

На правах рукописи



КОДУХОВА Юлия Владимировна

**МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ И ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ
ГИБРИДОВ ПЕРВОГО ПОКОЛЕНИЯ ЛЕЩА *Abramis brama* (L.)
И ПЛОТВЫ *Rutilus rutilus* (L.) (CYPRINIDAE: LEUCISCINAE)**

03.00.16 – экология

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Борок – 2008

Работа выполнена в Институте биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина Российской академии наук (ИБВВ РАН)

Научный руководитель: кандидат биологических наук
Слынько Юрий Владиславович

Официальные оппоненты: доктор биологических наук, профессор
Кудерский Леонид Александрович
кандидат биологических наук
Изюмов Юрий Глебович

Ведущая организация: Институт биологии развития им. Н.К.Кольцова
Российской академии наук (ИБР РАН)

Защита состоится 17 февраля 2009 года в 10:00 на заседании диссертационного совета ДМ 002.036.01 при Институте биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина Российской академии наук по адресу:

152742 п. Борок Некоузского р-на Ярославской области

Тел/факс (48547)24042

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН

Автореферат разослан 16 декабря 2008 г.

Ученый секретарь Диссертационного Совета



Л.Г. Корнева

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность проблемы. Явление отдаленной гибридизации широко распространено среди рыб. Литература, посвященная обнаружению и описанию естественных и искусственных внутри- и межродовых гибридов, весьма обширна и представительна (Jackel, 1866; Берг, 1949; Крыжановский, 1968; Веригин, Макеева, 1972; Николукин, 1972; Веригин и др., 1976; Schwarthz, 1981; Allenford et al., 2001).

В семействе Cyprinidae, одном из самых крупных в классе рыб, наиболее велико и число отдаленных гибридов (160 случаев естественной гибридизации без учета подвидов и реципрокных вариантов) (Слынько, 2000). Наибольшее число выявленных гибридов обнаруживается в подсемействе ельцовых - Leuciscinae (131 вариант). В европейской фауне отмечено значительное преобладание доли межродовых гибридов над внутривидовыми (48 против 6), родительские виды которых принадлежат к нескольким древним филогенетическим линиям, к разным родам и трибам, исходно симпатричным, например: Leuciscini, Abramidini, Chondrostomini, Aspinini. Гибридизуют преимущественно палеосимпатрические виды, предки которых совместно обитали в пределах одной территории на протяжении более десятка миллионов лет (Яковлев, 1961, 1964; Gregg, 1998; Hewitt, 2001). Рядом исследователей отмечены вспышки массовой гибридизации, при которых численность межродовых гибридов сопоставима или даже превосходит численность родительских видов в скрещивающихся популяциях (Пушкин, 1971; Mulrooney, Fahy, 1985; Fahy et al., 1988). Некоторые межродовые гибриды, в том числе между родами разных триб, не стерильны и в экспериментах могут давать жизнеспособное потомство (Николукин, 1952, 1972; Слынько, 2000).

Причинами гибридизации часто называют естественные и антропогенные изменения окружающей среды (Майр, 1968, 1974; Мина, 1979). Некоторые виды человеческой деятельности способствуют усилению гибридизации в природе. Наиболее масштабные изменения вызывают интродукция, изменение местообитаний и ограничение миграций рыб. Изменение местообитаний зачастую приводит к усилению конкуренции за нерестилища у видов с пересекающимися сроками или местами нереста. Появление гибридных особей в водоемах и их количество служит одним из показателей экологического состояния экосистем, сигналом о нарушениях в воспроизводстве родительских видов рыб. Детальные исследования закономерностей развития и размножения гибридов позволили установить, что посредством гибридизации реализуется сохранение геномов скрещивающихся видов в неблагоприятных условиях, с последующим восстановлением популяций видов (Яковлев, Слынько, 1998; Яковлев и др., 2000; Fields et al., 1987; Verspoor, Hammer, 1991). В связи с этим становится все более актуальным определение закономерностей развития и формирования морфотипа гибридов, изучение естественных гибридов, их диагностика и выявление причин, вызвавших гибридизацию.

Цель и задачи исследования. Цель настоящей работы - изучение биологических особенностей естественных гибридов леща и плотвы Рыбинского водохранилища, закономерностей наследования и изменчивости морфологических признаков гибридов первого поколения.

Для достижения этой цели были поставлены следующие задачи:

1. Определение частоты встречаемости гибридов леща и плотвы в естественных условиях и анализ природных факторов, влияющих на появления гибридов.
2. Описание биологических особенностей естественных гибридов леща и плотвы в Рыбинском водохранилище.
3. Определение закономерностей наследования и изменчивости морфологических признаков гибридов первого поколения леща и плотвы.
4. Анализ соответствия значений морфологических признаков у гибридов в естественных условиях и полученных в эксперименте.
5. Оценка возможности использования морфологических признаков для идентификации гибридов в естественных условиях.

Научная новизна. На примере леща и плотвы проанализировано влияние основных абиотических факторов, при которых возрастает частота естественной гибридизации в водоеме. Впервые сочетание анализа морфологических признаков естественных гибридов и гибридов, полученных путем искусственных скрещиваний, дало возможность выявить надежные критерии идентификации гибридных особей в природных популяциях. На основании наблюдений за развитием и ростом гибридов, полученных в условиях эксперимента, установлены закономерности наследования и изменчивости морфологических признаков у гибридов первого поколения.

Практическая значимость. Выявлены наиболее информативные морфологические признаки и лимиты их значений, пригодные для определения естественных гибридов между лещом и плотвой. Полученные сведения могут быть использованы в лекциях по экологии рыб, а также для идентификации гибридных особей при комплексных исследованиях состояния водных экосистем.

Защищаемые положения. 1) Частота встречаемости межвидовых гибридов в естественных условиях служит показателем условий воспроизводства природных популяций скрещивающихся видов. 2) При совпадении сроков нереста плотвы и леща в Рыбинском водохранилище наиболее значимым фактором, определяющим гибридизацию, является уровень воды в водоеме в период нереста. 3) Значения показателей роста гибридов отличаются от таковых скрещивающихся видов. 4) В Рыбинском водохранилище присутствуют гибриды не только первого поколения, но и последующих. 5) Меристические признаки гибридов характеризуются стабильными показателями изменчивости, для отдельных признаков характерно постоянное наследование. 6) Пластические признаки гибридов характеризуются нестабильным характером наследования и наибольшими колеба-

ниями значений изменчивости. 7) Морфологические признаки пригодны для первичной диагностики естественных гибридов леща и плотвы первого и последующих поколений.

Апробация работы. Предварительные результаты исследований докладывались на международной научной конференции «Zoocenosis-2005» (Украина, Днепропетровск, 2005); международной научной конференции «Великие реки и мировые цивилизации» (Астрахань, 2006); X Международной научной конференции КФ ПетрГУ (Апатиты, 2007), 13-й Международной школе-конференции «Биология внутренних вод» (Борок, 2007), Международной конференции «Генетика, селекция, гибридизация, племенное дело и воспроизводство рыб» (Санкт-Петербург, 2008), а так же на коллоквиумах лаборатории Эволюционной экологии ИБВВ РАН (2003 - 2008 гг.).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 12 работ.

Структура и объем работы. Диссертация состоит из введения, четырех глав, выводов, списка литературы, включающего 111 наименований, в том числе 23 на иностранных языках, и Приложения. Содержание работы изложено на 126 страницах текста, содержит 29 таблиц и 21 рисунок.

Благодарности. Автор благодарит коллег, помогавших в сборе материала – А.К. Смирнова, Е.И. Лаврову и др. Я очень признательна своим коллегам, консультировавшим меня по различным методическим вопросам или обсуждавшим ряд положений настоящей работы – В.Н. Яковлеву, А.В. Крылову, В.И. Кияшко, А.Н. Касьянову, Н.В. Касьяновой, Б.А. Лёвину и др. Глубокую благодарность я выражаю своему научному руководителю – Ю.В. Слынько за постоянное внимание к работе, критические замечания и поддержку.

ГЛАВА I. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В работе исследованы 16 выборок сеголетков (по 50 экз. от 16 скрещиваний) из ряда экспериментально полученных в течение 2001-2004 годов генераций полусибсов леща, плотвы, гибридов плотва х лещ и лещ х плотва. Параллельно были проанализированы молодь (36 экз. гибридов, 963 экз. леща и 1364 экз. плотвы), половозрелые особи гибридов (108 экз.) и родительских видов (по 100 экз. плотвы и леща), выловленные в Рыбинском водохранилище в течение 1994-2008 гг. Взрослых рыб ловили в течение всего года ставными сетями и неводом, преимущественно в Волжском плесе Рыбинского водохранилища. Лов мальков и сеголетков проводили мальковой волокушей на двух нерестилищах Волжского плеса: в устье Красного ручья (обширный мелководный участок водохранилища в километре от пос. Борок) и в р. Шумаровка, впадающей в р. Сутку (июль - сентябрь 2003, 2004, 2008 гг.). Определение молоди рыб до вида проводилось по общепринятым методам (Коблицкая, 1981). Процентное содержание гибридов в уловах рассчитывалось ко всему количеству родительских видов рыб (леща и плотвы). Также вычислялось процентное содержание гибридов, леща и плотвы ко всему улову.

Закономерности индивидуального роста исследовали на основе анализа регистрирующих структур - cleithrum. Для контроля возрастных определений использовали жаберную крышку operculum (Ваганов, 1979). Линейный рост анализировали по данным обратных расчислений, проведенных по формуле Э. Леа. Анализ темпа роста рыб проводили по общепринятым методам (Чугунова, 1954; Жаков, 1982).

При диагностике как полученных искусственно, так и природных гибридов, для анализа закономерностей наследования и изменчивости полигенных признаков использовали количественные (меристические и пластические) и альтернативные неметрические признаки (формула глоточных зубов, окраска тела, окраска радужной оболочки глаза и плавников). Из меристических признаков проанализировано: число разветвленных лучей в спинном (Db) и анальном (Ab) плавниках, число жаберных тычинок на 1-й жаберной дуге ($sp.br.$), число глоточных зубов ($d.ph.$), признаки осевого скелета - число позвонков в грудном (Va), переходном (Vi), туловищном ($Va+Vi$) и хвостовом (Vc) отделах, общее число позвонков ($Vert$); число чешуй в боковой линии ($l.l.$), число рядов чешуй над (S_D) и под (S_A) боковой линией (Pitts et al., 1997); число отверстий в каналах сейсмочувствительной системы в краниальных костях (frontale (CSO_{fr+par}), parietale (CST_{par}), праеоперкулум (CPM_{pop}), dentale (CPM_{dn})) (Дислер, 1960). Анализировали пластические признаки, выраженные в процентах длины тела (l): длина головы (c), длина основания анального плавника (lA), длина основания спинного плавника (lD), антеанальное расстояние (aA), постанальное расстояние (pA), антедорсальное расстояние (aD), постдорсальное расстояние (pD), наибольшая высота тела (H), наименьшая высота тела (h); в процентах длины головы: диаметр глаза (lo), длина рыла (ao), межглазничное расстояние (io), длина выдвижного рта (hm) (для взрослых особей из природной популяции) (Правдин, 1966). Подсчет позвонков и отверстий в сейсмочувствительных каналах головы выполняли на сухих остеологических препаратах, следуя стандартной методике (Правдин, 1966; Яковлев и др., 1981). Подсчеты и измерения выполнены одним оператором.

Для определения среднего морфологического сходства отдельных особей с каждым из двух родительских видов применяли индекс гибридности (I) (Hubbs, 1946). Для определения изменчивости признаков использовали коэффициент вариации ($CV\%$) (Ивантер, Коросов, 2003). Статистический анализ осуществляли в соответствии с основными методическими требованиями при изучении закономерностей изменчивости и наследования морфологических признаков и при решении идентификационных задач (Рокицкий, 1978; Кирпичников, 1979; Животовский, 1984; Мазер, Джинкс, 1985; Камптон, 1991).

ГЛАВА II. ОСОБЕННОСТИ МОРФОЛОГИИ И ЭКОЛОГИИ ГИБРИДОВ ЛЕЩА И ПЛОТВЫ В ЕСТЕСТВЕННЫХ УСЛОВИЯХ

Гибридизация между лещом и плотвой в естественных условиях описывалась неоднократно (Николюкин, 1952; Пушкина, 1964; Первозванский, Зелинский, 1981; Fahy et

al., 1988; Голубцов и др., 1990; Pitts et al., 1997). В Рыбинском водохранилище естественные гибриды леща и плотва регистрируются регулярно, однако частота их встречаемости невысока (Слынько, 1997; Столбунов, 2003).

Встречаемость молоди естественных гибридов в Рыбинском водохранилище.

Количество молоди гибридов в естественных водоемах зависит не только от особенностей размножения видов, предположительно способных к гибридизации, но и от ситуации, складывающейся на момент нереста (температура и уровень воды, наличие нерестового субстрата и его количество, численность производителей обоих видов). Нами обследованы два нерестилища при низком (2003 г.) и высоком (2004 и 2008 гг.) уровне воды.

В последние годы, по нашим наблюдениям, в Рыбинском водохранилище при оптимальных условиях размножения пик нереста плотвы приходится на 25-28 апреля, а леща – на 10-15 мая. Весной 2003 года на водохранилище и впадающих в него реках сложились неблагоприятные условия для воспроизводства плотвы и леща, что увеличило вероятность появления их гибридов. Причинами задержки нереста плотвы стали низкие температуры воды и уровень наполнения исследуемых нерестилищ в первой декаде мая. Так до 1 мая температура воды в р. Шумаровка составляла 9°C. После 10 мая началось повышение температура воды - вначале до 12°C, а 13 мая - до 14°C. 17-19 мая температура в устье реки прогрелась до 17°C. Гибридизации способствовал и низкий уровень воды, который на 13 мая находился на отметке около 100 м. Это на 1.7 м ниже, чем при НПУ (101.7 м), поэтому залитых нерестилищ в обоих исследованных участках было заметно меньше, чем в предыдущие годы. После 15 мая в результате повышения уровня воды и прогрева залитых мелководий до нерестовых температур большинство особей плотвы и леща были готовы к нересту. Так, в неводных уловах с 15 по 19 мая на открытых участках водохранилища встречались как текучие, так и отнерестившиеся особи обоих видов, что дало основание предположить, что плотва и лещ в этом году размножались одновременно на общих нерестилищах. Сеголетки гибридных особей леща и плотвы в 2003 году отмечены и на других нерестилищах Рыбинского водохранилища (Столбунов, 2003). Среди молоди карповых рыб в Волжском плесе Рыбинского водохранилища встречаемость гибридов плотвы и леща на исследуемых нерестилищах, при низком уровне воды на момент нереста, в среднем составляет 1.33%, от родительских видов - 1.41%. В Красном ручье (мелководный участок) количество гибридов выше (1.92%), чем в реке Шумаровка (0.89%) (в % от родительских видов).

В 2004 году ситуация была иной. В период нереста, при температурах воды аналогичных таковым 2003 года, уровень воды приблизился к отметке 102.4 м, что превысило НПУ на 0.7 м. В результате на исследуемых участках вода не прогрелась до нерестовых температур, поэтому нереста плотвы и леща на данной акватории не было. В течение

всего летнего периода на этих участках встречались только щука и окунь возрастом 0+ и немногочисленные особи плотвы возрастом 1+.

В 2008 году уровень воды также приблизился к отметке 102.4 м. Но при этом в период нереста отмечались резкие колебания температуры. Прогрев воды до нерестовых температур плотвы отмечался в последних числах апреля. В неводных уловах встречались как «тугие», так и «текучие» особи V стадии зрелости. Резкое похолодание воды до 9°C с 1 по 9 мая приостановило нерест плотвы на исследуемых участках. После 9 мая снова наблюдался резкий скачок температуры воды (прогрев до 15°C) и на нерестилищах одновременно встречались особи плотвы и подошедшие к этому времени особи леща. В неводных уловах отмечены отнерестившиеся особи леща и плотвы, а так же особи плотвы с резорбцией половых продуктов. Гибридная молодь в этом году найдена на нерестилище в районе Красного ручья (0.22% от родительских видов). На другом обследованном нерестилище (р. Шумаровка) гибриды среди молодежи не найдены, а молодь леща встречалась единично. По-видимому, лещ в этом году размножался на других участках водоема.

Полученные данные свидетельствуют о том, что при низком уровне и задержке прогрева воды на нерестилищах в период нереста основная масса производителей леща и плотвы размножается на общих участках водохранилища. При повышенном уровне воды и совпадении сроков нереста данные участки как нерестилища используются, в основном, плотвой, и появление гибридной молодежи единично и носит случайный характер.

Встречаемость гибридных особей старших возрастных групп. Встречаемость особей гибридов старших возрастных групп (возраста 3+ и более) определяли по результатам сетных уловов. Гибридные особи отмечены среди обоих родительских видов - как плотвы, так и леща, независимо от места лова. В целом до 2004 года по Волжскому плесу Рыбинского водохранилища численность гибридов возрастом от 3+ до 9 лет не превышала 1% от выловленных всех карповых видов рыб. С 2005 года гибридные особи в уловах встречаются единично. Практически перестали встречаться гибриды в возрасте 2-3 лет, в основном присутствуют особи старше 5 лет. По-видимому, это связано с нормализацией условий размножения начиная с 2004 года (высокий уровень воды, незначительные колебания температур).

Возможно, при дальнейшем сохранении сочетания благоприятных условий размножения, гибридизация будет носить исключительно случайный характер, а гибридные особи будут встречаться единично.

Возраст и рост природных гибридов в Рыбинском водохранилище. Возрастной состав гибридов в Рыбинском водохранилище по нашим данным колеблется от мальков 0+ до взрослых половозрелых особей 9.

В первые годы жизни (возраст 0+, 1+) длина тела гибридных особей, а также леща и плотвы совпадают. В дальнейшем (до четырех лет) одновозрастные гибриды по своим размерам близки к плотве и значительно уступают лещу, при этом для них характерен

промежуточный темп роста. После четырех лет (начало полового созревания) при промежуточных параметрах линейного роста, для гибридных особей характерен темп роста сходный с темпом роста плотвы.

Таблица 1. Морфологические признаки плотвы, леща и гибридных особей в Рыбинском водохранилище.

Признак	Плотва, n = 102		Гибрид, n = 108		Лещ, n = 100	
	M ± mM	lim	M ± mM	lim	M ± mM	lim
l, mm	181.14±4.78	116-273	204.07±6.64	93-315	218.66±8.27	157-353
Пластические признаки (в процентах длины тела):						
<i>lo</i>	5.68±0.07	4.64-7.41	5.65±0.11	3.77-8.39	5.96±0.09	4.74-7.01
<i>io</i>	8.76±0.08	7.58-10.76	8.66±0.11	5.61-10.22	8.97±0.08	7.61-10
<i>ao</i>	6.03±0.08	4.85-8.07	5.99±0.09	4.54-8.4	6.91±0.09	5.45-8.67
<i>c</i>	22.26±0.17	18.14-26.46	22.6±0.15	19.65-28.24	23.66±0.12	21.33-25.27
<i>lA</i>	13.17±0.14	11.21-16.29	17.89±0.26	13.26-23.67	27.53±0.25	23.86-30.81
<i>lD</i>	15.26±0.37	12.42-32.52	13.34±0.24	8.49-27.29	12.6±0.15	9.78-15.71
<i>aA</i>	71.79±0.38	67.5-84.44	67.69±0.4	59.31-80.15	65.12±0.29	61.93-69.84
<i>pA</i>	26.26±0.59	14-36	12.16±0.27	7.6-17.56	9.83±0.23	6.65-13.87
<i>aD</i>	52.16±0.34	48.52-60.95	53.26±0.37	46.81-70.09	58.11±0.29	52.8-63.5
<i>pD</i>	32.83±0.39	25.63-40	32.02±0.31	26.46-43.51	31.46±0.32	25.83-37.43
<i>H</i>	31.28±0.33	26.42-40.36	32.65±0.31	26.03-39.02	37.53±0.23	34.55-40.61
<i>h</i>	9.83±0.08	8.62-11.85	9.69±0.09	7.81-11.45	9.98±0.08	8.67-11.17
Пластические признаки (в процентах длины головы):						
<i>lo</i>	25.54±0.29	21.4-29.73	24.98±0.4	17.91-33.18	25.21±0.35	20.24-28.95
<i>io</i>	39.4±0.37	34.62-48.84	38.35±0.46	27.27-47.37	37.94±0.35	30.61-44
<i>ao</i>	27.1±0.36	21.62-33.72	27.21±0.34	21.14-34.32	29.19±0.34	23.91-35.71
<i>hm</i>	10.78±0.3	7.35-15.28	18.36±0.46	14.89-21.55	23.78±0.36	22.5-26.05
Меристические признаки:						
<i>Ab</i>	10.25±0.08	9-11	15.97±0.25	14-24	25.84±0.14	24-28
<i>Db</i>	10.09±0.05	9-11	9.29±0.07	8-10	9.00±0	9-9
<i>Pb</i>	14.97±0.08	14-15	15.05±0.05	14-16	15.00±0	15-15
<i>Vb</i>	8.08±0.08	8-9	8.00±0	8-8	8.00±0	8-8
<i>l.l.</i>	42.94±0.11	42-45	49.39±0.27	44-54	55.64±0.23	52-60
<i>S_D</i>	8.35±0,07	8-9	10.36±0.11	8-12	13.06±0.12	11-18
<i>S_A</i>	4.00±0	4-4	5.37±0.09	4-7	7.06±0.06	6-8
<i>sp.br.</i>	10.82±0.11	10-13	17.01±0.34	13-24	22.02±0.26	18-27
<i>CSO_{fr+par}</i>	12.09±0.12	10-14	13.73±0.18	12-19	14.98±0.19	13-20
<i>CST_{par}</i>	3.25±0.09	2-5	3.52±0.09	2-5	4.10±0.1	3-6
<i>CPM_{pop}</i>	10.38±0.11	8-12	11.02±0.11	9-14	11.08±0.11	9-13
<i>CPM_{dn}</i>	5.56±0.09	4-7	6.54±0.11	5-8	6.98±0.13	5-9
<i>Va</i>	16.53±0.1	15-17	15.02±0.09	13-16	14.38±0.07	14-15
<i>Vi</i>	3.07±0.07	2-4	3.6±0.09	2-5	4.06±0.08	3-5
<i>Va+Vi</i>	19.62±0.11	18-21	18.63±0.12	16-20	18.44±0.08	18-19
<i>Vc</i>	14.65±0.12	13-16	16.35±0.13	14-19	17.8±0.09	17-19
<i>Vert</i>	41.27±0.13	40-44	41.97±0.15	39-44	43.54±0.08	43-45

Пластические и меристические признаки. По пропорциям тела (соотношение высоты и длины тела, размер плавников относительно тела и др.) гибриды занимают промежуточное положение между родительскими видами. Установлен диапазон варьирования некоторых морфологических признаков для плотвы, леща и их гибридов из естественных условий. При достоверном различии значений признаков у родительских видов для их естественных гибридов отмечаются промежуточные или приближенные к одному из родительских видов значения большинства исследованных признаков (табл. 1).

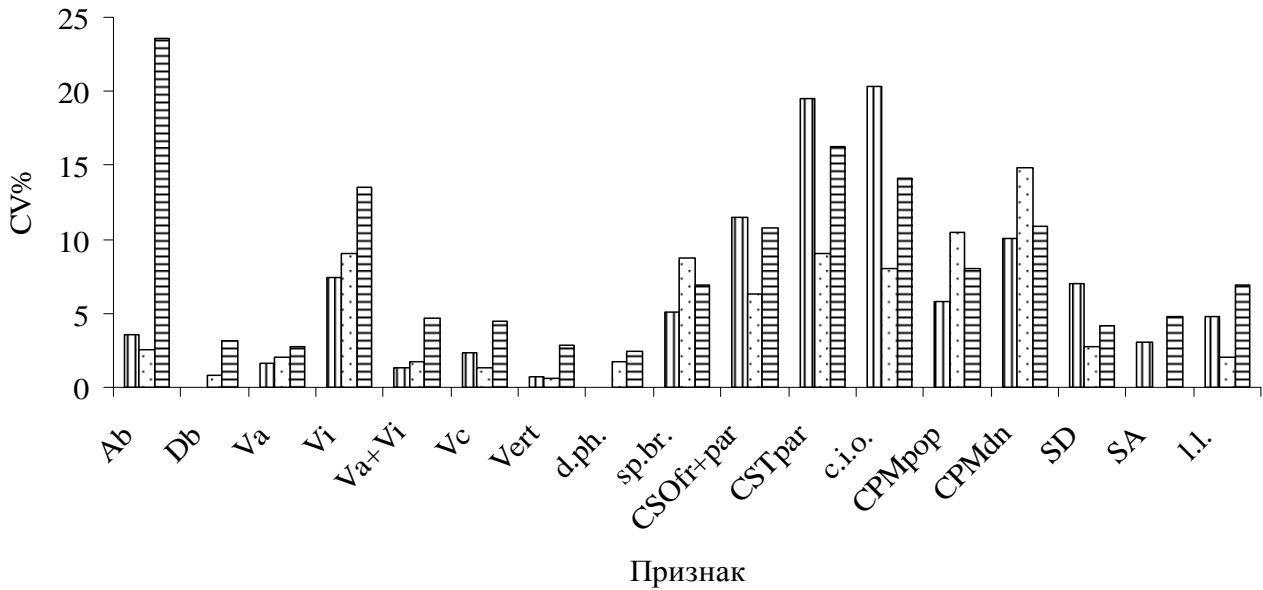
Индивидуальная изменчивость признаков – одна из наиболее емких характеристик популяции. Рассматривая изменчивость признаков, как гибридов, так и родительских видов, необходимо учитывать, что исследованные выборки состоят из разновозрастных особей. В первую очередь от возраста зависит изменчивость пластических признаков, тогда как для изменчивости меристических признаков такой зависимости не отмечается (Кожара, Мироновский, 1985, 1988). Полового диморфизма у гибридов и родительских видов в изменчивости меристических и пластических признаков не выявлено.

Изменчивость меристических признаков. Уровень изменчивости ряда признаков (Ab , Db , Vi , $Va+Vi$, Vc , $Vert$, SA , формулы глоточных зубов) у гибридов превышает уровень изменчивости родительских видов (рис. 1а). При этом максимальное значение отмечается для Ab гибридов (23.62%). Для S_D , $l.l.$ и $sp.br.$ отмечается промежуточное значение изменчивости, по сравнению с родительскими видами. Для всех меристических признаков сейсмодатированной системы черепа (CSO_{fr+par} , $c.i.o.$, CST_{par} , CPM_{pop} и CPM_{dn}) гибридов характерны промежуточные значения изменчивости, по сравнению с родительскими видами (рис. 1а).

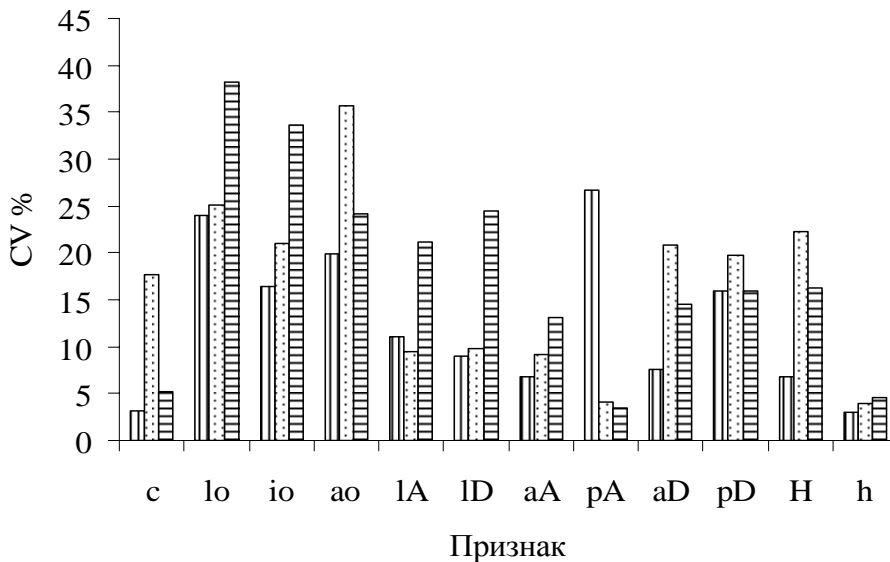
Для меристических признаков обоих родительских видов не обнаружено резких колебаний в значениях коэффициента вариации в зависимости от возраста. Увеличение изменчивости отмечено для некоторых признаков рыб в возрасте 6 и 7 лет. Такое явление, возможно, связано с тем, что данные возрастные группы представлены наибольшим числом особей. В них наиболее полно представлены все возможные значения признаков для данных видов.

Аналогичная картина наблюдается и для изменчивости меристических признаков гибридов. Исключение составляет группа шестилетних особей. Здесь наблюдается резкое повышение коэффициента вариации для признаков Ab , Vi , $Va+Vi$, $sp.br.$, CPM_{pop} , CPM_{dn} , S_D , $l.l.$ Это связано с тем, что в данную группу входят особи, абсолютные значения признаков которых соответствуют значениям признаков плотвы или леща (включая крайние значения признаков). Вероятнее всего, данные особи – бэккроссы между гибридами первого поколения и родительскими видами. Их присутствие особенно расширяет диапазон варьирования признаков, четко разделяющихся или же совсем не перекрывающихся у родительских видов (Ab , Vi , $Va+Vi$, $sp.br.$, $l.l.$). Для признаков, имеющих перекрывающиеся абсолютные значения и небольшие стабильные значения изменчивости непосред-

ственно у родительских видов (*Db*, *Va*, *S_A*), характерна постоянная низкая изменчивость независимо от возраста особей.



a



□ Лещ ▨ Плотва ▤ Гибрид

б

Рисунок 1. Изменчивость меристических (а) и пластических (б) признаков природных гибридов, леща и плотвы Рыбинского водохранилища.

При анализе гибридного индекса отмечается преобладание вклада леща ($I > 70\%$) в значения признаков *Db*, *Va*, *Va+Vi*, CPM_{pop} и CPM_{dn} (рис. 2а). Значительным вклад плотвы ($I < 30\%$) был только для CST_{par} . Для остальных меристических признаков характерно проявление промежуточных значений (30 - 70%) признаков с преобладанием вклада плотвы (от 30 до 50% для *Vert*, *S_A*, *S_D*, *Ab*) или леща (от 50 до 70% для *Vi*, *Vc*, CSO_{fr+par} , *sp.br.*) (рис. 2а). Число чешуй в боковой линии – единственный признак с гибридным индексом 50%, т.е. вклад обоих родительских видов равноценен. В общем, отмечается преобладание влияния леща на значения признаков гибридов. Вероятно, это обусловлено присутствием в выборке гибридов бэккросов между гибридами первого поколения и лещом.

В целом можно отметить, что для меристических признаков, как гибридов, так и родительских видов, характерны постоянные значения изменчивости независимо от возраста. Повышение коэффициента вариации отмечается при увеличении объемов выборки и появлении редких вариантов в значениях признаков.

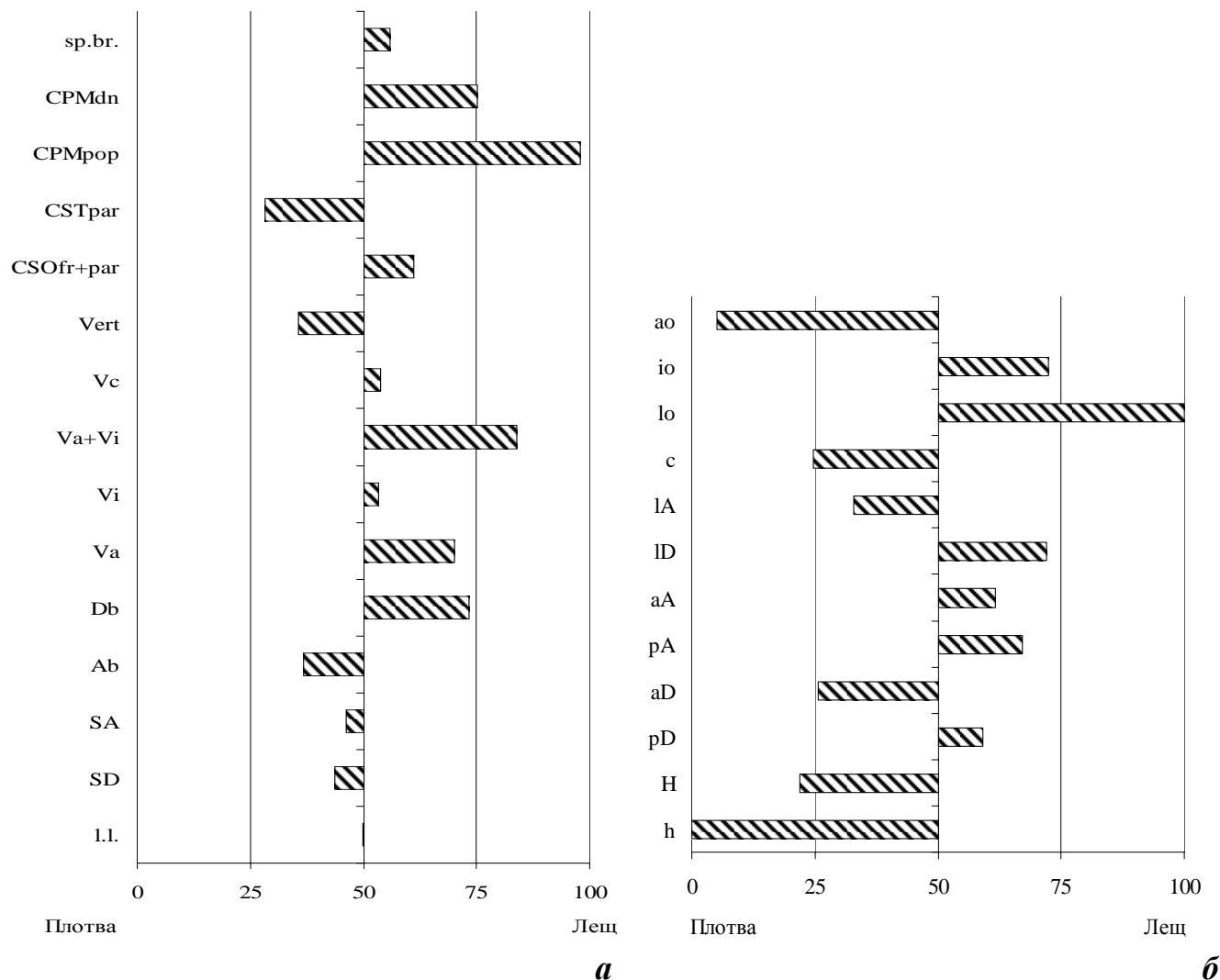


Рисунок 2. Гибридный индекс (I , %) меристических (а) и пластических (б) признаков природных гибридов леща и плотвы Рыбинского водохранилища.

Изменчивость пластических признаков. Наибольшая изменчивость пластических признаков наблюдается у мирных обитателей малопроточных водоемов (каarp, карась и другие виды), при этом вариация экстерьерных индексов почти всегда близка к нормальной (Кирпичников, 1979). В группе пластических признаков (рис. 1б) уровень изменчивости lo , io , lD , lA , h у гибридов превышает уровень изменчивости родительских видов. Для c , ao , aA , pD , H отмечается промежуточное значение изменчивости, по сравнению с родительскими видами. Для признаков pA и aD характерны значения изменчивости ниже родительских показателей.

Для пластических признаков обоих родительских видов отмечается увеличение значений коэффициента вариации в зависимости от возраста. Такое явление, возможно, связано с тем, что возрастные группы 5 – 7 лет представлены не только наибольшим числом особей, но и соответствуют периоду полового созревания. Для плотвы высокие зна-

чения изменчивости ряда признаков (aA , pA , aD , pD , H , h) отмечаются уже с трехлетнего возраста. Этот возраст соответствует началу полового созревания самцов, самки, как правило, становятся половозрелыми с 5 лет. У плотвы с 8 лет отмечается снижение значений изменчивости признаков. У леща резкое повышение изменчивости признаков (lA , aA , pA , aD , pD , H , h) начинается с пятилетнего возраста (начало созревания самцов), и такой уровень изменчивости сохраняется до 7 - 8 лет (созревание самок). В дальнейшем коэффициент вариации с возрастом снижается. Подобное явление, возможно, объясняется тем, что в первые годы жизни и при наступлении половой зрелости происходит активный рост и значительное изменение всех пластических признаков. После завершения полового созревания основные пластические и энергетические затраты организма идут на осуществление репродуктивных функций. При этом темп роста снижается, а дальнейший рост происходит без существенных изменений пропорций тела.

Аналогичная картина наблюдается и при анализе изменчивости пластических признаков гибридов (aA , pA , aD , pD , H , h). Половое созревание гибридных особей приходится на возраст 4 - 7 лет. Первыми созревают самцы в возрасте 4 - 6 лет. Самки, как и у родительских видов, созревают позднее – редко в 5, обычно в 6 - 7 лет. С восьмилетнего возраста изменчивость пластических признаков гибридов снижается. В группе 6 лет отмечаются максимальные значения коэффициента вариации почти для всех признаков. Это, как и в случае с меристическими признаками, связано с наличием предполагаемых бэккроссов между гибридами первого поколения и родительскими видами. При анализе гибридного индекса отмечается преобладание вклада леща ($I > 70\%$) в значения признаков lo , io , lD (рис. 2б). Значительный вклад плотвы ($I < 30\%$) отмечается для c , ao , aD , H , h . Для остальных пластических признаков характерно проявление промежуточных значений признаков с преобладанием вклада плотвы (lA) или леща (lA , aA , pA , pD) (рис. 2б). Как и для меристических признаков, отмечается преобладание влияния леща на значения пластических признаков гибридов. Что также дает возможность предположить наличие в выборке гибридов бэккроссов между гибридами первого поколения и лещом.

В целом можно отметить увеличение значений изменчивости для пластических признаков, как гибридов, так и родительских видов, в период полового созревания. Основные колебания значений изменчивости характерны для пластических признаков тела. Для пластических признаков головы характерны более стабильные значения изменчивости.

ГЛАВА III. АНАЛИЗ НАСЛЕДОВАНИЯ И ИЗМЕНЧИВОСТИ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ ЛЕЩА, ПЛОТВЫ И ИХ РЕЦИПРОКНЫХ ГИБРИДОВ ПЕРВОГО ПОКОЛЕНИЯ (ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫЙ МАТЕРИАЛ)

Для уточнения характера проявления морфологических признаков у естественных гибридов и выявления надежных критериев их идентификации, исследовали искусственных гибридов, полученных от скрещивания особей родительских видов, взятых из природных условий. Изучение наследования и изменчивости морфологических признаков

проведено на экспериментально полученных генерациях плотвы, леща и их реципрокных гибридов. Подобный метод позволяет получить результаты с высокой степенью достоверности, так как известны родители и их морфологические характеристики.

Окраска и форма тела. Внешне по общим пропорциям тела сеголетки гибридов занимают промежуточное положение между родительскими видами. Окраска тела гибридов, как и у сеголетков родительских видов, светлая серебристо-серая. Анальный плавник у гибридов светлый, бледного желтого или оранжевого цвета (у сеголетков плотвы окраска анального плавника более насыщенная, у сеголетков леща анальный плавник серый или почти бесцветный). Спинной и хвостовой плавники у гибридов серые с небольшим количеством бледного оранжевого пигмента. Радужная оболочка глаз у гибридов в верхней части с оранжевым пигментом различной степени насыщенности, нижняя половина – беловатая.

Закономерности наследования и изменчивости морфологических признаков. Значимые показатели корреляции (более 0.4) для одних и тех же признаков выявляются не во всех генерациях. Подобное явление отмечается и для родительских видов, и для обоих реципрокных гибридов. Отсутствие устойчивых закономерных корреляций использованных нами в анализе признаков леща и плотвы ранее было подтверждено на обширном материале из разных популяций их ареалов (Яковлев и др., 1981, 1998; Изюмов, 1984). У гибридов первого поколения также подавляющее большинство признаков демонстрируют отсутствие корреляций между ними, а изредка возникающие значимые корреляции носят случайный характер. Данные по родительским видам и гибридам первого поколения иллюстрируют независимость проявления использованных признаков. Это позволяет рассматривать наследование и изменчивость всех признаков в отдельности друг от друга.

У исследованных гибридов первого поколения наблюдается значительная мозаичность в характере наследования признаков (табл. 2). Закономерное наследование отчетливо проявляется только для меристических признаков: число лучей в анальном (промежуточное наследование) и спинном (матроклинное) плавниках; число тычинок на первой жаберной дуге (промежуточное); число глоточных зубов и число отверстий в сейсмочувствительном париетальном канале черепа (наследование с доминированием значений, характерных для плотвы). Ранее установленный материнский характер наследования (Николюкин, 1952) подтверждается только для *Db*. Для этого признака характерны и приведенные ранее данные об уровне изменчивости: для спинного плавника у некоторых видов карповых рыб не превышает 6% (Кирпичников, 1979, 1987). Также для *d.ph.* подтвердилось наследование с доминированием значений, характерных для плотвы (Николюкин, 1952). Автор предполагает, что данный феномен связан с проявлением атавизма.

При рассмотрении наследования и изменчивости признаков следует учитывать целый комплекс факторов. Это и формирование структур в процессе онтогенеза, и генети-

ческую детерминацию, и влияние внешних факторов среды. Стабильное матроклинное наследование в *Db* связано, вероятнее всего, с непосредственным подавлением отцовского генома. Для данного признака характерны стабильные значения гибридного индекса с отчетливым проявлением материнского влияния.

Таблица 2. Характер наследования морфологических признаков по генерациям.

Признак	Экспериментальная генерация			
	2001	2002	2003	2004
<i>Ab</i>	III			
<i>Db</i>	I			
<i>Va</i>	II	III	II	II
<i>Vi</i>	I	V	III	III
<i>Va+Vi</i>	II	I	I	I
<i>Vc</i>	V	V	III	III
<i>Vert</i>	V	V	II	II
<i>d.ph.</i>	V			
<i>sp.br.</i>	III			
<i>l.l.</i>	IV	V	III	III
<i>S_D</i>	-	III	V	III
<i>S_A</i>	-	III	III	III
<i>CSO_{fr+par}</i>	IV	V	V	V
<i>CST_{par}</i>	V			
<i>CPM_{pop}</i>	III	III	IV	IV
<i>CPM_{dn}</i>	IV	I	IV	V
<i>lo</i>	V	V	IV	V
<i>io</i>	IV	IV	I	IV
<i>ao</i>	IV	V	IV	V
<i>c</i>	V	IV	IV	II
<i>lA</i>	V	III	III	III
<i>lD</i>	IV	IV	IV	I
<i>aA</i>	V	III	III	III
<i>pA</i>	V	III	III	IV
<i>aD</i>	V	III	IV	III
<i>pD</i>	V	III	V	II
<i>H</i>	V	III	V	II
<i>h</i>	IV	IV	IV	II

Условные обозначения к таблице 2: I – матроклинное наследование; II – патроклинное наследование; III – промежуточное наследование; IV – доминирование значений, характерных для признаков леща; V – доминирование значений, характерных для признаков плотвы.

Высокие показатели изменчивости при стабильном наследовании для таких признаков гибридов, как *Ab*, *sp.br.* (3.91 - 6.87%), по-видимому, связаны со значительной разницей в значениях этих признаков и показателях изменчивости непосредственно у одного или обоих родительских видов (Изюмов, Касьянов, 1995; Касьянов и др., 1982;

Кожара и др., 1999). Сходные результаты были получены В.С. Кирпичниковым (1979) для числа жаберных тычинок некоторых карповых рыб. Низкие показатели изменчивости для количества рядов чешуй над (1.92%) и под (2.58%) боковой линией и для числа чешуй в боковой линии (4.08%), очевидно, связаны с ранним окончанием дифференциации чешуйного покрова и низкой изменчивостью у обоих родительских видов.

Для признаков сейсмоденситивных каналов черепа характерны более высокие значения показателей изменчивости, чем у признаков осевого скелета или глоточных зубов. Если рассматривать с позиции онтогенеза и непосредственно сроков формирования структур, то формирование каналов происходит вплоть до двухлетнего возраста особей (Дислер, 1960). Это, возможно, объясняет непостоянство в характере наследования данных признаков. Закономерное наследование выявлено только для CST_{par} , что, вероятно, связано с более ранним формированием CST_{par} по сравнению с другими каналами. Сформировавшийся канал у родительских видов отмечается уже на стадии малька длиной 33-36 мм, тогда как, например, каналы CSO_{fs+par} и CPM_{dn} частично представлены вторичными невромастами (Дислер, 1960). Высокий уровень и значительные колебания изменчивости данного признака у гибридов (9.37-21.92%) связан с существенной разницей в значениях и высокой изменчивостью этих признаков непосредственно у обоих родительских видов (3.37-14.14%) в зависимости от генерации. Существенные колебания изменчивости числа пор в сейсмоденситивных каналах черепа, возможно, связаны также с воздействием негенетических факторов. Об этом свидетельствуют сходные эмпирические данные по другим видам рыб (Ненашев, 1966; Касьянов и др., 1982; Касьянов, Изюмов, 1990; Васильева, Устарбеков, 1991; Kozhara, Mironovsky, 1995; Kozhara, 1997; Васильева, 2005; Крылов, 2005, 2008).

Рассматривая закономерности наследования и изменчивости признаков при гибридизации таксономически валидных видов, следует учитывать, что происходит контаминация двух разнородных генетических программ развития. Предполагается, что при жесткой детерминации признака (доминирование по одному из родителей или четкое промежуточное наследование) его проявление будет носить стабильный характер. Даже при сочетании двух разнородных геномов и изменении в абсолютных значениях признака, характер наследования и значения гибридного индекса остаются постоянными для Db , Ab , CST_{par} у обоих реципрокных гибридов (табл. 3). При нарушении в реализации генетических программ развития, проявление признака становится нестабильным (Vi , $Va+Vi$, CSO_{fs+par} , CPM_{pop} и CPM_{dn}). У отдельных особей возможно проявление значений признаков, не встречающихся у родительских видов, а также уродств и фенотипических отклонений отдельных структур. Резкие колебания гибридного индекса таких признаков у однотипных гибридов, появление отрицательных значений и значений, превышающих 100%, могут служить косвенным доказательством расшатывания их наследования (табл. 3).

Полное отсутствие закономерного наследования в группе пластических признаков (табл. 2), возможно, связано со сложной системой их генетической детерминации. По современным данным пластические признаки определяются большим количеством генов - от 10 до нескольких тысяч (Мазер, Джинкс, 1985). Их генетическая вариация, как правило, невелика (обычно не более 30%) и в тех случаях, когда она достигает 80-90%, большая ее часть аддитивна (Мазер, Джинкс, 1985). У гибридов генетическая составляющая в наследовании признака зависит от обоих геномов, полученных от родителей, что расширяет диапазон и направленность проявления признака. В исследованиях ряда авторов также указывают на значительные колебания в наследовании пластических признаков рыб (Ненашев, 1966; Кирпичников, 1987; Васильева, Васильев, 2005).

Таблица 3. Индекс гибридности (I , %) меристических признаков реципрокных гибридов плотва \times лещ (П \times Л) и лещ \times плотва (Л \times П) по генерациям.

Признак	2001		2002		2003		2004	
	П \times Л	Л \times П	П \times Л	Л \times П	П \times Л	Л \times П	П \times Л	Л \times П
Va	79.38	<u>27.62</u>	41.04	<u>28.78</u>	<u>22.63</u>	66.32	47.01	90.77
Vi	<u>26.49</u>	70.28	49.44	48.13	40.91	<u>-90.91</u>	59.65	50.53
$Va+Vi$	55.48	<u>-2.06</u>	31.90	74.07	<u>20.24</u>	100.00	35.00	129.00
Vc	45.33	<u>25.01</u>	42.38	<u>23.38</u>	53.76	51.77	51.99	40.49
$Vert$	45.30	34.72	45.91	35.19	73.59	<u>23.24</u>	58.13	<u>8.49</u>
Ab	36.57	42.19	41.62	42.19	44.59	35.35	38.99	30.23
Db	<u>21.62</u>	86.21	<u>26.57</u>	88.21	<u>28.57</u>	80.95	<u>20.00</u>	98.00
$sp.br.$	52.66	72.23	52.66	68.30	38.12	54.18	39.21	42.38
$ll.$	51.33	58.70	31.48	48.98	63.61	42.35	58.12	38.32
S_D	-	-	37.05	36.08	46.94	53.89	49.89	45.67
S_A	-	-	41.58	46.01	48.99	58.59	52.77	45.96
CSO_{fr+par}	86.84	77.86	37.67	49.80	<u>-63.41</u>	60.98	<u>-23.72</u>	25.00
CST_{par}	<u>7.68</u>	<u>9.60</u>	<u>8.68</u>	<u>11.43</u>	<u>18.63</u>	50.98	<u>14.04</u>	48.42
CPM_{pop}	89.66	63.79	37.93	65.84	139.58	88.50	102.46	62.46
$c.i.o.$	32.60	61.05	32.60	53.19	56.40	60.21	47.87	<u>27.45</u>
CPM_{dn}	31.80	70.97	<u>-1.68</u>	79.41	<u>20.03</u>	71.82	<u>3.40</u>	35.51

Условные обозначения к таблице 3: >70 – значения признаков, приближенные к значениям признаков леща; **70-30** – промежуточное проявление признака; ≤ 30 – значения признаков, приближенные к значениям признаков плотвы.

Для пластических признаков отмечаются колебания в значениях коэффициента вариации в разных генерациях. Наименьшие значения изменчивости, как для гибридов, так и для родительских видов, отмечаются для c , h , а наибольшие – для pA , pD , io , ao . Изменение пластических признаков происходит в течение всей жизни, особенно в период до полного полового созревания. В дальнейшем изменчивость пластических признаков

снижается и изменение пропорций тела, при увеличении его размеров, незначительно. При достаточно низком коэффициенте наследования и сильно варьирующих показателях изменчивости, отбор и определение гибридов и родительских видов по некоторым экстерьерным показателям может быть эффективен, несмотря на их большую зависимость от условий среды и возраста особей.

Сравнительный анализ изменчивости морфологических признаков в эксперименте и в естественных условиях. Проведение сравнения изменчивости возможно только для меристических признаков, так как изменчивость пластических признаков сильно зависит от возраста и условий обитания особей.

Первое, что отмечается при сравнении изменчивости признаков гибридов – это более высокие значения коэффициента вариации для признаков природных особей, нежели в экспериментальных генерациях (табл. 4). При этом показатели изменчивости признаков природных и взятых для экспериментов родительских особей приблизительно равноценны. Повышенные значения коэффициента вариации у природных родительских особей отмечаются только для некоторых признаков черепа (*c.i.o.*, CPM_{dn}) (табл. 4).

Таблица 4. Значения коэффициента изменчивости ($CV\%$) морфологических признаков леща, плотвы и гибридных особей (экспериментальный и природный материал).

Признак	Экспериментальный материал					Природный материал		
	Лещ	Плотва	Лещ x Плотва	Плотва x Лещ	Среднее для гибридов	Лещ	Плотва	Гибрид
<i>Ab</i>	6.33	2.50	6.56	4.90	5.73	3.53	2.55	23.62
<i>Db</i>	0.30	2.32	1.26	2.27	1.77	0.00	0.83	3.18
<i>Va</i>	1.65	1.91	1.33	1.81	1.57	1.67	2.06	2.73
<i>Vi</i>	4.76	6.12	6.87	6.14	6.51	7.44	9.09	13.53
<i>Va+Vi</i>	1.32	1.38	1.31	1.20	1.26	1.36	1.77	4.65
<i>Vc</i>	2.22	1.71	2.75	1.29	2.02	2.29	1.34	4.52
<i>Vert</i>	1.03	1.10	1.14	0.59	0.87	0.71	0.65	2.85
<i>d.ph.</i>	0.70	0.47	0.58	1.67	1.13	0.00	1.77	2.49
<i>sp.br.</i>	6.09	6.43	6.84	3.91	5.38	5.08	8.72	6.9
CSO_{fr+par}	7.77	4.64	6.49	7.94	7.22	11.51	6.32	10.80
CST_{par}	11.98	12.86	11.09	16.86	13.98	19.53	9.09	16.25
CPM_{pop}	6.71	6.45	11.47	6.54	9.01	5.84	10.47	8.01
CPM_{dn}	7.86	11.69	22.31	26.77	24.54	10.06	14.88	10.87
S_D	2.29	1.72	2.44	1.23	1.84	6.99	2.76	4.15
S_A	2.83	2.82	3.60	1.08	2.34	3.02	0.00	4.82
<i>l.l.</i>	3.63	2.82	5.08	4.77	4.93	4.77	2.08	6.86

Для природных гибридов наибольшее значение изменчивости в группе меристических признаков характерно для числа ветвистых лучей в *Ab* (23.62%), числа тычинок на первой жаберной дуге (6.9%) и числа позвонков *Vi* (13.53%). Во-первых, эти признаки обладают максимальными значениями изменчивости (кроме *Ab* у плотвы) и значитель-

ной разницей в абсолютных значениях у родительских видов, что непосредственно сказывается на показателях у потомков (например, искусственные генерации). Во-вторых, среди исследованных природных гибридов присутствуют не только особи первого, но и последующих поколений. Значения некоторых признаков таких гибридов могут носить как промежуточный характер, так и соответствовать значениям одного из родительских видов (включая крайние значения признаков), что расширяет предел варьирования значений этих признака у гибридов. Также повышению уровня изменчивости способствует снижение доли близкородственных скрещиваний в популяции.

Таблица 5. Гибридный индекс (I) меристических признаков леща, плотвы и их гибридов (экспериментальный и природный материал).

Признак	Экспериментальный материал 2001-2004 гг.			Природные гибриды
	Плотва x Лещ	Лещ x Плотва	Среднее для гибридов	
<i>l.l.</i>	51.13	47.09	49.11	49.80
<i>S_D</i>	33.47	33.91	44.92	43.71
<i>S_A</i>	35.83	37.64	48.98	46.27
<i>Ab</i>	40.44	37.49	38.97	36.71
<i>Db</i>	24.19	88.34	56.27	73.36
<i>Va</i>	47.52	53.37	50.44	70.05
<i>Vi</i>	44.12	-5.49	19.31	53.39
<i>Va+Vi</i>	35.65	75.25	55.45	83.98
<i>Vc</i>	48.37	35.16	41.76	53.76
<i>Vert</i>	55.73	25.41	40.57	35.73
<i>CSO_{fr+par}</i>	-40.65	53.41	6.38	61.23
<i>CST_{par}</i>	12.26	30.11	21.18	28.36
<i>CPM_{pop}</i>	117.41	70.15	93.78	97.82
<i>CPM_{dn}</i>	13.39	64.43	38.91	75.08
<i>sp.br.</i>	45.66	59.27	52.47	55.96

Значения гибридного индекса отдельных признаков могут указывать на присутствие в выборке природных гибридов не только особей первого поколения, но и последующих (табл. 5). Учитывая, что в природе рецiproкные гибриды первого поколения практически неотличимы друг от друга, лучше всего проводить сравнение значений гибридного индекса признаков со средними и обобщенными значениями индексов экспериментальных гибридов. Значения гибридного индекса признаков природных гибридов для *l.l.*, *S_A*, *S_D*, *Ab*, *CPM_{pop}*, *sp.br.* близки к средним обобщенным значениям признаков экспериментальных гибридов (табл. 5). Для признаков природных гибридов *Vi*, *Vc* характерны значения близкие к таковым у гибридов плотва x лещ, а для признаков *CPM_{dn}*, *CST_{par}*, *CSO_{fr+par}*, *Db*, *Va*, *Va+Vi* - к значениям этих признаков у гибридов лещ x плотва. При этом преобладание вкладов плотвы характерно для *CST_{par}* и у природных, и у экспериментальных гибридов. Результаты, полученные на экспериментальных гибридах, подтвер-

ждают, что исследованные природные гибриды – гибриды плотвы и леща. Это подтверждают значения гибридного индекса признаков $l.l.$, S_A , S_D , Ab , $sp.br.$, $Vert$. О наличии особей от скрещивания гибридов первого поколения с лещом свидетельствуют значения гибридного индекса признаков, превышающие значения гибридных индексов признаков, полученных для экспериментальных гибридов (V_i , V_c) или более 70 % (Db , CPM_{dn} , V_a , V_a+V_i).

ГЛАВА IV. ВОЗМОЖНОСТЬ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ ПРИ ИДЕНТИФИКАЦИИ ГИБРИДОВ.

Оценка идентификационной значимости разных морфологических признаков.

Применение многомерного анализа исследованных признаков для диагностики гибридов позволяет с достаточно большой точностью отделить их от родительских видов. В пространстве главных компонент можно выделить три области с различной степенью перекрытия (рис. 3).

Наиболее четкую картину разделения гибридов и родительских видов дают меристические признаки (рис. 3а, 3б). При этом основной вклад вносят следующие признаки: $l.l.$, S_D , S_A , Ab , $sp.br.$, V_c , $Vert$, Db и CST_{par} . Среди пластических признаков основной вклад вносят lA , aA , pA , c , pD , H и h (рис. 3в). Данные признаки характеризуются промежуточными абсолютными значениями и сильно влияют на пропорции тела рыба, привлекающие свое внимание при первом определении. Поэтому их включение также необходимо при идентификации гибридных особей.

Таким образом, распознавание гибридов и родительских видов возможно при комплексном анализе всех меристических и пластических признаков. Однако достоверно установить комбинацию прошедшего скрещивания невозможно.

Идентификация естественных гибридов. Опираясь на данные, полученные при изучении искусственных гибридов, была проведена идентификация гибридов из естественных условий. Для анализа использовался комплекс как меристических, так пластических признаков. При этом применяли признаки со стабильным характером наследования, низкой изменчивостью и вносящих наибольший вклад при идентификации искусственных гибридов. В итоге были использованы следующие меристические признаки: разветвленные лучи в спинном (Db) и анальном (Ab) плавниках, число жаберных тычинок на 1-й жаберной дуге ($sp.br.$), число позвонков в хвостовом (V_c) отделе, общее число позвонков ($Vert$), число отверстий в канале parietale (CST_{par}), число чешуй в боковой линии ($l.l.$), число рядов чешуй над (S_D) и под (S_A) боковой линией. Также в анализ были включены пластические признаки, выраженные в процентах длины тела (l): длина головы (c), длина основания анального плавника (lA), длина основания спинного плавника (lD), антеанальное расстояние (aA), постанальное расстояние (pA), антедорсальное расстояние (aD), наибольшая высота тела (H), наименьшая высота тела (h).

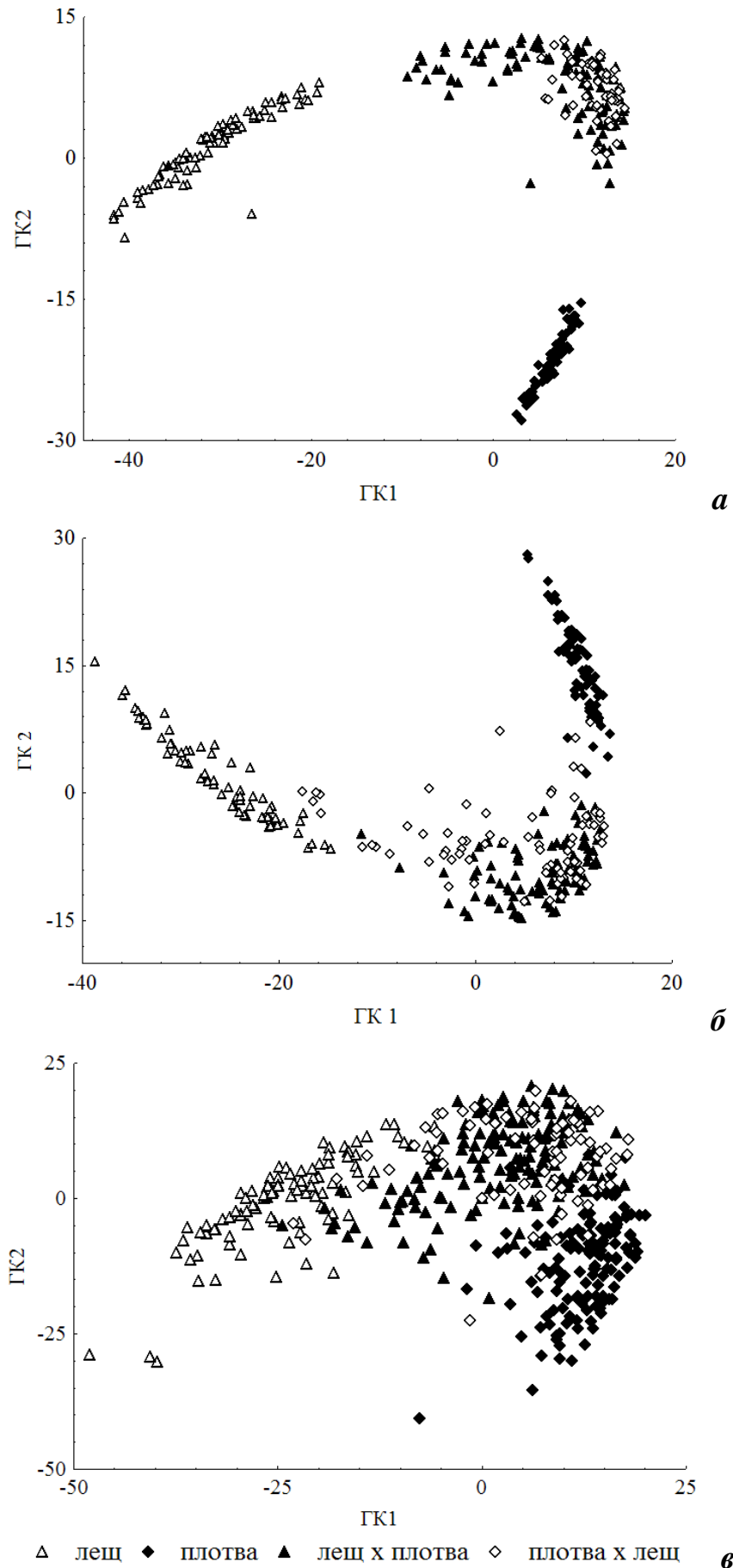


Рисунок 3. Идентификация сеголетков леща, плотвы и гибридов (плотва x лещ, лещ x плотва) по совокупности морфологических признаков: **а** - признаки структур с ранней дифференциацией в онтогенезе, **б** - признаки структур с поздней дифференциацией в онтогенезе, заканчивающих формирование в течение первого года жизни, **в** - пластические признаки.

При комплексном анализе гибридов и родительских видов по совокупности всех морфологических признаков в пространстве главных компонент гибриды четко отделяются от родительских видов (рис. 4). Среди 110 особей из естественных условий, первоначально определенных по экстерьеру как гибриды, выявлены один лещ, одна плотва и 108 гибридов, идентифицированных как гибриды леща и плотвы. При анализе сами гибриды тоже разделились на две группы. Из этих гибридных особей 104 экз. определены, как гибриды F_1 , а 4 экз., как гибриды F_{1+n} , вероятней всего бэкрросы между гибридными особями и лещом (рис. 4). Данный анализ подтвердил предположение, сделанное по значениям гибридного индекса о присутствии в выборке природных гибридов нескольких поколений и вероятных бэкрросов с лещом.

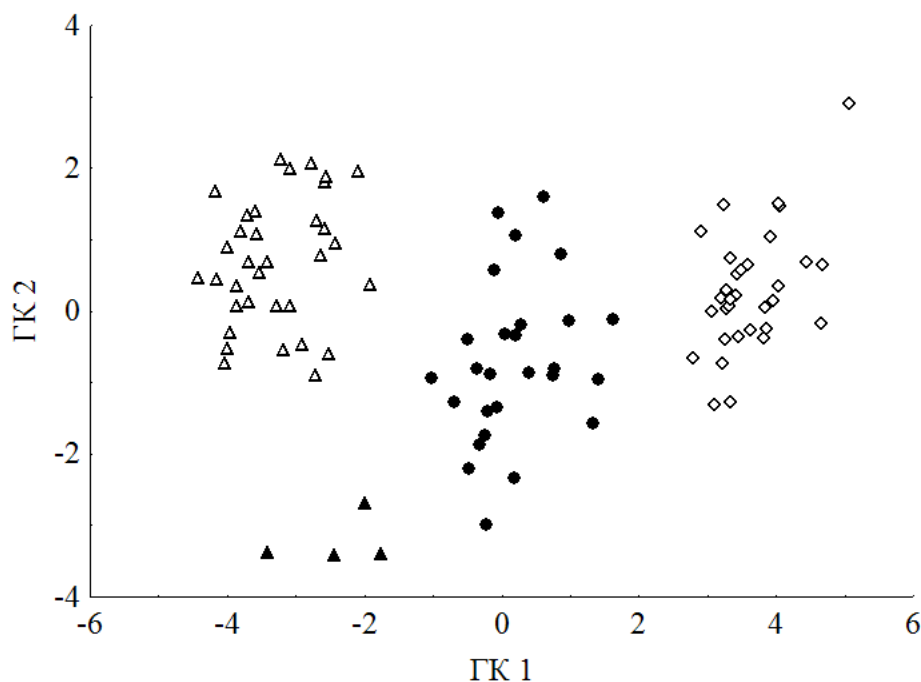


Рисунок 4. Распределение природных особей плотвы, леща и их гибридов в пространстве главных компонент по совокупности морфологических признаков.

◇ - плотва; △ - лещ; ● - гибриды F_1 ; ▲ - предполагаемые гибриды F_{1+n} .

Таким образом, выделенные признаки делают возможным распознавание природных гибридов и родительских видов. Подобный подход позволяет выявить не только гибридов первого поколения, но и потомков от скрещивания гибридов с родительскими видами.

Предложенная ниже схема по первичному определению природных гибридов леща и плотвы позволяет выявить не только гибридных особей с фенотипом F_1 , но и F_{1+n} , значения отдельных морфологических признаков которых могут совпадать со значениями признаков леща или плотвы. Более точная идентификация требует дальнейшего сравнения с предполагаемыми родительскими видами по всему комплексу меристических и пластических признаков с применением математической обработки.

Рекомендации по первичному определению природных гибридов леща и плотвы. Обратит внимание на пропорции тела рыбы (рис. 5) и следующие пластические призна-

ки: длина головы (c), длина основания анального плавника (IA), длина основания спинного плавника (ID), антеанальное расстояние (aA), постанальное расстояние (pA), антедорсальное расстояние (aD), наибольшая высота тела (H), наименьшая высота тела (h).

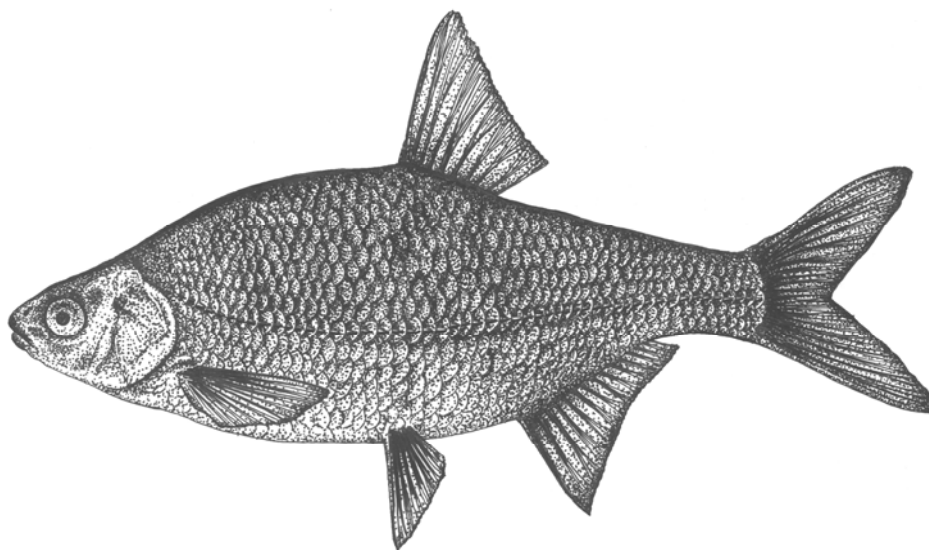


Рисунок 5. Внешний вид гибрида плотвы и леща из Рыбинского водохранилища.

Окраска тела серебристо-серая или серо-коричневая, иногда с золотистым отливом (в основном у особей старше пяти лет).

Радужная оболочка глаз в верхней части с оранжевым пигментом различной насыщенности, нижняя половина – беловатая.

Чешуя крупная.

Число чешуй в боковой линии ($l.l.$) 44 - 54

Число рядов чешуй над (S_D) боковой линией 8 - 12

Число рядов чешуй под (S_A) боковой линией 4 - 7

Спинной плавник III 8 – 10. Присутствует красный пигмент различной насыщенности.

Анальный плавник III 14 – 24. Начало основания анального плавника располагается за основанием спинного плавника или на одной оси с последним ветвистым лучом спинного плавника. У молоди плавник бледно оранжевый или почти бесцветный, прозрачный. У взрослых гибридов несколько вариантов окраски: *а.* плавник от светлого до темного серого цвета, иногда с небольшим красноватым пятном в передней его части; *б.* у некоторых особей наблюдается черная окантовка наружного края по всей длине бледно оранжевого плавника; *в.* бледно-оранжевый плавник.

Хвостовой плавник. Присутствует красный пигмент различной степени насыщенности.

Грудные плавники I 15. Присутствует красный пигмент различной насыщенности.

Брюшные плавники I 8. Присутствует красный пигмент различной насыщенности.

Рот конечный или полунижний.

Киль неярко выраженный позади брюшных плавников или отсутствует.

Число жаберных тычинок на 1-й жаберной дуге ($sp.br.$) 13 – 24

Число позвонков в хвостовом отделе (Vc) 14 – 19

Общее число позвонков ($Vert$) 39 – 44

Глоточные зубы однорядные (6-5 или 5-5, реже 5-6), редко двурядные (1.5-5.0, 1.5-5.1).

ВЫВОДЫ

1. В годы с неблагоприятными температурным и водным режимами в период нереста лещ и плотва размножаются на общих нерестилищах, что приводит к увеличению доли природных гибридов в водоеме. В годы с оптимальными условиями размножения гибридизация не отмечена или носит единичный характер.

2. В первые два года жизни длина тела гибридных особей, леща и плотвы совпадают. В дальнейшем (до четырех лет) одновозрастные гибридные особи по своим размерам близки к плотве и значительно уступают лещу. При этом для них характерен промежуточный темп роста. После четырех лет (начало полового созревания) гибридам при промежуточных параметрах линейного роста свойствен темп роста, сходный с таковым плотвы.

3. Закономерное наследование установлено только для меристических признаков: числа лучей в анальном (промежуточное наследование) и спинном (матроклинное наследование) плавниках; числа тычинок на первой жаберной дуге (промежуточное наследование); числа глоточных зубов и числа отверстий в сейсмогенном парietальном канале черепа (наследование с доминированием значений, характерных для плотвы).

4. Для меристических признаков, как гибридов, так и родительских видов, характерны постоянные значения изменчивости независимо от возраста.

5. При одинаковых значениях меристических признаков у природных и экспериментальных гибридов, для признаков природных особей характерны повышенные значения изменчивости из-за присутствия особей разных поколений со слабым генетическим родством.

6. Пластические признаки характеризуются нестабильным характером наследования и наибольшими колебаниями значений изменчивости, сильно зависящих от возрастного состава выборок и степени родства особей.

7. С высокой вероятностью гибридов первого поколения леща и плотвы из природных популяций можно определить по меристическим и пластическим признакам морфологических структур со стабильным характером наследования и низкой изменчивостью, с использованием методов многомерного анализа.

8. Характер распределения особей природных гибридов в пространстве главных компонент и повышенная изменчивость морфологических признаков у естественных гибридов по сравнению с искусственными свидетельствуют о наличии в Рыбинском водохранилище не только гибридов первого, но и последующих поколений.

СПИСОК ПУБЛИКАЦИЙ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

1. Кодухова Ю.В., Слынько Ю.В., Касьянов А.Н. К вопросу идентификации межвидовых гибридов карповых рыб в волжских водохранилищах озерного типа // Озёрные экосистемы: биологические процессы, антропогенная трансформация, качество воды. Белоруссия: БГУ, 2003. С. 584-585.
2. Кодухова Ю.В., Касьянов А.Н., Касьянова Н.В. Морфологические особенности природных гибридов плотвы и леща и возможность их распознавания в Рыбинском водохранилище // Биоразнообразии Верхневолжья: современное состояние и проблемы сохранения. Ярославль: ЯГПУ, 2004. С. 131-136.
3. Кодухова Ю.В. Использование гибридов рыб в качестве индикаторов состояния пресноводных водоемов (на примере Рыбинского водохранилища, Россия) // Наукові записки. Сер. Біологія. №3 (26). 2005. С. 216-218.
4. Кодухова Ю.В. Наследование морфологических признаков у реципрокных гибридов первого поколения леща *Abramis brama* (L.) и плотвы *Rutilus rutilus* (L.) // Актуальные проблемы экологической физиологии, биохимии и генетики животных. Саранск: МордвГУ, 2005. С. 104-108.
5. Кодухова Ю.В. Гибриды плотвы *Rutilus rutilus* (L.) и леща *Abramis brama* (L.) в Волжском плесе Рыбинского водохранилища // Биоразнообразии экосистем Поволжья: прошлое, современное состояние, будущее. Саратов: СФ ИПЭЭ РАН, 2005. С. 227-229.
6. Kodukhova J.V., Karabanov D.P. The problem of hybridization as one of the aspects of biological new formations' origin // "Biodiversity and role of zoocenosis in natural and anthropogenic ecosystems". Proc. III Int. Conf. Ukraine, Dnepropetrovsk Univ. 2005. P. 14-15.
7. Кодухова Ю.В. Воспроизводство рыб на зарегулированных участках рек (на примере нерестилищ Волжского плеса Рыбинского водохранилища) // Великие реки и мировые цивилизации. Астрахань: АстрГТУ-ЮНЕСКО, 2006. С. 372-375.
8. Кодухова Ю.В. «Биологические новообразования» и проблема оценки биоресурсов // Мат. X Междунар. научн. конф. КФ ПетрГУ. Ч.3. Апатиты: КФ ПетрГУ, 2007. С. 52.
9. Кодухова Ю.В., Слынько Ю.В. Закономерности наследования морфологических признаков у гибридов первого поколения леща *Abramis brama* L. и плотвы *Rutilus rutilus* L. (Cyprinidae) // Биология внутренних вод. №4. 2007. С. 70-75.

10. Кодухова Ю.В. Встречаемость, возрастные и ростовые особенности естественных гибридов леща *Abramis brama* (L.) и плотвы *Rutilus rutilus* (L.) (Cyprinidae) в Рыбинском водохранилище // Ихтиологические исследования на внутренних водоемах. Саранск: МордвГУ, 2007. С. 87-89.
11. Кодухова Ю.В., Слынько Ю.В. Закономерности изменчивости морфологических признаков у гибридов первого поколения леща и плотвы // Генетика, селекция, гибридизация, племенное дело и воспроизводство рыб. С.-Пб: ГосНИОРХ, 2008. С. 100-101.
12. Кодухова Ю.В. Изменчивости морфологических признаков гибридов первого поколения леща и плотвы Рыбинского водохранилища // Организмы, популяции, экосистемы: проблемы и пути сохранения биоразнообразия. Вологда: ВГПУ, ВЛ ГосНИОРХ, 2008. С. 51-55.