



УДК 597.531(268.46)

ИЗМЕНЧИВОСТЬ МЕРИСТИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ У ТРЕХИГЛОЙ КОЛЮШКИ ИЗ МАЛОГО ОЗЕРА КАРЕЛЬСКОГО ПОБЕРЕЖЬЯ БЕЛОГО МОРЯ

П.Н. Ершов^{1*}, Т.С. Иванова² и М.В. Иванов²

¹Зоологический институт Российской академии наук, Университетская наб. 1, 199034 Санкт-Петербург, Россия;
e-mail: petyershov@yandex.ru

²Санкт-Петербургский государственный университет, Университетская наб. 7/9, 199034 Санкт-Петербург, Россия

РЕЗЮМЕ

Получены данные по изменчивости меристических признаков у трехиглой колюшки из оз. Старушечье (Карельский берег Белого моря). Число боковых пластин у рыб из этой пресноводной популяции составило в среднем 8.7 ± 0.37 при индивидуальной изменчивости от 4 до 16 шт. Практически у всех исследованных особей (96%) обнаружены килевые пластины на хвостовом стебле. Обнаруженный фенотип колюшки (мало-пластинковая с килем) впервые отмечен для северо-восточной части ареала вида в Европе. По числу лучей в плавниках трехиглая колюшка из оз. Старушечье достоверно отличалась от малопластинковых колюшек из озер Лобанежское и Святое (о. Великий, Кандалакшский залив, Белое море), а по числу позвонков – от колюшки из оз. Святое.

Ключевые слова: Трехиглая колюшка, морфология, популяционная изменчивость, Белое море

MERISTIC VARIATION OF THE THREE-SPINED STICKLEBACK FROM A SMALL LAKE (KARELIAN COAST, WHITE SEA)

P.N. Yershov^{1*}, T.S. Ivanova² and M.V. Ivanov²

¹Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences, Universitetskaya Emb. 1, 199034 Saint Petersburg, Russia;
e-mail: petyershov@yandex.ru

²Saint Petersburg State University, Universitetskaya Emb. 7/9, 199034 Saint Petersburg, Russia

ABSTRACT

Data on the variability of meristic characters in three-spined stickleback from Starushechije Lake (Karelian coast, the White Sea) were obtained. The lateral plate number in fishes from this freshwater population varied from 4 to 16 with mean value (\pm SE) 8.7 ± 0.37 . Caudal set of plates forming a keel was detected in 96% of analyzed specimens. This phenotype of stickleback (low plated with a keel) was observed in the northeastern part of the European range for the first time. The three-spined stickleback from Starushechije Lake differed significantly by the fin rays numbers from the low plated sticklebacks inhabiting Lobanezhskoe and Svyatloe lakes (Velikiy Island, Kandalaksha Bay, White Sea) and by vertebrae number from Svyatloe Lake stickleback.

Key words: Three-spined stickleback, morphology, interpopulation variability, White Sea

* Автор-корреспондент / Corresponding author

ВВЕДЕНИЕ

Трехиглая колюшка *Gasterosteus aculeatus* Linnaeus, 1758 широко распространена в бассейне Белого моря, где образует морские и пресноводные популяции. Морская форма колюшки обитает в открытом море, а в июне мигрирует на нерест в мелководные губы и заливы, а также может заходить по ручьям в пресные водоемы. Жилые пресноводные популяции колюшки постоянно обитают в русловых и бессточных озерах, расположенных вдоль Карельского и Кандалакшского побережий Белого моря (Берг [Berg] 1949; Мухомедияров [Mukhomedyarov] 1966; Зюганов [Ziuganov] 1978).

Морфологические и биологические особенности колюшек с различным образом жизни отличаются. Среди морфологических признаков наиболее характерные отличия между пресноводными и морскими популяциями рыб наблюдаются по числу и характеру расположения боковых пластин. Морская колюшка в Белом море представлена почти исключительно морфой с полной серией костных пластин по бокам тела (*complete*). Доля рыб, у которых пластины частично покрывают туловище и присутствует киль на хвосте (морфа *partial*), составляет около 2% в популяции. Особи с небольшим числом пластин, расположенных только в передней части туловища (морфа *low*), в популяции морской колюшки отмечены не были (Мухомедияров [Mukhomedyarov] 1966; Потапова [Potapova] 1972; Зюганов [Ziuganov] 1978).

В пресноводных водоемах беломорского побережья обитают как мономорфные малопластинковые (*low*), так и полиморфные популяции, состоящие из разных фенотипов – *complete*, *partial* и *low* (Зюганов [Ziuganov] 1978). Согласно предположению Зюганова [Ziuganov] (1978), морфологическое разнообразие колюшек в малых озерах побережья Белого моря зависит от возможности иммиграции колюшки из моря. В изолированных озерах обитают, как правило, малопластинковые колюшки, а в водоемах, имеющих связь с морем, обнаружены различные фенотипы и в разном соотношении. Помимо репродуктивной изоляции от морской формы, на особенности морфологической дивергенции пресноводных колюшек влияют также различные популяционно-генетические и экологические факторы. В этой связи определенный интерес представляет изучение морфо-

логии колюшек из малых водоемов побережья, в значительной степени изолированных от моря. Целью настоящего исследования являлось изучение изменчивости меристических признаков у трехиглой колюшки из оз. Старушечье, малого изолированного водоема побережья Белого моря.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материалом для исследования послужили сборы, проведенные 7 августа 2013 г. в оз. Старушечье (Карельский берег, Кандалакшский залив, Белое море). Озеро площадью 0.1 км² находится на расстоянии около 500 м от побережья и на высоте примерно 15 м от уровня моря. В настоящее время озеро соединено с морем труднопроходимым для морской формы колюшки ручьем длиной около 1 км, который в нижнем течении в летний период просачивается сквозь галечный морской пляж. Лов рыб осуществляли с помощью малькового невода (длина 7.5 м, высота 1.5 м). У пойманных 52 экз. самок и самцов измеряли общую длину тела (*TL*) и исследовали следующие меристические признаки – число боковых пластин, число лучей в спинном (*D*) и анальном (*A*) плавниках, число позвонков. Количество позвонков подсчитывали с помощью рентгеновских снимков. Количество боковых костных пластин было подсчитано на левой стороне тела у рыб длиной более 30 мм (Hagen and Gilbertson 1972; Coad and Power 1974). Данные по самцам и самкам объединены, поскольку ранее Потапова [Potapova] (1972) и Зюганов [Ziuganov] (1978) не отмечали полового диморфизма у колюшки по анализируемым признакам.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Значения исследованных меристических признаков у колюшки длиной *TL* 30–53 мм приведены в таблице 1. У трехиглой колюшки из оз. Старушечье число боковых костных пластин на туловище варьирует в пределах от 4 до 16 (распределение нормальное, тест Шапиро–Уилка, $p > 0.05$), а доминируют в популяции особи с 7–9 пластинами (53%). Продольный ряд пластин, начинающийся от заднего края головы, отделен довольно значительным расстоянием от мелких килевых пластин, расположенных на хвостовом стебле. Пластины кия плотно прилегают друг к другу и снабжены гребнем посередине. Подавля-

Таблица 1. Меристические признаки трехиглой колюшки из оз. Старушечье, Карельское побережье, Белое море.
Table 1. Meristic characters of the three-spined stickleback from Starushechije Lake, Karelian coast, White Sea.

Признак Character	Среднее±стандартная ошибка Mean±standard error	Пределы варьирования Range of variation	Экз. Number
Число боковых пластин без кила Number of anterior lateral plates	8.7±0.37	4–16	52
Число лучей в <i>D</i> Number of dorsal fin rays	11.94±0.10	10–14	47
Число лучей в <i>A</i> Number of anal fin rays	8.72±0.09	7–10	46
Число позвонков Number of vertebrae	32.76±0.09	31–36	50

ющее большинство колюшек (96%) в исследованной популяции имело килевые костные пластины на хвостовом стебле, и лишь у 2 особей они отсутствовали. Число лучей в спинном и анальном плавниках у рыб из исследуемой популяции было достоверно выше (*t*-test, $p < 0.05$) по сравнению с малопластинковыми колюшками (морфа *low*) из изолированных озер Лобанежское и Святое (о. Великий, Кандалакшский залив, Белое море) (Зюганов [Ziuganov] 1978). По числу позвонков рыбы из озер Старушечье и Лобанежское были сходны, а колюшка из оз. Святое имела достоверно более низкое среднее значение этого признака (*t*-test, $p < 0.05$).

В соответствии с числом пластин на теле у трехиглой колюшки в ареале выделяют 3 морфы – *low*, *partial* и *complete* (Hagen and Gilbertson 1972; Bakker and Sevenster 1988). Согласно Вуттону [Wootton] (2009) у морфы *complete* число пластин составляет от 30 до 35, у морфы *partial* – от 12 до 30, а у морфы *low* наблюдается не более 14 пластин в передней части тела. Помимо указанных морф, некоторые авторы выделяют у колюшки еще один фенотипический вариант – малопластинковая с килем (*low with a keel*) (Ziuganov 1983; Vañbura 1994; Lucek et al. 2010), у которого число боковых пластин сходно с морфой *low*. Морфологические особенности изученной нами популяции колюшки из оз. Старушечье (мода 7–9 пластин) соответствуют фенотипу «малопластинковая с килем».

Популяции колюшки с этим фенотипом, в отличие от остальных, встречаются редко и были обнаружены в оз. Изник (Турция), в ряде озер тихоокеанского побережья США (Münzing 1962;

Hagen and Gilbertson 1972; Kynard and Curry 1976). Особи данного фенотипа были отмечены также в некоторых полиморфных популяциях из водоемов Исландии и Европы (Vañbura and Bakker 1995; Cano et al. 2006; Lucek et al. 2010, 2012). По среднему числу боковых пластин в передней части тела (колебания от 6.9 до 9.5) все обнаруженные мономорфные популяции, включая пресноводную популяцию из оз. Старушечье, были очень близки. Диапазон индивидуальных колебаний признака у колюшки из озер Северной Америки (5–16) и Старушечье (4–16) оказался сходным, а у колюшки из оз. Изник был существенно уже (5–9). Среди рыб данного фенотипа наибольшие различия по среднему числу позвонков наблюдались между колюшкой из оз. Изник (31.0 позвонков) и колюшками из остальных популяций (от 32.3 до 32.7 позвонков) (Münzing 1962; Hagen and Gilbertson 1972; наши данные). Среди ранее изученных мономорфных и полиморфных пресноводных популяций колюшек из озер побережья Белого моря (Зюганов [Ziuganov] 1978, 1991; Ziuganov 1983) и других водоемов северной части Скандинавии и России (Cano et al. 2006) фенотипический вариант рыб *low with a keel* не был обнаружен. В связи с тем, что исследования внутри- и межпопуляционной изменчивости *G. aculeatus* являются одним из важнейших направлений эволюционной биологии колюшковых (Bell 1984; Reimchen 1994; Wootton 1984, 2009; Colosimo et al. 2004), дальнейшее изучение морфологического разнообразия колюшек в бассейне Белого моря представляется весьма перспективным.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы приносят искреннюю благодарность рецензентам за критическое прочтение рукописи и высказанные замечания. Работа выполнена при поддержке Программы фундаментальных научных исследований государственных академий наук на 2013–2016 годы, направление 51 – Экология организмов и сообществ. Название темы: Жизненные стратегии и механизмы адаптаций беспозвоночных и рыб арктических морей. Гос. пер. № 01201351179.

ЛИТЕРАТУРА

- Bakker T.C.M. and Sevenster P. 1988.** Plate morphs of *Gasterosteus aculeatus* Linnaeus (Pisces: Gasterosteidae): comments on terminology. *Copeia*, **3**: 659–663.
- Bañbura J. 1994.** A new model of lateral plate morph inheritance in the three-spined stickleback, *Gasterosteus aculeatus*. *Theoretical and Applied Genetics*, **88**: 871–876.
- Bañbura J. and Bakker T.C.M. 1995.** Lateral plate morph genetics revisited: evidence for a fourth morph in three-spined sticklebacks. *Behaviour*, **132**:1153–1171.
- Bell M.A. 1984.** Evolutionary phenetics and genetics. The threespine stickleback *Gasterosteus aculeatus* and related species. In: B.J. Turner (Ed.). *Evolutionary genetics of fishes*. Plenum, New York: 431–528.
- Berg L.S. 1949.** Freshwater fishes of the U.S.S.R. and adjacent countries. 4-th ed. Vol. 3. Nauka, Moscow-Leningrad, 1382 p. [In Russian].
- Cano J.M., Matsuba C., Mäkinen H. and Merilä J. 2006.** The utility of QTL-linked markers to detect selective sweeps in natural populations—a case study of the EDA gene and a linked marker in threespine stickleback. *Molecular Ecology*, **15**: 4613–4621.
- Coad B.W. and Power G. 1974.** Meristic variation in the threespine stickleback *Gasterosteus aculeatus* in the Matamek river system, Quebec. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, **31**: 1155–1157.
- Colosimo P.F., Peichel C.L., Nereng K., Blackman B.K., Shapiro M.D., Schluter D. and Kingsley D.M. 2004.** The genetic architecture of parallel armor plate reduction in threespine sticklebacks. *PloS Biology*, **2**: 635–641.
- Hagen D.W. and Gilbertson L.G. 1972.** Geographic variation and environmental selection in *Gasterosteus aculeatus* L. in the Pacific Northwest, America. *Evolution*, **26**: 32–51.
- Kynard B. and Curry K. 1976.** Meristic variation in the threespine stickleback, *Gasterosteus aculeatus*, from Auke Lake, Alaska. *Copeia*, **4**: 811–813.
- Lucek K., Roy D., Bezault E., Sivasundar A. and Seehausen O. 2010.** Hybridization between distant lineages increases adaptive variation during a biological invasion: stickleback in Switzerland. *Molecular Ecology*, **19**: 3995–4011.
- Lucek K., Haesler M.P. and Sivasundar A. 2012.** When phenotypes do not match genotypes – unexpected phenotypic diversity and potential environmental constraints in Icelandic stickleback. *Journal of Heredity*, **103**(4): 579–584.
- Mukhomedyarov F.B. 1966.** Three-spined stickleback (*Gasterosteus aculeatus* L.) of the Kandalaksha Bay of the White Sea. *Voprosy Ikhtiologii*, **6**, 3(40): 454–467. [In Russian].
- Münzing J. 1962.** Ein neuer *semiarmatus*-Typ von *Gasterosteus aculeatus* L. (Pisces) aus dem Izniksee. *Mitteilungen aus dem Hamburgischen Zoologischen Museum und Institut*, **60**: 181–194.
- Potapova T.L. 1972.** Intraspecific variation of three-spined stickleback *Gasterosteus aculeatus* L. *Voprosy ikhtiologii*, **12**, 1(72): 25–40. [In Russian].
- Reimchen T.E. 1994.** Predators and morphological evolution in threespine stickleback. In: M.A. Bell and S.A. Foster (Eds.). *The evolutionary biology of the threespine stickleback*. Oxford University Press, Oxford: 240–276.
- Wootton R. J. 1984.** *A Functional Biology of the Sticklebacks*. Croom Helm, London, 265 p.
- Wootton R.J. 2009.** The Darwinian stickleback *Gasterosteus aculeatus*: a history of evolutionary studies. *Journal of Fish Biology*, **75**: 1919–1942.
- Ziuganov V.V. 1978.** The factors determined the morphological differentiation of three-spined stickleback (*Gasterosteus aculeatus*). *Zoologicheskii Zhurnal*, **57**: 1686–1694. [In Russian].
- Ziuganov V.V. 1983.** Genetics of osteal plate polymorphism and microevolution of threespine stickleback (*Gasterosteus aculeatus* L.). *Theoretical and Applied Genetics*, **65**: 239–246.
- Ziuganov V.V. 1991.** The family Gasterosteidae of world fish fauna. Nauka, Leningrad, 261 p. [In Russian].

Представлена 02 марта 2015; принята 11 ноября 2015.