Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии

Московская гимназия на Юго-Западе №1543

# Сравнение морфологии морской и пресноводных популяций трехиглой колюшки (*Gasterosteus aculeatus*) Белого моря и прилежащих к нему озер

Булахов Андрей Глебович

Научный руководитель:

к.б.н. Николай Сергеевич Мюге

Москва 2015

**Введение**

Трехиглая колюшка *Gasterosteus aculeatus* (Linnaeus, 1758) из семейства *Gasterosteidae* отряда *Gasterosteiformes* – некрупная (редко более 10см в длину) рыба, обитающая у побережий северных морей и в прилежащих пресноводных водоемах. Промыслового значения вид не имеет, однако является кормовым объектом для большого числа хищных рыб и рыбоядных птиц. Ее ареал довольно обширен (рисунок 1). Он простирается вдоль берегов практически всей Европы, востока России, доходя до Японии и Кореи. В Северной Америке вид распространен от Аляски до Калифорнии на западном побережье, на восточном побережье – от Гудзонского и до Чесапикского залива (Wootton, 1984). Такое широкое распространение трехиглая колюшка получила благодаря короткому жизненному циклу – половозрелыми рыбы этого вида становятся на второй-третий год жизни (зависит от региона; для Белого моря это три года, а для пресноводных озер у его берегов – 2 года), а живут 4-5 лет. Наиболее активно рыбы растут в первые два года жизни, потом рост замедляется, но не прекращается. Высокий уровень выживаемости молоди обеспечивает также забота о потомстве. Икра развивается в построенном самцом гнезде. Самец охраняет потомство и вентилирует гнездо движениями грудных плавников. В результате выживает около 90% икры, что является очень высоким показателем (В. В. Зюганов, 1991). Немаловажным является и широкий спектр питания колюшек, в основном состоящий из детрита и ракообразных – главным образом веслоногих.

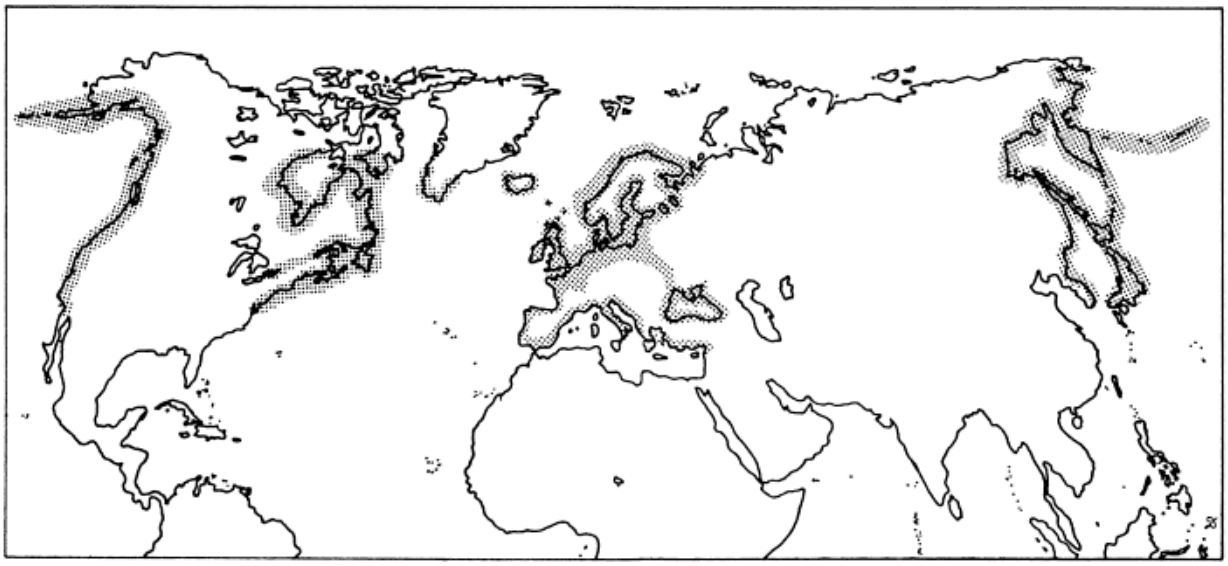

**Рисунок 1.** Ареал *Gasterosteus aculeatus* (Wootton, 1984)

Тело *Gasterosteus aculeatus* имеет веретенообразную форму и три шипа на спине перед спинным плавником. Они являются видоизмененными лучами первого спинного плавника. Брюшные плавники у колюшек также трансформировались в оборонительные шипы. В отличие от большинства рыб, вместо чешуи у *Gasterosteus aculeatus* по бокам тела костные пластины. Число этих пластин может варьировать в широких пределах - от нуля до 30-35. В зависимости от того, насколько рыбы покрыты этими пластинами, колюшек условно делят на три морфы (рисунок 2): *trachurus* (полностью покрытые особи с 30-35 пластинами), *semiarmatus* (от 12 до 30 пластин, причем есть непокрытая область перед килем), *leiurus* (от нуля до 12). Помимо числа пластин разные морфы отличаются особенностями метаболизма и распространением.

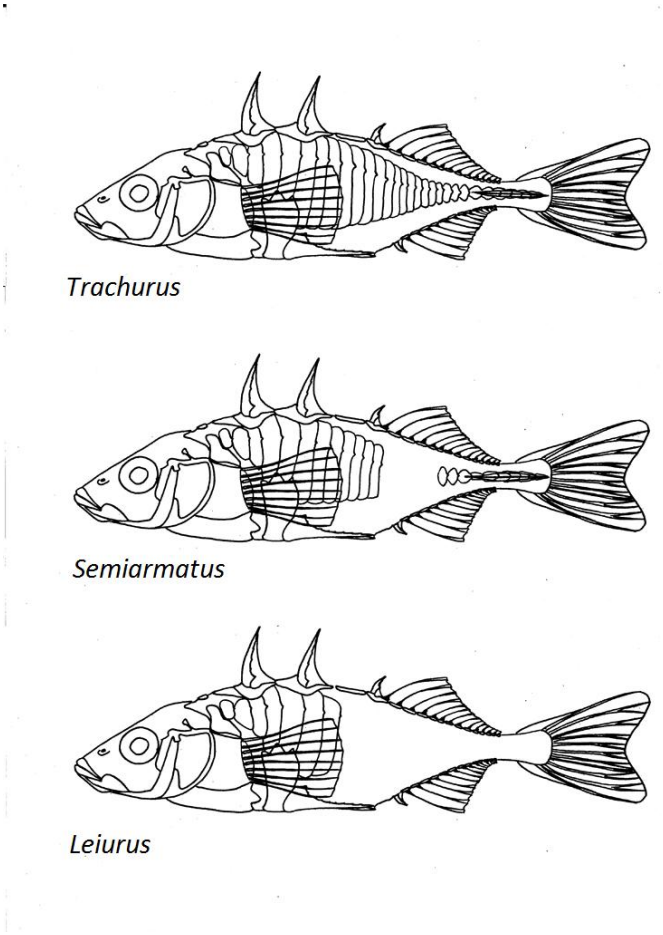


**Рисунок 2.** Три морфы *Gasterosteus aculeatus*

Морские популяции состоят почти целиком из представителей морфы *trachurus* с небольшой примесью *semiarmatus* (порядка 4-5%). Морфы *leiurus* в морских популяциях нет. Пресноводные же популяции могут иметь самый разнообразный состав. Это могут быть как популяции, полностью состоящие из *leiurus*, так и из *trachurus*. Встречаются также и смешанные популяции, где присутствуют сразу три морфы или любые две. Общие закономерности географического распределения типов популяций уже известны (Hagen, 1982). Особи разных морф обычно предпочитают партнеров той же морфы. Такая репродуктивная изоляция есть, например, в озере Азабачье на Камчатке (Ziuganov et al., 1987).

Чтобы объяснить наличие этих трех морф с точки зрения генетики, был предложен ряд моделей, призванных объяснить механизм «покрытости» этими костными пластинами. Одной из первых была предложена моногенная модель регуляции покрытости, где гомозигота по доминантному аллелю (AA) имеет фенотип *trachurus*, гетерозигота (Aa) – *semiarmatus*, а рецессивная гомозигота (aa) – *leiurus* (Münzing, 1959). Несколько позднее возникло предположение, что за данный признак отвечает пара несцепленных генов по механизму полимерии: 3-4 доминантных аллеля - *trachurus*, 2 - *semiarmatus*, 0-1 – *leiurus* (Hagen, Gilbertson, 1973). Более поздние генетические исследования предлагают эпистатическую модель с двумя генами. Также они показывают, что за формирование киля (боковых выступов на нескольких задних пластинах) отвечает еще один ген, не связанный с этими двумя (Ziuganov, 1983). Сейчас же считается, что основное влияние на число пластин оказывает ген Eda по механизму неполного доминирования (Colosimo et al., 2005).

Как уже было упомянуто, трехиглые колюшки – морские рыбы, нерестящиеся в пресноводных озерах и реках. Вообще, *leiurus* плохо приспособлены к жизни в соленой воде, а *trachurus* – к пресной (Heuts, 1947). В проведенных Хеутсом опытах колюшки умирали в непривычной среде в течение полутора суток. Колюшки для эксперимента отлавливались зимой, чтобы сезонная перестройка метаболизма морских колюшек при приходе на нерест весной – в начале лета не повлияла на результат. Именно из-за того, что вылов производили не в нерестовый период, *trachurus* в опытах погибали. В естественных же условиях в это время особи этой морфы могут некоторое время жить в пресной воде, а иногда они не уходят после размножения обратно в море. В результате в разных озерах и

реках формируются постоянные пресноводные популяции. Поскольку отбор в пресной среде идет на представителей *leiurus* и идет какое-то время, возникают смешанные популяции. Общие закономерности по соотношению морф в таких популяциях уже сформулированы (Münzing, 1963). Так, популяции *trachurus* встречаются в основном в открытом море, смешанные – вдоль северного побережья Европы кроме Скандинавии, а также на Балтике, *leiurus* – в пресноводных, изолированных от моря водоемах. Это подтверждают и другие исследования (Зюганов, 1988).

В данной работе рассматриваются популяции *Gasterosteus aculeatus*, выловленные у западных берегов Белого моря и в прилежащих водоемах. Цель нашей работы – выяснить отличаются ли морские и переходные (перешедшие от морской среды обитания к пресной) популяции Белого моря по ряду морфологических признаков. Мы решили выяснить, насколько полученные нами результаты совпадают с вышеизложенными обобщенными концепциями. Для этой цели мы решили изучить зависимость между фенотипом и генотипом в этих популяциях, а также посмотреть, каков будет фенотип у колюшек из морских популяций, которые еще со стадии малька развивались в пресной воде.

**Материалы и методы**

Отлов выборок производили летом в Кандалакшском заливе Белого моря. В данной работе представлено 13 выборок *Gasterosteus aculeatus*. Из них одна выборка взята из моря, рядом с Беломорской биологической станцией МГУ (ББС), остальные пробы брали из прилежащих к Белому морю озер, в разной степени изолированных от моря и с популяциями разных возрастов (подробнее на рисунке 3 и в таблице 1). Вылов производили летом, с берега, при помощи сачка или бредня. Колюшки из пробы АКВ всю жизнь со стадии малька прожили в пресноводном аквариуме в Москве. Мальков выловили там же где и пробу ББС. Выловленных рыб хранили в 96% этаноле.

| Проба | Координаты водоема | Число рыб | Число *trachurus* | Число *semiarmatus* | Число *leiurus* |
|---|---|---|---|---|---|
| АКВ | | 6 | 6 | 0 | 0 |
| ББС | 66.553328, 33.104462 | 24 | 23 | 1 | 0 |
| НЕЛ | 66.481733, 33.280966 | 30 | 29 | 1 | 0 |
| ПЕЛ | 66.484901, 33.270623 | 31 | 29 | 1 | 1 |
| НМЖ | 65.533100, 34.741638 | 17 | 16 | 1 | 0 |
| ВМЖ | 65.533045, 34.708184 | 21 | 17 | 3 | 1 |
| ЕРШ | 66.536136, 33.060187 | 54 | 17 | 19 | 18 |
| СОС | 66.136297, 34.298919 | 24 | 11 | 2 | 11 |
| ГОЛ | 66.286379, 33.390173 | 50 | 6 | 8 | 36 |
| СОН | 66.176681, 34.148076 | 50 | 0 | 0 | 50 |
| НИЛ | 66.491708, 33.097575 | 28 | 0 | 0 | 28 |
| МАШ | 66.295891, 33.364426 | 50 | 0 | 0 | 50 |
| ЧОР | 66.438991, 33.566102 | 50 | 50 | 0 | 0 |
| | Сумма | 435 | 204 | 36 | 195 |

**Таблица 1.** Выборки, представленные в работе

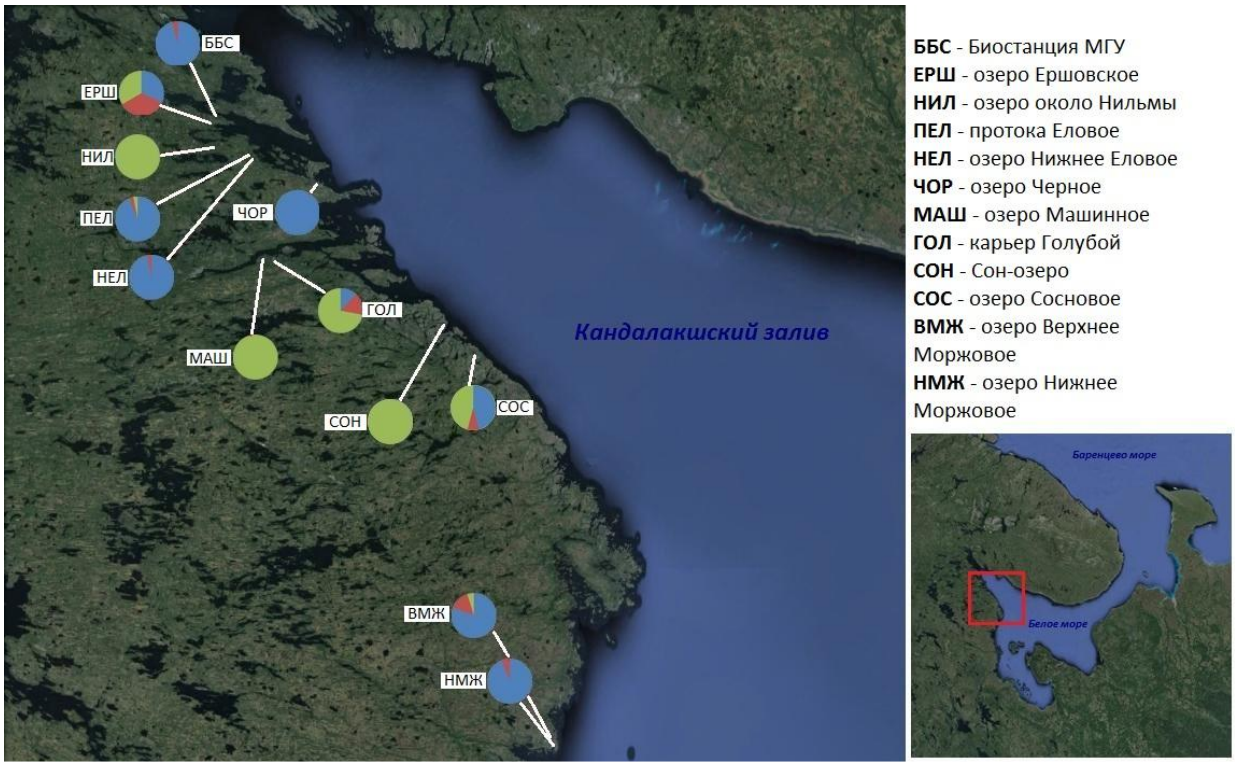


**Рисунок 3.** Места вылова выборок. Для каждой выборки дана круговая диаграмма, показывающая соотношение морф в популяции. Синий цвет – *trachurus*, красный – *semiarmatus*, зеленый - *leiurus*

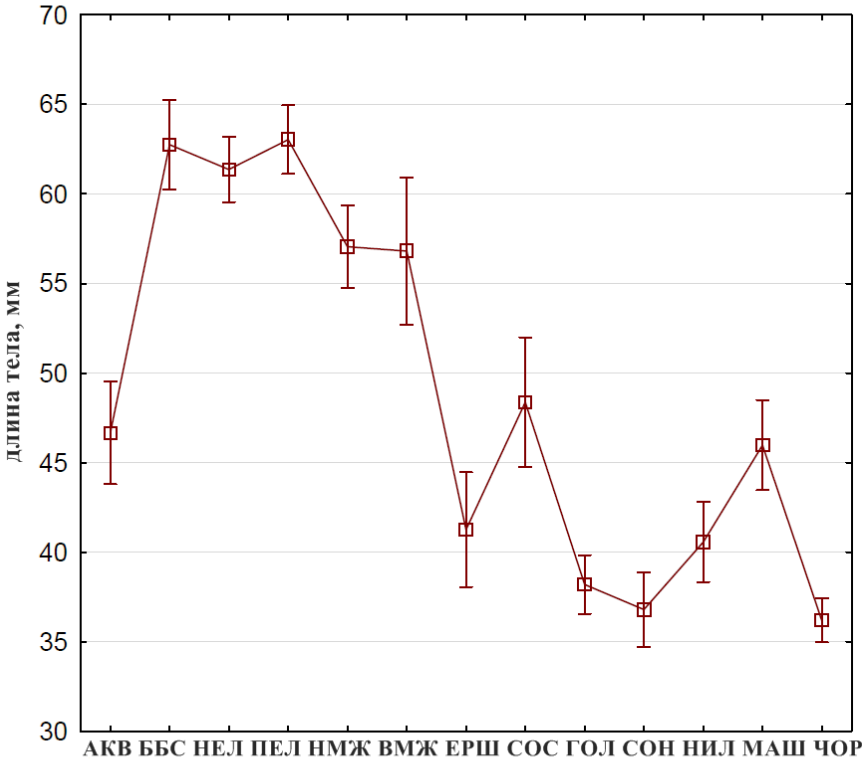


**Рисунок 4.** Длина тела для особей каждой популяции (среднее и 95% доверительный интервал)

В Москве рыб измеряли при помощи линейки (для длины тела; погрешность 1мм) и бинокуляра МБС-10 с микрометром (погрешность 20/110 мм). Были измерены следующие показатели: длина тела, длина головы, длины челюсти, диаметр глаза, расстояние от основания первого спинного шипа до заднего края эктокоракоида, высота тела рыбы в районе последнего спинного шипа, высота костной пластины в этом месте, высота тела в районе анального шипа, высота пластины здесь (подробнее смотри на рисунке 5). Длина тела была измерена в миллиметрах, остальные величины – в делениях сетки окуляра-микрометра. Эти величины в дальнейшем были переведены в миллиметры для удобства (20мм на 11 делений).

Полученные данные заносили в программу Excel. Обрабатывали данные в программе Statistica 10 и Excel. Для сравнения популяций были рассчитаны несколько относительных величин для каждой особи: относительная высота пластины под последним спинным шипом, над анальным шипом, отношение длины челюсти к длине головы, длины головы к длине тела, диаметра глаза к длине головы, расстояния от основания первого спинного шипа до заднего края эктокоракоида к длине тела. По этим параметрам, а также для длины тела и числа пластин, для каждой популяции были построены диаграммы среднего с 95% доверительным интервалом. Для диаграмм относительной высоты пластин брали только рыб, имеющих в обоих местах пластины, поэтому там нет популяций СОН, НИЛ, МАШ, в которых только *leiurus*. Достоверность различий проверяли при помощи критерия достоверно значимой разности Тьюки для выборок с неравным числом наблюдений. Поскольку ограничением для применения этого метода является нормальность распределения данных, нами были построены столбчатые диаграммы для каждого измеряемого параметра для каждой выборки. Эти диаграммы и значения критерия Тьюки можно найти в приложении.

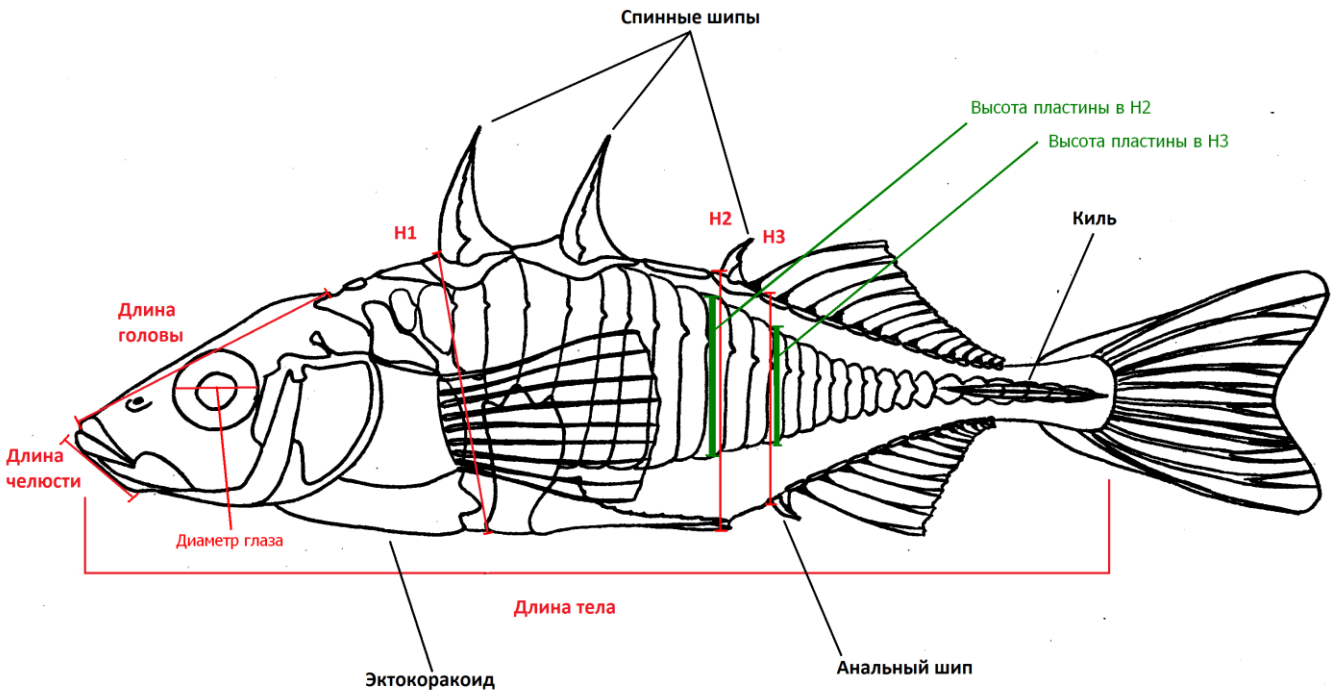


**Рисунок 5.** Схема промеров

## Результаты

Было выяснено, что в прилежащих к Белому морю водоемах существуют как смешанные популяции, в которых обнаружены все три морфы (ЕРШ, ГОЛ, СОС, ПЕЛ, ВМЖ), так и популяции где встречаются особи только одной морфы (*leiurus* в пробах НИЛ, МАШ, СОН, *trachurus* в пробе ЧОР). Морфологический состав, наиболее легкодоступных для проникновения морских нерестящихся особей водоемов НЕЛ, НМЖ от морской пробы ББС практически не отличается (доля *semiarmatus* в НЕЛ – 3,333%, НМЖ – 5,556%, ББС – 4,167%; остальные особи в этих пробах - *trachurus*).

Несмотря на присутствие *leiurus* в пробах ПЕЛ и ВМЖ, они достоверно не отличаются по числу пластин от морской популяции и подобных им по морфологическому составу популяций (Рисунок 6)). Рыбы, жившие в аквариуме, также попали в группу морских. Переходные популяции ЕРШ и СОС достоверно отличаются от всех остальных популяций, но не отличаются друг от друга. Несмотря на то, что состав пробы ГОЛ смешанный, он не такой как у двух уже упомянутых переходных популяций. Эта проба ближе к пресноводным популяциям, где обитает только *leiurus*. Популяции же НИЛ, СОН, МАШ, в которых встречаются только эта морфа, также достоверно отличается от двух групп – морской и переходной, однако НИЛ и ГОЛ по рассматриваемому признаку крайне схожи. Рыбы же из озера Черное (ЧОР), хотя и являются представителями пресноводной, изолированной от моря популяции, но по гену Eda (неопубликованные данные), не отличаются от морских популяций. Однако рыб с фенотипом *semiarmatus* в пробе ЧОР найдено не было. Поэтому по числу латеральных пластин эта пресноводная проба попала в группу морских.

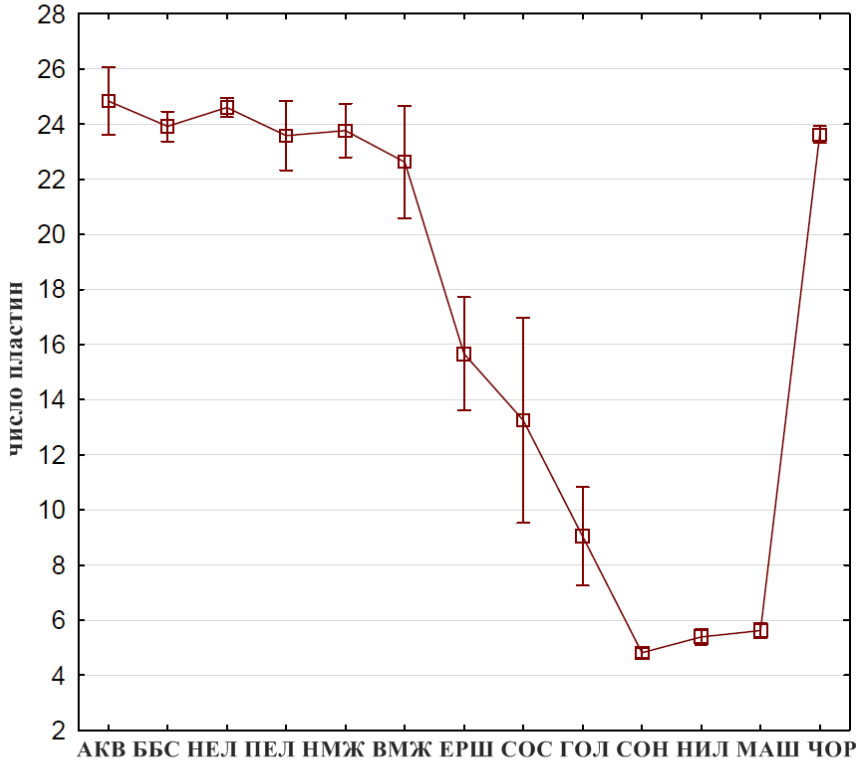


**Рисунок 6.** Число латеральных пластин в изученных популяциях колюшки (среднее и 95% доверительный интервал)

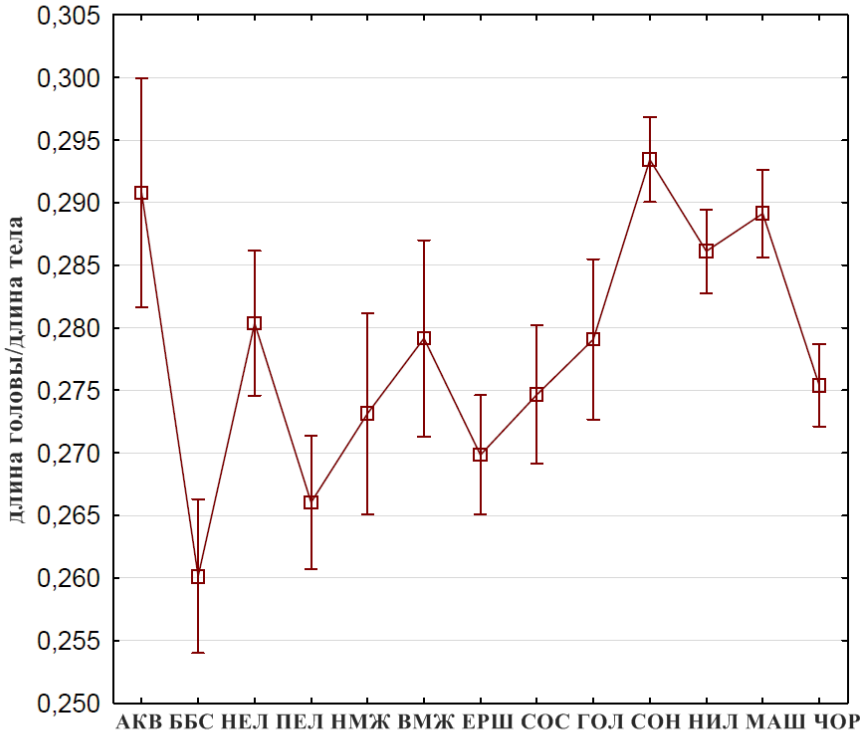


**Рисунок 7.** Отношение длины головы к длине тела для каждой популяции (среднее и 95% доверительный интервал)

Четкой зависимости между отношением длины головы к длине тела и фенотипическим составом популяций не выявлено (Рисунок 7). У трех популяций с малым числом пластин (МАШ, НИЛ, СОН) относительная длина головы достоверно больше чем в некоторых близких к морским популяциях или в переходных. Некоторые близкие к морским популяции различаются между собой. Так, ББС не отличается только от ПЕЛ и НМЖ.

По диаметру глаза относительно длины головы выборки можно разбить на две группы: подобные морским вместе ЕРШ и переходные с пресноводными (где встречаются только *leiurus*) (Рисунок 8). Выборка из озера Черное отличается от всех проб кроме АКВ. НМЖ занимает промежуточное положение между этими группами, достоверно не отличаясь ото всех проб кроме ЧОР.

Известно, что у рыб относительный размер глаза может меняться с увеличением возраста (длины). Так как выборки из разных озер имели разный возрастной состав (в пресноводных жилых популяциях преобладали рыбы возраста 1+, в то время как в морских популяциях – рыбы возраста 2 и 3 года, нами был проведен анализ зависимости диаметра глаза от длины рыбы,

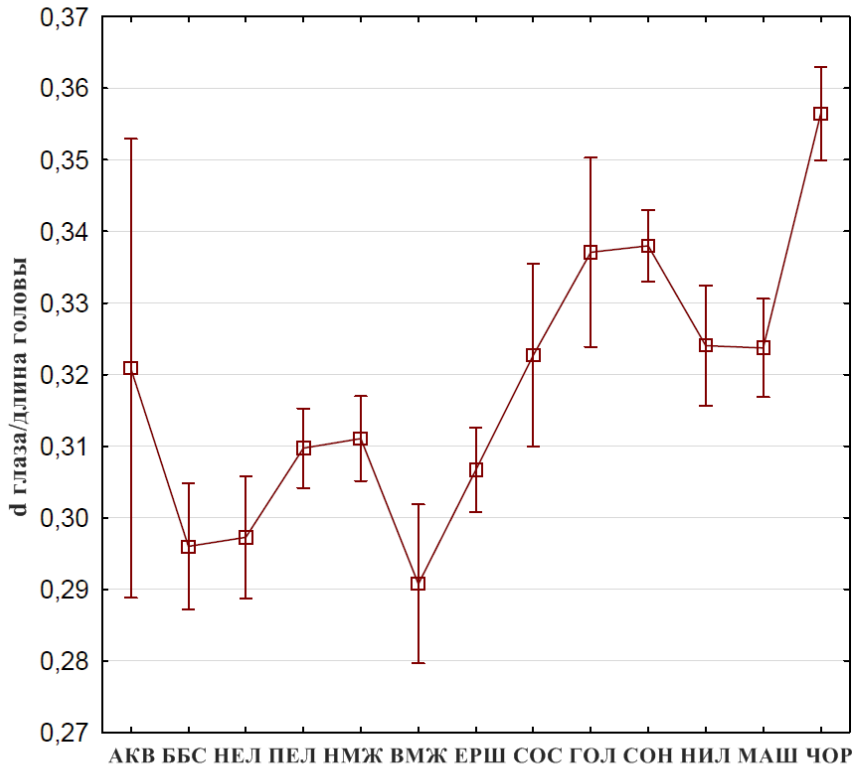


**Рисунок 8.** Отношение диаметра глаза к длине головы для каждой популяции (среднее и 95% доверительный интервал)

который показал, что относительный диаметр глаза к длине головы уменьшается с возрастом (Рисунок 9).

Таким образом, наблюдаемое уменьшение размера глаз у морских популяций обусловлено в первую очередь тем, что в этих выборках представлены крупные рыбы. Однако наиболее заметна разница в диаметре глаза между колюшкой из озера Ершовское и озера Черное. Между выборками из этих озер наблюдаются достоверные отличия. На рисунке 10 видно, что различие в относительном диаметре глаза наблюдаются между колюшками одного размера.

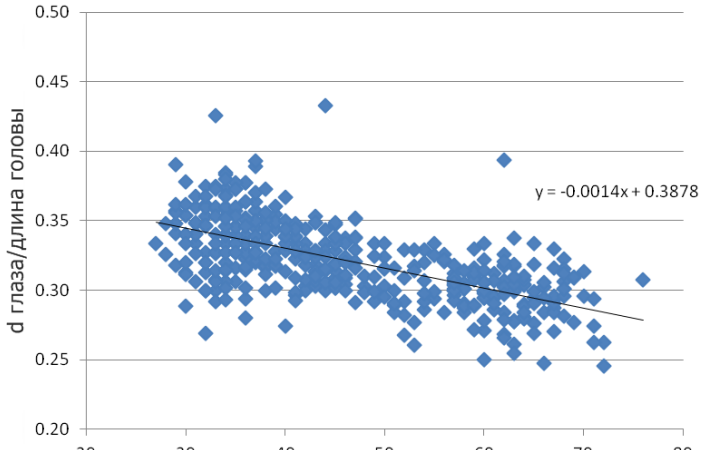


**Рисунок 9.** Зависимость отношения диаметра глаза к длине головы от длины тела

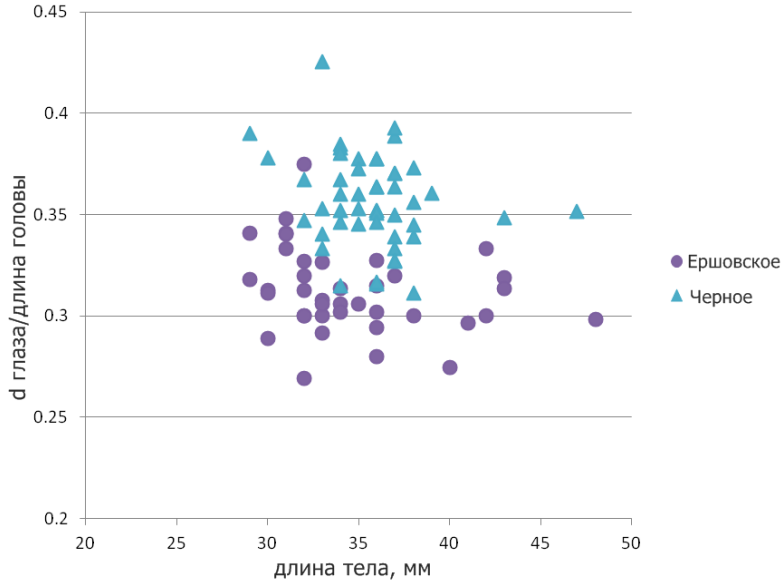


**Рисунок 10.** Зависимость отношения диаметра глаза к длине головы от длины тела для

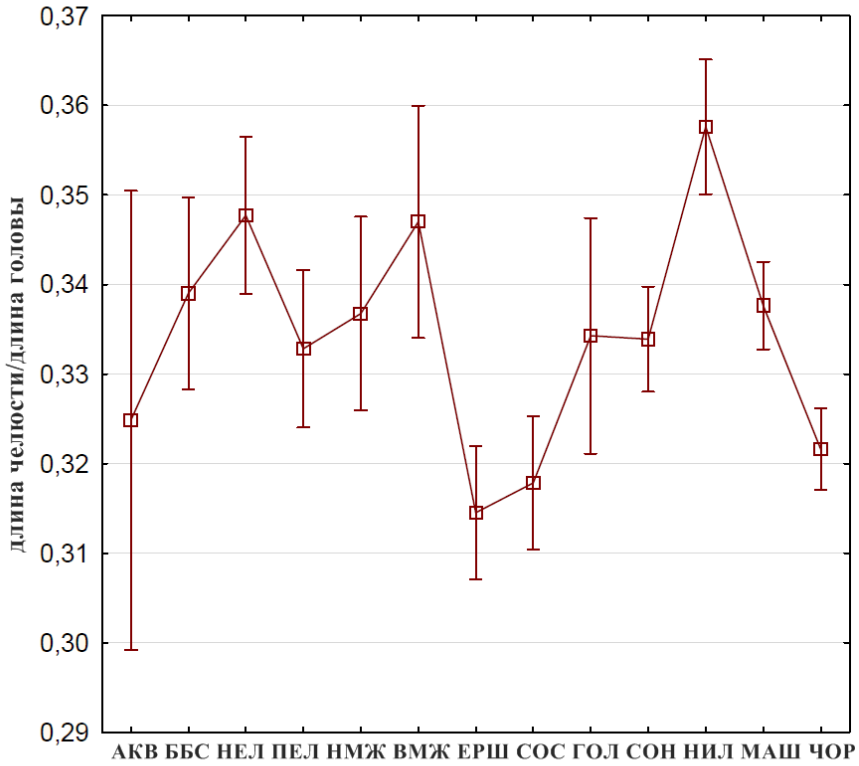


**Рисунок 11.** Отношение длины нижней челюсти к длине головы для каждой популяции (среднее и 95% доверительный интервал)

По относительной длине нижней челюсти (относительно головы) достоверных различий между большинством популяций нет (рисунок 11). Однако рыбы ЕРШ отличаются от рыб настоящих пресноводных популяций (СОН, НИЛ, МАШ) и ГОЛ меньшей челюстью. Наиболее крупная нижняя челюсть в пробах НИЛ, ВМЖ и НЕЛ. Вообще, значения этого признака ниже всего у переходных популяций, а выше всего – у пресноводных. Относительная длина челюсти у особей из озера Черное отличается только от выборок НЕЛ и НИЛ.

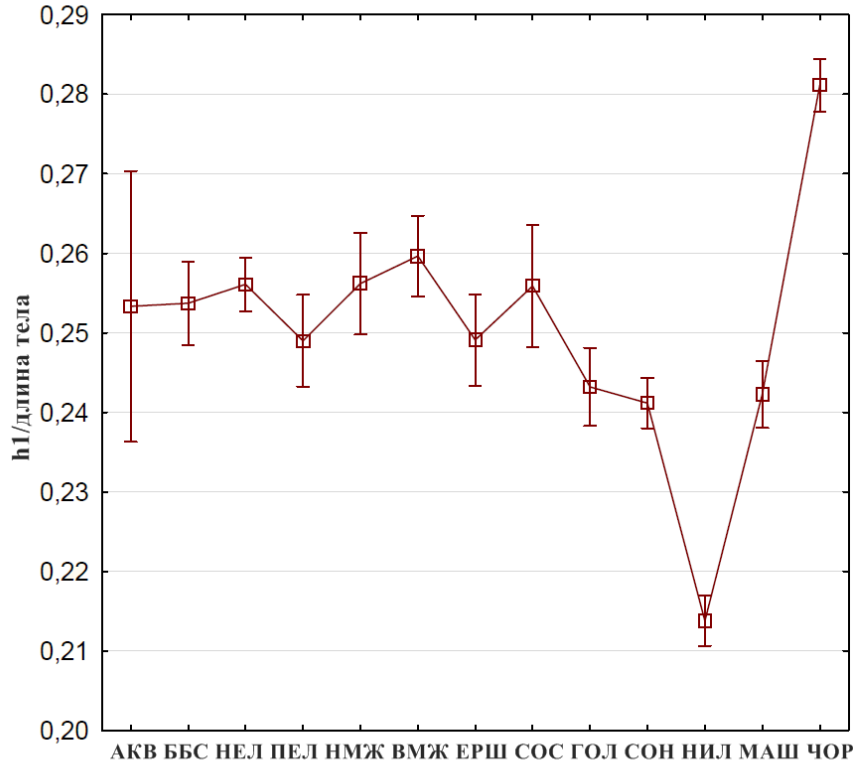


**Рисунок 12.** Отношение H1 к длине тела для каждой популяции

Значение отношения H1 к длине тела слабо отличается у большинства выборок (рисунок 12). Крайне «вытянутыми» оказались особи из пробы НИЛ – они достоверно отличаются от всех остальных популяций. Колюшки из популяции ЧОР также отличаются – у них самое большое значение этого параметра. *Gasterosteus aculeatus* НЕЛ и ВМЖ отличаются от ГОЛ и СОН, а СОС - только от СОН.

Как уже было упомянуто, для построения диаграмм относительной высоты латеральных пластин

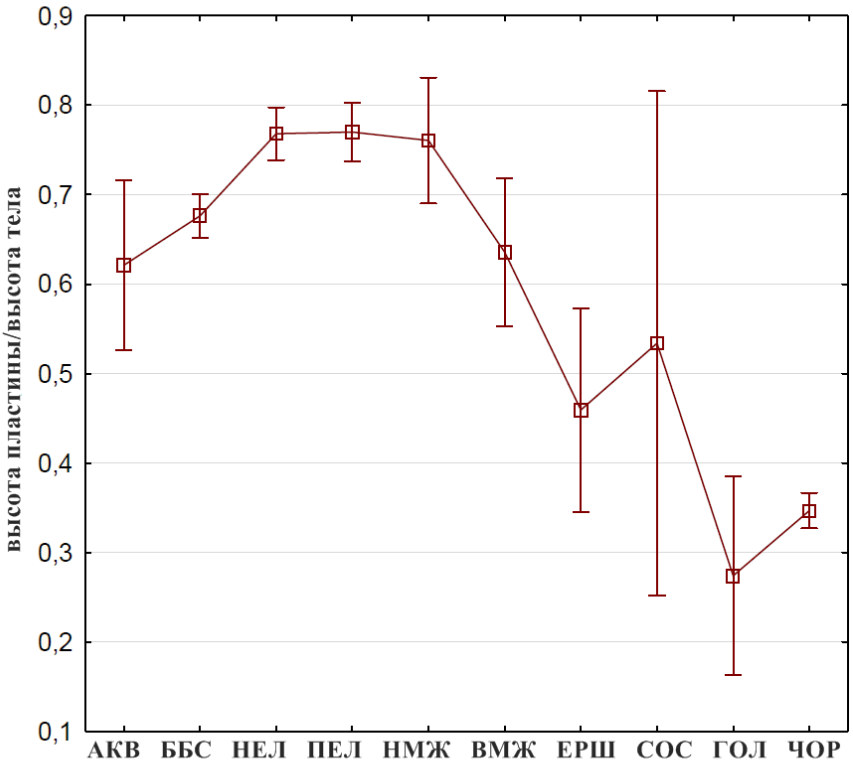


**Рисунок 13.** Относительная высота латеральной пластины в районе третьего спинного шипа для каждой популяции (среднее и 95% доверительный интервал)

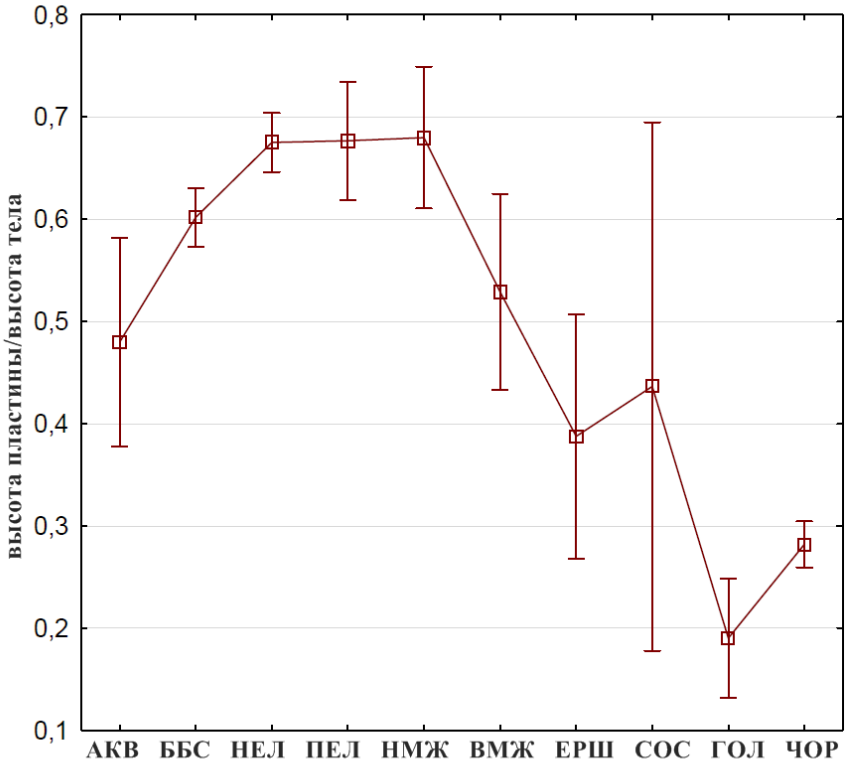


**Рисунок 14.** Относительная высота латеральной пластины в районе анального шипа для каждой популяции (среднее и 95% доверительный интервал)

из таблицы данных исключили особей, не покрытых этими пластинами в местах измерений. Это было сделано для того, чтобы данные диаграммы отображали не соотношение морф в популяциях, а то, насколько *trachurus* и некоторые особи фенотипа *semiarmatus* отличаются друг от друга в разных выборках.

На двух диаграммах (Рисунки 13, 14) видна сходная картина: ББС, НЕЛ, ПЕЛ, НМЖ, ВМЖ образуют одну группу выборок, не отличающихся между собой, а ЕРШ, ГОЛ, ЧОР – другую подобную группу, но с меньшей относительной высотой пластин. Выборка АКВ отличается только от ГОЛ по высоте пластины в области последнего спинного шипа, а по высоте пластины в области анального шипа не отличается ни от одной популяции. СОС отличается только от НЕЛ, ПЕЛ, НМЖ, по первому признаку, а по второму – только от НМЖ.

**Обсуждение**

Пресноводные популяции у берегов Белого моря сильно разнятся по составу морф. Обнаружены переходные популяции, состоящие из представителей всех трех выделяемых нами фенотипов. Такого рода популяции есть не везде. В Бельгии, например, популяции со средним значением числа латеральных пластин как у *trachurus* обитают в озерах у моря, а дальше от моря встречаются озерные

популяции с числом пластин как у *leiurus* , при этом популяций с промежуточным числом пластин не отмечено (Heuts, 1947). Проход морских нерестующих колюшек в водоемы где обитают популяции НЕЛ, ПЕЛ, НМЖ, ВМЖ наиболее прост – отсюда и фенотипический состав, сходный с морской выборкой ББС. Возможно, в этих озерах колюшки есть только в период размножения, и поэтому они только морские.

В озера СОН, НИЛ, МАШ, где обитают только *leiurus*, морские особи приплыть не могут, так как вытекающие из этих озер ручьи проходят через участки болот, что является преградой для анадромной колюшки, идущей в озеро на нерест. Встречаемость пресноводного аллеля гена Eda (отвечающего за формирование формы *leiurus*) там, очевидно, 100%. В озерах Ершовском и Сосновом, где обитают жилая форма с переходной частотой аллеля Eda (выборки ЕРШ, СОС) могут также заходить на нерест анадромные колюшки из моря. В этих популяциях преобладает форма *semiarmatus*.

Популяция карьера Голубого (ГОЛ) полностью изолирована от моря. Она была создана искусственно В. В. Зюгановым в 1975 году для изучения механизма наследования морф, и в начале эксперимента состояла из равного числа особей *leiurus* и *trahurus* (Ziuganov, 1983). Судя по тому, что сейчас рыб с фенотипом *leiurus* 72%, этот фенотип действительно находится под отбором в пресноводной среде.

Озеро Черное также изолировано от моря, но в нем присутствуют только гомозиготы по аллелю *trachurus*. Возможно, на момент прекращения прохода морских особей в этот водоем, в нем не было носителей гена *leiurus* или они могли исчезнуть в любое время после этого происшествия.

Несколько больший относительный размер головы и относительный размер челюсти у выборок СОН, НИЛ, МАШ можно объяснить двумя путями. Первый - переходом этих рыб к бентосному образу жизни. При помощи большого рта удобнее разгребать придонные отложения, а для того чтобы удерживать большую челюсть нужна большая голова. С другой стороны, если эти рыбы не переходят к обитанию у дна, то им нужно ловить планктон, состоящий в пресных озерах в основном их веслоногих раков и коловраток. Средний размер пресноводного планктона гораздо меньше чем морского, поэтому колюшкам нужен увеличенный рот чтобы заглатывать больше пищи за одно глотание и приравнять объем заглатываемой за один раз пищи к такому же как и морских особей. Глаз, больший чем у морских особей, вероятно, эти рыбы приобретают из-за увеличения размеров головы.

Столь низкий показатель относительной высоты тела H1 относительно длины тела у особей из выборки НИЛ интерпретировать сложно, ведь у аналогичных популяций такой аномальной «вытянутости» нет. Возможно, это связано с низким уровнем зараженности этой популяции ленточным червем *Schistocephalus solidus* (Müller, 1776). Этот паразит встречается только в пресной воде, первичным хозяином для него служит пресноводный циклоп. Колюшка является промежуточным хозяином этого паразита. Зараженных рыб можно отличить невооруженным взглядом, так как они сильно раздуты. Хвостовая часть зараженной рыбы неотличимы от хвостовой части нормальной, потому что червь живет только во внутренней полости тела. Статистического подсчета

зараженности каждой популяции не проводилось, однако абсолютно все особи из выборки ЧОР заражены. Отсюда и крайне большое отношение H1 к длине тела в этой популяции.

В результате недавних исследований было показано, что эволюция популяций *Gasterosteus aculeatus* в пресных водоемах может идти не только по пути уменьшения числа пластин, но и по пути уменьшения размеров самих пластин (Leinonen, 2012). Пока непонятно, могут ли эти процессы идти параллельно в одной популяции или может идти только один. Исследователями была выделена новая пресноводная морфа – “small-plated” – *trachurus* с щитками малой высоты. Судя по достоверным различиям между морскими и пресноводными популяциями по относительной высоте костных щитков, в Беломорских пресноводных популяциях также есть носители этого фенотипа. Если уменьшение относительной высоты латеральной пластины в области последнего спинного шипа в выборке ЧОР можно интерпретировать как результат раздутия брюха из-за запаразитованности, то уменьшение этого параметра в области анального так интерпретировать нельзя – здесь зараженную колюшку от здоровой отличить не получится.

**Выводы**

Популяции прибрежных водоемов Белого моря крайне разнообразны по фенотипическому составу. Можно выделить три основных группы: близкие к морским популяции, переходные и устоявшиеся (где только *leiurus*). Морфы трехиглой колюшки могут отличаться не только по числу латеральных пластин, но и по другим морфологическим показателям. Одни и те же морфы в разных водоемах могут иметь разные морфологические показатели.

**Литература**

Зюганов В. В. - Семейство колюшковых (*Gasterosteidae*) мировой фауны - Фауна СССР. Рыбы. — Л.: Наука, 1991. — Том 5, Выпуск 1. — 266 с.

Colosimo P. F., Hosemann K. E., Balabhadra S., Villarreal G. J., Dickson M., Grimwood J., Schmutz J., Myers R. M., Schluter D., Kingsley D. M. - Widespread Parallel Evolution in Sticklebacks by Repeated Fixation of Ectodysplasin Alleles - Science (2005), 25 March, volume 307, no. 5717, p. 1928 - 1933

Hagen D. W., Gilbertson L. G. - The genetics of plate morphs in fresh threespine sticklebacks - Heredity (1973), vol.31, p. 75 – 84

Hagen, D. W., Moodie G. E. E. - Polymorphism for plate morphs in *Gasterosteus aculeatus* on the east coast of Canada and a hypothesis for their global distribution - Can. J. Zool. (1982), issue 60, p. 1032–1042

Heuts M. J. - Experimental studies on adaptive evolution in *Gasterosteus aculeatus* L. – Evolution (1947), issue 1, p. 89 – 102

Leinonen T., McCairns R. J., Herczeg G., Merilä J. - Multiple evolutionary pathways to decreased lateral plate coverage in freshwater threespine sticklebacks – Evolution (2012), Dec; volume 66, issue 12, p. 3866 – 3875

Munzing J. - Biologie, Variabilität und Genetik von *Gasterosteus aculeatus* L. (Pisces): Untersuchungen im Elbegebiet - Int Revue Ges Hydrobiol (1959), vol. 44 p. 317 – 382

Münzing J. - The Evolution of Variation and Distributional Patterns in European Populations of the Three-Spined Stickleback, *Gasterosteus aculeatus - Evolution (1963), v*ol. 17, no. 3, p. 320 – 332

Wootton R. J. – The functional biology of sticklebacks – Berkeley and Los Angeles, University of California Press, 1984 – 265 p.

Ziuganov V. V. - Genetics of osteal plate polymorphism and microevolution of threespine stickleback (*Gasterosteus aculeatus* L.) - Theoretical and Applied Genetics (1983), vol. 65, issue 3, p. 239-246

Ziuganov V. V., Golovatjuk G. J, Savvaitova K. A., Bugaev V. F. - Genetically isolated sympatric forms of threespine stickleback, Gasterosteus aculeatus, in Lake Azabachije (Kamchatka-peninsula, USSR) - Environmental Biology of Fishes (1987), Volume 18, Issue 4, p. 241-247