

УДК 597–115 (– 87)

И. А. Столбунов

Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН

ВНУТРИВИДОВАЯ МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПРЕСНОВОДНЫХ РЫБ УМЕРЕННЫХ И ТРОПИЧЕСКИХ ШИРОТ

Проведено исследование уровня и характера variability морфологических признаков 25 массовых видов различных семейств рыб, обитающих во внутренних водах умеренных и тропических широт (Россия, Центральный Вьетнам). Впервые обнаружено, что у тропических видов рыб уровень морфологической изменчивости выше, чем у рыб в водоемах умеренных широт. Наиболее морфологически варьируемыми у исследованных видов рыб в водоемах тропических широт являются признаки ротового аппарата. Выдвинута гипотеза, в соответствии с которой наблюдаемый высокий уровень внутривидовой изменчивости ротовых признаков тропических рыб носит адаптивный характер.

И. А. Столбунов

Институт біології внутрішніх вод ім. І. Д. Папаніна РАН

ВНУТРИШНЬОВИДОВА МОРФОЛОГІЧНА МІНЛИВІСТЬ ПРІСНОВОДНИХ РИБ ПОМІРНИХ І ТРОПІЧНИХ ШИРОТ

Проведено дослідження рівня та характеру мінливості морфологічних ознак 25 масових видів різних родин рыб, поширених у внутрішніх водах помірних і тропічних широт (Росія, Центральный В'єтнам). Уперше встановлено, що у тропічних видів рыб рівень морфологічної мінливості вищий, ніж у рыб водойм помірних широт. Найбільш морфологічно варіабельні у досліджених видів рыб у водоймах тропічних широт ознаки ротового апарату. Висунуто гіпотезу, відповідно до якої високий рівень внутрішньовидової мінливості ротових ознак тропічних рыб має адаптивний характер.

I. A. Stolbunov

Institute of Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences

INTRASPECIFIC MORPHOLOGICAL VARIABILITY OF FRESHWATER FISHES OF HIGH AND LOW LATITUDES

Research of the level and character of variability of morphological features of 25 mass species of different fish families from inland waters of high and low latitudes (Russia, Central Vietnam) was carried out. It is revealed for the first time, that fish inhabiting reservoirs of low latitudes display a higher level of morphological variation, than freshwater fish of high latitudes. It was found that mouthparts' features are the most morphologically variable indices in the studied fish species in tropical latitudes. Proposed hypothesis claims that observed high level of intraspecific oral variability of tropical fishes has an adaptive character.

Введение

Морфологическая изменчивость рыб обусловлена как комплексным воздействием наследственных различий, так и влиянием целого ряда абиотических и биотических факторов конкретных местообитаний [1; 3]. В процессе филогенетического развития у отдельных особей в пределах вида под воздействием абиотических и биотических фак-

торов вырабатывается способность существовать в определенных местообитаниях, в результате образуются внутривидовые группы организмов (экологические группы или экологические формы). В настоящее время существование внутривидового и внутрипопуляционного полиморфизма известно у многих видов рыб, относящихся к различным семействам. Ранее было отмечено, что подобная внутривидовая дифференциация рыб на различные экологические группы характерна для плотвы *Rutilus rutilus* (Linnaeus, 1758) и речного окуня *Perca fluviatilis* Linnaeus, 1758 водоемов бассейна Верхней Волги [4–8; 10; 19]. Выдвинуто предположение, что в водоемах умеренных широт внутривидовое разнообразие рыб играет не меньшую роль, чем видовое в освоении различных местообитаний.

Пресноводная фауна рыб Юго-Восточной Азии высоко диверсифицирована. Во внутренних водах данного региона обитает около 1000 видов рыб [14–16]. С конца прошлого столетия начались активные исследования, направленные на оценку таксономического разнообразия пресноводных рыб Вьетнама и сопредельных стран [11–18; 20]. Однако фактически не изученным остается вопрос о внутривидовой и внутрипопуляционной изменчивости рыб внутренних водоемов Вьетнама.

Исследования в данном направлении позволят расширить представление об адаптивной радиации видов и пространственной сегрегации экологических ниш у рыб в условиях водоемов умеренных и низких (тропических) широт.

Основной целью работы являлось сравнительное исследование уровня и характера вариабельности морфологических признаков пресноводных рыб в зоне умеренных широт водоемов России и тропических пресноводных видов рыб Вьетнама. В задачи работы входило исследование характерных особенностей морфологического строения у рыб в различных экологических условиях.

Материал и методы исследований

Сбор материала осуществляли в оз. Плещеево (N 56°76', E 38°77') и водохранилищах бассейна р. Волга (Россия): Рыбинском (N 58°, E 38°) и Горьковском (N 57°, E 43°) в летний период 1996–2008 гг. В Центральном Вьетнаме исследования проводили на водохранилищах Суои Трау (N 12°30', E 109°02'), Кам Лам (N 12°06', E 109°04') и Да Бан (N 12°34', E 109°07'), а также р. Кай (N 12°17', E 109°00') в период с января по июнь 2009 года.

Отбор ихтиологического материала проводили с использованием стандартных орудий лова: разноглубинные тралы, неводы, сети, сачки, крючковые снасти.

Морфологический анализ производили по 24 пластическим признакам рыб. Измеряли признаки при помощи штангенциркуля и окулярмикрометра с точностью до 0,1 мм. При проведении статистического анализа морфологических показателей рыб использовали относительные величины (индексы) пластических признаков, рассчитанные по отношению к общей длине и длине головы рыбы. Для оценки варьирования морфологических признаков применяли коэффициент вариации (CV), который рассчитывали для отдельных признаков, групп признаков и в среднем по сумме всех признаков выборки (CV'). Для оценки морфологических различий между выборками рыб из различных местообитаний применяли дискриминантный анализ. Значимость каждого признака определяли посредством стандартизированных дискриминантных коэффициентов и факторной структуры. Для оценки морфологических различий между выборками рыб использовали расстояние Махаланобиса (D^2).

Для сравнительного морфологического анализа использованы коллекционные материалы зоомузея Приморского отделения Российско-Вьетнамского Тропического

научно-исследовательского и технологического центра (г. Нячанг, Вьетнам): *Rasbora paviei* Tirant, 1885 из руч. Трам, о. Фукуок (N 10°13', E 103°58').

Определение видовой принадлежности тропических видов рыб проводили по работам Рэйнбоза [16], Коттелата [14; 15] и Серова с соавторами [17; 18].

Всего исследовано более 3000 экз. рыб.

Результаты и их обсуждение

В водоемах умеренных широт (оз. Плещеево, Рыбинское и Горьковское водохранилища) исследовали наиболее массовые и эврибионтные виды рыб семейства карповые (Cyprinidae): лещ *Abramis brama* (Linnaeus, 1758), синец *Abramis ballerus* (Linnaeus, 1758), уклейка *Alburnus alburnus* (Linnaeus, 1758), густера *Blicca bjoerkna* (Linnaeus, 1758), плотва *Rutilus rutilus* (Linnaeus, 1758).

Во внутренних водах Вьетнама исследовано 20 пресноводных видов из 7 семейств рыб: сем. Cyprinidae – *Cirrhinus molitorella* (Valenciennes, 1844), *Hypsibarbus pierrei* (Sauvage, 1880), *Mystacoleucus marginatus* (Valenciennes, 1842), *Osteochilus hasselti* (Valenciennes, 1842), *O. lini* Fowler, 1935, *Poropuntius cf. normani* Smith, 1931, *P. deauratus* (Valenciennes, 1842), *Puntius jacobusboehlkei* (Fowler, 1958), *P. rhombeus* Kottelat, 2000, *P. brevis* (Bleeker, 1850), *Rasbora paviei* Tirant, 1885; сем. Anabantidae – *Anabas testudineus* (Bloch, 1792); сем. Chandidae – *Channa gachua* (Hamilton, 1822), *Ch. striata* (Bloch, 1793); сем. Channidae – *Parambassis siamensis* (Fowler, 1937); сем. Cichlidae – *Oreochromis niloticus* (Linnaeus, 1758); сем. Clariidae – *Clarias batrachus* (Linnaeus, 1758); сем. Osphronemidae – *Trichogaster microlepis* (Gunter, 1861), *T. trichopterus* (Pallas, 1770), *Trichopsis vittata* (Cuvier, 1831).

У тропических видов рыб уровень морфологической изменчивости выше, чем у видов умеренных широт (табл. 1). Наиболее изменчивыми являются признаки ротового аппарата рыб: длина верхней (praemaxillare) и нижней (dentale) челюстей. Наибольший размах морфологической изменчивости тропических видов рыб отмечен у *Osteochilus hasselti*, *Mystacoleucus marginatus* и *Rasbora paviei*. Наиболее вариabельными у особей *Osteochilus hasselti* являлись признаки ротового аппарата и головного отдела, у особей *Mystacoleucus marginatus* – туловищного отдела и плавников, у *Rasbora paviei* – ротового аппарата и плавников рыб.

Наименьший уровень морфологической изменчивости среди исследованных тропических видов рыб отмечен у двух видов змееголовов сем. Channidae: *Channa striata* и *C. gachua*.

Средние значения коэффициента вариации пластических признаков (CV') у исследованных тропических видов рыб колебались в пределах от 6 до 59 % (табл. 1).

В водоемах умеренных широт среди исследованных массовых карповых видов рыб наибольший размах морфологической изменчивости отмечен у плотвы *Rutilus rutilus* (L.). Наиболее высокой изменчивостью у плотвы обладали морфологические признаки, характеризующие туловищный отдел и ротовой аппарат рыб. Размах варьирования морфологических характеристик у остальных карповых видов (леща, синца, уклейки, густеры) был ниже и находился примерно на сходном уровне.

У карповых видов рыб в водоемах умеренных широт диапазон колебания средних значений коэффициента вариации по сумме всех анализируемых пластических признаков (CV') составил от 6 до 12 % (см. табл. 1).

Выявлены фенотипические различия у разных биотопических группировок *Rasbora paviei* – типичного и массового вида пресноводной фауны рыб Вьетнама. Проанализированы выборки рыб из верхнего участка течения р. Кай, прибрежной зоны

водохранилищ Да Бан и Кам Лам, а также из руч. Трам о. Фукуок, изолированного от континентальных гидрологических сетей. В результате проведенного многомерного статистического анализа установлено, что особи *Rasbora paviei* из речных местообитаний (р. Кай, руч. Трам) обладают рядом морфологических отличий от особей рыб, обитающих в озерных условиях – водохранилищах (рис. 1).

Таблица 1

Вариабельность пластических признаков (CV' , %) исследованных видов рыб

Широты	Семейство	Вид	I	II	III	IV	CV'
Умеренные, 56°–58° N	Cyprinidae	<i>Abramis brama</i>	5,1	6,2	6,0	8,0	6,3
		<i>Abramis ballerus</i>	5,9	6,2	6,1	10,8	7,3
		<i>Alburnus alburnus</i>	6,6	7,1	6,5	10,3	7,6
		<i>Blicca bjoerkna</i>	6,7	5,9	5,3	9,0	6,7
		<i>Rutilus rutilus</i>	10,4	7,5	8,5	19,8	11,6
Тропические, 12° N	Cyprinidae	<i>Cirrhinus molitorella</i>	7,1	7,4	5,1	17,5	9,3
		<i>Hypsibarbus pierrei</i>	8,3	6,1	6,9	9,2	7,6
		<i>Rasbora paviei</i>	15,8	19,4	15,3	21,5	18,0
		<i>Puntius rhombeus</i>	11,2	9	8,1	17,8	11,5
		<i>Puntius jacobusboehlkei</i>	8,4	8,8	8,6	15,5	10,3
		<i>Puntius brevis</i>	10,5	8,2	8,4	16,3	10,9
		<i>Osteochilus hasselti</i>	37,2	25,1	78,3	95,8	59,1
		<i>Osteochilus lini</i>	10,4	11,9	13,9	24,9	15,3
		<i>Poropuntius deauratus</i>	8,4	8	6,6	21,3	11,1
		<i>Poropuntius cf. normani</i>	9,2	8,5	7,3	15,8	10,2
	<i>Mystacoleucus marginatus</i>	31,7	35,3	17,1	16,2	25,1	
	Anabantidae	<i>Anabas testudineus</i>	14,6	22,3	5,1	11,7	13,4
	Channidae	<i>Channa striata</i>	7,2	5,9	3,8	6,3	5,8
		<i>Channa gachua</i>	10,4	7,6	4,3	5,9	7,0
	Cichlidae	<i>Oreochromis niloticus</i>	9,4	9,5	5,5	13,5	9,5
	Clariidae	<i>Clarias batrachus</i>	11	11	11,9	21,5	13,8
	Osphronemidae	<i>Trichogaster microlepis</i>	7,2	6,7	6,3	18,4	9,6
		<i>Trichogaster trichopterus</i>	7,5	5,8	7	15,4	8,9
		<i>Trichopsis vittata</i>	8,6	6,1	7,7	13,4	8,9
	Chandidae	<i>Parambassis siamensis</i>	9,9	8,7	11,9	24,7	13,8

Примечания: CV' – среднее значение коэффициента вариации по всем признакам; группы признаков: I – туловищный отдел (длина по Смиуту, стандартная длина, длина туловища, наибольшая и наименьшая высота тела, анте- и постдорсальное расстояние, длина хвостового стебля), II – плавники (длина основания спинного и анального плавников, наибольшая высота спинного и анального плавников, длина грудных и брюшных плавников, расстояние между грудным и брюшным плавниками, расстояние между брюшным и анальным плавниками), III – головной отдел (длина и ширина головы, диаметр глаза, посторбитальное расстояние), IV – ротовой аппарат (длина верхней и нижней челюстей).

Рыбы из речных местообитаний имели более длинный хвостовой стебель и относительно большее антедорсальное расстояние по сравнению с особями из водохранилищ (см. рис. 1). Особи *Rasbora paviei* из водохранилищ Кам Лам и Да Бан отличались большей величиной парных и непарных плавников (см. рис. 1).

Стандартизированные дискриминантные коэффициенты и факторная структура признаков наиболее значимых в разделении выборок рыб по особенностям морфотипа приведены в таблице 2. Наибольшую морфологическую дистанцию от остальных имела выборка *Rasbora paviei* из руч. Трам о. Фукуок. Наименее морфологически различались выборки рыб из водохранилищ Кам Лам и Да Бан (табл. 3).

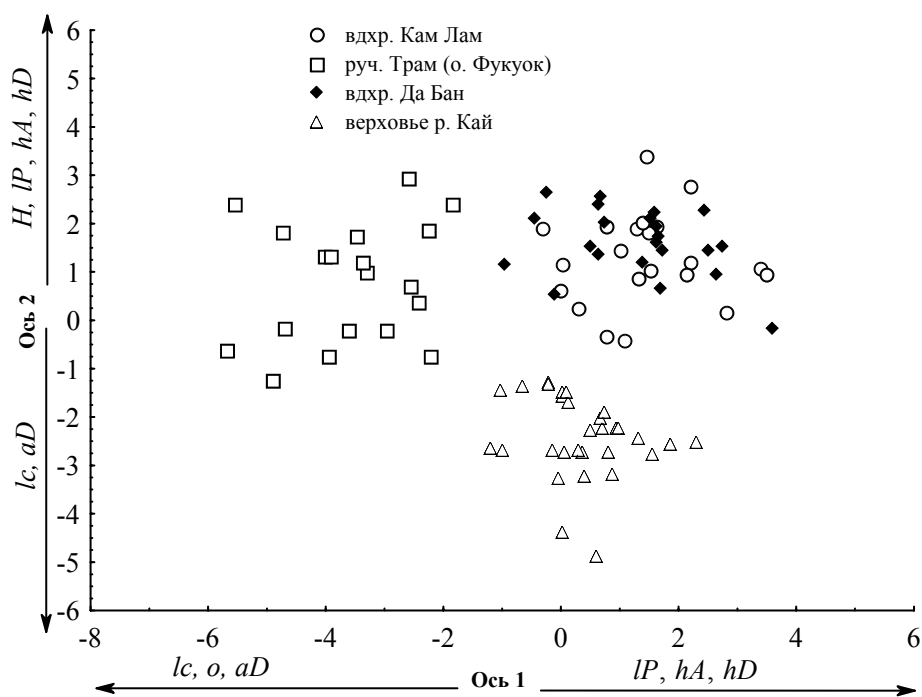


Рис. 1. Фенотипические различия *Rasbora paviei* из разных местообитаний:

lc – длина хвостового стебля, o – горизонтальный диаметр глаза, aD – антедорсальное расстояние, lP – длина грудного плавника, hA – высота анального плавника, hD – высота спинного плавника, H – наибольшая высота тела

Таблица 2

Стандартизированные дискриминантные коэффициенты (I) и факторная структура признаков (II), значимых в разделении выборок *Rasbora paviei* по морфологическим особенностям строения

Признаки	I		II	
	Ось 1	Ось 2	Ось 1	Ось 2
Длина хвостового стебля	-0,45	-0,49	-0,24	-0,02
Диаметр глаза	-0,78	-0,07	-0,35	-0,15
Высота анального плавника	0,59	0,29	0,40	0,33
Высота спинного плавника	0,43	0,41	0,11	0,01
Наибольшая высота тела	0,13	0,79	-0,01	0,05
Длина грудного плавника	0,68	0,17	0,16	0,13
Антедорсальное расстояние	-0,38	-0,45	-0,14	-0,20

Таблица 3

Морфологические различия (по расстоянию Махаланобиса D^2) между выборками *Rasbora paviei* из разных местообитаний

Водоем	D^2			
	водохранилище Кам Лам	руч. Трам (о. Фукуок)	водохранилище Да Бан	верховье р. Кай
Водоохранилище Кам Лам	0	29	14	17
Руч. Трам (о. Фукуок)	–	0	28	25
Водоохранилище Да Бан	–	–	0	19
Верховье р. Кай	–	–	–	0

Заключение

В водоемах и водотоках низких (тропических) широт наблюдается высокий уровень внутривидовой морфологической изменчивости рыб. У карповых рыб в условиях водоемов умеренных широт уровень морфологической изменчивости ниже. Среди исследованных карповых рыб умеренных широт наиболее высокая морфологическая разнокачественность наблюдалась у плотвы. Ранее было показано, что плотва, обладая высокой экологической пластичностью, способна образовывать внутривидовые группы, отличающиеся по местообитанию, спектру питания, комплексу морфологических признаков, поведенческих реакций и физиолого-биохимическому статусу [2–10; 19].

Впервые выявлено, что у рыб внутренних водоемов Вьетнама наиболее морфологически вариабельными являются признаки ротового аппарата: длина верхней (praemaxillare) и нижней (dentale) челюстей. Полученные данные свидетельствуют о том, что признаки ротового аппарата рыб являются адаптивными, что позволяет популяции более эффективно использовать среду обитания и, вероятно, снижает межвидовую пищевую конкуренцию.

Впервые установлены фенотипические различия у разных популяций *Rasbora raviei*. Обнаружен ряд характерных особенностей морфологического строения у рыб в различных экологических условиях.

Работа по Рыбинскому, Горьковскому водохранилищам и оз. Плещеево выполнена в рамках Программы ОБН РАН «Биологические ресурсы России».

Библиографические ссылки

1. Дгебуадзе Ю. Ю. Экологические закономерности изменчивости роста рыб. – М. : Наука, 2001. – 276 с.
2. Изюмов Ю. Г. Популяционная морфология плотвы (*Rutilus rutilus*) водоемов Верхней Волги / Ю. Г. Изюмов, А. Н. Касьянов, В. Н. Яковлев // Фенетика популяций. – М. : Наука, 1982. – С. 222–233.
3. Морфологические и физиолого-биохимические показатели различных экологических групп плотвы *Rutilus rutilus* (L.) / И. А. Столбунов, И. Л. Голованова, В. В. Кузьмина, А. А. Филиппов, Н. В. Ушакова // Комплексный подход к проблеме сохранения и восстановления биоресурсов Каспийского бассейна. – Астрахань : Изд. КаспНИРХ, 2008. – С. 295–299.
4. Столбунов И. А. Разнокачественность раннего онтогенеза карповых видов рыб // Проблемы естественного и искусственного воспроизводства рыб в морских и пресноводных водоемах. – Ростов-на-Дону, 2004. – С. 138–140.
5. Столбунов И. А. Внутривидовой полиморфизм плотвы *Rutilus rutilus* // Вестник Днепропетр. ун-та. Биология. Экология. – 2005. – Вып. 14, т. 2. – С. 183–188.
6. Столбунов И. А. Морфологическая изменчивость молоди плотвы *Rutilus rutilus* (L.) Рыбинского водохранилища // Биология внутренних вод. – 2005. – № 4. – С. 67–71.
7. Столбунов И. А. Трофические характеристики молоди плотвы *Rutilus rutilus* (L.) в различных экологических условиях // Биология внутренних вод. – 2006. – № 3. – С. 73–77.
8. Столбунов И. А. Морфофункциональные различия плотвы *Rutilus rutilus* оз. Плещеево // Вестник Днепропетр. ун-та. Биология. Экология. – 2008. – Вып. 16, т. 1. – С. 191–196.
9. Столбунов И. А. Морфологическая и поведенческая изменчивость молоди плотвы *Rutilus rutilus* (L.) (Cyprinidae, Cypriniformes) из разных биотопов Рыбинского водохранилища / И. А. Столбунов, Ю. Г. Герасимов // Вопр. ихтиологии. – 2008. – Т. 48, № 2. – С. 255–265.
10. Fauna of Vietnam (Dong Vat Chi Viet Nam). – Vol. 2. – Hanoi, 2000. – 184 p.
11. Fauna of Vietnam (Ca Nuoc Ngot Viet Nam). – Vol. 1. (Cyprinidae). – Hanoi, 2001. – 623 p.
12. Fauna of Vietnam (Dong Vat Chi Viet Nam). – Vol. 10. – Hanoi, 2001. – 331 p.
13. Kottelat M. Fishes of Laos. – Sri Lanka : WHT Publications (PTE), 2001. – 198 p.

14. **Kottelat M.** Freshwater fishes of Northern Vietnam (A preliminary check-list expected to occur in northern Vietnam with comments on systematics and nomenclature). – EASES, 2001. – 123 p.
15. **Rainboth W. J.** Fishes of the Cambodian Mekong. – Rome : FAO, 1996. – 265 p.
16. **Serov D. V.** Fishes of the River Cai / D. V. Serov, V. K. Nezdolij, D. S. Pavlov. – Moscow : GEOS, 2003. – 164 p.
17. **Serov D. V.** The freshwater fishes of Central Vietnam / D. V. Serov, V. K. Nezdolij, D. S. Pavlov. – M. : KMK Scientific Press Ltd., 2006. – 364 p.
18. **Stolbunov I. A.** Behavioral Differences of Various Ecological Groups of Roach *Rutilus rutilus* and Perch *Perca fluviatilis* / I. A. Stolbunov, D. D. Pavlov // Journal of Ichthyology. – 2006. – Vol. 46, Suppl. 2. – P. S213–S219.
19. **Vidthayanon Chavalit** Field guide to fishes of Mekong delta. – Vientiane : Mekong River Commission, 2008. – 288 p.

Надійшла до редколегії 09.10.2009