

Янкова Наталья Васильевна

ЭКОЛОГО-МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ
ДИПЛОИДНО-ТРИПЛОИДНЫХ КОМПЛЕКСОВ СЕРЕБРЯНОГО КАРАСЯ
CARASSIUS AURATUS GIBELIO (BLOCH) НА ПРИМЕРЕ ОЗЕР
МЕЖДУРЕЧЬЯ ТОБОЛ-ТАВДА

03.00.16 - экология

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук



Тюмень - 2006

Работа выполнена на кафедре зоологии и ихтиологии Тюменского государственного университета и в отделе эколого-сырьевых исследований ФГУП «Госрыбцентр»

Научный руководитель: доктор биологических наук, профессор
МУХАЧЕВ Игорь Семенович

Официальные оппоненты: доктор сельскохозяйственных наук,
старший научный сотрудник
РОСТОВЦЕВ Александр Алексеевич

кандидат биологических наук,
ТРЕТЬЯКОВА Татьяна Владиленовна

Ведущая организация: Институт экологии растений и животных УрО РАН

Защита состоится «15» декабря 2006 года в 14⁰⁰ ч. на заседании
диссертационного совета Д 212.274.08 при Тюменском государственном университете
по адресу: 625043 Тюмень, ул. Пирогова, 3, биологический факультет

С диссертацией можно ознакомиться в читальном зале библиотеки Тюменского
государственного университета

Автореферат разослан «14» ноября 2006 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета,
доктор биологических наук



С.Н. Гашев

Актуальность работы. Серебряный карась *Carassius auratus gibelio* (Bloch) является одним из наиболее распространенных представителей пресноводной ихтиофауны Евразийского континента (Аннотированный каталог ..., 1998). Он способен длительное время переживать полное отсутствие кислорода в воде, поэтому наиболее распространен в заморных озерах, вместе с тем обитает в проточных и глубоких незаморных озерах, а также в реках. Различные условия отражаются на эколого-морфологических характеристиках вида, что отмечалось многими авторами (Астанин, Подгорный, 1963; Медведев, 1971, 1994; Журавлев, 1989, 2003 и др.). Тем не менее системных исследований закономерностей роста и морфотипа серебряного карася в озерах междуречья Тобол-Тавда, различающихся по абиотическим и биотическим параметрам среды ранее не проводилось.

Серебряный карась представлен двумя формами - диплоидной и триплоидной, которые различаются по типу размножения, обитают симпатрично (Абраменко и др., 1997; Бельченко, 2000; Брыков и др., 2005) и морфологически почти не отличаются (Черфас, 1966; Васильева, 1990; Васильева, Васильев, 2000). До сих пор информация о морфобиологии этих форм в природных водоемах с учетом типа пloidности каждой особи крайне ограничена. Кроме того, на современном этапе исследований особый интерес представляет изучение флуктуирующей асимметрии (ФА) как меры стабильности развития организмов, так как в силу чувствительности этого явления дестабилизация развития может быть выявлена даже в тех случаях, когда еще не имеют места собственно нарушения развития (Захаров, 1982; Пак, 2005).

Целью настоящего исследования явилось изучение закономерностей роста и формирования морфологии серебряного карася в разнотипных озерах междуречья Тобол-Тавда в популяционном и генетическом аспектах.

Для реализации поставленной цели были сформулированы следующие задачи:

1. Проанализировать генетическую структуру популяций серебряного карася озер междуречья Тобол-Тавда, различающихся по экологическим условиям.
2. Исследовать закономерности роста серебряного карася в зависимости от условий обитания и типа пloidности особей в данном регионе.
3. Изучить влияние экологических и генетических факторов на морфологические показатели серебряного карася из различных озер.
4. Оценить стабильность развития серебряного карася по проявлению флуктуирующей асимметрии.

Научная новизна. Впервые получены данные о генетической структуре локальных популяций серебряного карася в озерах междуречья Тобол-Тавда, определены закономерности его роста в зависимости от проточности, глубины и других параметров

водоемов, установлены достоверные различия диплоидов и триплоидов по морфологии и росту, проведена оценка стабильности развития серебряного карася в разнотипных озерах, а также в группах, различающихся по типу плоидности и темпу роста.

Основные положения, выносимые на защиту:

1. Основными экологическими факторами, формирующими эколого-морфологические особенности и стабильность развития серебряного карася в озерах, являются глубина озер и связь с рекой, так как они определяют гидрохимический режим водоемов и другие условия обитания.

2. Специфика роста, морфологии и онтогенеза серебряного карася в озерах в значительной мере определяется соотношением диплоидной и триплоидной форм.

Практические рекомендации

Для разграничения локальных популяций карасей на быстро-, средне- и медленнорастущие рекомендуется показатель темпа роста или ПТР (Бандура, Гусельников, 1984). Для междуречья Тобол-Тавда считать локальные популяции серебряного карася медленнорастущими, если линейный ПТР < 1,8 и весовой ПТР < 18,0; быстрорастущими, если линейный ПТР > 2,4 и весовой ПТР > 42. Медленнорастущего карася следует вылавливать без каких-либо ограничений.

Для повышения продуктивности популяций серебряного карася в незаморных озерах следует искусственно увеличивать долю триплоидов, тогда как в типичные заморные озера для этих же целей более целесообразно вселять диплоидов с хорошими морфопродукционными показателями.

Практическая значимость работы. Полученные в ходе исследований результаты используются для оценки состояния запасов, определения общих допустимых уловов и рационального использования серебряного карася в озерах Тюменской области. Данные исследований вошли в курс лекций и практических занятий по общей, частной и промысловой ихтиологии ТюмГСХА.

Апробация работы. Материалы диссертации были представлены на VII съезде Гидробиологического общества РАН (Казань, 1996), на конференциях молодых ученых по актуальным вопросам в АПК (Тюмень, 2001), «Новый взгляд на проблемы АПК» (Тюмень, 2002), на второй Всероссийской научной конференции «Проблемы природопользования в районах со сложной экологической ситуацией» (Тюмень, 2003), докладывались на заседаниях кафедры зоологии и ихтиологии Тюменского государственного университета (1995-1997 гг.), кафедры водных биоресурсов Тюменской государственной сельскохозяйственной академии (1997-2006 гг.), отдела эколого-сырьевых исследований ФГУП «Госрыбцентр» (2001-2006 гг.).

Публикации. По материалам диссертации имеется 17 публикаций.

Структура диссертации. Диссертация включает введение, 7 глав, выводы и 12 приложений. Работа изложена на 145 страницах, содержит 20 таблиц и 21 рисунок. Список литературы включает 317 источников, из них 55 на иностранных языках.

Автор выражает искреннюю благодарность д.б.н. Мухачеву И.С., к.б.н. Крохалевскому В.Р., к.б.н. Матковскому А.К., к.б. н. Бойко Е.Г., с.н.с. Ниязову Н.С. за методические рекомендации, ценные советы и содействие на различных этапах работы.

Содержание работы

1 ОБЩИЕ СВЕДЕНИЯ О БИОЛОГИИ И СИСТЕМАТИКЕ СЕРЕБРЯНОГО КАРАСЯ

В этой главе кратко приведен обзор литературных данных, а также материалы собственных исследований по вопросам распространения, роста, созревания, питания и плодовитости серебряного карася. Представлены сведения о способах размножения серебряного карася и взгляды на происхождение триплоидной формы. Подробно рассмотрен вопрос о таксономическом статусе диплоидной и триплоидной формы серебряного карася. В рамках теории сетчатого видообразования (Huxley, 1944; Боркин, Даревский, 1980; Васильева, Васильев, 2000) бисексуальные и гиногенетические формы должны рассматриваться в ранге видов-двойников. Но с учетом имеющихся сведений о двустороннем потоке генов между диплоидной и триплоидной формой серебряного карася (Miyayama et al., 1984; Miyakami et al., 2001; Абраменко, 2003) и экологической направленностью работы, при определении понятия «популяция» принят подход, который отражает функционально-энергетический ряд уровней организации жизни. В этом ряду популяция выступает в качестве функциональной подсистемы определенного биоценоза (Шилев, 1997). Поэтому совокупность особей серебряного карася, различающихся по степени плоидности и способу воспроизводства, но обитающую в водоеме, характеризующемся значительной степенью изоляции (например, озеро междуречья Тобол-Тавда) решено рассматривать в качестве локальной популяции этого подвида и как синоним ей применять термин «диплоидно-триплоидный комплекс».

2 МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследования были проведены в период 1997-2006 гг. на разнотипных озерах междуречья Тобол-Тавда в пределах юга Тюменской области. В качестве модельных водоемов были выбраны озера Айгинское, Андреевское, Кучаково, Мостовое и Тангач.

Сбор ихтиологического материала и морфологический анализ проводили по общепринятым методикам (Правдин, 1966), возраст определяли по чешуе (Кафанова, 1984). Объем исследованного ихтиологического материала приведен в таблице 1.

Таблица 1. Количество рыб в различных направлениях исследований

Направление исследований	Количество, экз.
Определение плоидности особей	291
Размеры и рост	1171
Морфометрия	643
Морфометрия одноразмерных самок 10,5-16,0 см	258
Плодовитость	141
Флуктуирующая асимметрия	231

В разных направлениях исследований проанализировано 12 меристических признаков: количество колючих лучей в спинном плавнике (Dк), количество ветвистых лучей в спинном плавнике (Dв), число зубцов на последнем колючем луче спинного плавника (Z_D), количество колючих лучей в анальном плавнике (Ак), количество ветвистых лучей в анальном плавнике (Ав), число тычинок на первой жаберной дуге (Sp.br.), количество чешуй в боковой линии (l.l.), количество прободенных чешуй – (l.l.проб), число чешуй над боковой линией (l.l.над) и число чешуй под боковой линией – (l.l.под), число лучей в грудном плавнике – (Pв) и число лучей в брюшном плавнике (Vв). Промеры пластических признаков включали 25 измерений: длина рыбы без хвостового плавника (l), длина головы (C), длина туловища (pC), максимальная высота тела (H), минимальная высота тела (h), длина основания спинного плавника (lD), высота спинного плавника (hD), длина основания анального плавника (lA), высота анального плавника (hA), антеанальное расстояние (aA), антедорсальное расстояние (aD), антепектальное расстояние (aP), антевентральное расстояние (aV), пекто-вентральное расстояние (PV), вентроанальное расстояние (VA), постдорсальное расстояние (pD), длина хвостового стебля (pl), длина грудного плавника (lP), длина брюшного плавника (lV), ширина тела (t), ширина лба (io), длина рыла (r), диаметр глаза (o), щека (pr), высота головы у затылка (hC), заглазничное пространство (po). Пластические признаки анализировали в системе индексов.

В оз. Кучаково лично автором проведены исследования зообентоса по общепринятым в гидробиологии методикам (Методические рекомендации ..., 1983). Гидрохимический анализ воды проводили в аккредитованных лабораториях Тюменского государственного университета и ФГУП «Госрыбцентр». Для характеристики условий обитания объекта исследований использованы фондовые материалы ФГУП «Госрыбцентр» по гидрохимии, морфологии, развитию кормовой базы и уровню зарастаемости озер. Плоидность особей определяли цитометрическим методом, измеряя площадь ядер эритроцитов (ПЯЭ). Его рассчитывали по формуле: $ПЯЭ = kab$, где a и b соответственно оси эллипса (Абраменко и др., 1997). Для оценки линейного и весового роста построены модели типов роста по параболической функции, экспоненциальной (Рикер, 1978) и асимптотической по Берталанфи (Мина, Клевезаль, 1976). При

определении удельной скорости линейного (C_L) и весового (C_W) роста использовали уравнение И.И. Шмальгаузена (1935). Рассчитан показатель темпа роста (ПТР) (Бандура, Гусельников, 1984). Типизация роста проведена, исходя из положения статистики, утверждающего, что для гауссовского распределения норма параметра лежит в пределах $X_{cp} \pm 0,67\sigma$ (Сметанин, 2003). Плодовитость определяли по методике для одновременно и порционно икротечущих рыб (Спановская, Григоращ, 1976).

При изучении ФА стабильность развития оценивали по показателю дисперсии ФА:

$$\sigma_d^2 = \sum (d_{i,t} - M_d)^2 / (n-1), \quad \text{где } M_d = \sum d_{i,t} / n \quad (\text{Захаров, 1987})$$

Общая фенотипическая дисперсия (ОФД) рассчитана как дисперсия суммы признака справа и слева, аналогично формуле дисперсии ФА (Захаров, 1987). В качестве интегральных показателей стабильности развития использовали среднюю величину дисперсии ФА на признак, среднюю частоту асимметричного проявления на признак (Чубинишвили, 1998), среднее число случаев асимметрии на особь и долю асимметричных особей по всем признакам. Для характеристики морфологических различий диплоидов и триплоидов рассчитаны коэффициенты подвидовых различий (CD) признаков (Майр, 1971) и коэффициенты дивергенции (КД) по В.Л. Андрееву (1980). Статистическая обработка, регрессионный, кластерный и дискриминантный анализы проведены при помощи стандартной программы STATISTICA 6.0 (Боровиков, 1998). Перед кластеризацией массивы данных подвергали процедуре стандартизации.

3 ОЗЕРА МЕЖДУРЕЧЬЯ ТОБОЛ-ТАВДА КАК СРЕДА ОБИТАНИЯ СЕРЕБРЯНОГО КАРАСЯ

Охарактеризован район исследований. Описаны климат, морфология озер, проанализирован температурный, кислородный, газовый режимы, приведены общие гидрохимические показатели пяти модельных водоемов, биогены, донные отложения, развитие кормовой базы в озерах, включая фито- и зоопланктон, зообентос, ихтиофауна. Основные показатели модельных озер приведены в таблице 2.

Таблица 2. Основные характеристики озер

Параметр	А	Айг	К	М	Т
Площадь озера, га	1620	1300	344	255	215
Максимальная глубина, м	>8,0	2,0	6,8	3,5	2,5
Средняя глубина, м	2,2	1,3	4,0	2,0	1,5
Заморность в зимний период, усл. ед.	0,1	0,0	1,0	0,0	0,0
Среднесезонная биомасса зоопланктона, г/м ³	5,3	8,7	2,0	12,3	8,7
Среднесезонная биомасса зообентоса, г/м ²	13,3	5,0	3,7	5,6	5,0
Связь с речной системой, усл. ед.	0,5	0,7	0,3	0,0	0,1
Зарастаемость жесткой растительностью, %	51,0	95,0	25,0	50,0	95,0
Общая минерализация, г/л	0,50	0,60	0,35	0,35	0,40

Примечание: А – Андреевское, Айг – Айгинское, К – Кучаково, М – Мостовое, Т – Тангач

4 ПОЛОВАЯ И ГЕНЕТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ОЗЕРНЫХ ДИПЛОИДНО-ТРИПЛОИДНЫХ КОМПЛЕКСОВ СЕРЕБРЯНОГО КАРАСЯ

Данные цитометрии часто применяют в популяционных исследованиях для определения типа плоидности серебряного карася (Черфас, 1966; Вогол, 1994; Абраменко и др., 1997; Янкова, Маурина, 2003; Брыков и др., 2005;). Суть метода заключается в закономерных различиях площади ядер эритроцитов (ПЯЭ) у диплоидов и триплоидов. Также в литературе приводятся сведения, что соотношение ПЯЭ у диплоидной и триплоидной форм *C. a. gibelio* составляет 1 : 3 - 1 : 1,5, при этом ранее в качестве эталона диплоидной формы использовали площадь ядер самцов. Однако, в современных условиях в популяциях *C. a. gibelio* часто отмечаются триплоидные самцы (Абраменко и др., 1998; Вехов, 2000; Zhou et al., 2000; Янкова, Маурина, 2003). Поэтому для генетического анализа мы сочли более правильным определить плоидность в соответствии с размерами ПЯЭ карпологиически идентифицированных по плоидности особей. По данным М.И. Абраменко с соавторами (1997) у диплоидов ПЯЭ составило $51,0 \pm 11,0 \text{ мк}^2$, у триплоидов $79,4 \pm 12,3 \text{ мк}^2$. В исследованных нами выборках из пяти озер при таком методе от 5,6 % до 16,3 % особей плоидность не удалось определить, они из дальнейшего генетического анализа были исключены (табл. 3).

Таблица 3. Генетическая структура и половой состав популяций серебряного карася озер юга Тюменской области

Озеро	Доля особей в выборке, %										Всего, экз.
	диплоиды, ПЯЭ до 62,0 мк ²			неизвестные, ПЯЭ от 62,0 мк ² до 67,1 мк ²			триплоиды, ПЯЭ свыше 67,1 мк ²				
	♀	♂	juv	♀	♂	juv	♀	♂	juv	♀♂	
Айгинское, май 2004 г.	84,27	2,25	-	5,62	-	-	7,86	-	-	-	89
Андреевское, июль 2000 г.	41,86	4,65	-	11,63	4,65	-	32,56	-	2,33	2,33	43
Кучаково, июнь 2000 г.	58,33	16,67	-	8,33	2,08	-	14,58	-	-	-	48
Мостовое, июль 2000 г.	50,91	14,55	-	12,73	0,00	-	20,00	1,82	-	-	55
Тангач, июнь 2000г., июль 2003г.	48,21	12,50	1,79	10,71	5,36	-	16,07	5,36	-	-	56

Примечание: ♀ - самки; ♂ - самцы; juv – неполовозрелые особи; ♀♂ - гермафродиты

В двух из пяти исследованных озер были обнаружены триплоидные самцы, что подтверждает правильность изменения метода определения плоидности особей. Ранее считалось, что половая структура популяций серебряного карася является отражением генетической структуры, гиногенетическими считались популяции, где самцы отсутствуют или встречаются в пределах 1-2 %, двуполыми или диплоидными - с долей

самцов 20-30 % (Горюнова, 1960, 1962; Головинская и др., 1965; Черфас, 1966, 1987). В наших исследованиях, несмотря на невысокую долю самцов (2,3-23,2 %), во всех исследованных озерах доминирует диплоидная форма серебряного карася (см. табл. 3). Аналогичные сведения о преобладании диплоидной формы при широком диапазоне доли самцов (0-53,5 %) получены при современном изучении европейских популяций серебряного карася (Абраменко и др., 1997; Михеев, 2006). Таким образом, соотношение полов нельзя использовать в качестве показателя плоидности его популяций.

Хронологические изменения половой структуры серебряного карася можно проследить на примере Андреевской озерной системы, испытывающей разноплановое антропогенное воздействие (Янкова и др., 2003). В 70-80-ые годы среди локальных стад этой озерной системы в ходе эколого-рыбохозяйственного мониторинга не удалось обнаружить самцов (Мухачев, 1994). В период наших исследований на участке выше плотины (собственно Андреевское), в значительной степени изолированном от речной системы строительством дамбы в 1969 г., как 1999-2000 гг. (Янкова и др., 2003), так и в 2006 г. самцы составляли 2 %, также в пределах 2 % отмечались гермафродиты. Ниже плотины, в мелководном заливе «Грязное» оз. Нижнего Андреевского, постоянно связанном с р. Дуван, в 2004 г. доля самцов достигала 32 %, при этом различия достоверны ($t_{st} = 7,41$). Таким образом, подтверждаются отмеченные и другими авторами (Горюнова, 1974; Абраменко и др., 1997) особенности формирования половой структуры популяций серебряного карася – при ухудшении экологических условий и усилении антропогенного влияния на экосистему доля самцов возрастает. Кроме того, наблюдаемое различие в соотношении самцов выше и ниже плотины подтверждает мнение С.Б. Подушки (2004) о возможной роли в увеличении доли самцов и общей численности серебряного карася из-за распространения амурской формы, приуроченной к пойменно-речной системе представленной преимущественно диплоидами (Бельченко, 2000).

5 РОСТ СЕРЕБРЯНОГО КАРАСЯ В ОЗЕРАХ МЕЖДУРЕЧЬЯ ТОБОЛ-ТАВДА

Наиболее важными из факторов внешней среды, влияющих на рост рыб, являются не столько термический режим водоема и длительность вегетационного периода, сколько обеспеченность пищей и гидрологический режим (Никольский, 1975; Поляков, 1975; Медведев, 1976; Журавлев, 2003).

5.1 Групповой рост

В мелких заморных сильно заросших озерах, таких как Айгинское и Тангач, свыше 50 % в уловах составляют рыбы длиной от 11-13 см массой от 50 г до 100 г. Самые крупные караси (наибольший из них при длине 36 см имел массу 1600 г) встречались в оз. Кучаково. Рост животных можно охарактеризовать различными уравнениями регрессии, а

исследованных озерах более точно он описывается уравнением Бергаланфи (табл. 4).

Таблица 4. Уравнения линейного роста серебряного караса озер междуречья Тобол-Тавда

Озера	n	Уравнение роста				ПТР
		параболическое		по Бергаланфи		
		$y = a \cdot x^b$	E	$y = y_{\infty} (1 - e^{-k(t-t_0)})$	E	
Айгинское	97	$l = 7,537 t^{0,35}$	1,8	$l = 16,8 (1 - e^{-0,3108(t+0,21)})$	2,6	1,60
Андреевское	208	$l = 9,881 t^{0,38}$	5,9	$l = 26,5 (1 - e^{-0,1962(t+1,25)})$	2,9	2,22
Кучаково	128	$l = 8,017 t^{0,60}$	6,5	$l = 60,9 (1 - e^{-0,0710(t+1,00)})$	7,0	2,69
Мостовое	132	$l = 9,557 t^{0,39}$	6,0	$l = 45,3 (1 - e^{-0,0632(t+2,75)})$	4,3	2,17
Тангач	102	$l = 5,887 t^{0,50}$	4,6	$l = 40,1 (1 - e^{-0,0517(t+2,62)})$	4,4	1,63

Примечание: t – возраст, годов; l – длина рыбы без хвостового плавника, см;

E – среднее отклонение теоретических данных от эмпирических, %

Среднее отклонение теоретических данных, рассчитанных по уравнению Бергаланфи, от эмпирических, усредненное для всех возрастных групп, изменялось в пределе 2,6-7,0 %. По массе в более широком интервале - 11,2-18,9 %, что связано с большей вариабельностью этого показателя. Значения ПТР однозначно максимальны по длине и массе в оз. Кучаково, средние в озерах Андреевское и Мостовое, низкие в озерах Тангач и Айгинское (см. табл. 3). Методом множественной регрессии проанализировали влияние на рост серебряного караса шести экологических факторов (Янкова, Ниязов, 2003). Значимы коэффициенты множественной регрессии (R) для 22 пар массы пятилеток (W) и связи с рекой (P, R=0,52), выраженной в усл.ед. от 0,001 до 1, и по площади (S, R=-0,29). Если исключить 6 озер пойменных или постоянно связанных с рекой, то зависимость массы пятилеток становится достоверной только от максимальной глубины (H, R=0,68). По средней глубине (h), зарастаемости (Z) и солености (Min) достоверно значимых регрессионных зависимостей не выявлено. Уравнение регрессии имеет вид:

$$W = 66,381 + 80,873 \cdot P + 18,6 \cdot h + 12,432 \cdot H - 0,029 \cdot S - 0,455 \cdot Z - 56,417 \cdot \text{Min}$$

Скорректированный коэффициент детерминации уравнения равен 0,76.

На основе показателя ПТР проведена типизация роста, величины ПТР рассчитаны по тем же данным, что при анализе роста пятилеток. Для озер междуречья Тобол-Тавда предложено относить серебряного караса к тугорослой форме, если линейный ПТР < 1,8 и весовой ПТР < 18, и к быстрорастущей, если линейный ПТР > 2,4 и весовой ПТР > 42.

5.2 Индивидуальный рост

Для сравнения индивидуального роста использовались эмпирические данные. Коэффициенты вариации линейных размеров и массы серебряного караса максимальны в оз. Кучаково, минимальные - в оз. Тангач. Порционность нереста караса приводит к тому, что молодь первого выклева имеет преимущества по сравнению с особями более позднего (Сысоева, 1953; Медведев, 1976). При этом более всего эта разница проявляется при

хороших экологических условиях, что и наблюдается в оз. Кучаково. При сравнении соотношения лидеров и аутсайдеров по линейному росту в одной возрастной группе 4-4+, в популяции с низким (в заморном озере Айгинское) и с высоким темпом роста (в незаморном оз. Кучаково) обнаружено, что при низком темпе роста доля особей из средней группы (норма) достоверно меньше, чем в при высоком темпе роста. Одновременно при низком темпе роста доля триплоидов среди лидеров достоверно меньше, чем при высоком (табл. 5).

Таблица 5. Соотношение диплоидов и триплоидов серебряного карася возраста 4-4+ в группах с разным темпом линейного роста в озерах юга Тюменской области

Озера	Лидеры			Норма			Аутсайдеры			
	ди (%)	три (%)	всего (экз.)	ди (%)	неопр.	три (%)	всего (экз.)	ди (%)	три (%)	всего (экз.)
Кучаково	57,1*	42,9*	7	48,4*	6,4	45,2*	31	85,7	14,3	7
Айгинское	94,7	5,3	19	77,4	6,5	16,1	31	71,4	28,6	21

Примечание: * - различия между выборками достоверны ($P < 0,05$).

Отчасти это противоречит мнению, приведенному в работе М.В. Мина и Г.А. Клевезаль (1976) о том, что увеличение плоидности не влияет на рост особи. Условия обитания популяций серебряного карася в этих озерах наиболее существенно отличаются по кислородному режиму, который, в свою очередь, формирует облик биоценозов. То есть при отсутствии зимних заморov в глубоководном озере потенциал роста триплоидов более полно реализуется. У диплоидов, напротив, в условиях дефицита кислорода обменные процессы более эффективны. Одной из причин меньшей устойчивости триплоидов к недостатку кислорода, может быть то, что, по мнению Н.Б. Черфас (1987), у триплоидной формы серебряного карася один из трех гаплоидных наборов – от карпа, что может быть причиной ее меньшей устойчивости к недостатку кислорода. Известно, что искусственно полученные гибриды этих видов не способны пережить тотальный замор (Томиленко, Алексеенко, 1969).

6 МОРФОМЕТРИЯ СЕРЕБРЯНОГО КАРАСЯ ОЗЕРНЫХ ДИПЛОИДНО-ТРИПЛОИДНЫХ КОМПЛЕКСОВ МЕЖДУРЕЧЬЯ ТОБОЛ-ТАВДА

6.1 Меристические признаки

Как известно, меристические признаки в популяциях рыб достаточно устойчивы и генетически закреплены, что в определенной степени позволяет оценить степень генетической общности популяций (Кирпичников, 1987; Пак, 2005).

Показатели основных меристических признаков локальных озерных популяций серебряного карася междуручья Тобол-Тавда (табл. 6) лежат в пределах изменчивости вида (Берг, 1949; Васильева, 1990; Аннотированный каталог..., 1998).

По результатам кластерного анализа меристических признаков как по данным за

1997-2000 гг. (Янкова, 2001, 2002), так и по материалам за 2000-2004 гг. более всего схожи локальные популяции озера Кучаково и Тангач - непосредственно сообщаемые между собой, наиболее далеки максимально разобщенные озера Айгинское и Мостовое (рис. 1). Проявлены два кластера: первый объединяет озера Айгинское и Андреевское, постоянно связанные с речной системой, во втором объединены в значительно степени изолированные от речной системы озера Кучаково, Тангач и Мостовое.

6.2 Пластические признаки

Обитая в различных экологических условиях, серебряный карась значительно различается по многим пластическим характеристикам (Красновская, 1949; Дрягин, 1950; Астанин, Подгорный, 1963; Медведев, 1975, 1994; Репаз, Dulmaa, 1987; Пивазян и др., 1988; Журавлев, 1989, 2003; Кузнецов, Васильева, 1990; Янкова и др., 1999; Михеев, 2005). Однако сведения о направленности изменений признаков скудны и часто противоречивы. Поэтому были проанализированы возрастные изменения пластических признаков в локальных популяциях тугорослого серебряного карася в заморном оз. Тангач и с высоким темпом роста из незаморного в период наших исследований оз. Кучаково.

Изменения пластических признаков, прежде всего, связаны с изменением скорости роста различных частей тела и органов. Более половины пластических признаков в указанных озерах изменяются с возрастом однонаправлено, из них по критерию Спирмена достоверно увеличиваются hA , tt и уменьшается PV . Треть признаков характеризуется разнонаправленными изменениями, из них обоюдно достоверных нет. Высоко скоррелированы с возрастом в оз. Кучаково ro , aD , pC , C , hC , io , IA ; тогда как в оз. Тангач от возраста практически не зависят. Наоборот, закономерные возрастные изменения характерны для lV , hD , r , o , rg только в оз. Тангач при низком темпе роста. Независимо от возраста варьируют pD , aV . При этом в благоприятных условиях оз. Кучаково средняя по всем признакам величина $C.V.$ достоверно меньше, чем в неблагоприятных в оз. Тангач (соответственно $7,84 \pm 1,07$ и $12,72 \pm 1,73$)

Учитывая существенную возрастную изменчивость, межпопуляционное сравнение корректно проводить на одновозрастных или одноразмерных выборках (Медведев, 1976; Решетников, 1980). Такой анализ был выполнен на выборках одноразмерных самок серебряного карася из летних уловов 1997-2000 гг. по 21 пластическому признаку, в индексах от 1. Методом кластерного анализа выявлены группы пластических признаков, сопряженно изменяющихся при смене экологических условий (Янкова, 2001, 2002). Более четко степень сопряженности признаков проявлена при кластеризации на основе расчета коэффициента Пирсона (рис. 2).

Таблица 6. Меристические признаки серебряного караса некоторых озер междуречья Тобол-Тавда

Озеро, год	n	D _K		D _B		Z _D		A _K		A _B		Sp.br.		I.I.	
		$\bar{x} \pm m_x$	C.V.	$\bar{x} \pm m_x$	CV	$\bar{x} \pm m_x$	CV	$\bar{x} \pm m_x$	CV	$\bar{x} \pm m_x$	CV	$\bar{x} \pm m_x$	CV	$\bar{x} \pm m_x$	CV
Айгинское, 2004	72	2,96±0,03	8,86	16,54±0,11	5,55	11,03±0,16	12,17	2,14±0,04	16,28	5,89±0,07	9,69	46,04±0,26	4,77	32,18±0,10	2,57
Андреевское, 2000	27	3,22±0,22	17,92	16,78±0,40	6,26	13,35±1,10	21,50	2,85±0,17	15,99	5,41±0,22	10,59	48,5±1,15	4,82	31,71±0,48	4,10
Кучаково, 2000	50	3,30±0,10	21,76	16,40±0,15	6,28	15,02±0,28	13,35	2,70±0,07	18,71	5,36±0,07	9,05	46,0±0,49	7,58	31,40±0,13	2,88
Мостовое, 2000	48	3,67±0,18	17,19	16,29±0,33	7,16	13,35±0,41	10,87	2,94±0,07	8,33	5,00±0,00	0	45,9±0,58	4,43	31,62±0,3	3,77
Тангач, 2000	39	3,42±0,29	15,07	16,05±0,62	6,59	15,17±0,90	10,46	2,85±0,20	13,19	5,00±0,00	0	47,17±2,29	8,57	31,31±0,81	4,77

Взвешенное попарное среднее
1-г Пирсон

Рисунок 1. Дендрограмма сходства меристических признаков серебряного караса некоторых озер междуречья Тобол-Тавда

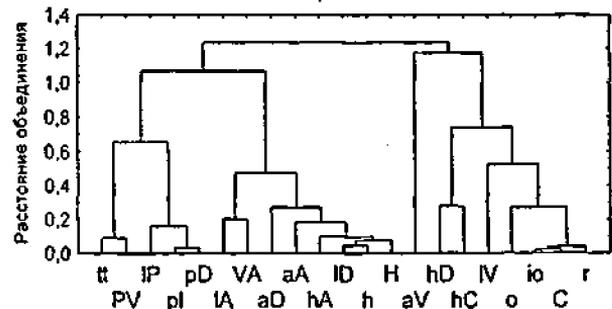
Взвешенное попарное среднее
1-г Пирсон

Рисунок 2. Дендрограмма сходства пластических признаков одноразмерных самок серебряного караса пяти модельных озер междуречья Тобол-Тавда

При всех методах кластеризации было выделено пять основных кластеров, самый многочисленный объединяет восемь признаков, характеризующих, в основном, расположение и размеры спинного и анального плавников и высоту тела, второй кластер образован четырьмя признаками головы. Третий постоянный кластер включает связку rD и rI , к ним неизменно примыкает IP . Сопряженно изменяются при смене экологических условий t и PV , в также hD и hC .

Такие корреляции логически объяснимы с точки зрения морфофункционального единства строения организма (Алеев, 1963). Рыбы обитают в плотной водной среде, соответственно все пропорции тела и органы соподчинены и взаимосвязаны, так как выполняют единые функции по обеспечению устойчивости положения тела и эффективного передвижения. Дендрограммы, построенные по совокупности всех пластических признаков, указывают на зависимость морфологических характеристик локальных популяций серебряного караса от темпа роста: наименьшее расстояние, а, значит, и наибольшее сходство наблюдается для популяций тугорослых карасей из озер Айгинское и Тангач (рис. 3).

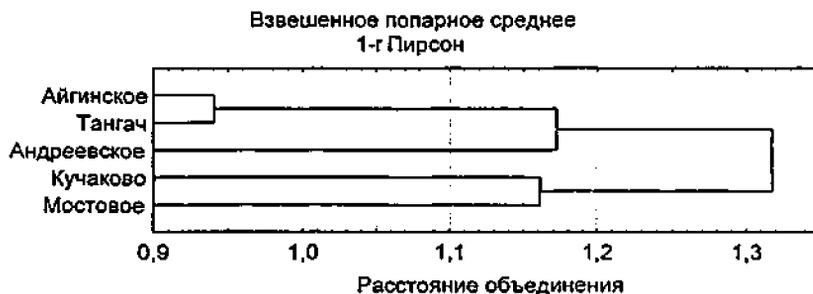


Рисунок 3. Дендрограмма сходства одноразмерных самок серебряного караса озер междуречья Тобол-Тавда по совокупности пластических признаков

6.3 Различия диплоидной и триплоидной формы

В литературе имеются сведения о некоторых морфологических различиях двуполой и гиногенетической форм (Черфас, 1966; Горюнова; Скакуи, Горюнова, 1989; Васильева, 1990; Васильева, Васильев, 2000). Анализ пластических и меристических признаков у диплоидов и триплоидов из озер Айгинское, Андреевское, Кучаково, Мостовое и Тангач, дифференцированных по плоидности цитометрическим методом выявил, что в каждом из озер при сравнении всех диплоидов и триплоидов наблюдается от 1 до 8 достоверно различающихся признаков по критерию Стьюдента (t_n), но при сравнении более узких выборок одноразмерных близковозрастных самок наблюдаемые

различия средних выборочных показателей в некоторых случаях становятся не достоверны, а в других, наоборот, выявляются различия (табл. 7).

Таблица 7. Морфологические характеристики диплоидов (ди) и триплоидов (три) серебряного караса оз. Куцаково

Признак	Все особи						Самки 3+-5+					
	ди (n=36)		три (n=7)		t _д	CD	ди (n=15)		три (n=5)		t _т	CD
	x	m _x	x	m _x			x	m _x	x	m _x		
m, г	460,19	60,26	380,71	163,44	0,50	0,10	276,00	32,52	240,00	52,08	0,53	0,15
l, см	21,23	0,84	19,14	2,22	0,95	0,19	18,91	0,67	17,54	1,32	0,93	0,25
Sp.br.	46,03	0,55	44,86	1,12	0,86	0,19	44,93	0,81	44,60	1,17	0,20	0,06
Dк	3,31	0,12	2,86	0,26	1,43	0,31	3,27	0,21	2,60	0,24	1,65	0,50
Dв	16,58	0,15	15,29	0,42	3,25**	0,64	16,60	0,19	15,20	0,58	2,82*	0,69
Z _D	14,83	0,25	14,86	0,51	0,04	0,01	14,27	0,37	15,20	0,66	1,18	0,32
Ак	2,69	0,08	2,71	0,18	0,10	0,02	2,60	0,13	2,80	0,20	0,75	0,21
Ав	5,36	0,08	5,57	0,20	1,00	0,21	5,40	0,13	5,60	0,24	0,71	0,19
l.l.	31,36	0,15	31,29	0,36	0,20	0,04	31,47	0,22	31,40	0,40	0,14	0,04
% от I												
pl	17,06	0,27	15,63	0,27	2,23*	0,61	16,97	0,40	15,70	0,38	1,65	0,53
pD	21,54	0,43	21,80	0,91	0,23	0,05	21,07	0,78	22,13	1,22	0,66	0,18
ID	37,97	0,43	35,73	0,62	2,14*	0,53	36,77	0,81	35,19	0,73	1,02	0,33
hD	17,81	0,27	16,13	0,36	2,59*	0,65	17,44	0,57	16,20	0,50	1,15	0,37
aD	53,25	1,07	53,29	1,23	0,02	0,00	54,36	2,40	53,58	1,40	0,17	0,06
H	45,89	0,51	48,22	1,30	1,75	0,36	45,74	0,92	48,51	1,85	1,36	0,36
h	17,01	0,25	16,40	0,32	1,02	0,26	17,06	0,54	16,27	0,44	0,78	0,26
hC	24,64	0,41	25,06	0,60	0,42	0,10	25,66	0,73	25,39	0,82	0,19	0,06
IP	19,16	0,34	16,90	0,43	2,77**	0,71	18,31	0,43	16,77	0,56	1,81	0,53
IV	21,55	0,37	21,07	0,61	0,54	0,13	21,56	0,84	21,24	0,86	0,20	0,06
lA	12,43	0,21	12,33	0,46	0,19	0,04	12,59	0,25	12,24	0,52	0,63	0,17
hA	17,54	0,28	17,43	0,66	0,16	0,03	18,04	0,50	17,69	0,82	0,34	0,09
PV	22,77	0,63	22,44	0,31	0,23	0,07	23,58	1,43	22,38	0,35	0,46	0,19
VA	33,84	0,80	33,99	0,51	0,08	0,02	34,32	1,83	33,67	0,67	0,20	0,08
aP	28,77	0,22	29,23	0,59	0,80	0,16	29,11	0,37	29,73	0,51	0,84	0,24
aV	48,66	0,30	50,31	0,60	2,24*	0,49	48,92	0,38	50,53	0,68	1,99	0,54
aA	78,79	0,98	78,36	0,39	0,19	0,06	79,85	2,06	78,16	0,50	0,45	0,19
C	27,57	0,25	27,51	0,83	0,09	0,02	28,06	0,23	27,57	0,77	0,78	0,19
tt	19,07	0,35	19,69	0,78	0,70	0,15	19,15	0,37	19,52	0,83	0,43	0,11
% от C												
po	49,68	1,04	48,69	1,51	0,39	0,10	47,80	2,33	48,64	2,19	0,19	0,06
pr	16,29	0,27	15,75	0,97	0,70	0,13	15,99	0,47	16,12	1,36	0,10	0,03
o	18,80	0,46	17,34	0,26	1,35	0,42	18,62	0,42	17,27	0,38	1,69	0,55
r	31,73	0,43	30,23	0,76	1,43	0,33	32,73	0,59	30,02	0,91	2,23*	0,63
io	40,44	0,43	42,40	1,08	1,77	0,36	41,37	0,76	43,16	0,83	1,20	0,37
tt	69,37	1,43	72,42	4,94	0,76	0,14	68,32	1,47	71,23	4,71	0,74	0,18
hC	89,43	1,35	91,43	2,61	0,60	0,13	91,51	2,63	92,18	2,33	0,13	0,04

Примечание: * - различия между выборками достоверны (P<0,05)

** - различия между выборками достоверны (P<0,01)

Если объединить все варианты, то чаще всего (в 3 из 5 озер) отмечены различия по aV, в 2 озерах – aD, aP, ID, pl, Ак, l.l., только в одном случае достоверны различия по Dк,

Дв, H, hD, IP, pD, r, ро, рг, 1A, hA. При этом CD превысил формальный подвидовой уровень 1,28 (Майр, 1971) только в оз. Тангач по Dk при сравнении одновозрастных самок. КД генетически различных форм больше (за исключением оз. Мостовое) при сравнении всех ди- и триплоидных особей, чем при сравнении одновозрастных самок. Максимум (1,60) для всех особей отмечен также в оз. Тангач, минимум – в оз. Мостовое (0,79). В целом различия диплоидов и триплоидов незначительны.

На современном этапе даже при значительно трансгрессирующих морфологических признаках методом дискриминантного анализа возможно разделение особей на группы, в частности, определение пола у млекопитающих (Линецкий, Линецкая, 1988), среди рыб у белого толстолобика (Волчков и др., 1990) и русского осетра (Мальцев, Меркулов, 2006). Метод заключается в том, что на основе морфологических признаков обучающей выборки объект можно отнести к одной из известных групп (Боровиков, 1998).

В качестве обучающих выборок были отобраны только диплоиды, у которых ПЯЭ не более 55 мк² и триплоиды - ПЯЭ не менее 70 мк² (Янкова, 2006). В качестве примера приведем исследования по оз. Кучаково. Из 48 особей серебряного карася, изученных цитометрически, выбрали только 26. Анализ проведен методом пошагового включения. Для разделения потребовалось 11 шагов или наиболее значимых при дискриминации морфологических признаков (Dk, Дв, Ав, I.1., ID, hD, o, r, IV, hA, 1A). Лямбда Уилкса (U) составила 0,18, F-аппроксимация U-статистики – 5,88, уровень значимости $p < 0,0014$. Значения U, лежащие около 0 свидетельствуют о хорошей дискриминации групп на основе имеющихся признаков, значения, лежащие около 1 – о плохой дискриминации или разделении на выделенные группы, поэтому разделение можно признать удовлетворительным. Далее на основании расчета расстояния Махалонобиса распределяли особей: особь относили к той группе, где этот показатель меньше. Оценкой качества дискриминации является доля неверно классифицированных особей. В нашем случае при классификации обучающей выборки ошибок нет, в тестовой выборке для двух цитометрически определенных особей тип плоидности был переопределен, то есть ошибка определения составила 8,3 % от тестовой выборки или 4,0 % - от всех особей. Так как в обоих случаях правильно классифицировано более 90 % особей, можно утверждать, что используемая модель применима для определения типа плоидности серебряного карася на основе анализа отдельных морфологических признаков. По результатам дискриминантного анализа из 50 экз. 39 (75,5 %) были отнесены к диплоидами, 11 (21,6%) – триплоидам и 2 (3,9 %) – неопределенной плоидности.

В итоге анализа морфологических особенностей серебряного караса можно утверждать, что каждая исследованная локальная популяция является своеобразной и отличается от всех остальных как по меристическим, так и по пластическим показателям. Морфологически близки локальные популяции со схожим темпом роста, существенное значение имеет также и генетическая структура диплоидно-триплоидного комплекса. Методом дискриминантного анализа по небольшому количеству морфометрических характеристик с высокой степенью достоверности можно определить тип плоидности отдельных особей.

7 ФЛУКТУИРУЮЩАЯ АСИММЕТРИЯ КАК ПОКАЗАТЕЛЬ СТАБИЛЬНОСТИ РАЗВИТИЯ СЕРЕБРЯНОГО КАРАСА

Флуктуирующая асимметрия (ФА), являясь широко распространенным явлением, предоставляет уникальную возможность для анализа изменчивости индивидуального развития, так как несходство фенотипического выражения признака на разных сторонах тела при этом типе асимметрии проявляется на базе одного и того же генома при сходных условиях развития (Астауров, 1974; Захаров, 1978; Пак, 2004).

7.1 Сравнение флуктуирующей асимметрии у диплоидов и триплоидов серебряного караса

Сравнение диплоидов и триплоидов проведено на примере серебряного караса оз. Айгинское. Определение плоидности особей выполнено цитометрическим методом с привлечением дискриминантного анализа. Проанализированы 81 диплоидная и 8 триплоидных особей. Результаты расчетов дисперсии ФА и ОФД приведены в таблице 8. Величина ФА по I.I. (0,54) и P.v (0,09) недостоверно больше у диплоидной формы, тогда как большая величина ФА по V.v у триплоидов достоверна. Половина признаков у триплоидов не имели варьирования с правой и левой сторон, поэтому оценить их по критерию Фишера (F) невозможно.

Таблица 8. Доля асимметричных особей (Д, %), дисперсия ФА (σ_d^2), ОФД (σ_z^2) и вклад ФА в ОФД (В) у диплоидов (ди) и триплоидов (три) серебряного караса оз. Айгинское

Признак	Д, %		σ_d^2			σ_z^2			В, %	
	ди	три	ди	три	F	ди	три	F	ди	три
I.I. проб	27,16	12,50	0,53	0,50	1,06	6,83	2,00	3,42*	7,76	25,00
I.I.	35,80	37,50	0,53	0,41	1,29	2,00	2,27	1,13	26,47	18,12
I.I. над	3,70	-	0,01	0,00	-	1,08	1,14	1,06	1,11	0,00
I.I. под	2,47	-	0,03	0,00	-	0,96	0,86	1,12	2,60	0,00
P.v	19,75	-	0,30	0,00	-	1,57	0,86	1,83	19,07	0,00
V.v	9,88	25,0	0,09	0,29	3,32*	0,90	0,79	1,15	9,56	36,39
Средняя	-	-	0,25	0,20	-	2,22	1,32	-	-	-

Примечание: * - различия достоверны на уровне значимости $P < 0,05$

Полученные результаты свидетельствуют о существовании различий у диплоидов и триплоидов по величине показателя ФА. У триплоидов, растущих в заморном оз. Айгинское, стабильность развития индивидуумов несколько выше, так как меньше средняя величина ФА и число случаев асимметрии на особь (0,75), чем у диплоидов (0,91). ФА может служить также косвенным показателем генетической обусловленности изменчивости: чем устойчивее и генетически детерминирован признак, тем больше вклад ФА в ОФД (Захаров, 1987). Анализируя этот показатель, констатируем, что из трех варьирующих у триплоидов признаков в двух случаях больше, по остальным показателям выше вклад ФА в ОФД у диплоидов, наблюдаемые различия вкладов не достоверны.

7.2 Различия между быстро- и медленнорастущими группировками

Результаты сравнения медленно- и быстро растущих групп особей одной локальной популяции на примере серебряного карася оз. Айгинское однозначно свидетельствуют о различиях проявления ФА при разном темпе роста особей серебряного карася (Гребенщикова, Янкова, 2006). Из трех достоверно различающихся признаков два больше у быстро растущих (I.I. проб и Vv). В целом, у медленно растущих рыб в заморном оз. Айгинское стабильность развития индивидуумов выше, чем у быстро растущих, так как средневзвешенная величина ФА меньше (соответственно 0,19 и 0,29) и меньше среднее число случаев асимметрии на особь (соответственно 0,68 и 0,96). Важно также отметить, что в проведенных исследованиях не были обнаружены однонаправленные различия между этими двумя формами.

7.3 Межпопуляционные различия проявления флуктуирующей асимметрии у серебряного карася

Определенный уровень стабильности развития поддерживается в популяциях, длительное время существующих при определенных условиях среды. Нарушение стабильности развития наблюдается в популяциях, существующих в условиях различного прессинга или на пределе экологических возможностей вида, в зоне гибридизации различных форм, адаптированных к разным условиям обитания (Астауров, 1974; Захаров, 1980; Романов, Ковалев, 2004).

Неспецифичность реакции в виде нарушения стабильности развития в ответ на различные изменения условий среды открывает возможность использования этой характеристики для биоиндикации антропогенных воздействий на окружающую природную среду (Захаров, 1987). В наших исследованиях наибольший процент асимметричных особей (по трем из шести анализируемых по ФА признаков) отмечен в оз. Нижнее Андреевское, по двум из шести признаков и в по всем признакам - в оз. Большой Нарык. Интегральные показатели, такие как среднее число случаев асимметрии на особь и

средняя частота асимметричного проявления на признак также максимальны в этом озере. Минимальные величины по четырем позициям характеризуют оз. Андреевское. Проявления ФА в нормированных величинах имели аналогичную тенденцию (табл. 8).

Таблица 8. Величина дисперсии ФА (σ_d^2), ОФД (σ_{Σ}^2) и вклад ФА в ОФД (В, %) в выборках серебряного караса из различных озер междуречья Тобол-Тавда

Признак	Айгинское (n=99)			Большой Нарык (n=32)			Андреевское (n=50)			Нижнее Андреевское (n=50)		
	σ_d^2	σ_{Σ}^2	В, %	σ_d^2	σ_{Σ}^2	В, %	σ_d^2	σ_{Σ}^2	В, %	σ_d^2	σ_{Σ}^2	В, %
I.I. проб	0,57	6,16	9,25	2,05	66,25	3,09	0,13	2,48	5,24	0,79	8,29	9,53
I.I.	0,47	2,17	21,66	0,51	4,09	12,47	0,19	0,86	22,09	0,16	2,14	7,48
I.I. над	0,03	1,04	2,88	0,03	0,85	3,53	0	0,86	0,00	1,03	1,27	81,10
I.I. под	0,02	0,98	2,04	0,06	0,95	6,32	0	0,7	0,00	1,02	1,66	61,45
Рв	0,25	1,39	17,99	0,06	2,54	2,36	0,08	0,47	17,02	0,22	2,42	9,09
Вв	0,10	1,00	10,00	0,13	0,90	14,44	0,02	0,02	100,00	-	-	-
Средняя	0,24	2,12	-	0,47	12,60	-	0,07	0,90	-	0,54	2,63	-

Достоверные различия величины ФА (по критерию Фишера) отмечены во всех парах озер минимально по двум показателям, максимально – по пяти. Показатель средней дисперсии на признак наибольший в оз. Нижнее Андреевское, а наименьший - в оз. Андреевское. Эти озера отличаются, в первую очередь, максимальной глубиной и площадью, вследствие этого, кислородным режимом. При этом уровень антропогенного загрязнения в Тюменском районе в целом (Маршинин, 2000) и в оз. Андреевское в частности (Алешина, 1999) очень высокий. Следовательно, именно кислородные условия более всего влияют на стабильность онтогенеза. Одновременно отмечаем, что среди трех глубоко заморных озер наименьшая средняя дисперсия ФА в оз. Айгинское, самом удаленном от населенных пунктов, водосбор которого менее всего урбанизирован. Это согласовывается с отмеченным другими исследователями закономерным увеличением ФА в популяциях серебряного караса при возрастании уровня антропогенного воздействия (Чеботарева, Изюмов, 2001; Романов, Ковалев, 2004), а также при изучении других видов рыб (Захаров, 1983, 1987) и животных (Истомин, 1999; Яныбаева, 2000; Жигилева, Буракова, 2005).

Рассчитанная ОФД и ее средняя на признак величина в выборках серебряного караса из разнотипных озер юга Тюменской области варьировала в очень широких пределах (см. табл. 8). Наибольшей средней величиной ОФД, как и при анализе дисперсии ФА, характеризуется оз. Нижнее Андреевское, наименьшей – оз. Андреевское. Чем более устойчив и генетически обусловлен признак, тем больше на него влияет ФА и наоборот (Захаров, 1982). В озере Нижнее Андреевское вклад ФА в ОФД наибольший по двум

признакам (I.I.над и I.I.под) ввиду того, что в этой выборке присутствовала самка с нарушенной чешуей, в остальных озерах вклад ФА в ОФД незначительный (см. табл. 8). Наименьший вклад ФА в ОФД в оз. Б. Нарык, здесь меньше влияет ФА на изменчивость фенотипа, а наибольший – в оз. Н. Андреевское. Серебряный карась не требователен к условиям среды обитания, он может жить практически везде, но степень комфортности в водоемах может быть различна, именно показатель ФА отражает даже незначительные нарушения в стабильности развития как в локальных популяциях в целом, так и в отдельных группировках.

ВЫВОДЫ

1. Серебряный карась в исследованных озерах представлен диплоидно-триплоидным комплексом особей с преобладанием диплоидной формы, при этом доля самцов в нем не является показателем соотношения форм плоидности.

2. На соотношение диплоидов и триплоидов в озерах оказывают влияние разнонаправленные тенденции: доля триплоидов выше, с одной стороны, в лучших экологических условиях, с другой стороны – при увеличении изоляции от речной системы.

3. В благоприятных экологических условиях лучшую реализацию потенциала роста имеют триплоиды, а в неблагоприятных - диплоиды.

4. Среднепопуляционные показатели пластических признаков серебряного карася более зависят от темпа роста, меристических показателей – от генетических факторов.

5. В возрастном аспекте при любых экологических условиях увеличиваются индексы высоты анального плавника, толщины тела, уменьшается пектоцентрально-анальное расстояние; не зависят от возраста постдорсальное и антевентральное расстояния; закономерно изменяются с возрастом только в благоприятных условиях оз. Кучаково заглазничное пространство, ширина лба, антедорсальное расстояние, длина туловища и анального плавника, длина и высота головы и аналогично при неблагоприятных условиях в оз. Тягач диаметр глаза, щека, длина рыла и брюшного плавника, высота спинного плавника.

6. В каждом озере морфологические различия диплоидов и триплоидов специфичны и незначительны, но метод дискриминантного анализа позволяет определить тип плоидности особи по морфологическим признакам.

7. В заморном озере среди одновозрастных рыб стабильность развития числа лучей в грудных и брюшных плавниках и числа прободенных чешуй в боковой линии достоверно ниже в группе быстрорастущих рыб.

8. Существуют различия диплоидов и триплоидов по уровню асимметрии отдельных билатеральных признаков.

9. Стабильность онтогенеза серебряного караса среди сравниваемых озер снижается преимущественно с ухудшением кислородных условий, а также с повышением уровня антропогенной нагрузки.

Список публикаций по теме диссертации

1. Янкова Н.В., Шмелёва О.Н., Коваленко А.И. К изучению реакции экосистемы незаморного озера на длительное антропогенное воздействие // Мат. VII съезда Гидробиологического общества РАН. - Казань, 1996. - Т. 2. - С. 111 – 113.

2. Янкова Н.В., Мухачев И.С. Экологические зависимости в биоте озер с карасевым ихтиоценозом // Биологическая продуктивность водоемов Западной Сибири и рациональное использование: Мат. науч. конф. - Новосибирск: Новосибирское отделение СибрыбНИИпроект, 1997. - С. 164-165.

3. Янкова Н.В., Павлова Т.П., Сильягина Ю. С. Морфопродукционные показатели серебряного караса различных озер Тура-Тавдинского междуречья // Современное состояние и перспективы развития аквакультуры: Мат. междунар. науч.-практ. конф. - Горки, 1999. - С. 13-14.

4. Янкова Н.В. Изменчивость меристических признаков популяций серебряного караса *Carassius auratus gibelio* (Bloch.) в разнотипных озерах Тура-Тавдинского междуречья // Аграрная наука – 2001 год (сборник молодых ученых). - Тюмень: ТГСХА, 2001. - С.69-70.

5. Янкова Н.В. Экологическая пластичность серебряного караса на примере озер Тура-Тавдинского междуречья // VIII съезд Гидробиологического общества РАН (Калининград, 16-23 сентября 2001 года): Тез. докл. - Калининград, 2001. - Т.3. - С. 96-97.

6. Ниязов Н.С., Янкова Н.В. Размерный и возрастной состав рыб периодически заморного озера // Ландшафты Западной Сибири: проблемы исследований, экология и рациональное использование: Мат. VII Междунар. межвуз. конф., посвященной Международному Дню Земли / Сост.: С.В. Попов. - Бийск: НИЦ БПГУ, 2001. - С.99-100.

7. Янкова Н.В. Морфологическая изменчивость популяций серебряного караса *Carassius auratus* (L.) разнотипных озерах Тура-Тавдинского междуречья // Аграрная наука – 2001 год (сборник научных трудов). – Тюмень: ТюмГСХА, 2002. – С. 101-103.

8. Янкова Н.В. Изучение изменчивости пластических признаков серебряного караса из разнотипных озер методом кластерного анализа // Актуальные вопросы в АПК (к конференции молодых ученых, декабрь 2001 года) - Тюмень: ТюмГСХА, 2002. - С.137-141.

9. Янкова Н.В., Маурина Т.Н. Анализ генетической структуры популяции серебряного

карася заморного озера Западной Сибири и сравнение морфологии его диплоидной и триплоидной форм // Биология внутренних вод: проблемы экологии и биоразнообразия: Тез. Докл. XII Междунар. конф. молодых ученых, посвященной 50-летию назначения контр-адмирала, дважды Героя Советского Союза И.Д. Папанина директором Института Биологии Внутренних Вод. 23-26 сентября 2002 г. - Борок, 2002. - С. 158-159.

10. Ниязов Н.С., Янкова Н.В. Динамика и пути увеличения уловов карасей в озерах Тюменской области // Современное состояние рыбоводства на Урале и перспективы его развития (к 30-летию создания Пермского отделения ГосНИОРХ и 10-летию фирмы «Гидробиология»): Тез. междунар. науч.-практ. конф. (22-24 апреля 2003 г.). - Екатеринбург, 2003. - С.185-187.

11. Янкова Н.В. Изменчивость плодовитости серебряного карася в разнотипных озерах юга Тюменской области // Новый взгляд на проблемы АПК (к конференции молодых ученых, Тюмень, декабрь 2002 года). – Тюмень: ТюмГСХА, 2003. - Т. 1. - С. 64-66.

12. Янкова Н.В., Мухачев И.С., Алешина О.А. Серебряный карась как индикатор состояния экосистемы заморного озера при антропогенном воздействии // Проблемы природопользования в районах со сложной экологической ситуацией: Мат. Второй Всерос. науч. конф. – Тюмень: Изд-во ТюмГУ, 2003. – С. 113-115.

13. Янкова Н.В., Ниязов Н.С. Рост серебряного карася в озерах междуречья Тавда-Тобол // Инновации в науке и образовании-2005: Тр. междунар. науч. конф. (19-21 октября 2005 г., Калининград). - Калининград: КГТУ, 2005. – Ч. I. – С.117-119.

14. Алешина О.А., Янкова Н.В. Зообентос // Природа биостанции Тюменского государственного университета «Озеро Кучак»: Монография. – Тюмень: Изд-во ТюмГУ, 2005. – С.49-51.

15. Гребенщикова Е.С., Янкова Н.В. Оценка уровня стабильности индивидуального развития в популяциях серебряного карася из озер юга Тюменской области // IX Съезд Гидробиологического общества РАН (г. Тольятти, Россия, 18-22 сентября 2006 г.): Тез. докл. – Тольятти: ИЭВБ РАН, 2006. – Т. I. – С. 118.

16. Янкова Н.В. Дискриминантный анализ морфометрических признаков как метод определения плоидности серебряного карася // IX Съезд Гидробиологического общества РАН (г. Тольятти, Россия, 18-22 сентября 2006 г.): Тез. докл. – Тольятти: ИЭВБ РАН, 2006. – Т. II - С. 253.

17. Янкова, Н.В. Ниязов Н.С., Мухачев И.С. Рациональное использование запасов карасей водоемов Тюменской области // Рыбное хозяйство. – М., 2006. - Вып. 5. - С. 53-55.

Изд. Лист. № 06055 от 16.10.2002. Подписано в печать 10.11.2006. Формат 60x84 1/16.
Бумага офсетная. Гарнитура «Таймс». Тираж 100 экз.

ФГУП Государственный научно-производственный центр рыбного хозяйства
(Госрыбцентр)
625023, г. Тюмень, ул. Одесская, д. 33.

