

На правах рукописи

УДК 577.4

БОЧКАРЁВ НИКОЛАЙ АНАТОЛЬЕВИЧ

РГБ ОД

28 MAR 2000

ЭКОЛОГИЯ, СИСТЕМАТИКА, ПОПУЛЯЦИОННАЯ И
ВНУТРИПОПУЛЯЦИОННАЯ СТРУКТУРА СИГОВ РОДА COREGONUS
(PISCES: COREGONIDAE) ТЕЛЕЦКОГО ОЗЕРА

03.00.08 – ЗООЛОГИЯ

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание учёной степени
кандидата биологических наук

Новосибирск 2000



Работа выполнена в лаборатории паразитоценологии и ихтиологии Института систематики и экологии животных Сибирского отделения Российской Академии наук.

Научный руководитель: кандидат биологических наук, В.И. Романов

Официальные оппоненты: доктор биологических наук И.В. Морузи

кандидат биологических наук В.К. Попков

Ведущая организация: Лимнологический институт СО РАН

Защита состоится 11 апреля 2000 г. в 10 час. На заседании диссертационного совета К 003.14.01 Института систематики и экологии животных СО РАН по адресу: 630091 г. Новосибирск, ул. Фрунзе, 11.

Отзывы на автореферат просим направлять по адресу: 630091 г. Новосибирск, ул. Фрунзе, 11. Диссертационный совет ИСиЭЖ СО РАН. FAX: (383-2) 170973; e-MAIL: ei@zoo.nsk.su

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке ИСиЭЖ СО РАН.

Автореферат разослан 11 Марта 2000 г.

Учёный секретарь
диссертационного совета,
доктор биологических наук



А.Ю. Харитонов

E693.324.661.5, 0
F 089 52(1)1 Телешков, 0.

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность работы. Сиги Телецкого озера – симпатрическая пара мало- и многотычинковых репродуктивно изолированных сигов. Симпатрические сиги подвидового ранга в Сибири описаны только в Телецком озере и Баунтовских озёрах верховья реки Лена. Между тем, согласно биологической концепции вида термином «подвид» обозначают группы географически обособленных популяций вида, из чего следует невозможность существования симпатричных подвидовых форм в пределах единого ареала (Майер, 1968; Гиляров, 1990; Грант, 1990). Это представление, как и морфобиологические особенности сигов Телецкого озера – телецкого сига-пъжьна и сига Правдина позволяют усомниться в их общепризнанном в настоящее время подвидовом таксономическом статусе.

Определение видовой принадлежности сигов Телецкого озера, помимо этого важного общеприкладного аспекта, существенно и с точки зрения оценки и сохранения биологического разнообразия рыб Алтая. Поскольку сиги Телецкого озера имеют сравнительно узкий ареал, то сделанные выводы могут быть положены в основу природоохранных мероприятий и позволяют наиболее эффективно регулировать антропогенную деятельность в местах их обитания.

В свете этого большую актуальность приобретает изучение закономерностей меж- и внутривидовой изменчивости телецких сигов, которая, обеспечивая существование и сохранение целостности вида, является основным условием существования популяций и внутривидовых группировок. Исследование половой, размерно-возрастной и межгодовой изменчивости морфологических и биологических признаков позволяет выделять популяции или любые другие группировки, изучать влияние экологических, антропогенных факторов, и отслеживать происходящие в популяциях изменения. Поэтому одна из основных задач при изучении вида – анализ его популяционной структуры. Факторы относительной изоляции популяций на ограниченной акватории способствуют возникновению и накоплению у особей комплекса признаков, отличающих данную популяцию от соседней. На основании величины этих различий можно представить структуру вида как иерархию популяций и внутривидовых группировок.

Для изучения механизмов, изолирующих пространственно недифференцированные и совместно обитающие популяции, необходимо учитывать результирующее действие всего комплекса факторов, как ограничивающих, так и способствующих реализации панмиксии, поскольку наличие даже одного фактора, способствующего панмиксии, может быть достаточным для нейтрализации всех остальных, её ограничивающих (Новиков, Карпов 1989). Оценивая взаимодействия именно этих факторов, можно предсказывать особенности структурированности вида или хорошо изолированной популяции.

Целью диссертационной работы является уточнение систематического статуса сига Телецкого озера, изучение их популяционной структуры и выявление внутривидовых группировок. Для ее достижения решались следующие задачи:

1. Рассмотреть современную систематику, распространение и происхождение сиговых рыб подрода *Coregonus*.

2. Изучить половую, размерно - возрастную, межгодовую изменчивость морфобиологических признаков у сига Телецкого озера.

3. Исследовать популяционную структуру телецкого сига и сига Правдина, выявить характерные особенности, присущие каждой популяции.

4. Изучить морфологию, темп роста, плодовитость внутривидовых группировок (субпопуляций) сига в Телецком озере и определить основные факторы, их дифференцирующие.

5. Выявить миграционные особенности различных внутривидовых группировок у телецкого сига и сига Правдина и оценить состояние нерестилищ.

Научная новизна. В работе уточнен таксономический статус симпатрических сига Телецкого озера. Обоснована валидность сига Правдина - *C. lavaretus pravdinellus* Dulkeit как самостоятельного вида подрода *Coregonus (Coregonus)*, в связи с этим его таксономический статус вновь повышен до видового ранга. Впервые описана популяционная структура телецкого сига-пьяна в Телецком озере. Доказано существование двух популяций: озерных и озерно-речных сига. В составе озерной популяции выявлены оседлая и мигрирующая субпопуляции. Изучены их морфологические, биологические и миграционные характеристики. Впервые описана популяционная структура сига Правдина Телецкого озера, отличающаяся от внутривидовой структуры сига-пьяна отсутствием субпопуляций. Изучены морфологические, биологические и миграционные характеристики озерной и озерно-речной популяций сига Правдина. Впервые оценена межгодовая изменчивость морфологических признаков, плодовитости, темпов роста обоих видов телецких сига. Дополнены данные о сроках нереста, плодовитости; картированы новые и ранее известные нерестилища обоих видов сига Телецкого озера. Впервые установлено совпадение сроков и мест нереста у телецкого сига и сига Правдина. Установлено, что дифференциация группировок сига Телецкого озера обусловлена в большей мере различной миграционной активностью рыб, чем экологическими факторами - динамикой термического режима озера в нерестовый период.

Теоретическая и практическая значимость. При решении проблемы систематического положения симпатрических сига Телецкого озера доказано синапоморфность морфологических критериев, (много- и малотычинковость жаберных дуг) ранее использованных

при делении рода *Coregonus* на два подрода - *Leucichthys* и *Coregonus*, что позволит уточнить систематику сигов подрода *Coregonus*. Результаты работы дают основания для изменения приоритетов природоохранных мер в отношении сига Правдина как эндемичного вида, а не как экологической формы сига-пъжьяна.

Определена важная роль камгинской субпопуляции телецкого сига-пъжьяна в поддержании численности вида в Телецком озере, что подчеркивает важную природоохранную роль Алтайского государственного заповедника в сохранении и воспроизводстве рыб. Данные об основных нерестилищах и миграционных путях различных популяций и субпопуляций телецкого сига-пъжьяна и сига Правдина могут быть использовано для разработки конкретных мер по эффективной охране и воспроизводству сигов Телецкого озера.

Апробация работы По теме диссертации опубликовано 9 работ. Материалы диссертации обсуждались на ежегодных отчетных научных сессиях ИСиЭЖ СО РАН (Новосибирск, 1993; 1995; 1998); на научной конференции по изучению водоемов Сибири (Томск, 1996); научных чтениях посвящённых памяти профессора Бодо Германовича Иоганзена (Томск, 1998); научной конференции, посвященной 110-летию начала регулярных зоологических исследований и зоологического образования в Сибири (Томск, 1998).

Содержание и объем работы. Диссертация включает в себя введение, 6 глав, заключение, выводы и список литературы. В составе диссертации 45 рисунков, 18 таблиц и 12 приложений.

Автор выражает сердечную благодарность своему научному руководителю - заведующему кафедрой ихтиологии и гидробиологии Томского государственного университета к.б.н. В.И. Романову за большую помощь в сборе, обработке материала и написании диссертации. Кроме того, автор благодарит сотрудников ИСиЭЖ А.В. Баркалова, В.Д. Гуляева, В.А. Сухачева, Ю.Н. Литвинова, В.И. Фалеева и др. за помощь, оказанную в работе над диссертацией.

Содержание работы.

ГЛАВА 1. ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ И СОСТАВ ИХТИОФАУНЫ ТЕЛЕЦКОГО ОЗЕРА. ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ВОДОЕМА.

Рассмотрена история изучения ихтиофауны Телецкого озера. Приводится видовой состав рыб. С учетом акклиматизантов в Телецком озере обитает 17 видов рыб из 10 семейств. Дана общая характеристика телецкого сига-пъжьяна *C. lavaretus pidschian* (Gmelin) и сига Правдина *Coregonus lavaretus pravdinellus* Dulkeit. Приведены карта-схема района исследования и рисунки обоих сигов. Дана

физико-географическая характеристика водоёма с подробным описанием районов исследования.

Рассматриваются некоторые гипотезы о происхождении и возрасте Телецкого озера. По вопросу о происхождении Телецкого озера существует три точки зрения. Согласно первой, оно имеет тектоническое происхождение (Чихачев, 1845; Щуровский, 1878; Игнатов, 1901; Обручев, 1916; Семикатова, 1928; Кузьмин, 1929; Яковлев, 1939; Калецкая, 1948; Нежорошев, 1958; Рагозин, 1958). Вторая, предполагает ледниковое формирование котловины озера (Гранз, 1915; Бубличенко, 1937, 1939). В рамках третьей гипотезы, Телецкое озеро возникло в результате совокупного действия тектонических и ледниковых процессов (Шмидт, 1964; Гундризер и др., 1981). Возраст водоёма признаётся моложе третьего, самого мощного оледенения Алтая, т.е. около 150 тысяч лет. Н.Л. Бубличенко (1939), основываясь на скорости накопления осадочного материала, указывает на ещё меньший возраст Телецкого озера - менее 36 тысяч лет.

На основании литературных данных утверждается, что современная ихтиофауна Телецкого озера состоит из видов, заселивших водоём из близлежащих регионов в более поздний период времени.

ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА.

В работе приводится материал 1988, 1989, 1990, 1995 годов собранный с середины августа по середину октября по всему озеру, включая нижнее течение реки Чулышман и исток реки Бия заливах Камга и Кыга. Телецкого сига ловили ставными сетями с ячейей от 14 до 36 мм на глубинах от 2 до 40 метров. В морфологическом анализе использовано 600, в анализе возраста и темпов роста - 1270, на плодовитость исследовано 400 экземпляров телецкого сига. Сига Правдина ловили ставными ловушками по руслу реки Бия и сетями с ячейей 14-18 мм по заливам Камга, Кыга, Колдор. Сетной лов проводили на глубине более 20 метров. В работе использовано: в морфологическом анализе - 570 экземпляров, в анализе возраста и темпов роста - 980, на плодовитость исследовано 360 экземпляров сига Правдина.

Измерения и подсчет меристических признаков проводили на свежем материале согласно общепринятым методикам, (Правдин, 1966). Подсчитывали все прободенные чешуи в боковой линии и все заметные жаберные тычинки. У сига Правдина жаберные тычинки подсчитывались под бинокулярной лупой.

Места отбора определялись, исходя из экологии сигов. Для сигов вида *S. lavaretus* характерно деление на озерные, озерно-речные и речные группировки. Исходя из этих данных выборки отбирались в следующих местах: для телецкого сига - северо-западный

район озера (с. Артыбаш), заливы Камга, Кыга и река Чулышман. Для сига Правдина – река Бия, заливы Камга и Кыга.

Исследование внутривидовой морфологической изменчивости проводили на одноразмерных одновозрастных группах. Для анализа использовали северо-западную (с. Артыбаш) группировку телецких сига и группировку из реки Бия у сига Правдина.

Исследования полового диморфизма проводили на выборках разных лет, взятых по северо-западному плёсу для телецкого сига и в реке Бия для сига Правдина.

Для изучения изменчивости сравнению подвергали выборки обоих сига северо-западного плёса и реки Бия различных размерно-весовых групп. У телецкого сига исследовали четыре возрастные группы, у сига Правдина – три.

Для изучения популяционной структуры использовали смешанные по половому составу выборки: у телецкого сига с возрастными группами 4+, 5+; у сига Правдина – 3, 4 – летние. Анализ возраста и темпов роста проводили по чешуе, с помощью регрессионного анализа. Для подсчета годовых колец использовался бинокулярный микроскоп и аппарат для просмотра слайдов. Плодовитость вычисляли счетно-весовым методом. В тексте и таблицах использовали общепринятые в ихтиологии обозначения.

Морфологический анализ проводили по признакам, выраженным в относительных величинах. За 100 процентов брали длину тела по Смитту или длину головы. Рассчитывали среднюю арифметическую (\bar{X}), ошибку средней, ($\pm m$) среднее квадратичное отклонение (σ) и коэффициент вариации (C). Сравнения проводили с помощью « t » критерия Стьюдента.

Показатели популяционной изменчивости, среднее число фенотипов (μ), доли редких фенотипов (h), показатель сходства популяций (I) и критерий идентичности (r) рассчитывали по предложенным Л.А. Животовским (1982) формулам. В описании пользовались предложенными им формулировками.

Дискриминантный анализ применяли для оценки морфологических различий по всем имеющимся выборкам. За основу взят дискриминантный анализ в интерпритации У.Р. Клекка (1980). Для оценки вкладов признаков использовали стандартизированные дискриминантные коэффициенты. Расстояние Махалонбиса (D^2) использовали для оценки морфологической близости между выборками. Цифровой материал обработан с применением статистического пакета *Statistica v5*.

Межпопуляционные границы устанавливались на основе критериев популяции, предложенных А.В. Яблоковым и Н.И. Лариной (1985). Структурным элементом или элементарной единицей популяции могут быть экологические группировки или сезонные формы, достаточно изменчивые, часто имеющие ненаследственную природу (Никольский, 1968, 1971). Из всего многообразия внутривидовой популяци-

онных группировок рыб наиболее ясным и конкретным, на наш взгляд, представляется термин «субпопуляция» (Лугаськов, Следь, Мельниченко, 1989; Marr, 1957; Kristofferson, Clauton, 1970). Между особями субпопуляции в нерестовой период скрещивания идут в любых возможных направлениях, тогда как генный обмен между различными субпопуляциями в той или иной мере затруднён. Термины популяция и субпопуляция являются ключевыми в данной работе. Термин «группа или группировка» обозначает совокупность особей с не ясным на данный момент статусом или структурой. Это может быть субпопуляция, популяция или группа популяций.

ГЛАВА 3. ЭКОЛОГИЯ И СИСТЕМАТИКА СИГОВ ТЕЛЕЦКОГО ОЗЕРА.

В главе обсуждаются различные подходы к определению видовых и подвидовых таксонов в приложении к симпатрическим сигам Телецкого озера. Рассмотрена история изучения сигов, как в границах Евразийского континента, так и в Телецком озере. Приведены основные подвиды и «нации» сигов Фенноскандии и водоёмов Сибири. Дана краткая характеристика семейства *Coregonidae*. Рассмотрены литературные данные о возможном происхождении и расселении сигов группы *C. lavaretus*. Исходя из этих данных делается вывод о более раннем и не зависимом от сигов Фенноскандии, происхождении многотычинковых сигов Сибири. В Телецком и Баунтовских озерах сиги-планктофаги оказались единственными эндемиками, обитавшими здесь. На наш взгляд, подобная «эндемичность» может объясняться только тем, что группа многотычинковых сигов сформировалась несколько раньше и в других водоёмах. Это подтверждается и относительной молодостью озер (Бубличенко, 1939). По всей вероятности, мы имеем дело с остатками некогда обширного ареала многотычинковых сигов, а современные места обитания есть для них не что иное, как рефугиумы.

В главе дана сравнительная характеристика телецкого сига-пьяняна и сига Правдина, большая часть морфологических признаков достоверно различаются по высшему уровню значимости. Наибольшие различия между телецким сигом-пьяняном и сигом Правдина наблюдаются по количеству жаберных тычинок (рис.1) на первой жаберной дуге, которые являются основными признаками, по которым строится систематика сигов

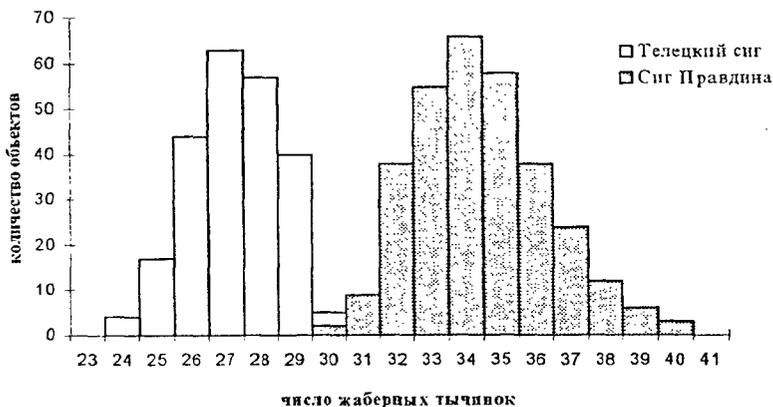


Рис.1. Распределение жаберных тычинок (*Sp.br*) на первой жаберной дуге у телецкого сига и сига Правдина.

Дискриминантный анализ, проведенный с использованием 10 пластических (признаки в процентах от длины головы) и 8 меристических признаков для дифференциации выборок телецкого сига и сига Правдина, показал, что существуют значительные различия между выборками ($D^2 = 58,15$). Выборки хорошо расходятся по дискриминантной оси и не перекрываются между собой (Рис.2).

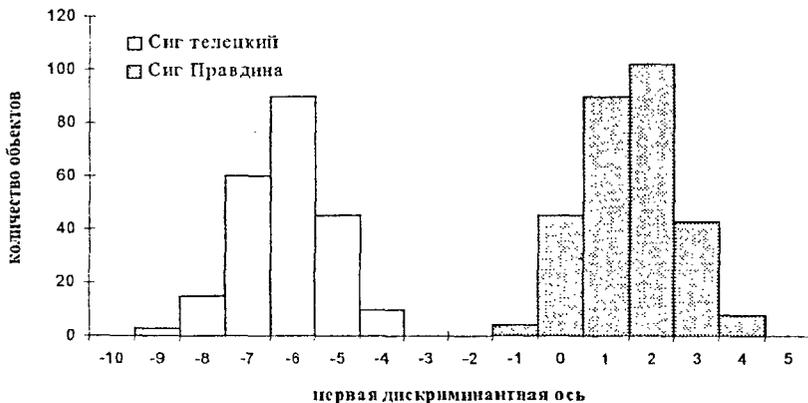


Рис.2. Распределение выборок телецкого сига и сига Правдина по первой дискриминантной оси.

Подробно освещены биологические характеристики, темп роста, плодовитость этих сигов. Телецкий сиг-пьюжян обладает более высоким темпом роста и большей продолжительностью жизни, чем сиг Правдина.

Абсолютная плодовитость у телецкого сига-пьяняна схожа с плодовитостью сига-пьяняна из северных группировок. У сига Правдина абсолютная плодовитость значительно ниже. При очень низкой абсолютной плодовитости, относительная плодовитость сига Правдина почти в два раза выше, чем у телецкого сига (рис.3).

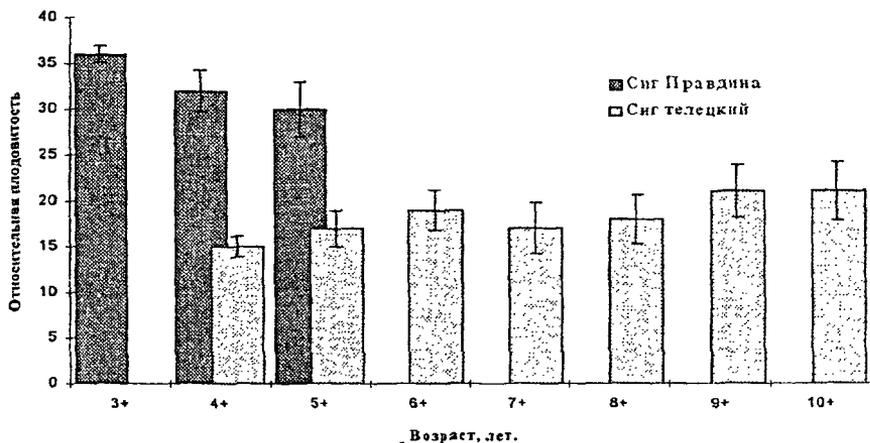


Рис.3. Относительная плодовитость телецкого сига и сига Правдина.

Очевидно, что телецкий сиг и сиг Правдина имеют разную экологическую стратегию (Гиляров, 1990) Меньшая продолжительность жизни особи и, соответственно, репродуктивного периода компенсируется, в данном случае, увеличением относительной плодовитости. Различия в экологической стратегии является важнейшим признаком внутривидовой дифференциации. На основе собственных данных и современных представлений о подвиде, как географической категории, делается заключение о необходимости изменения таксономического статуса многотычинкового сига Правдина.

ГЛАВА 4. ИЗМЕНЧИВОСТЬ МОРФОБИОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ СИГОВ ТЕЛЕЦКОГО ОЗЕРА

При анализе изменчивости рассматривается половой диморфизм, размерно-весовая и межгодная изменчивость морфологических признаков, изменчивость темпа роста и плодовитости у телецкого сига-пьяняна и сига Правдина. Кроме того, обсуждается степень корреляции признаков в выборках сигов обоих видов из различных районов Телецкого озера.

Сиг Правдина демонстрирует несколько большие половые различия, чем телецкий сиг-пьянян. Различия по полу у телецкого сига-пьяняна не выявлены или находятся на низком уровне значимости.

Изучение размерно-возрастной изменчивости показало, что в целом у сига обоих видов с возрастом происходят значительные изменения в пропорциях тела, особенно проявляющиеся в старших возрастных группах. В связи с этим, проанализирована морфология 4-6 летних особей телецкого сига-гъжяна и 3-4 летних особей сига Правдина.

Проведён корреляционный анализ 22 морфологических признаков у 4 выборок телецкого сига-гъжяна и трёх выборок сига Правдина. Сиги из разных районов озера и сиги, приуроченные к речным системам, имели различное количество достоверно сопряжённых признаков - от 21% у немигрирующих сигов, до 51% у озёрных мигрирующих и озёрно-речных сигов (рис. 4, 5).

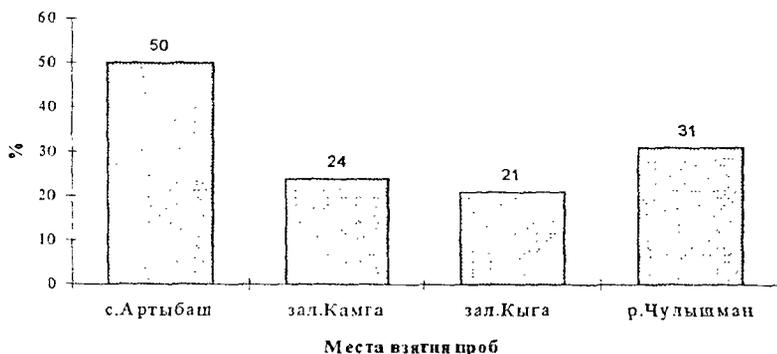


Рис. 4. Процент сопряжённых признаков у телецкого сига из разных мест Телецкого озера.

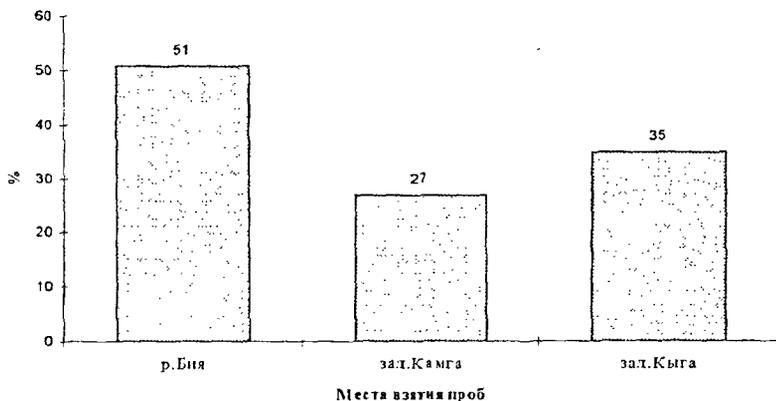


Рис. 5. Процент сопряжённых признаков у сига Правдина из разных мест Телецкого озера.

Важной составляющей изменчивости сигов Телецкого озера является внутрипопуляционная межгодовая изменчивость. Сравнения,

проведённые между одновозрастными выборками различных лет, показали, что фенотип сига изменяется из года в год по большинству признаков. Темп роста и плодовитость рыб из года в год также изменяются. Межгодовая изменчивость сига Правдина выше, чем у телецкого сига-пьяняна.

На основе собственных данных показано, что морфологические различия между выборками разных лет превышают существующие различия между географически удалёнными группировками.

ГЛАВА 5. ПОПУЛЯЦИОННАЯ СТРУКТУРА ТЕЛЕЦКОГО СИГА.

В данной главе рассмотрены литературные данные, описывающие популяции у различных видов рыб. Перечисляются и анализируются методы, позволяющие выявить реально существующие популяции. Рассматриваются возможные методические ошибки, допускаемые при изучении популяционной структуры рыб.

Рассмотрена популяционная структура телецкого сига-пьяняна. Поскольку для сига характерно деление на озерных, озёрно-речных и речных сига, то в анализ включали выборки из северо-западного плёса, из заливов Камга и Кыга, реки Чулышман. Сравнительный анализ морфологических признаков, темпа роста и плодовитости телецких сига из данных районов Телецкого озера выявил в ряде случаев достоверные различия. Морфологический анализ показал большее сходство сига северо-западного плёса и сига реки Чулышман.

Наиболее четко популяционная и внутривидовая структуры сига выявляются по темпу роста и плодовитости. Наиболее плодовитым и быстрорастущим является телецкий сиг-пьянян из реки Чулышман (рис. 6, 7); сига пойманные в северо-западном

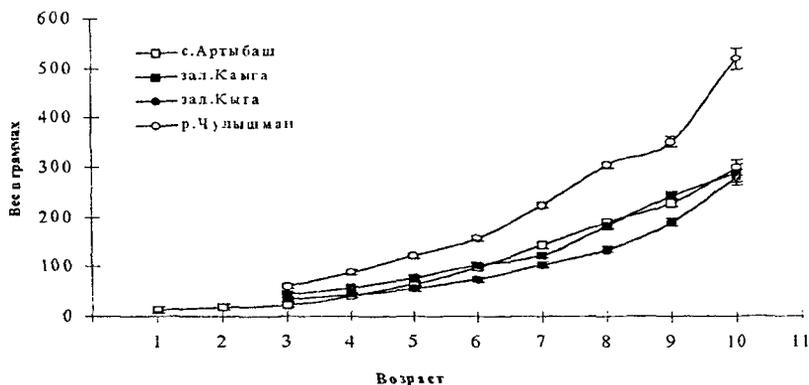


Рис. 6. Темп весового роста телецкого сига из разных районов Телецкого озера.

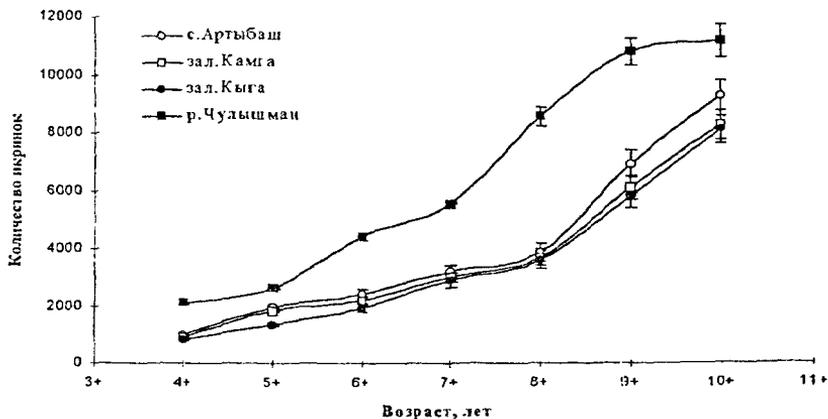


Рис. 7. Абсолютная плодовитость телецкого сига из разных районов Телецкого озера.

плёсе озера тоже имеют достаточно высокий темп роста и плодовитость; сига из заливов растут медленней и имеют много общих черт.

Описаны миграционные особенности и локализация нерестилищ различных группировок телецкого сига. Наибольшей миграционной активностью обладают сига реки Чулышман и сига, нагуливающиеся в северо-западном плёсе, совершающие ежегодную миграцию из южной части озера в северо-западную. Сига из залива Камга не мигрируют. Нагульные и нерестовые участки этой группировки телецкого сига находятся в непосредственной близости друг от друга в акватории залива. Анализ возрастных групп сигов показывает значительное отличие по возрастному составу сигов залива Камга от всех других группировок. Морфобиологические признаки сигов из залива Кыга в разных анализах крайне переменчивы, что позволило сделать вывод о случайном составе этой группировки.

На основании полученных результатов мы пришли к выводу, что во всей акватории Телецкого озера, включая нижнее течение реки Чулышман, существует две популяции телецкого сига. Озерно-речная популяция обитает в реке Чулышман, включая приустьевую часть озера. Озёрная популяция распространена по всей озерной акватории и, в свою очередь, состоит из двух субпопуляций: мигрирующей и немигрирующей (Камгинской).

ГЛАВА 6. ПОПУЛЯЦИОННАЯ СТРУКТУРА СИГА ПРАВДИНА.

Как и в предыдущей главе рассмотрены все известные нам морфологические биологические и миграционные особенности сига Правдина из различных районов Телецкого озера. Из всех рассмотренных группировок (река Бия, заливы Камга, Кыга) наиболее чётко выще-

ляется озерно-речная группировка сига Правдина из реки Бия. Озерно-речной сиг имеет специфический морфотип, хороший линейный и весовой темп роста и наибольшую для сигов Правдина плодовитость (рис.8,9).

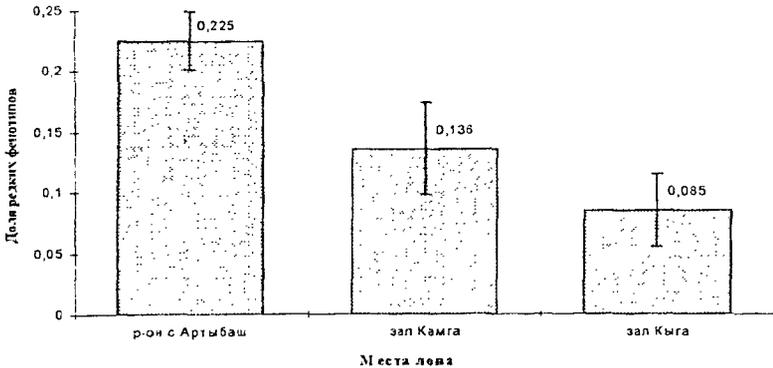


Рис.8. Доли редких фенотипов по числу жаберных тычинок у сига Правдина из разных районов Телецкого озера.

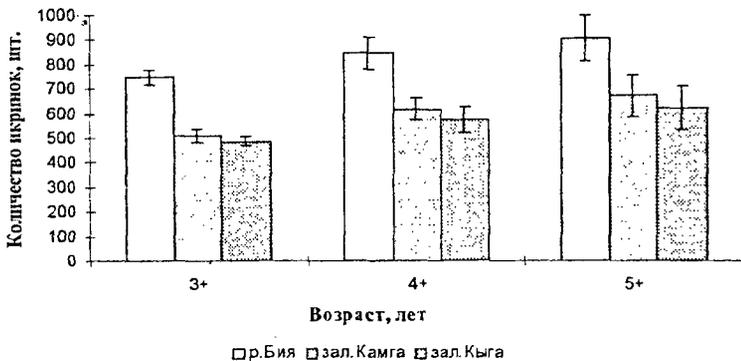


Рис.9. Абсолютная плодовитость сига Правдина из разных районов Телецкого озера.

Кроме того, это единственная группировка из всех сигов Телецкого озера, имеющая массовую нагульную миграцию. Миграции озерно-речного сига Правдина прослеживаются с помощью сетного лова от центрального глубоководного плёса Телецкого озера до северо-западного плёса, захватывая верхний участок реки Бия, где он ловится с помощью ловушек. В сентябре, начале октября сиг Прав-

дина покидает северо-западный мелководный плёс и мигрирует к местам нереста и зимовки, в направлении заливов Колдор и Ыдып.

Миграции сига Правдина из заливов Камга и Кыга не значительны. Для нереста они мигрируют из заливов в прилегающую озёрную акваторию. Озерные, не мигрирующие сиги Правдина обладают сходным морфотипом, темпом роста и плодовитостью.

Группировка сига Правдина Телецкого озера, на наш взгляд, состоит из двух популяций. Озёрно-речной мигрирующий сиг Правдина в Телецком озере наиболее заметен из за своих миграций, он составляет первую популяцию. Озёрный, не мигрирующий сиг Правдина, обитающий в глубоководной части озера и заливах Камга и Кыга, составляет вторую популяцию. Популяции достаточно однородны по морфологическим признакам плодовитости и темпу роста и не структурированы на субпопуляции.

ОБСУЖДЕНИЕ

Телецкий сиг *C. lavaretus pidschian natio smitti* Waraschowski представляет собой типичного пьжьяновидного сига, распространенного на всей территории Сибири. От сига-пьжьяна северных популяций он отличается несколько большим числом жаберных тычинок на первой жаберной дуге. Замечено, что озерные группировки, как правило, более многотычинковы, чем их речные и озерно - речные аналоги (Романов, 1983). По биологическим характеристикам телецкий сиг ничем особенным от других, подобных ему форм, не отличается. Малочисленность, небольшие размеры, низкая плодовитость - все эти особенности говорят о том, что телецкий сиг существует в неблагоприятных для данного вида условиях обитания.

Сиг Правдина, известный под названием *Coregonus lavaretus pravdinellus* Dulkeit, типичный планктофаг с большим количеством жаберных тычинок и почти конечным ртом. При его описании Г.Д. Дулькейт руководствовался именно этими особенностями и справедливо описал его как новый вид. В дальнейшем таксономический статус сига Правдина был понижен до подвидового уровня. С точки зрения биологической концепции вида, подвид является географической категорией, и симпатрическое обитание двух репродуктивно изолированных подвидов не соответствует этому критерию (Майр, 1967, Грант, 1991). С этих позиций, одного из обитающих совместно в Телецком озере подвидов сигов необходимо либо понизить до уровня экологической формы, по сути до популяции, либо повысить до видового статуса. Понизить таксономический статус телецкого сига невозможно, он существует в форме одного из четырёх подвидов *C. lavaretus pidschian*, ареал которого распространяется на данный регион. В то же время,

значительные морфологические, биологические и экологические различия сига Правдина не позволяют считать его экологической формой *C. lavaretus*. В связи с этим, мы приходим к выводу о необходимости восстановить видовой статус сига Правдина. В результате чего он получает обозначение *Coregonus pravdinellus* Dulkeit, 1949 – сиг Правдина.

Для больших водоемов, каким является и Телецкое озеро, характерно большое разнообразие условий обитания. Под воздействием различных биотических и абиотических факторов крупные стада рыб, как правило, дробятся на более мелкие и лучше приспособленные к конкретным условиям популяции. В Телецком озере данный процесс также имеет место.

Изучение незначительных морфологических и биологических различий между разными группировками обоих видов сигов выявило структурированность стад как телецкого сига-пьяняна, так и сига Правдина. С помощью морфологического анализа, изучению плодовитости и темпов роста подтверждено существование в озере активно мигрирующих и не мигрирующих группировок, не только явных озерно-речных, но и озерных сигов.

Анализ данных, полученных нами, позволяет сделать вывод о существовании двух популяций у телецкого сига. Это озерно-речная популяция реки Чулышман, обитающая в нижнем течении реки, включая конус выноса, и большая озерная популяция, которая, в свою очередь, делится по крайней мере, на две субпопуляции. Это мигрирующая субпопуляция телецкого сига и не мигрирующая камгинская субпопуляция.

Группировка сига Правдина в Телецком озере тоже включает две популяции – озерно-речную мигрирующую и озерную. Озерно-речная популяция в своем жизненном цикле имеет нагульную миграцию. Миграция сига в северо-западный плёс Телецкого озера и реку Бия отмечается ежегодно, в одно и то же время, но выход в реку обильнее в многоводные годы. Данная миграция, является важной адаптацией позволяющей озерно-речной группировке сига Правдина достичь более высоких темпов роста и плодовитости, чем она достаточно хорошо отличаются от озерных сигов. Возможно, что выходя из озерной акватории, сига Правдина используют дополнительные ресурсы питания, которые становятся им более доступными в реке, благодаря эффекту «сепаратора», концентрирующего планктон по местам с замедленным течением.

Одной из наиболее интересных особенностей обоих видов сигов Телецкого озера является то, что все нагульные и нерестовые миграции сигов слабо выражены, хотя для сигов группы *C. lavaretus*, миграции в целом являются важным элементом жизненного цикла.

Наиболее выражена миграция у сига Правдина. Нагульно-нерестовая миграция телецкого сига наблюдается одновременно с сигом Правдина, но менее выражена. Крупные косяки телецкого сига-пьяняна отмечены не каждый год, и в некоторые годы (1994, 1997) в северо-западный плёс приходило незначительное число производителей. Сходна, и наиболее ярко

выражена миграция сибирского ельца *Leuciscus leuciscus baicalensis* (Dybowski). Размножаясь только в низовьях реки Чулышман, елец в летний период осуществляет нагульную миграцию через всё озеро, до устья реки Самыш. Задержавшись здесь на 10-15 дней стадо ельца мигрирует обратно в сторону основного плёса. По всей видимости, елец вынужден мигрировать в направлении мест своей зимовки и нерестилищ, удалённых на значительное расстояние (70 км), (р. Чулышман) от мест нагула. Телецкие сига остаются нагуливаться на мелководье северо-западного плёса до глубокой осени и только перед нерестом мигрируют в плубоководную часть северо-западного плеса в направлении своих нерестилищ расположенных в непосредственной от них близости (15 км). На наш взгляд, растянутость миграций сигов Телецкого озера объясняется обилием нерестилищ в озерной части. Телецкое озеро - богатый кислородом водоем с высоким обменом воды (до 70 %) и крутыми не заиленными склонами литорали. В следствие этого, сига в Телецком озере обитают в условиях близких к условиям очень медленной реки. Избыток нерестовых площадей при недостатке хороших нагульных участков, вероятно, объясняет столь растянутые миграции сигов. К такому же выводу пришёл Н.Р. McCrimmon (McCrimmon, 1958) наблюдая за гольцами (*Salvelinus namaycushi*) из озера Симкол (Канада). Одной из причин отсутствия выраженного хода (хоминга) Н.Р. McCrimmon указывает обилие и большую протяженность нерестилищ в озере. Телецкие сига, как и гольцы озера Симкол имеют значительное количество нерестовых площадей и мало кормовых участков. Этим они отличаются от сибирского ельца, ограниченного в нерестилищах и не ограниченного в нагульных территориях. По всей видимости, ограниченность нерестилищ по площади или времени использования служит для рыб более важным фактором, чем ограниченность в кормовых угодьях.

Как и всякий протяженный водоем, Телецкое озеро нагревается весной и остывает осенью неравномерно. Для сигов важным является осеннее понижение температуры воды. При достижении температуры 7° С и ниже начинается нерест. Выше уже отмечалось, что Телецкое озеро начинает остывать с своих притоков. Это реки Чулышман, Камга и Кыга, которые впадают в одноименные заливы. Несколько медленнее остывает северо-западная мелководная часть озера. Таким образом, вначале нерест начинается в реке Чулышман, в южной части озера и в заливе Камга, обеспечивая дифференциацию сигов по срокам и местам нереста. Затем, когда размножение по окраинам озера заканчивается, начинается нерест в центральной части озера. Значительная протяженность озера, остывающего в определенной последовательности может поддерживать такие группировки, превращая их в некоторое подобие популяций.

Сига Телецкого озера как и другие представители рода *Coregonus* после нереста двигаются к местам зимовки. Подобные миграции являются естественными для любых речных и озерно-речных популяций. В процессе движения рыбы группируются в стада, различающиеся по размерам, степени двигательной активности особей и т.д. Давно замечено, что концентрирующиеся по устьям небольших рек сига сильно заражены нематодами. Вероятно, эти стада формируются из отставших по причине высокой зараженности паразитами или по любой другой причине особей

(Бочкарев, Гафина, 1996). Поскольку нерестилищ в достатке, то нерест этой части популяции, обычно происходит где-то поблизости.

На основании выше сказанного можно сделать вывод, что, несмотря на наличие дифференцирующих факторов, в группировках обоих видов озерных сигаев Телецкого озера активнее протекают интегрирующие процессы - высокая миграционная активность, наличие большого числа близко расположенных нерестилищ, способствующие восстановлению панмиксии.

Плотность популяции сигаев неодинакова на площади ареала. В силу различных экологических факторов в ней могут быть несколько центров скопления особей. На границах популяции или между центрами скопления плотность может быть незначительна. Этому способствуют отсутствие (наличие) нагульных, нерестовых участков, большие или малые глубины, наличие (отсутствие) течений и т.д. Численность популяций рыб периодически флуктуирует. В период депрессии популяция может сохраниться лишь в виде отдельных скоплений в тех местах, где возможно воспроизводство. На фазе высокой численности, в силу большого радиуса индивидуальной активности сигаев, роль подобных центров может быть менее заметна, но при наличии хоминга они будут обладать достаточной устойчивостью во времени и при спаде численности вновь станут хорошо заметны.

Вопросы изменчивости рыб остаются приоритетными в изучении популяционной и внутривидовой структуры вида. Полученные в процессе нашей работы результаты позволяют оценить степень и характер изменчивости сигаев Телецкого озера.

Половые различия, наблюдаемые нами у телецкого сига, сходны с теми, что имеются у всей группы ледовитоморских сигаев в целом. Различия из года в год встречаются редко и они несущественны. У сига Правдина половые различия более выражены и их больше.

Размерно-возрастная изменчивость у телецкого сига и сига Правдина имеет разный характер. Телецкий сиг имеет более сложные закономерности роста, сиг Правдина изменяется более равномерно.

Межгодовая изменчивость по плодовитости телецкого сига и сига Правдина невелика. Различия в плодовитости между разными годами, как правило не превышает величины ошибки. С увеличением возраста у телецкого сига наблюдается рост как абсолютной, так и относительной плодовитости. В отличие от телецкого сига у сига Правдина абсолютная плодовитость с годами растет незначительно, а относительная незначительно падает, либо остаётся стабильной. Данная черта характерна для планктофагов с коротким жизненным циклом, таких как ряпушка, тугун.

Материалы по межгодовой изменчивости пластических признаков показали, что различия, полученные при сравнении выборок разных лет, часто превосходят различия, наблюдаемые между удаленными группировками. Эти результаты объясняются только низким полиморфизмом популяций сигаев Телецкого озера и значительным влиянием биотических и абиотических факторов, что в общем согласуется с данными, известными о периферических популяциях.

Телецкое озеро - периферический для рода *Coregonus* водоем. Как на юге, так и на западе от Телецкого озера естественные популяции сигаев

отсутствуют. Связь с северными обскими популяциями, существующая до нашего времени, очень незначительна. Все настоящие сига нижней Оби нерестятся в уральских притоках и выше впадения Иртыша по Оби не поднимаются. Выше по течению реки существовали локальные популяции по реке Томь и в верховьях Оби, рек Чарыш, Катунь, Бия, которые в настоящее время либо имеют низкую численность, либо вообще прекратили свое существование. Таким образом, Телецкое озеро является важным пограничным районом распространения сигов. Существовая в неблагоприятных экологических условиях данная группа сигов становится особо подверженной влиянию антропогенных факторов. В последние годы мы наблюдаем уменьшение численности облавливаемых группировок. И лишь некоторые из них, находящиеся под охраной заповедника, сохраняют свои показатели.

ВЫВОДЫ

1. На основе морфологического анализа, темпа роста и плодовитости сигов Телецкого озера установлено, что сиг Правдина (*Coregonus lavaretus pravdinellus* Dulkeit 1949) является самостоятельным видом п/р *Coregonus*, морфологически и экологически обособленным от сига-пьяняна (*C. lavaretus pidschian* (Gmelin, 1746)). Подвид *C. l. pravdinellus* выделяется из вида *C. lavaretus* (Linnaeus, 1753), получая обозначение *Coregonus pravdinellus* Dulkeit, 1949. Таким образом в Телецком озере обитают два вида сигов - *C. pravdinellus* Dulkeit 1949, (сиг Правдина) и *C. l. pidschian* (Gmelin, 1746), (сиг-пьянян).

2. Сиг Правдина (*C. pravdinellus* Dulkeit, 1949) не является эндемиком Телецкого озера, по-видимому, он является реликтом одного из ранее широко распространённых в Сибири многотычинковых сигов подрода *Coregonus*.

3. Популяционная структура сига-пьяняна в бассейне Телецкого озера представлена двумя популяциями - озерной и озерно-речной. Ареал озерной популяции охватывает акваторию озера, включая камгинский и кыгинский заливы. Озерно-речная популяция обитает в низовьях реки Чульшман, включая приустьевую акваторию озера.

4. Озерная популяция сига-пьяняна распадается на две субпопуляции. Первая приурочена к Камгинскому заливу, где имеются свои нерестовые и нагульные участки и является оседлой, вторая - осуществляет миграцию из южной части основного плеса в северо-западный участок озера. Обе субпопуляции имеют специфические морфологические и биологические особенности.

5. Популяционная структура сига Правдина неоднородна и включает в себя две популяции. Доминирующая в уловах озерно-речная популяция сига Правдина имеет выраженную миграцию в северо-западный плес и исток реки Бия. Озерная популяция обитает по основному плесу и крупным заливам Телецкого озера. Сиги

Правдина из заливов Камга и Кыга принадлежат к единой озерной популяции.

6. Нерестилища сига-пыжьяна и сига Правдина приурочены к местам выхода грунтовых вод, которые находятся вблизи небольших пересыхающих рек. Нерестилища мигрирующего сига-пыжьяна расположены по северо-западному плёсу озера, вдоль южного берега, восточнее конуса выноса реки Самыш, в заливах Колдор, Ыдып. Нерестилища камгинской субпопуляции сига-пыжьяна расположены в Камгинском заливе. Все нерестилища сига Правдина ограничены основным глубоководным плёсом и частично совпадают с нерестилищами сига-пыжьяна. Озерно-речная популяция сига Правдина нерестится в заливах Колдор и Ыдып.

7. Озерно-речные и активно мигрирующие озерные группировки сига-пыжьяна и озерно-речная группировка сига Правдина характеризуются большим сопряжением (корреляцией) морфологических признаков, чем жилые озерные группировки. Миграционная способность сигов является плавным фактором, определяющим их морфотип.

8. В основе морфологической дифференциации популяций обоих видов сигов Телецкого озера лежат различия в уровне миграционной активности. Этот формообразующий фактор оказывает более существенное влияние на популяционную дифференциацию сигов, чем закономерное остывание озера, приводящее к дифференциации по срокам размножения, препятствующее панмиксии.

9. При выделении популяционных и внутривидовых структур внутри ареала вида морфологические различия между географически удаленными выборками не могут быть решающим аргументом в пользу их выделения в качестве тех или иных инфравидовых групп. Для подобного анализа необходимо исследование характера морфологической изменчивости во времени, так как различия в морфологии между выборками разных лет могут превышать различия, существующие между пространственно удаленными группировками.

СПИСОК ПУБЛИКАЦИЙ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

1. Бочкарёв Н.А., Гафина Т.Э. Сравнительная характеристика телецкого сига и сига Правдина Телецкого озера. (Алтайский край) // Сибирский биологический журнал. - Новосибирск, 1993, 2, С.64-69.

2. Бочкарев Н.А., Сухачев В.А. Полиморфизм популяции телецкого озерного сига // Многолетние гидробиологические наблюдения на внутренних водоемах: современное состояние и перспективы: Материалы региональной конференции "Особо охраняемые территории Алтайского края, тактика сохранения видового разнообразия и генофонда. Барнаул, 1995.- С.3-5.

3. Бочкарёв Н.А., Гафина Т.Э. Морфобиологическая характеристика телецкого сига р. Чулышман // Сибирский экологический журнал. - Новосибирск, 1996. - 2. - С.175-178.

4. Бочкарёв Н.А. Экология и систематика сигов Телецкого озера // Задачи и проблемы развития рыбного хозяйства на внутренних водоемах Сибири: Тез. докл. - Томск, 1996. - С.83-84.

5. Бочкарёв Н.А., Романов В.И. Популяционная структура сига крупных озер Сибири // Экологически эквивалентные виды в великих озерах мира: Тез. докл. - Улан-Удэ, 1997. - С.51-53.

6. Бочкарёв Н.А., Кривопапов А.В. Биологическая характеристика некоторых популяций сига Правдина Телецкого озера // Состояние водных экосистем Сибири и перспективы их использования: Тез. докл. - Томск, 1998. - С.148-150.

7. Бочкарёв Н.А. О структуре популяций сигов Телецкого озера // Биологическое разнообразие животных Сибири: Тез. докл. - Томск, 1998. - С. 30-32.

8. Бочкарёв Н.А., Сухачёв В.А. Роль Алтайского заповедника в сохранении популяций телецкого сига // Особо охраняемые территории Алтайского края и сопредельных регионов, тактика сохранения видового разнообразия и генофонда. - Барнаул, 1999. - С. 84-85.

9. Бочкарёв Н.А. Популяционная структура сигов Телецкого озера // Сибирский экологический журнал. Новосибирск, 2000. В печати.