воды из него проходил быстро и равномерно. В пруду варианта 8-1 вода при спуске задерживалась в небольшом понижении дна центральной части пруда. В пруду варианта 11-2 русло основного стока воды проходило вдоль края пруда. После сброса воды в верхней части пруда осталась большая лужа площадью около 10 м² и глубиной до 10 см.

При спуске прудов рыбу отлавливали сачком на подходе к рыбной яме. По времени подхода рыб собирали отдельно, примерно по 30 (2008 г.) или 20 (2011 г.) штук. В выборке 2008 г. есть группа из 15 рыб — это последние особи, спустившиеся по руслу к водоспуску, остальных собирали в верховьях пруда. В группе 11-3 вследствие быстрого сброса воды из пруда последних рыб (60 шт.) не удалось разделить на группы.

У сеголеток определяли длину до конца чешуйного покрова (SL), массу тела (Q), число чешуй в боковой линии (ll), число мягких лучей в спинном (D), анальном (A), а также грудных (P) и брюшных (V) плавниках слева и справа. Осевой скелет препарировали по методике В. Н. Яковлева с соавторами (1981) (Yakovlev et al., 1981). Подсчитывали число позвонков в туловищном (vert.a.), переходном (vert.i.) и хвостовом (vert.c.) отделах, а также их сумму (vert.), включая веберовы и преуральные. К позвонкам переходного отдела относили последние позвонки туловищного отдела, отличающиеся от типичных туловищных наличием развитых парапофизов, срастающихся с их телами. Позвонки переходного отдела отличаются от хвостовых отсутствием нижнего остистого отростка.

У рыб определяли число позвонков с нарушениями развития - общее (an. Vt) и по отделам (an. Va, an. Vi, an. Vc - соответственно для туловищного, переходного и хвостового отделов). Таковыми считали деформации тел и дуг позвонков; сращения позвонков; сращения невральных и гемальных дуг соседних позвонков; незамкнутые невральные или гемальные дуги; несращение дуги с телом позвонка; перемещение основания невральной или гемальной дуги на соседний позвонок; отсутствие ветвей невральных или гемальных дуг; наличие дополнительных ветвей невральной или гемальной дуги [Chebotareva, 2009]. Помимо этого, у каждой рыбы провели отдельный подсчет количества сращений позвонков (N.sr.) и количества позвонков в составе сращений (N.v.sr.). Средние значения числа аномалий определяли в каждой группе рыб на всех особей и отдельно на рыб с аномалиями позвоночника (an. Vt, an. Va, an. Vi, an. Vc) и сращениями позвонков (N.sr., N.v.sr.).

При статистической обработке материала использовали дисперсионный анализ с последующей оценкой различий между группами с помощью LSD-теста.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

При спуске прудов молодь плотвы начинает появляться вблизи рыбной ямы, когда уровень воды в ней около 20 см. К водоспуску сначала подходят одиночные рыбы, они совершают резкие броски к сетке, перегораживающей водоспуск, и так же быстро возвращаются в верхнюю часть пруда. По мере понижения уровня воды часть молоди постепен-

но сплавляется по водосборной канаве, держась группами против течения. Эти группы постепенно сносятся к водоспуску. Рыбы, находящиеся ниже по течению, время от времени перемещаются в переднюю часть стайки, и вся стая периодически поднимается вверх по течению.

Таблица 1. Морфологические признаки сеголеток плотвы в варианте 8-1 (примечания: здесь и в следующих таблицах признаки обозначены, как в главе "Материалы и методы"; различающиеся значения выделены жирным шрифтом; 1,2,3,4,5 — значение в группе достоверно (p < 0.05) отличается от соответствующего варианта)

Table 1. Morphological indices of roach fingerlings in the embodiment 8-1 (Note: here and in the following tables indices are marked as in the "Materials and Methods"; different values are in bold; 1,2,3,4,5 – value in the group significantly (p < 0.05) different from the corresponding variant)

Признак Index	Группы рыб Fish groups					
IIIGOA	1 (n=30)	2 (n=33)	3 (n=41)	4 (n=15)	5 (n=34)	
SL, MM	62.60±0.493	61.89±0.552	61.30±0.599	61.27±0.740	62.37±0.577	
SL, mm	02.00=0.473	01.07=0.332	01.30=0.377	01.27=0.740	02.37=0.377	
Q, г	4.63±0.114	4.41±0.120	4.40±0.142	4.25±0.176	4.49±0.140	
Q, g	4.03±0.114	4.41±0.120	4.40±0.142	4.23=0.170	4.47±0.140	
g, g ll	43.24±0.292	43.03±0.271 ³	43.95±0.222 ^{2,4}	43.08±0.348 ³	43.45±0.220	
D	9.90±0.056	10.00±0.044	10.00±0.035	9.93±0.067	9.91±0.078	
A A	9.93±0.046 ⁵	9.91±0.051 ⁵	10.00±0.033	9.87±0.133 ⁵	10.15±0.075 1,2,4	
<i>P</i> лев.	15.86±0.108	16.03±0.138	16.15±0.122	16.07±0.182	15.91±0.115	
P left	13.00±0.100	10.03=0.130	10.13=0.122	10.07=0.102	13.71=0.113	
<i>P</i> пр.	15.97±0.112	16.06±0.142	16.02±0.133	16.00±0.137	16.03±0.137	
P right	13.77±0.112	10.00±0.142	10.02-0.133	10.00±0.137	10.03±0.137	
V лев.	7.97±0.033	8.00±0.044	8.02±0.043	8,07±0,067	8,06±0,059	
V left	1.71=0.033	0.00-0.0-4	0.02-0.073	3,07=0,007	0,0020,037	
V пр.	7.97±0.033	7.91±0.051 ⁴	7.90±0.058 ⁴	8.13±0.133 ^{2,3}	8.06±0.072	
V right	1.71=0.033	7.71=0.051	7.50=0.050	0.15=0.155	0.00=0.072	
vert.a.	16.97±0.169	16.85±0.175	16.88±0.168	16.80±0.145	17.09±0.176	
vert.i. vert.i.	3.27±0.135	3.36±0.122	3.49±0.131	3.53±0.256	3.24±0.127	
vert.c.	15.37±0.162	15.42±0.169 ⁵	15.37±0.134	14.93±0.182	14.97±0.155 ²	
vert.	42.60±0.201	42.64±0.212	42.73±0.237	42.27±0.267	42.29±0.229	
			позвоночника			
		Abnormalities	of axial skeleton			
			рыбы			
			fishes			
an.Va	6.07±1.090	4.88±0.922	6.44±0.956	7.73±1.278 ⁵	4.18±0.889 ⁴	
an.Vi	1.47±0.298	1.00±0.238 ⁴	1.37±0.231	2.07±0.371 ^{2,5}	1.03±0.262 ⁴	
an.Vc	4.53±0.838	5.91±0.665 ⁵	4.78 ± 0.701	4.80±1.096	3.53±0.706 ²	
an.Vt	12.07±1.898	11.79±1.362	12.59±1.495	14.60±2.221 ⁵	8.74±1.400 ⁴	
N.sr.	1.90±0.353	1.67±0.225	1.80 ± 0.288	1.80±0.296	1.15±0.239	
N.v.sr.	4.70 ± 0.858	3.91±0.555	4.41±0.746	4.27±0.740	2.88 ± 0.572	
	1	Рыбы с аномалі	иями позвоночника	•	•	
		Fishes with ske	leton abnormalities			
n, (%)	26 (86.67%)	32 (97.97%) ⁵	37 (90.24%)	14 (93.33%)	26 (76.47%) ²	
an.Va	7.00±1.153	5.03±0.938	7.14±0.994	8.29±1.238	5.46±1.041	
an.Vi	1.69 ± 0.322	1.03±0.244 ⁴	1.51±0.244	2.21±0.366 ²	1.35±0.318	
an.Vc	5.23±0.892	6.09±0.659	5.30±0.728	5.14±1.119	4.62±0.812	
an.Vt	13.92±1.946	12.16±1.353	13.95±1.491	15.64±2.106	11.42±1.469	
			ениями позвонков			
			vertebral fusion			
n, (%)	21 (70.00%)	27 (81.82%) ⁵	31 (75.61%)	13 (86.67%) ⁵	19 (55.88%) ^{2,4}	
N.sr.	2.71 ± 0.385	2.04±0.217	2.39±0.317	2.08±0.265	2.05±0.291	
N.v.sr.	6.71±0.921	4.78 ± 0.550	5.84 ± 0.839	4.92±0.684	5.16 ± 0.650	

Таблица 2. Морфологические признаки сеголеток плотвы в варианте 11-2

Table 2. Morphological indices of roach fingerlings in the embodiment 11-2

Признак Index	Группы рыб Fish groups				
	1 (n=20)	2 (n=24)	3 (n=25)	4 (n=68)	
SL, MM	76.89±0.658 ⁴	78.23±0.513	77.81±0.735	78.68±0.335 ¹	
SL,mm					
Q, г	8.90±0.176	9.37±0.153	9.26±0.235	9.34±0.125	
Q, g					
ll	43.00±0.280	43.00±0.281	42.92±0.282	42.79±0.123	
D	9.70 ± 0.128	9.83±0.078	9.76 ± 0.087	9.84±0.045	
\boldsymbol{A}	9.55±0.114	9.58±0.119	9.56±0.101	9.75±0.053	
P лев.	14.90±0.143	15.25±0.150	15.08 ± 0.140	15.07±0.061	
P left					
<i>P</i> пр.	15.05±0.135	15.04±0.141	15.16±0.111	15.07±0.065	
P right					
V лев.	7.85 ± 0.082	7.79±0.085	7.92±0.080	7.75±0.053	
V left					
V пр.	7.70 ± 0.105	7.71±0.095	7.80 ± 0.082	7.69 ± 0.056	
V right					
vert.a.	16.60±0.134	16.57±0.123	16.52±0.131	16.55±0.075	
vert.i.	2.90 ± 0.100	2.74 ± 0.129^{3}	3.16 ± 0.095^{2}	2.95±0.076	
vert.c.	15.25±0.143	15.52±0.152 ³	15.00±0.141 ^{2,4}	15.38±0.094 ³	
vert.	41.75±0.176	41.83±0.195	41.68±0.160	41.88±0.102	
		Аномалии позвоночн	ика		
		Abnormalities of axial sk	celeton		
		все рыбы			
		all fishes			
an.Va	2.70±0.957	2.67±0.922	3.48±1.090	1.97±0.431	
an.Vi	0.55±0.235	0.21 ± 0.170^{3}	1.04±0.297 ^{2,4}	0.40±0.111 ³	
an.Vc	2.80 ± 0.787	2.96±0.797	2.48±0.679	2.85±0.475	
an.Vt	6.05±1.679	5.83±1.495	7.00±1.680	5.22±0.869	
N.sr.	0.75 ± 0.260	0.58±0.199	0.88 ± 0.267	0.57±0.121	
N.v.sr.	1.75±0.624	1.50±0.538	2.28±0.696	1.22±0.254	
	P	ыбы с аномалиями позво	ночника		
]	Fishes with skeleton abnor	malities		
n (%)	13 (65%)	14 (58.33%)	18 (72%)	46 (67.65%)	
an.Va	4.15±1.315	4.57±1.382	4.83±1.394	2.91±0.5904	
an.Vi	0.85 ± 0.337	0.36±0.289 ³	1.44±0.372 ^{2,4}	0.59±0.157 ³	
an.Vc	4.31±0.983	5.07±1.051	3.44±0.841	4.22±0.607	
an.Vt	9.31±2.083	10.00±1.890	9.72±1.995	7.72±1.111	
]	Рыбы со сращениями поз Fishes with vertebral fu			
n (%)	8 (40%)	9 (37.5%)	9 (36%)	22 (32.35%)	
N.sr.	1.88±0.398	1.56±0.338	2.44±0.338	1.77±0.207	
N.v.sr.	4.38±0.999	4.00±0.986	6.33±0.913 ⁴	3.77±0.421 ³	
			0.000-000 10		

Некоторое количество сеголеток держится в верховьях водосборных канав, они подходят к водоспуску, когда почти вся вода из пруда уже сброшена. Часть рыб не сплавляется по течению, а остается после спуска пруда среди водной растительности или в лужах в понижениях дна пруда.

В варианте 8-1 нам удалось отобрать 5 групп сеголеток, из них 4 были отловлены по времени подхода к водоспуску, а последняя группа собрана в луже, оставшейся в верховьях пруда. У 1-й группы достоверных отличий от остальных почти не было, только число лу-

чей в анальном плавнике было меньше, чем в группе 5 (табл. 1).

Но от 5-й группы по этому признаку отличались также 2-я и 4-я. 3-я группа отличалась от 2-й и 4-й большим числом чешуй в боковой линии. У молоди из 4-й группы больше лучей в правом брюшном плавнике, чем у сеголеток из 2-й и 3-й групп. Число позвонков в хвостовом отделе позвоночника, близкое у групп 1–3, оказалось больше, чем у групп 4–5, однако достоверные различия есть только между 2-й и 5-й группами. Рыбы из 5-й группы отличаются меньшим числом нарушений в

Таблица 3. Морфологические признаки сеголеток плотвы в варианте 11-3

Table 3. Morphological indices of roach fingerlings in the embodiment 11-3

Признак Index	Группы рыб				
Illuex	1 (~ 20)	Fish groups	2 (2 60)		
CI	1 (n=20)	2 (n=19)	3 (n=60)		
SL, MM	89.64±0.963	91.60±2.134	89.15±0.610		
SL,mm		44.00.0.707			
2, г	14.50 ± 0.387	14.98 ± 0.707	14.55±0.223		
2, g					
l	43.00±0.459	43.42±0.336	42.84±0.199		
)	9.90 ± 0.069	9.84 ± 0.086	9.97±0.033		
1	9.50±0.115	9.42±0.139	9.53±0.069		
9 лев.	15.05±0.170	15.05±0.179	14.86 ± 0.078		
'left					
9 пр.	14.95±0.114	15.21±0.123	14.92±0.081		
right					
лев.	7.65 ± 0.109	7.74 ± 0.104	7.63 ± 0.064		
/ left					
⁷ пр.	7.85±0.196	7.53 ± 0.118	7.61±0.065		
⁷ right					
vert.a.	16.70 ± 0.128	16.47±0.177	16.75 ± 0.089		
vert.i.	3.15±0.131	3.21 ± 0.123	3.17±0.081		
ert.c.	15.10±0.204	15.53±0.234	15.05±0.124		
ert.	41.95±0.276	42.21±0.211	41.97±0.128		
	Аном	алии позвоночника			
	Abnorm	alities of axial skeleton			
		все рыбы			
		all fishes			
ın.Va	4.60±1.274	1.89±0.760 ³	4.78±0.672 ²		
ın.Vi	0.70 ± 0.272	0.32 ± 0.154^{3}	1.22 ± 0.195^{2}		
ın.Vc	5.90 ± 0.879	4.37 ± 1.004^{3}	7.40 ± 0.715^{2}		
ın.Vt	11.20±1.999	6.47±1.339 ³	13.40±1.334 ²		
V.sr.	1.70±0.356	0.95 ± 0.281^{3}	1.90±0.228 ²		
V.v.sr.	4.20±0.961	2.05 ± 0.614^{3}	4.70±0.577 ²		
		омалиями позвоночника	0=30011		
		h skeleton abnormalities			
n (%)	19 (95.00%)	16 (84.21%)	52 (86.67%)		
ın.Va	4.84±1.318	2.25±0.878 ³	5.52 ± 0.723^{2}		
ın.Vi	0.74 ± 0.285	0.38 ± 0.180^{3}	1.40±0.213 ²		
ın.Vc	6.21 ± 0.867	5.19±1.073 ³	8.54 ± 0.701^{2}		
ın.Vt	11.79±2.014	7.69±1.390 ³	15.46±1.323 ²		
viv. † t		сращениями позвонков	13.70±1.343		
		with vertebral fusion			
n (%)	15 (75.00%)	9 (47.37%)	41 (68.33%)		
V.sr.	2.27±0.371	2.00±0.333	2.78 ± 0.225		
V.v.sr.	5.60±1.055	4.33±0.745	6.88±0.587		

строении позвонков (табл. 1): в составе этой группы меньше рыб со сращениями позвонков и с аномалиями в целом. Однако число позвонков с аномалиями развития достоверно меньше в группе 5 только при сравнении этих показателей у всех рыб. По числу позвонков с различными нарушениями достоверные различия отмечались только по признаку *an.Vi* между группами 2 и 4 (табл. 1).

В варианте 11-1 первая группа рыб отличалась меньшей длиной, хотя различия были достоверны только с группой 4. 3-я группа отличалась от 2-й и 4-й меньшим числом по-

звонков в хвостовом отделе позвоночника и от 2-й — большим числом позвонков в переходном отделе. В переходном отделе позвоночника у группы 3 также было больше позвонков аномального строения, чем в группах 2 и 4, как при расчете на всех рыб в выборках, так и только на рыб с аномалиями. Кроме того, у рыб со сращениями позвонков в 3-й группе было больше позвонков в составе сращений, чем в 4-й (табл. 2).

Различия в морфологии между группами сеголеток в варианте 11-3 были обнаружены только по числу позвонков с нарушениями

развития. Показатели количества аномалий (an.Va, an.Vi, an.Vc, an.Vt, N.sr., N.v.sr.), рассчитанные как на каждую рыбу в выборке, так и на рыб с аномалиями, в группе 3 превышают соответствующие значения признаков 2-й группы в 1.5–2.5 раза (табл. 3). При этом доля рыб с аномалиями позвоночника в этих группах почти одна и та же. Если рассматривать

только рыб с нарушениями в развитии осевого скелета, то в этом случае достоверные различия не обнаружены только при сравнении показателей, относящихся к сращениям позвонков (табл. 3). Сеголетки из 1-й группы достоверно не отличались от двух других ни по одному из рассматриваемых признаков.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Несмотря на то, что группы рыб (кроме 5-й в варианте 8-1 и 4-й в варианте 11-2) были отобраны нами достаточно условно, в пределах каждой выборки были выявлены межгрупповые различия по ряду морфологических признаков.

Разновременное появление сеголеток в районе водоспуска при сбросе воды из пруда может быть вызвано двумя причинами: распределением молоди по акватории пруда и разной возможностью особей сопротивляться течению. По нашим наблюдениям, молодь плотвы в пруду держится стайками в течение первого месяца жизни, в дальнейшем рассредоточиваясь по всему водоему. В этом случае первую группу подошедших к водоспуску особей могут составлять рыбы, обитавшие вблизи него.

В случае, если распределение молоди по руслу водотока связано в большей степени с ее плавательной способностью, первыми в рыбной яме могут оказаться две группы рыб: "разведчики", активно исследующие изменения условий обитания, и рыбы, которых сносит течением. В этом случае значения признаков 1-й группы должны быть промежуточными по отношению к соответствующим значениям в других группах. Это предположение находит подтверждение в том, что во всех исследованных нами выборках отличия 1-й по времени группы от других минимальны.

Значения исследуемых показателей в остальных группах молоди из рассматриваемых нами прудов варьируют разнонаправленно, что, скорее всего, связано с особенностями водоемов — рельефом дна и водной растительностью. Условия в пруду, где развивался вариант 11-3, были наиболее однородными. В этом водоеме хорошо выражена водосборная канава, дно имеет равномерный наклон в ее сторону; здесь нет высокой растительности, которая задерживает воду и в которой могут прятаться рыбы. Сброс воды из этого пруда прошел в относительно короткие сроки, в связи с чем все сеголетки достаточно быстро оказались в водосборной канаве и рыбной яме. Мы смогли

отобрать здесь только две отдельные группы. При этом вторая группа достоверно отличалась от оставшейся молоди только по числу аномалий позвоночника, причем как при расчете на всех рыб, так и отдельно на рыб с аномалиями. Это свидетельствует о том, что во второй группе не только меньше рыб с нарушениями развития позвоночника, но и сами эти нарушения выражены в меньшей степени. Лучшее состояние опорно-двигательной системы у таких рыб, возможно, свидетельствует об их лучшей плавательной способности. Вероятно, именно во второй группе большую часть составляли рыбы, отличающиеся активным исследовательским поведением.

Условия обитания молоди в двух других прудах более разнообразны, и сток воды проходит более сложным путем. Этим, повидимому, и обусловлены более выраженные морфологические различия между группами рыб. Вместе с тем, сравнение групп молоди в вариантах 8-1 и 11-2 выявило только одну общую тенденцию — последняя по времени сбора группа отличалась меньшим количеством аномалий в позвоночнике (эта тенденция в выборке 8-1 проявилась более отчетливо). В варианте 11-2 молодь из последней группы крупнее сеголеток из других групп, что также говорит о лучшем состоянии тех рыб, которые дольше задерживаются в пруду.

Второй признак, по которому обнаружены достоверные межгрупповые различия в обеих выборках — число позвонков в хвостовом отделе позвоночника. У рыб из варианта 8-1 это число минимально в двух последних группах, а у сеголеток из варианта 11-2 — только в предпоследней. Меньшее число хвостовых позвонков может встречаться у рыб с более коротким хвостовым стеблем, которые отличаются лучшими плавательными способностями на течении от рыб с более длинным хвостовым стеблем [Nikolsky, 1963].

Сеголетки из последней группы варианта 8-1 отличались большим числом лучей в анальном плавнике. Это также может говорить

Таблица 4. Средние значения морфологических признаков в разных прудах

Table 4. Average values of morphological indices in different ponds

Признак		Ропионт			
Index	Вариант Embodiment				
mucx	8-1	11-2	11-3		
N	153	137	99		
L, mm	61.92±0.267 ^{2,3}	78.18±0.254 ^{1,3}	89.72±0.584 ^{1,2}		
L, mm	01.72±0.207	76.16±0.254	6)./2±0.304		
<u>2,</u> пт 2, г	4.45±0.062 ^{2,3}	9.27±0.084 ^{1,3}	14.63±0.205 ^{1,2}		
, g	4.43±0.002).21±0.00 1	14.03±0.203		
., 5	43.42±0.120 ^{2,3}	42.88±0.101 1	42.99±0.166 ¹		
,	9.95±0.025 ²	9.80±0.036 ^{1,3}	9.93±0.030 ²		
	9.99±0.032 ^{2,3}	9.66±0.042 1,3	9.51±0.054 ^{1,2}		
лев.	16.01±0.058 ^{2,3}	15.08±0.052 ¹	14.94±0.068 ¹		
left	10.01=0.050	13.00=0.032	11.51=0.000		
пр.	16.02±0.061 ^{2,3}	15.08±0.049 ¹	14.98±0.060 1		
right	10.02-0.001	15.00=0.019	11.50-0.000		
лев.	8.02±0.022 ^{2,3}	$7.80\pm0.036^{1,3}$	$7.66\pm0.049^{-1,2}$		
left	0.07=0.07=				
′ пр.	$7.97\pm0.029^{2,3}$	7.72±0.039 ¹	7.61 ± 0.050^{-1}		
'right		=			
ert.a.	16.93±0.079 ^{2,3}	16.55±0.053 1	16.68±0.069 1		
ert.i.	$3.37\pm0.063^{2,3}$	$2.95\pm0.050^{-1,3}$	$3.17\pm0.060^{-1.2}$		
ert.c.	15.25±0.073	15.31±0.064	15.15±0.098		
ert.	42.54±0.105 ^{2,3}	41.81±0.072 1	42.01 ± 0.103^{-1}		
,	Аном	иалии позвоночника			
	Abnorm	nalities of axial skeleton			
		все рыбы			
		all fishes			
n.Va	5.65±0.457 ^{2,3}	2.47±0.361 ^{1,3}	4.19±0.511 ^{1,2}		
n.Vi	$1.30\pm0.122^{2,3}$	$0.50\pm0.092^{1,3}$	$0.94\pm0.138^{-1,2}$		
ı.Vc	$4.70\pm0.347^{2,3}$	2.80±0.319 ^{1,3}	6.52±0.517 ^{1,2}		
n.Vt	11.65±0.732 ²	5.77±0.634 ^{1,3}	11.63 ± 0.970^{-2}		
.sr.	1.65 ± 0.130^{-2}	$0.66\pm0.092^{1,3}$	1.68 ± 0.167^{2}		
v.v.sr.	4.01 ± 0.323^{2}	1.54±0.221 ^{1,3}	4.09 ± 0.426^{2}		
		омалиями позвоночника			
		th skeleton abnormalities			
(%)	135 (88.24%) 2	91 (66.42%) 1,3	87 (87.88%) ²		
n.Va	$6.41\pm0.482^{2,3}$	3.73±0.494 ¹	4.77 ± 0.554^{-1}		
n.Vi	$1.47\pm0.131^{2,3}$	0.76±0.130 ¹	1.07 ± 0.151^{-1}		
n.Vc	5.33 ± 0.360^{-3}	4.21 ± 0.406^{-3}	7.41±0.518 ^{1,2}		
n.Vt	13.21 ± 0.732^{2}	8.69±0.796 ^{1,3}	13.23±0.987 ²		
		сращениями позвонков			
		s with vertebral fusion			
(%)	111 (72.55%) ²	48 (35.04%) 1,3	65 (65.66%) ²		
J.sr.	2.27±0.139	1.88±0.148 ³	2.55±0.174 ²		
J.v.sr.	5.52±0.350	4.40 ± 0.372^{3}	$6.23\pm0.463^{\ 2}$		

о лучшей способности к плаванию у рыб этой группы. По мнению Ю. Г. Алеева (1963) (Aleev, 1963), растягивание основания анального плавника усиливает его функции как руля и стабилизатора.

Особенности распределения молоди по группам при спуске прудов могут быть связаны не только с разнообразием условий в каждом пруду, но и с уровнем морфологической изменчивости рыб в каждом варианте. Вопервых, для получения сеголеток в 2008 и 2011 гг. были использованы производители

разного происхождения (рыбинские – в 2008 г. и мороцкие – в 2011 г.). Как было показано ранее, плотва из оз. Мороцкое отличается от плотвы Рыбинского водохранилища не только по биологическим и морфологическим показателям, но и по реакции развивающихся эмбрионов на токсические воздействия [Kas'yanov et al., 2001]. Кроме того, исследованная нами молодь в вариантах 8-1 и 11-3 в эмбриональный период подвергалась различным воздействиям (термическому и магнитному, соответственно), что могло сказаться на

изменчивости исследованных нами признаков и привести к межгрупповым различиям. Известно, что инкубация икры в стрессовых условиях может вызывать изменение, как морфологических признаков у развивающейся молоди, так и ее поведенческих реакций [Von Westernhagen, 1988]. По нашим данным [Chebotareva et al., 2016], рыбы из выборки 8-1 отличались повышенным разнообразием позвонковых фенотипов. Заметны различия между средними значениями исследованных признаков в трех исследованных выборках (табл. 4).

При этом по большинству меристических признаков молодь 2008 г. отличается от

молоди 2011 г., а по числу аномалий позвоночника рыбы из варианта 11-2 (контроль) отличаются от двух экспериментальных выборок 8-1 и 11-3, испытавших в эмбриональный период воздействие повышенной температуры или магнитного поля, соответственно.

Исходя из полученных результатов, можно сделать заключение о том, что молодь плотвы, полученная от общих производителей, может образовывать группировки, различающиеся по морфологии и поведению даже в пределах небольших водоемов, таких, как выростной пруд.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алеев Ю.Г. Функциональные основы внешнего строения рыбы. М.: Изд-во АН СССР, 1963. 247 с.
- Касьянов А.Н. Популяционная структура и некоторые вопросы микрофилогенеза плотвы (*Rutilus rutilus* L.) // "Микроэволюция пресноводных организмов". Труды ИБВВ. 1990. Вып. 59 (62). С. 64–86.
- Касьянов А.Н., Изюмов Ю.Г., Касьянова Н.В. Динамика морфологической изменчивости и биологических показателей плотвы (*Rutilus rutilus* L.) Рыбинского водохранилища // 1 конгресс ихтиологов России. 1997. С. 42–43.
- Катасонов В.Я., Гомельский Б.И. Селекция рыб с основами генетики. М.: ВО "Агропромиздат", 1991. 208 с.
- Костин В.В., Лупандин А.И. Две группировки личинок плотвы (*Rutilus rutilus*) в реке на ранних стадиях онтогенеза // Вопр. рыболовства. Приложение 1. 2001. С. 132–134.
- Крылов В.В., Чеботарева Ю.В., Изюмов Ю.Г., Осипова Е.А. Влияние магнитного поля и ионов Cu²⁺ на раннее развитие плотвы *Rutilus rutilus* (L.) (Cyprinidae, Cypriniformes) // Журн. Сиб. ГУ. Сер. Биол. 2010. Т. 3. № 2. С. 199–210.
- Мироновский А.Н. Изменчивость и популяционная структура карповых рыб Волго-Каспийского района. Автореф. дисс. к.б.н. 1986. М. 22 с.
- Рыбы Рыбинского водохранилища: популяционная динамика и экология. Ред. Ю.В.Герасимов. Ярославль: Филигрань, 2015. 418 с.
- Столбунов И.А. Внутрипопуляционный полиморфизм плотвы *Rutilus rutilus* (L.) Рыбинского водохранилища // Биол. внутр. вод. 2005. № 4. С. 67–71.
- Яковлев В.Н. Индустриальная раса плотвы // Зоол. журн. 1992. Т. 71. Вып. 6. С. 72–78.
- Яковлев В.Н., Изюмов Ю.Г., Касьянов А.Н. Фенетический метод исследований популяций карповых рыб // Биол. науки. 1981. № 2. С. 98–101.
- Chebotareva, Yu. V. Anomalies in the backbone structure in roach (*Rutilus rutilus*) (Cyprinidae, Cypriniformes) underyearlings following toxic impacts during early developmental stages // Journal of Ichthyology. 2009. Vol. 49. № 1. P. 96–104. DOI: 10.1134/S0032945209010123
- Chebotareva Yu.V., Izumov Yu.G., Talikina M.G. Some morphological features of roach *Rutilus rutilus* (Cyprinidae) fry after exposure to toxicants in the early stages of ontogenesis (vertebral phenotypes, plastic features, and fluctuating asymmetry) // Journal of Ichthyology. 2009a. Vol. 49. № 2. P. 200–207. DOI: 10.1134/S0032945209020076
- Chebotareva Yu.V., Izyumov Yu.G., Krylov V.V. The effect of an alternating electromagnetic field upon early development in roach *Rutilus rutilus* (L.) (Cyprinidae, Cypriniformes) // Journal of Ichthyology. 2009b. Vol. 49. № 5. P. 409–415. DOI: 10.1134/S0032945209050075
- Chebotareva Yu.V., Izyumov Yu.G., Krylov V.V. Some morphological features of fry of roach *Rutilus rutilus* (Cyprinidae, Cypriniformes) after separate and combined exposure of embryos to magnetic and elevated temperature // Journal of Ichthyology. 2016. Vol. 56. № 3. P. 445–455. DOI: 10.7868/S0042875216030036
- Hansen T., Fjelldal P.G., Yurtzeva A., Berg A. A possible relation between growth and number of deformed vertebrae in Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) // Journal of Applied Ichthyology. 2010. 26. P. 355–359.
- lzyumov Yu. G., Talikina M. G., Kas'yanov A. N., Kas'yanova N. V., Papchenkova G. A. Anthropogenous Microevolution of the Roach *Rutilus rutilus* in the Sheksna Bay of the Rybinsk Reservoir // Journal of Ichthyology. 1998. Vol. 38. № 8. P. 680–684.
- Izyumov Yu. G., Kas'yanov A. N., Talikina M. G., Papchenkova G. A., Kas'yanova N. V. Variability of Vertebra Number and Anomalies of Axial Skeleton in Experimental Fingerlings of Roach *Rutilus rutilus* after Exposure Parent Spermii to Toxicants // Journal of Ichthyology. 2002. Vol. 42. № 1. P. 104–108.
- Kas'yanov A. N., Talikina M. G., Izyumov Yu. G., Kas'yanova N. V. ,Papchenkova G. A. Variability of Axial Skeleton Characters in Fingerlings of the Roach *Rutilus rutilus* after Toxicant Action during Early Individual Development // Journal of Ichthyology. 2001. Vol. 41. № 6. P. 425–434.
- Nikolsky G.V. The ecology of fishes. London & NY: Academic Press, 1963. 352 p.

- Pavlov D.S., Lupandin A.I., Kostin V.V., Nechaev I.V., Kirillov P.I., Sadkovskii R.V. Downstream Migration and Behavior of Juvenile Roach *Rutilus rutilus* (Cyprinidae) from Two Phenotypic Groups // Journal of Ichthyology. 2001. Vol. 41. Suppl. 2. P. 133–179.
- Stolbunov I.A., Gerasimov Yu.V. Morphological and behavioral variation in juvenile roach *Rutilus rutilus* (Cyprinidae, Cypriniformes) from different biotopes of the Rybinskoe Water Reservoir // Journal of Ichthyology. 2008. Vol. 48. № 2. P. 177–187. DOI: 10.1134/S0032945208020045
- Von Westernhagen H. Sublethal Effects of Pollutant On Fish Eggs And Larvae // Fish physiology. Ed. by W.S.Haar, D.J.Randall. Vol. XI. The Physiology of Developing Fish. Part A. Eggs and Larvae. Acad. Press. INC. San Diego, NewYork, Berkeley, Boston, London, Sydney, Tokyo, Toronto, 1988. P. 253–346.

REFERENCES

- Aleev Yu.G. 1963. Funktsional'nye osnovy vneshnego stroeniya ryby [Functional fundamentals of fish external constitution]. M.: Izd-vo AN SSSR, 1963. 247 s. [In Russian]
- Chebotareva, Yu. V. 2009. Anomalies in the backbone structure in roach (*Rutilus rutilus*) (Cyprinidae, Cypriniformes) underyearlings following toxic impacts during early developmental stages // Journal of Ichthyology. Vol. 49. № 1. P. 96–104. DOI: 10.1134/S0032945209010123
- Chebotareva Yu.V., Izumov Yu.G., Talikina M.G. 2009a. Some morphological features of roach *Rutilus rutilus* (Cyprinidae) fry after exposure to toxicants in the early stages of ontogenesis (vertebral phenotypes, plastic features, and fluctuating asymmetry) // Journal of Ichthyology. Vol. 49. № 2. P. 200–207. DOI: 10.1134/S0032945209020076
- Chebotareva Yu.V., Izyumov Yu.G., Krylov V.V. 2009b. The effect of an alternating electromagnetic field upon early development in roach *Rutilus rutilus* (L.) (Cyprinidae, Cypriniformes) // Journal of Ichthyology. Vol. 49. № 5. P. 409–415. DOI: 10.1134/S0032945209050075
- Chebotareva Yu.V., Izyumov Yu.G., Krylov V.V. 2016. Some morphological features of fry of roach *Rutilus rutilus* (Cyprinidae, Cypriniformes) after separate and combined exposure of embryos to magnetic and elevated temperature // Journal of Ichthyology. V. 56. № 3. P. 445–455. DOI: 10.7868/S0042875216030036
- Hansen T., Fjelldal P.G., Yurtzeva A., Berg A. 2010. A possible relation between growth and number of deformed vertebrae in Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) // Journal of Applied Ichthyology. 26. P. 355–359.
- lzyumov Yu. G., Talikina M. G., Kas'yanov A. N., Kas'yanova N. V., Papchenkova G. A. 1998. Anthropogenous Microevolution of the Roach *Rutilus rutilus* in the Sheksna Bay of the Rybinsk Reservoir // Journal of Ichthyology. Vol. 38. № 8. P. 680–684.
- Izyumov Yu. G., Kas'yanov A. N., Talikina M. G., Papchenkova G. A., Kas'yanova N. V. 2002. Variability of Vertebra Number and Anomalies of Axial Skeleton in Experimental Fingerlings of Roach *Rutilus rutilus* after Exposure Parent Spermii to Toxicants // Journal of Ichthyology. Vol. 42. № 1. P. 104–108.
- Kas'yanov A. N. 1990. Populatsionnaya struktura i nekotorye voprosy mikrofilogeneza plotvy (*Rutilus rutilus* L.) [The population structure and some questions of roach (*Rutilus rutilus* L.) microphylogenesis] // "Mikroevolyutsiya presnovodnykh organizmov". Trudy IBVV. Vyp. 59 (62). S. 64–86. [In Russian]
- Kas'yanov A. N., Izumov Yu. G., Kas'yanova N.V. 1997. Dinamika morfologicheskoy izmenchivosti I biologicheskikh pokazateley plotvy (*Rutilus rutilus* L.) [The dynamics of the morphological variability and biological indices of roach (*Rutilus rutilus* L.) from Rybinsk reservoir] // Pervyj kongress ihtiologov Rossii: sb. tez. dokl. AzNIIRH. Astrahan'. S. 42–43. [In Russian]
- Kas'yanov A. N., Talikina M. G., Izyumov Yu. G., Kas'yanova N. V., Papchenkova G. A. 2001. Variability of Axial Skeleton Characters in Fingerlings of the Roach *Rutilus rutilus* after Toxicant Action during Early Individual Development // Journal of Ichthyology. Vol. 41. № 6. P. 425–434.
- Katasonov V.Ya., Gomel'skiy B.I. 1991. Selektsiya ryb s osnovami genetiki [Selection of fish with the basics of genetics]. M.: VO "Agropromizdat", 208 s. [In Russian]
- Kostin V.V., Lupandin A.I. 2001. Dve gruppirovki lichinok plotvy (*Rutilus rutilus*) v reke na rannikh stadiyakh ontogeneza [Two groups of young roach observed (*Rutilus rutilus*) in a river during their early ontogenetic development] // Vopr. pybolovstva. Prilozhenie 1. S. 132–134. [In Russian]
- Krylov V.V., Chebotareva Yu.V., Izyumov Yu.G., Osipova E.A. 2010. Vliyanie magnitnogo polya i ionov Cu²⁺ na rannee razvitie plotvy *Rutilus rutilus* (L.) (Cyprinidae, Cypriniformes) [Influence of Magnetic Field and Cu2+ Ions on the Early Development in Roach *Rutilus rutilus* (L.) (Cyprinidae, Cypriniformes)] // Zhurn. Sib. GU. Ser. Biol.. T. 3. № 2. C. 199–210. [In Russian]
- Mironovsky A.N. 1986. Izmenchivost' i populatsionnaya struktura karpovykh ryb Volgo-Kaspiyskogo raiona [The variability and population structure of cyprinid fishes in Volga-Caspian region]. Avtoref. diss. k.b.n. M. 22 s. [In Russian]
- Nikolsky G.V. 1963. The ecology of fishes. London & NY: Academic Press. 352 p.
- Pavlov D.S., Lupandin A.I., Kostin V.V., Nechaev I.V., Kirillov P.I., Sadkovskii R.V. 2001. Downstream Migration and Behavior of Juvenile Roach *Rutilus rutilus* (Cyprinidae) from Two Phenotypic Groups // Journal of Ichthyology. Vol. 41. Suppl. 2. P. 133–179.
- Ryby Rybinskogo vodokhranilischa: populyatsionnaya dinamika i ekologiya [Fishes of the Rybinsk reservoir: population dynamics and ecology]. 2015. Red. Yu.V. Gerasimov. Yaroslavl': Filigran'. 418 s. [In Russian]

- Stolbunov I.A. 2005. Vnutripopulatsionnyy polimorfizm plotvy *Rutilus rutilus* (L.) Rybinskogo vodokhranilischa [Morphological variability of juvenile roach *Rutilus rutilus* (L.) in Rybinsk reservoir] // Biol. vnut. vod. № 4. S. 67–71. [In Russian]
- Stolbunov I.A., Gerasimov Yu.V. 2008. Morphological and behavioral variation in juvenile roach *Rutilus rutilus* (Cyprinidae, Cypriniformes) from different biotopes of the Rybinskoe Water Reservoir // Journal of Ichthyology. Vol. 48. № 2. P. 177–187. DOI: 10.1134/S0032945208020045
- Von Westernhagen H. 1988. Sublethal Effects of Pollutant On Fish Eggs And Larvae // Fish physiology. Ed. by W.S.Haar, D.J.Randall. Vol. XI. The Physiology of Developing Fish. Part A. Eggs and Larvae. Acad. Press. INC. San Diego, NewYork, Berkeley, Boston, London, Sydney, Tokyo, Toronto. P. 253–346.
- Yakovlev V.N. 1992. Industrial'naya rasa plotvy [The industrial race of roach] // Zool. zhurn. T. 71. Vyp. 6. S. 72–78 [In Russian]
- Yakovlev V.N., Izumov Yu.G., Kas'yanov A.N. 1981. Feneticheskiy metod issledovaniy populatsiy karpovykh ryb [The phenetical research method of the cyprinid fish populations] // Biol. nauki. № 2. S. 98–101. [In Russian]

MORPHOLOGICAL UNITS OF ROACH RUTILUS RUTILUS (L.) (CYPRINIDAE, CYPRINIFORMES) FINGERLINGS IN EXPERIMENTAL POND SAMPLES

Yu. V. Chebotareva, Yu. G. Izyumov, V. V. Krylov

Papanin Institute for Biology of Inland Waters Russian Academy of Sciences, 152742 Borok, Russia, e-mail: pisces68@mail.ru

Morphological characteristics of roach juveniles units at different times coming to the floodgate during the water discharge from fish ponds were investigated. Less vertebral number in the caudal region and fewer abnormalities of the backbone were found in the fingerling groups over a longer time being on the stream. The connection of inter-group differences in the samples with a variety of habitat conditions of the fish in the pond, their origin and features of embryonic development were discovered.

Keywords: roach, variability, morphology, behavior