

УДК 575.2-597.0.5

ПОПУЛЯЦИОННАЯ СТРУКТУРА СИГА-ПЫЖЬЯНА (*COREGONUS LAVARETUS PIDSCHIAN*, COREGONIDAE) В ОЗЕРАХ ТОДЖИНСКОЙ КОТЛОВИНЫ И В ВЕРХНЕМ ТЕЧЕНИИ РЕКИ БОЛЬШОЙ ЕНИСЕЙ (РЕСПУБЛИКА ТЫВА)

© 2009 г. Н. А. Бочкарев, Е. И. Зуйкова

Институт систематики и экологии животных СО РАН, Новосибирск 630091, Россия

e-mail: ih@eco.nsc.ru

Поступила в редакцию 19.02.2007 г.

Представлены данные по морфологии и биологии сига-пыжьяна, *Coregonus lavaretus pidschian*, из озер Тоджинской котловины бассейна р. Большой Енисей. Показано, что популяции сигов различаются по темпу роста, пластическим и меристическим признакам и занимают разные экологические ниши. Различия между сигами выявлены по числу жаберных тычинок на первой жаберной дуге и числу прободенных чешуй в боковой линии. По типу питания сиг-пыжьян из озер Тоджинской котловины является эврифагом, однако в озерах Нойон-Холь и Кадыш в летнее время он питается преимущественно пелагическим зоопланктоном. Озерно-речные сиги, населяющие озера Борзу-Холь и Тоджа, подвержены одновременному влиянию как озерного, так и речного сига и при этом сходны с сигом из р. Большой Енисей по меристическим признакам и темпу роста. Тем не менее, несмотря на близость водоемов, что способствует гибридизации сигов, выявлены значительные морфологические различия между озерными и озерно-речными сигами.

Сиги подвида *Coregonus lavaretus pidschian* (Gmelin, 1789) широко распространены в верховьях крупных сибирских рек – Оби, Енисея и Лены. Морфологические и экологические особенности сига-пыжьяна из бассейнов рек Обь и Лена изучены достаточно хорошо (Мухомедияров, 1948; Дулькейт, 1949; Иоганзен, Моисеев, 1955; Анпилова, 1956, 1967; Лобовикова, 1959; Гундризера, 1962; Калашников, 1968, 1978; Скрябин, 1979; Решетников, 1980; Гундризера и др., 1981; 1984; Карасев, 1987; Бочкарев, Гафина, 1993, 1996; Слободянюк и др., 1993; Бочкарев, Романов, 1997; Бочкарев, Зуйкова, 2006; Экология рыб..., 2006). Характеристика сига-пыжьяна из озер бассейна р. Большой Енисей представлена в единственной работе Гундризера (1978).

В озерах Тоджинской котловины А.Н. Гундризера описал новый подвид сига *Coregonus lavaretus sajanensis* Gundriser 1966, разделив его на три расы (Гундризера, 1978). Он полагал, что многие озерные и озерно-речные формы сига *C. lavaretus*, распространенные в водоемах южной зоны Сибири, были сформированы одновременно с сигом-пыжьяном или произошли ранее от более древнего сига. Эти выводы базировались, в первую очередь, на предположении о древнем происхождении озер Тоджинской котловины и длительной географической изоляции сигов Тывы от сигов из других сибирских водоемов. Более того, А.Н. Гундризера считал, что популяции сигов в разных озерах Тоджинской котловины длительное время

были полностью изолированы друг от друга. Однако согласно последним геологическим исследованиям, система озер Тоджинской котловины в современном виде существует около 2–3 тыс. лет, поскольку еще 11–12 тыс. лет назад в районе урочища Мерзлый Яр в результате землетрясения сформировалось голоценовое подпорное озеро, просуществовавшее около 10 тыс. лет (Аржанников и др., 2000). Этот водоем охватывал оз. Тоджа и, возможно, большинство крупных современных озер Тоджинской котловины.

В настоящее время в данном регионе насчитывается семь больших озер различного происхождения, характеризующихся разными экологическими условиями, в которых обитает сиг-пыжьян. Поскольку речной сиг обитает на протяжении всего верхнего течения р. Енисей, а группировки озерных, озерно-речных и речных сигов из озер Тоджинской котловины не имеют обособленного ареала, то описание А.Н. Гундризера сига *C. lavaretus sajanensis* не соответствует географическому критерию выделения подвида (Майр, 1968). Принимая во внимание высокую изменчивость сига-пыжьяна в целом, мы рассматриваем данные группировки как популяции (Яблоков, 1987). В связи с этим значительная часть материалов по сигу из водоемов бассейна р. Большой Енисей требует обновления в соответствии с современными представлениями популяционной биологии.

В данной статье мы представляем данные по популяционной структуре, морфологии и экологи-

гии сигов Тоджинской котловины и обсуждаем возможные пути их расселения в водоемах бассейна р. Большой Енисей.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследования проводили в июле – начале августа 2003–2005 гг. на двух озерных системах рек Ий-Хем и Азас бассейна р. Большой Енисей и в верхнем течении р. Большой Енисей (рис. 1). При обследовании озер измеряли глубину, температуру поверхностного слоя воды, электропроводность, прозрачность и величину рН, используя эхолот Humminbird и портативные приборы марки LaMotte 5. Прозрачность воды определяли по белому диску Секки. Сига отлавливали сетями с ячейей от 10 до 50 мм на глубинах от 2 до 50 м. Выборки сига-пыжьяна для морфологического анализа состояли в основном из половозрелых и близких к ним по размерам особей. Объединенная выборка из озер Борзу-Холь и Шурам-Холь составила 28 экз., выборка из оз. Нойон-Холь – 45, из оз. Кадыш – 58, из р. Большой Енисей – 13 экз. Выборка озерного сига (20 экз.) из оз. Тоджа была взята из неводной тони у истока р. Тора-Хем. Все сиги имели зрелые половые продукты. Озерно-речных сигов (28 экз.) ловили сетями на мелководье недалеко от устья р. Азас. Часть сигов были неполовозрелыми, сиги крупнее 350 мм иногда имели зрелые половые продукты. Измерение и взвешивание особей проводили сразу после отлова. У всех рыб оценивали 8 меристических и 24 пластических признака, а именно: D и A – число неветвистых лучей в спинном плавнике и анальном плавнике, соответственно; D_1 и A_1 – число ветвистых лучей в спинном и анальном плавниках; P и V – число ветвистых лучей в грудном и брюшном плавниках; ll – число прободенных чешуй в боковой линии; $sp. br.$ – число жаберных тычинок на первой жаберной дуге; Sm – длина тела по Смиту, мм; L – длина тела, мм; H – наибольшая высота тела, мм; h – высота хвостового стебля; B – толщина тела, мм; pA – постанальное расстояние, мм; pD – постдорсальное расстояние, мм; lD , lA , lV , lP – длина спинного, анального, брюшного и грудного плавников, мм, соответственно; hD , hA – высота спинного и анального плавников, мм, соответственно; C – длина головы, мм; r – длина рыла, мм; o – диаметр глаза, мм; po – заглазничное расстояние, мм; bC – толщина головы, мм; Ch_1 и Ch_2 – высота головы на уровне глаза и затылка, мм; f – ширина лба, мм; $lmax$ и $hmax$ – длина и высота верхней челюсти, мм, соответственно; lmd – длина нижней челюсти, мм.

Возраст рыб определяли по чешуе (Чугунова, 1959; Мина, 1976). Для этого чешую фотографировали с помощью цифрового фотоаппарата Nikon COOLPIX 4500 под бинокуляром Micros; чешую при необходимости просветляли в глицерине.

Далее цифровое изображение обрабатывали в программе Photoshop CS и подсчитывали годовые кольца. Темп роста сигов из разных водоемов Тоджинской котловины характеризовали по наблюдаемым данным. Темп роста изучали по 48 экз. сигов из озер Борзу-Холь и Шурам-Холь, 124 – из оз. Нойон-Холь, 70 – из оз. Кадыш, 94 – озерно-речных сигов из оз. Тоджа и 13 экз. – из р. Большой Енисей.

При анализе выборок по пластическим признакам использовали метод главных компонент. Перед выполнением анализа абсолютные значения признаков были преобразованы в натуральные логарифмы, полученные значения нормировали и центрировали. Главные компоненты в дальнейшем рассматривали как новые признаки и для каждой выборки рассчитывали среднее значение и среднеквадратическое отклонение. В связи с тем, что первая компонента аккумулирует размерную изменчивость, выборки сигов анализировали по второй и третьей главным компонентам, которые отражают изменчивость общей формы. Мету и направление изменчивости признака определяли по знаку и величине его вклада (Thorpe, 1976; Gibson et al., 1984; Трут и др., 1991; Фалеев, Галактионов, 1997; Реализация..., 2004).

Для визуализации иерархических отношений выборок чаще всего используют дендрограммы сходства. Поскольку в данной работе весь анализ сравнения выборок проведен методом главных компонент (ГК), то представляется логичным провести кластеризацию по средним значениям второй-шестой ГК, на которые приходится не менее половины оставшейся изменчивости после исключения из анализа первой компоненты. Эта процедура позволяет избавиться от статистических “шумов” и анализировать значимую часть изменчивости (Ефимов, Ковалева, 2005). В работе дендрограмма сходства выборок построена методом UPGMA, в качестве меры сходства использовали Эвклидово расстояние.

Значимость различий между выборками по средним значениям главных компонент и средним значениям пластических и меристических признаков оценивали с помощью t -критерия Стьюдента (Животовский, 1984; Реализация..., 2004). Степень различий между выборками сигов оценивали по критерию Майра (Майр, 1968). При обработке цифрового материала использовали статистический пакет программ Statistica 6.

Для выявления особенностей питания сигов из разных озер Тоджинской котловины и р. Большой Енисей их желудочно-кишечные тракты фиксировали в 10% формалине. Были вскрыты 24 желудка сигов из оз. Тоджа, из оз. Нойон-Холь – 23, из оз. Кадыш – 42, из оз. Борзу-Холь – 11, из р. Большой Енисей – 13. Поскольку основная задача данного исследования заключалась в выяв-

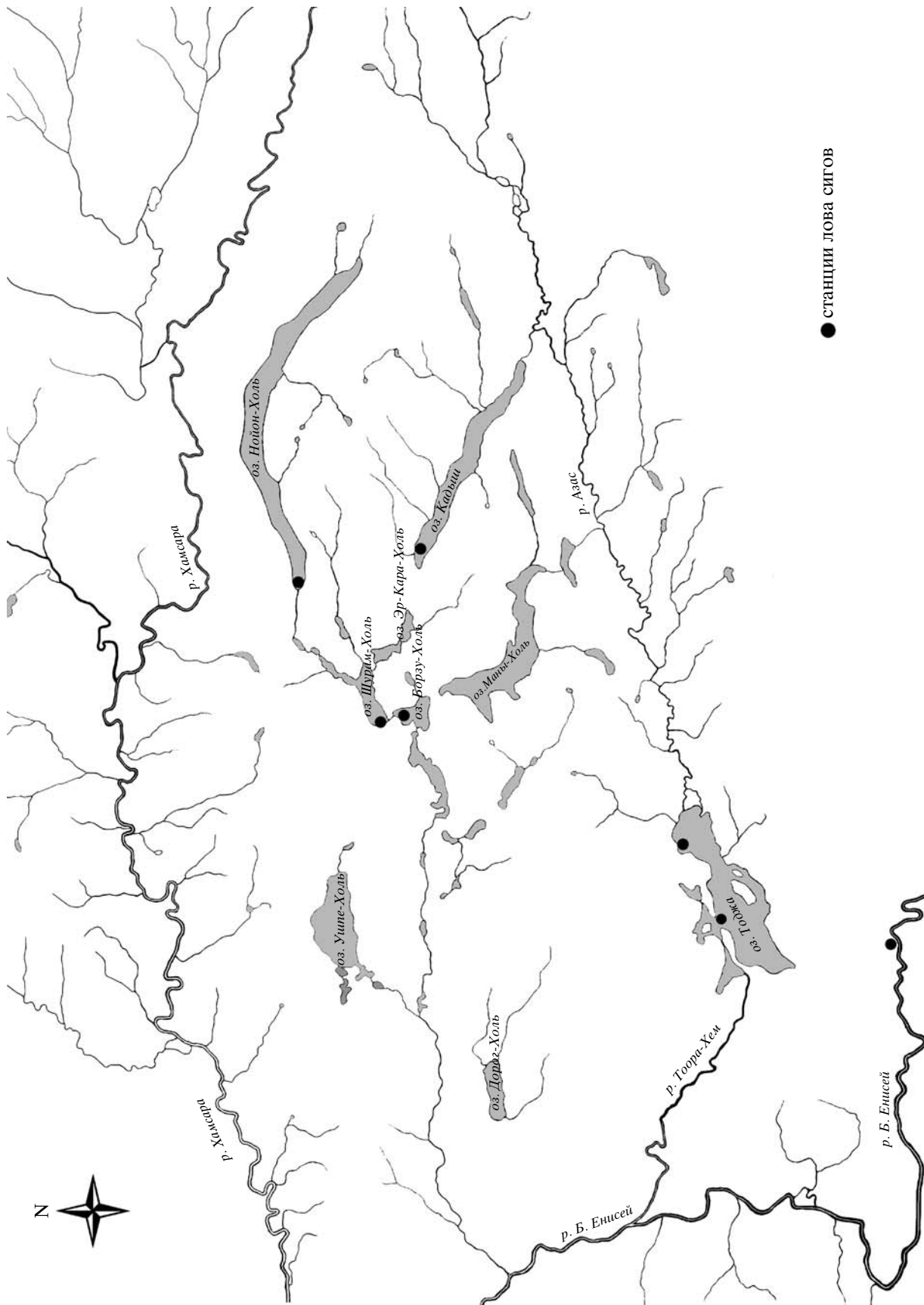


Рис. 1. Карта-схема системы озер Тоджинской котловины.

Таблица 1. Основные характеристики озер Тоджинской котловины (июль–август, 2003 г.)

Озеро	Глубина, м	Прозрачность, м	Температура (поверхность), °С	Электропроводность, мкСм/см	pH
Нойон-Холь	180	9.8	18.7	94.1	7.4
Шурам-Холь	84	8.7	17.4	166.3	7.5
Борзу-Холь	57	9.0	21.8	167.6	7.2
Кадыш	85	7.3	20.4	159.1	8.2
Мань-Холь	94	12.5	16.5	193.4	7.7
Тоджа	24	2.8	21.5	105.2	7.4

лении типа питания сигов в разных озерах, при обработке содержимого желудков сигов особое внимание уделялось соотношению бентосных и планктонных организмов. Содержимое желудков сигов сортировали по таксономическим группам, определяли число жертв в каждой группе и долю каждой группы от суммарного числа жертв (Методическое пособие..., 1974). При этом процентное соотношение кормовых объектов в питании сига-пыжьяна определяли как по количеству, так и по массе. Кормовые объекты, количество которых в содержимом желудков было незначительным, объединили в группы “прочие ракообразные” и “прочий бентос”. В эти группы вошли личинки отрядов Plescoptera и Ephemeroptera, семейства Culicidae, воздушные насекомые, ракообразные подкласса Ostracoda, родов *Macrothrix*, *Cyclops* и *Leptodora kindtii* Focke. Зоопланктон из желудков сигов определяли до рода или вида, бентос – до рода, семейства, отряда или класса по следующим определителям: Пресноводные Calanoida СССР (Рылов, 1930), Определитель пресноводных беспозвоночных Европейской части СССР (1977) и Определитель пресноводных беспозвоночных России (1995).

РАЙОН РАБОТ

Озера Тоджинской котловины значительно различаются по максимальной глубине (24 м (оз. Тоджа) и 255 м (оз. Нойон-Холь)), электропроводности (94.1 мкСм/см в оз. Нойон-Холь и 166.3 и 167.6 мкСм/см в озерах Шурам-Холь и Борзу-Холь, соответственно) (табл. 1). Значения pH воды в исследованных водоемах варьируют от 7.2 (оз. Борзу-Холь) до 8.2 (оз. Кадыш).

Река Ий-Хем, к бассейну которой относятся озера Нойон-Холь, Шурам-Холь, Борзу-Холь, мелкая, хорошо прогреваемая в летний период, с обильными зарослями водных растений. Она берет начало из оз. Нойон-Холь – крупнейшего водоема Тувы – и через 6 км впадает в оз. Шурам-Холь. Оз. Борзу-Холь расположено примерно на 500 м ниже по течению от оз. Шурам-Холь. Сиг-

пыжьян населяет все эти озера (рис. 2). В самой реке сиг-пыжьян не обнаружен. В весенний период в нижнем течении р. Ий-Хем встречается хариус, *Thymallus arcticus* (Pallas). Таймень, *Hucho taimen* (Pallas), и острорылый ленок, *Brachymystax lenok* (Pallas), в р. Ий-Хем из р. Большой Енисей не заходят. Постоянно в реке обитают елец, *Leuciscus leuciscus* (L.), пескарь, *Gobio gobio* (L.), голец, *Phoxinus phoxinus* (L.), окунь, *Perca fluviatilis* L., щука, *Esox lucius* (L.). В озерах обитают те же виды, что и в реке; кроме того, хариус, язь, *Leuciscus idus* (L.), плотва, *Rutilus rutilus* (L.), налим, *Lota lota* (L.)

Озера Кадыш и Тоджа относятся к бассейну р. Азас. Оз. Кадыш расположено значительно выше по течению, чем оз. Тоджа. Сиг-пыжьян населяет оба озера. По сравнению с р. Ий-Хем р. Азас широкая и быстрая. В реке постоянно обитают таймень, хариус, ленок, елец, пескарь, окунь, щука; кроме того, в озерах Кадыш и Тоджа встречаются лещ, *Abramis brama* (L.), язь, ерш, *Gymnocephalus cernuus* (L.), налим. В р. Большой Енисей постоянно обитают таймень, ленок, хариус, щука, елец, налим и окунь. Сиг-пыжьян населяет биотопы с замедленным течением.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Морфология

При обработке и анализе собственных данных мы опирались на материалы Гундризера (1978), который выделил в оз. Тоджа “высокотельных” озерно-речных и “низкотельных” озерных сигов, различающихся по высоте тела на уровне спинного плавника. По нашим данным, низкотельный озерный сиг из оз. Тоджа имеет достоверно меньшую высоту тела (H), высоту хвостового стебля (h), толщину тела (B), длину рыла (r), но больший диаметр глаза (o) по сравнению с высокотельным озерно-речным сигом. По меристическим признакам озерный и озерно-речной сизи незначительно различаются по числу ветвистых лучей в брюшном плавнике (V) и числу жаберных тычинок ($sp.br.$) (табл. 2). Половое созревание сигов из оз. Тоджа

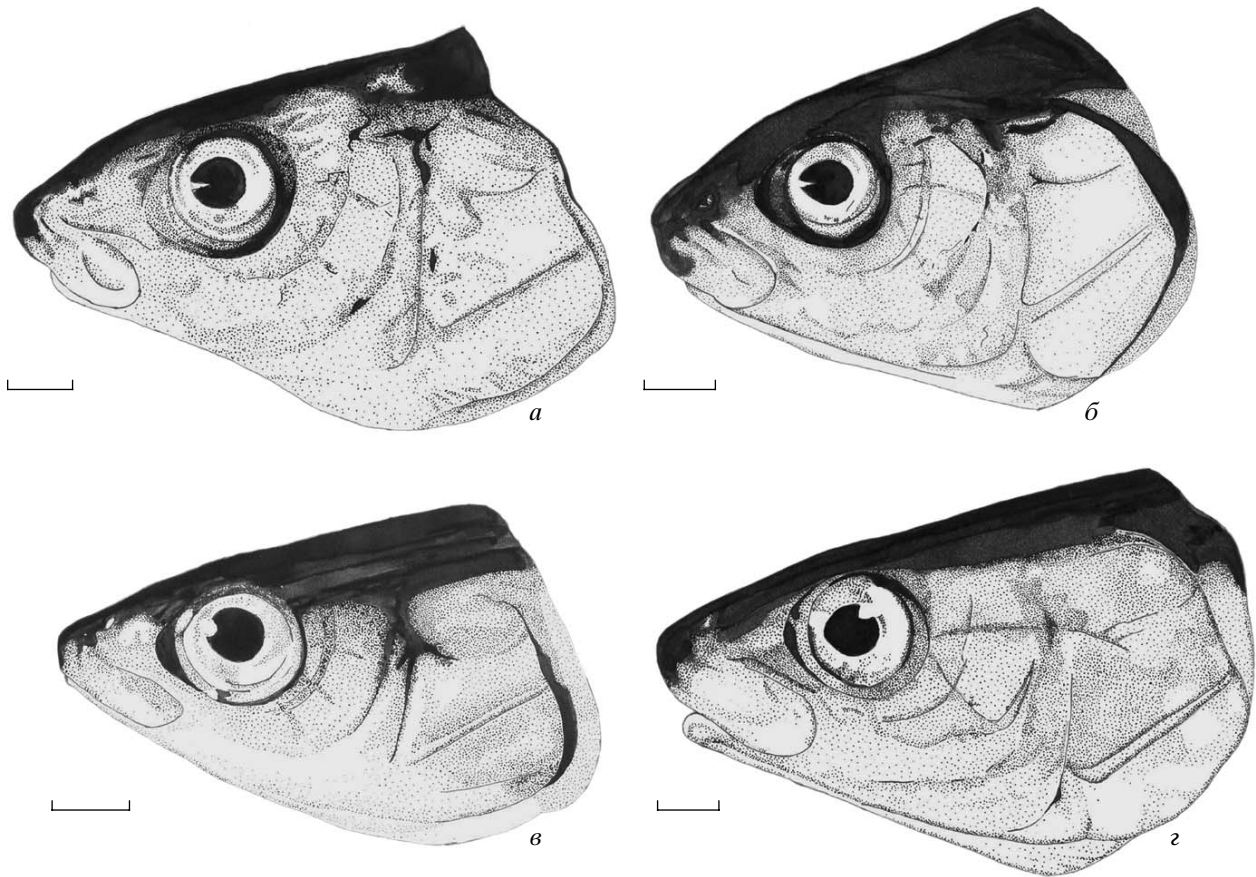


Рис. 2. Головы сига-пыжьяна из водоемов Тоджинской котловины (рисунок Н.А. Бочкарева): *а* – из р. Б. Енисей, *б* – из оз. Тоджа, *в* – из оз. Нойон-Холь, *г* – из оз. Кадыш. Масштаб (см): *а-в* – 1, *г* – 1.7.

наступает в разном возрасте. Озерный сиг созревает в возрасте 4–5 лет при весе от 200 г, тогда как озерно-речной сиг – в возрасте 7–8 лет при весе около 500 г.

В других озерах, как и в оз. Тоджа, озерные и озерно-речные сиги также значительно различаются по меристическим признакам (табл. 3). Достоверные различия между популяциями выявлены по двум-семи из восьми анализируемых признаков (табл. 4). При сравнении выборки озерного сига из оз. Тоджа с выборкой озерного сига из оз. Нойон-Холь выявлены достоверные различия по наибольшему числу признаков (7). По шести признакам различаются выборки озерных сигов из оз. Кадыш и Нойон-Холь. При сравнении выборок озерного сига из оз. Тоджа с озерным сигом из оз. Кадыш и озерного сига из оз. Борзу-Холь различия по таким признакам как число жаберных тычинок на первой жаберной дуге и число прободенных чешуй в боковой линии достигают и превышают подвидовой уровень ($CD \geq 1.28$).

В пространстве второй и третьей главных компонент большинство выборок сигов озера Тод-

жинской котловины достоверно отличаются друг от друга (рис. 3, табл. 5). При сравнении выборок озерного сига из оз. Тоджа с озерным сигом из оз. Кадыш, озерного сига из оз. Нойон-Холь с озерно-речным сигом из оз. Борзу-Холь и Шурам-Холь, озерно-речного сига из оз. Борзу-Холь и Шурам-Холь с речным сигом из р. Большой Енисей по второй главной компоненте достоверных различий не обнаружено (табл. 5). По третьей главной компоненте достоверные различия не выявлены в четырех сравнениях из пятнадцати. Выборки озерного сига из оз. Кадыш и озерного сига из оз. Нойон-Холь, озерного сига из оз. Кадыш и озерно-речного сига из оз. Борзу-Холь, озерного сига из оз. Нойон-Холь и озерно-речного сига из оз. Борзу-Холь, озерно-речного и речного сига из оз. Борзу-Холь и р. Большой Енисей не различаются друг от друга по третьей главной компоненте. Во всех остальных сравнениях обнаружены достоверные различия.

Максимальный положительный вклад во вторую главную компоненту внесли диаметр глаза (o), высота верхней челюсти ($h\ max$), длина нижней челюсти ($l\ md$); максимальный отрицательный вклад – длина хвостового стебля (pA), постдор-

Таблица 2. Сравнительная характеристика озерного и озерно-речного сига-пыжьяна из оз. Тоджа по морфологическим признакам

Признак	Озерные сиги из оз. Тоджа ($n = 20$), lim 227–300 мм			Озерно-речные сиги из оз. Тоджа ($n = 28$), lim 290–412 мм			P
	$X \pm m$	δ	$CV, \%$	$X \pm m$	δ	$CV, \%$	
Меристические признаки							
D	3.95 ± 0.09	0.39	9.98	3.97 ± 0.11	0.58	14.53	–
D_1	10.65 ± 0.11	0.49	4.60	10.85 ± 0.12	0.65	5.99	–
P	14.00 ± 0.13	0.56	4.01	14.10 ± 0.10	0.57	4.02	–
V	10.05 ± 0.05	0.22	2.23	10.35 ± 0.09	0.49	4.71	*
A	3.80 ± 0.09	0.41	10.80	3.82 ± 0.07	0.39	10.21	–
A_1	12.30 ± 0.11	0.47	3.82	12.17 ± 0.11	0.61	5.02	–
ll	88.60 ± 0.55	2.44	2.75	89.10 ± 0.49	2.61	2.93	–
$sp. br.$	20.60 ± 0.31	1.39	6.76	21.59 ± 0.23	1.26	5.82	*
В процентах к длине тела по Смитту							
L	93.98 ± 0.20	0.91	0.97	94.27 ± 0.12	0.64	0.68	–
H	21.75 ± 0.23	1.04	4.79	23.08 ± 0.23	1.20	5.21	0.001
h	7.17 ± 0.08	0.37	5.11	7.53 ± 0.08	0.40	5.36	0.010
B	10.55 ± 0.12	0.52	4.90	11.24 ± 0.14	0.73	6.51	0.001
pA	13.16 ± 0.27	1.20	9.11	13.03 ± 0.17	0.87	6.69	–
pD	40.77 ± 0.37	1.66	4.07	40.38 ± 0.30	1.57	3.88	–
ID	11.86 ± 0.16	0.73	6.13	12.13 ± 0.19	1.00	8.23	–
hD	19.54 ± 0.28	1.26	6.43	19.00 ± 0.28	1.49	7.83	–
lA	11.99 ± 0.23	1.04	8.63	11.74 ± 0.14	0.73	6.18	–
hA	14.05 ± 0.21	0.96	6.82	13.70 ± 0.21	1.12	8.14	–
lP	15.73 ± 0.20	0.91	5.81	16.42 ± 0.13	0.67	4.06	0.010
IV	16.46 ± 0.16	0.72	4.35	16.79 ± 0.12	0.62	3.67	–
C	20.50 ± 0.15	0.65	3.16	20.23 ± 0.12	0.66	3.25	–
В процентах к длине головы							
r	28.96 ± 0.34	1.52	5.25	31.09 ± 0.41	2.14	6.90	0.001
o	21.57 ± 0.25	1.10	5.09	20.59 ± 0.25	1.30	6.32	0.010
po	51.76 ± 0.43	1.91	3.69	51.79 ± 0.30	1.58	3.06	–
bC	42.66 ± 0.68	3.03	7.10	41.89 ± 0.48	2.54	6.06	–
Ch_1	43.21 ± 0.35	1.55	3.59	44.87 ± 0.73	3.87	8.63	–
Ch_2	61.55 ± 0.53	2.35	3.82	63.30 ± 1.07	5.67	8.97	–
f	25.64 ± 0.43	1.94	7.57	26.99 ± 0.38	2.01	7.46	*
$l max$	28.73 ± 0.35	1.58	5.49	29.80 ± 0.35	1.85	6.22	–
$h max$	9.46 ± 0.16	0.70	7.37	9.31 ± 0.17	0.87	9.38	–
$l md$	37.34 ± 0.50	2.25	6.03	36.19 ± 0.34	1.80	4.99	–

Примечание. lim – минимальная и максимальная длины особей сигов по Смитту, $X \pm m$ – среднее значение \pm ошибка среднего значения, обозначения признаков здесь и в других таблицах даны в тексте, прочерк – различия не достоверны, CV – коэффициент вариации. * Достоверность $P \leq 0.05$.

сальное расстояние (pD), длина анального плавника (lA) (табл. 6). Третья главная компонента сформирована из положительных вкладов таких признаков, как длина хвостового стебля (pA), постдорсальное расстояние (pD), диаметр глаза (o) и

длина верхней челюсти ($l max$). Наибольший отрицательный вклад в третью главную компоненту внесли следующие признаки: длина и высота спинного плавника (ID , hD) и высота анального плавника (hA), длина брюшного плавника (IV).

Таблица 3. Сравнительная характеристика сига-пыжьяна из озер Тоджинской котловины по меристическим признакам

Признак	Озерный сиг из оз. Кадыш ($n = 58$), lim 230–277 мм		Озерный сиг из оз. Нойон-Холь ($n = 45$), lim 239–259 мм		Озерно-речной сиг из оз. Борзу-Холь ($n = 28$), lim 340–465 мм		Речной сиг из р. Б. Енисей ($n = 13$), lim 360–512 мм	
	$X \pm m$	δ	$X \pm m$	δ	$X \pm m$	δ	$X \pm m$	δ
<i>D</i>	4.02 ± 0.02	0.13	4.04 ± 0.04	0.30	4.19 ± 0.08	0.40	3.92 ± 0.08	0.28
<i>D</i> ₁	9.83 ± 0.08	0.60	9.91 ± 0.09	0.60	10.70 ± 0.13	0.67	10.31 ± 0.18	0.63
<i>P</i>	14.02 ± 0.09	0.66	14.87 ± 0.09	0.63	14.37 ± 0.14	0.74	14.77 ± 0.12	0.44
<i>V</i>	9.91 ± 0.05	0.34	10.29 ± 0.08	0.51	10.3 ± 0.09	0.47	10.08 ± 0.08	0.28
<i>A</i>	3.84 ± 0.05	0.37	3.98 ± 0.02	0.15	4.07 ± 0.05	0.27	3.77 ± 0.12	0.44
<i>A</i> ₁	11.88 ± 0.05	0.38	12.58 ± 0.11	0.72	13.15 ± 0.14	0.72	12.69 ± 0.21	0.75
<i>ll</i>	82.90 ± 0.39	2.97	85.62 ± 0.46	3.08	89.44 ± 0.41	2.12	85.46 ± 0.83	2.99
<i>sp. br.</i>	23.10 ± 0.12	0.93	25.13 ± 0.25	1.66	23.04 ± 0.30	1.56	21.85 ± 0.32	1.14

Таблица 4. Значимость различий (*P*) выборок сига-пыжьяна из различных озер Тоджинской котловины по меристическим признакам, оцененная по *t*-критерию Стьюдента

Признак	Выборки													
	1–3	1–4	1–5	1–6	2–3	2–4	2–5	2–6	3–4	3–5	3–6	4–5	4–6	5–6
<i>D</i>	–	–	*	–	–	–	–	–	–	0.010	–	–	–	*
<i>D</i> ₁	0.001	0.001	–	–	0.001	0.001	–	*	–	0.001	0.010	0.001	*	–
<i>P</i>	–	0.001	–	0.001	–	0.001	–	0.001	0.001	*	0.001	0.010	–	–
<i>V</i>	–	0.010	0.010	–	0.001	–	–	–	0.001	0.001	–	–	–	–
<i>A</i>	–	0.010	0.010	–	–	*	0.010	–	*	0.010	–	–	0.010	0.010
<i>A</i> ₁	0.001	–	0.001	–	0.010	*	0.001	*	0.001	0.001	0.001	0.010	–	–
<i>ll</i>	0.001	0.001	–	0.010	0.001	0.001	–	0.001	0.001	0.001	0.010	0.001	–	0.001
<i>sp. br.</i>	0.001	0.001	0.001	0.010	0.001	0.001	0.001	–	0.001	–	0.001	0.001	0.001	*

Примечание. Выборки: 1 – озерный сиг из оз. Тоджа, 2 – озерно-речной сиг из оз. Тоджа, 3 – озерный сиг из оз. Кадыш, 4 – озерный сиг из оз. Нойон-Холь, 5 – озерно-речной сиг из оз. Борзу-Холь и Шурам-Холь, 6 – речной сиг из р. Большой Енисей. Прочерк – различия не достоверны. * $P \leq 0.05$.

Таблица 5. Значимость различий (*P*) средних значений второй и третьей главных компонент по *t*-критерию между выборками сига-пыжьяна озер Тоджинской котловины

Главная компонента (ГК)	Выборки														
	1–2	1–3	1–4	1–5	1–6	2–3	2–4	2–5	2–6	3–4	3–5	3–6	4–5	4–6	5–6
2	0.010	–	0.010	0.001	0.05	0.001	0.001	0.001	0.001	0.001	0.001	0.001	–	–	–
3	0.001	0.001	0.001	0.001	0.001	0.001	0.001	0.001	0.010	–	–	0.010	–	0.010	–

Прочерк – различия не достоверны.

Темп роста и размерно-возрастная структура популяций

Согласно полученным данным, 14 возрастных групп представляют популяции сига-пыжьяна в озерах Тоджинской котловины (рис. 4). Довольно часто встречаются 15–18-летние особи. Сиги из

озер Нойон-Холь и Кадыш характеризуются в среднем меньшими линейными размерами, чем сиги из озер, расположенных в нижнем течении рек. Им свойственна меньшая скорость роста, чем озерно-речным сигам из озер Тоджа и Борзу-Холь и сигам из р. Большой Енисей (рис. 4).

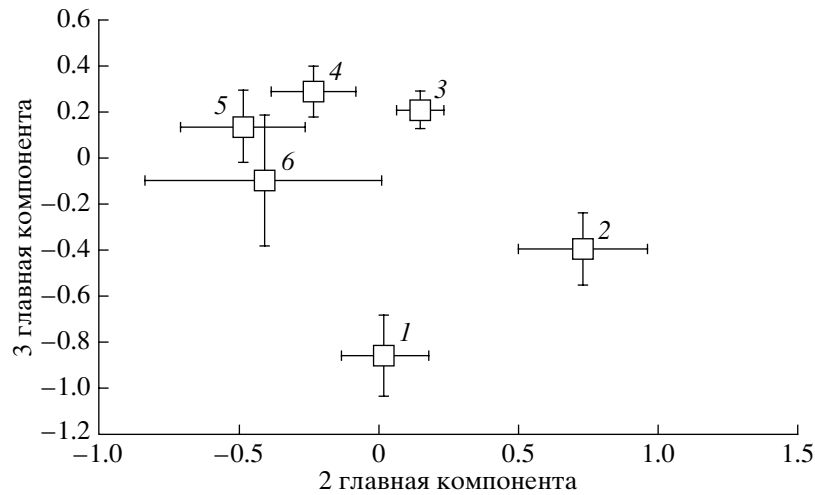


Рис. 3. Расположение центров выборок сигов в пространстве 2–3 главных компонент по пластическим признакам (1 – озерный сиг-пыжьян из оз. Тоджа, 2 – озерно-речной сиг-пыжьян из оз. Тоджа, 3 – озерный сиг-пыжьян из оз. Кадыш, 4 – озерный сиг-пыжьян из оз. Нойон-Холь, 5 – озерно-речной сиг-пыжьян из оз. Борзу-Холь, 6 – речной сиг-пыжьян из р. Б. Енисей); \pm среднеквадратическое отклонение.

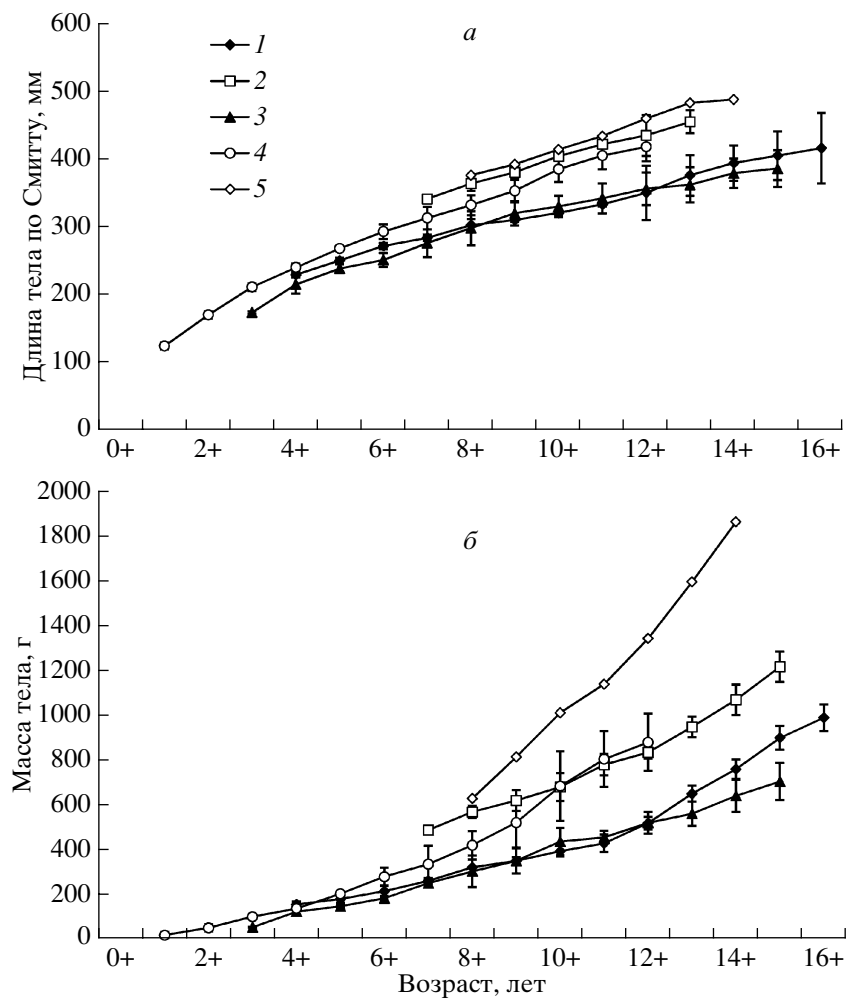


Рис. 4. Линейный рост (а) и рост массы сигов (б): 1 – оз. Нойон-Холь, 2 – оз. Борзу-Холь, 3 – оз. Кадыш, 4 – оз. Тоджа, 5 – р. Большой Енисей; $\pm 5\%$ доверительный интервал.

Особенности питания

Сиг-пыжьян из оз. Нойон-Холь в летний период питался преимущественно личинками и куколками комаров сем. Chironomidae и рачком *Daphnia galeata* Sars – от общего количества жертв на их долю приходилось 56.2 и 35.3%, соответственно (рис. 5а). Кроме этого, в питании сига из оз. Нойон-Холь встречались *Eurycercus lamellatus* (O.F. Müller) (4.6%), моллюски (2.3%) и *Bythotrephes longimanus* Leydig (1.1%). Доля остальных жертв была незначительной – 0.2%. Основной вклад в общую массу кормовых объектов сига из оз. Нойон-Холь вносили личинки и куколки хирономид – 62.5% (рис. 5б). В содержимом желудков сига из оз. Борзу-Холь преобладал ветвистоусый рачок *E. lamellatus* – 47.6% от общего количества жертв. Доля личинок и куколок сем. Chironomidae и дафнии составляла 21.8% и 16.5%, соответственно. Также в содержимом желудков были зарегистрированы моллюски (9.8%) и *B. longimanus* (3.5%). По массе в пищевом комке сига из оз. Борзу-Холь преобладали личинки и куколки хирономид – 38.6%, на долю моллюсков и эврицеркуса приходилось примерно по 25.0%. Сиг из оз. Кадыш главным образом потреблял дафнию, доля которой составила 98.7% от общего количества жертв и 73.6% от общей массы. Доля прочих организмов не превышала 1.1%. На втором месте по массе стояли личинки ручейников – 14.8%. В питании сига из оз. Тоджа доминировали личинки и куколки хирономид – 60.9% от общего количества жертв во всех проанализированных желудках. Значительную долю в содержимом желудков сига составляли ветвистоусый рачок *Sida crystallina crystallina* (O.F. Müller) (16.4%), моллюски (14.5%), личинки отр. Trichoptera (4.1%) и *E. lamellatus* (3.0%). По массе доминировали личинки ручейников – 59.6%, доля личинок хирономид и моллюсков была практически одинаковой – 19.3 и 19.5%.

Речной сиг-пыжьян из верхнего течения р. Большой Енисей питался преимущественно моллюсками – 90.4% от общего количества жертв, кроме них отмечены личинки сем. Trichoptera (9.6%). Масса этих кормовых объектов в пищевом комке различалась незначительно – 56.8 и 43.2%, соответственно.

ОБСУЖДЕНИЕ

Таким образом, в озерах Тоджинской котловины можно выделить две группы популяций сигов, различающихся по экологическим характеристикам. Первая группа – это популяции озерных сигов, обитающих в верхних озерах Нойон-Холь и Кадыш и популяция озерного сига из оз. Тоджа. Вторая – популяции озерно-речных и речных сигов из озер Борзу-Холь и Шурам-Холь, популяция озерно-речного сига из оз. Тоджа и популяция

Таблица 6. Вклады пластических признаков сига-пыжьяна из озер Тоджинской котловины в главные компоненты (2–3)

Признак	ГК		
	1	2	3
<i>Sm</i>	0.211	-0.147	0.078
<i>L</i>	0.211	-0.156	0.081
<i>H</i>	0.209	-0.112	-0.070
<i>h</i>	0.209	-0.058	-0.183
<i>B</i>	0.205	-0.166	0.158
<i>pA</i>	0.193	-0.462	0.414
<i>pD</i>	0.204	-0.302	0.275
<i>ID</i>	0.201	-0.046	-0.377
<i>hD</i>	0.205	-0.052	-0.314
<i>IA</i>	0.203	-0.280	-0.058
<i>hA</i>	0.202	-0.134	-0.333
<i>IP</i>	0.208	0.091	-0.097
<i>IV</i>	0.207	0.000	-0.226
<i>r</i>	0.205	0.101	0.119
<i>o</i>	0.188	0.461	0.390
<i>po</i>	0.208	0.081	-0.078
<i>C</i>	0.210	0.133	-0.010
<i>bC</i>	0.207	-0.003	0.013
<i>Ch₁</i>	0.207	0.148	-0.028
<i>Ch₂</i>	0.208	0.114	0.036
<i>f</i>	0.208	0.115	0.055
<i>l max</i>	0.200	0.113	0.283
<i>h max</i>	0.194	0.374	0.051
<i>l md</i>	0.197	0.222	-0.060
Собственное значение, %	91.81	1.59	1.42

Примечание. Жирным шрифтом выделены максимальные вклады признаков. Длина собственного вектора равна 1.

речного сига из верхнего течения р. Большой Енисей.

По второй и третьей главным компонентам морфологическая изменчивость сигов из озер Тоджинской котловины выявлена по одиннадцати из двадцати четырех анализируемых пластических признаков. Вторая главная компонента в основном характеризует изменчивость признаков, связанных с типом питания сигов (*o*, *h max*, *l md*) и с обитанием сигов в разных экологических условиях (подвижность рыб и турбулентность водных масс) – *pA*, *pD*, *IA*. Третья главная компонента главным образом аккумулирует изменчивость, связанную с расположением и размерами плавников, т.е. со стабилизацией рыбы в водной среде и ее подвижностью (*pA*, *pD*, *ID*, *hD*, *IV*, *hA*).

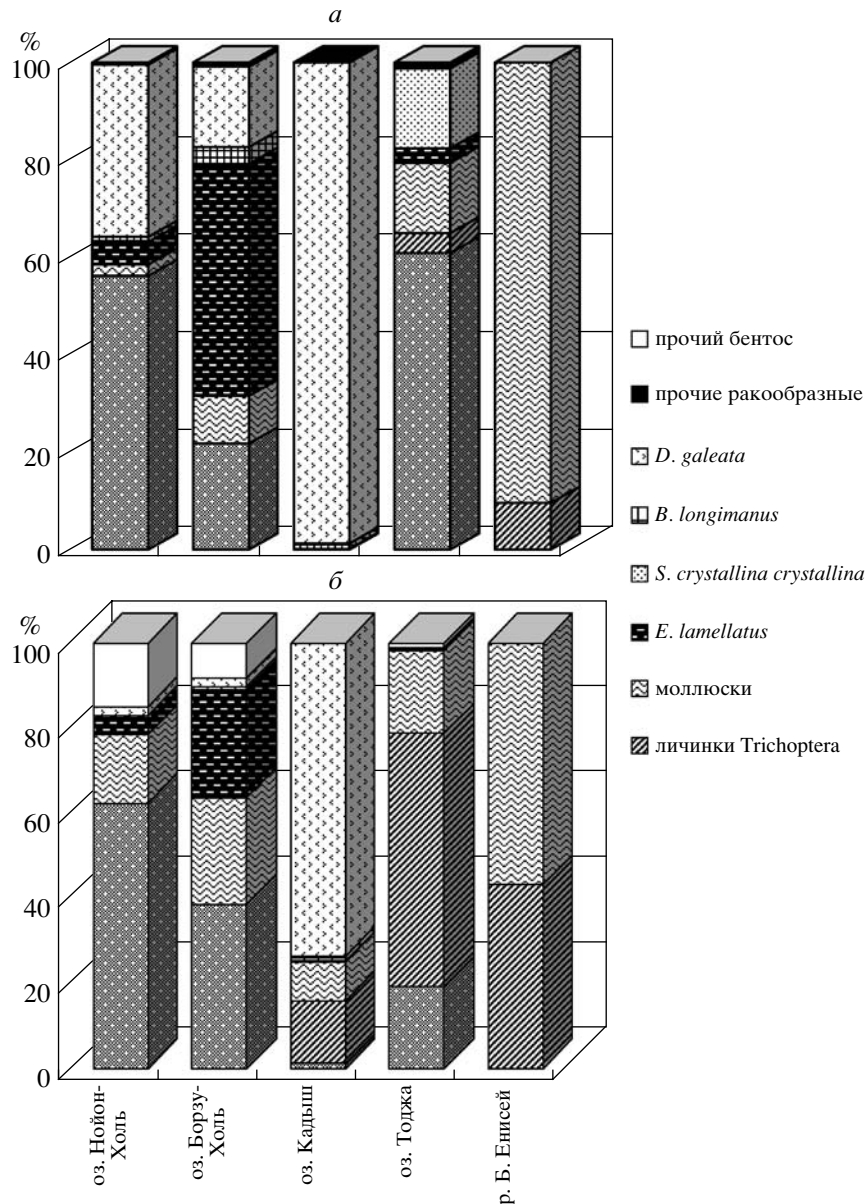


Рис. 5. Спектры питания сига: *a* – доля от общего количества жертв, %; *b* – доля от общей массы жертв, %.

Морфологические отношения выборок сига видны на дендрограмме сходства, построенной по средним значениям второй-шестой ГК для каждой выборки (рис. 6). На дендрограмме выделяются два кластера: один объединяет выборки сига из оз. Тоджа, второй – озерных сига из оз. Кадыш, Нойон-Холь, озерно-речных сига из оз. Борзу-Холь и речных сига из р. Большой Енисей. Выборки из второго кластера тесно связаны друг с другом, но при этом выборка сига-пыжьяна из р. Большой Енисей занимает несколько обособленное положение.

Все озера бассейна р. Ий-Хем и оз. Кадыш относятся к глубоким водоемам тектонического

происхождения и характеризуются сходными экологическими условиями. По-видимому, этот фактор определяет сходство морфотипов сига из оз. Кадыш и Нойон-Холь (рис. 2). Сига-пыжьян из оз. Кадыш и Нойон-Холь характеризуется максимальной, по сравнению с популяциями из других оз. Тоджинской котловины, длиной нижней челюсти – 37.40 и 37.03% от длины головы, соответственно. Тогда как озерно-речные сига из оз. Тоджа, Борзу-Холь и речные сига из р. Большой Енисей имеют более короткую нижнюю челюсть – 36.19, 34.39, 33.22, соответственно. Как правило, этот признак у сига коррелирует с их типом питания (Правдин, 1954; Бочкарев,

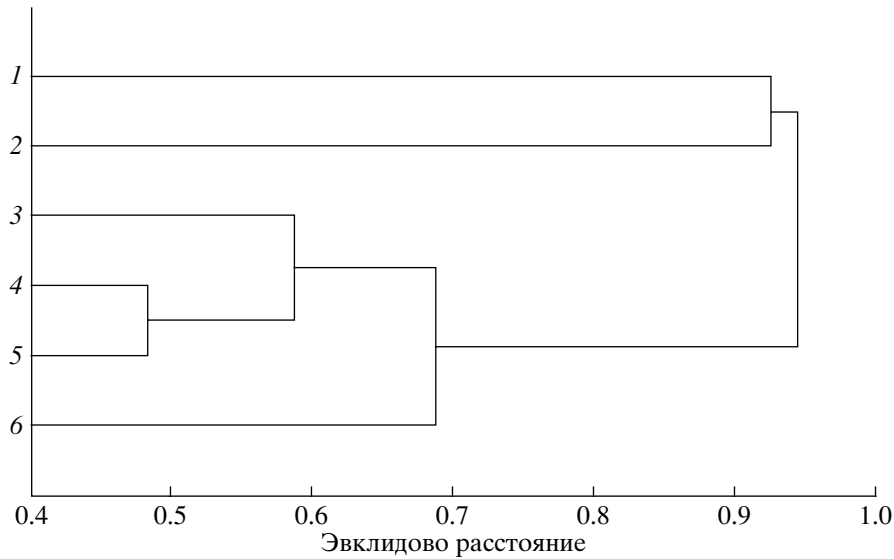


Рис. 6. Дендрограмма сходства выборок сига по 24 пластическим признакам. При построении методом UPGMA использованы средние значения 2–6 главных компонент: 1 – озерный сиг-пыжьян из оз. Тоджа, 2 – озерно-речной сиг-пыжьян из оз. Тоджа, 3 – озерный сиг-пыжьян из оз. Кадыш, 4 – озерный сиг-пыжьян из оз. Нойон-Холь, 5 – озерно-речной сиг-пыжьян из оз. Борзу-Холь, 6 – сиг-пыжьян из р. Большой Енисей.

Зуйкова, 2007). Нами показано, что в питании сига именно из этих озер зарегистрирована высокая доля зоопланктона. Популяция озерно-речного сига из оз. Борзу-Холь географически тесно связана с популяцией озерного сига из оз. Нойон-Холь; сига из этих популяций сходны по пластическим признакам.

Из всех исследованных озер только оз. Тоджа характеризуется незначительной глубиной и относится к водоемам ледникового происхождения. В озеро впадает полноводная река, благодаря чему в озере создаются благоприятные условия для обитания как озерной, так и озерно-речной популяций сига. Большая площадь оз. Тоджа, наличие экологически разнотипных биотопов и возможная гибридизация между озерным и озерно-речным сигом способствуют формированию в нем популяций, значительно отличающихся от сига из других озер по пластическим признакам.

Несмотря на то, что озера Тоджинской котловины тесно связаны друг с другом речными системами и гибридизация сига не вызывает сомнений, между популяциями выявлена закономерность в изменении числа жаберных тычинок на первой жаберной дуге и прободенных чешуй в боковой линии. Озерные сига из озер Нойон-Холь и Кадыш имеют наибольшее число жаберных тычинок (*sp.br.* 25.1 и 23.1, соответственно) и наименьшее число прободенных чешуй в боковой линии (*ll* 85.6 и 82.9) (табл. 3, 4). Несколько меньше жаберных тычинок и больше прободенных чешуй в боковой линии имеют озерно-речные сига из озер Борзу-Холь и Тоджа, расположенных ни-

же по течению – *sp.br.* 23.0 и 21.6; *ll* 89.9 и 89.1. Сиг-пыжьян из р. Большой Енисей имеет число жаберных тычинок, близкое к минимальному для данного региона, и среднее число прободенных чешуй в боковой линии (*sp.br.* 21.8 и *ll* 85.5). Несколько большее число прободенных чешуй в боковой линии у сига из р. Большой Енисей указывал Гундризер (1978) – 86.9. Возможно, что заниженное число прободенных чешуй в боковой линии в нашем материале объясняется меньшим размером выборки. Однако в целом число жаберных тычинок уменьшается по направлению от верхних водоемов к нижним, а число прободенных чешуй в боковой линии – увеличивается. Подобные изменения могут являться результатом скрещивания сига с разным числом жаберных тычинок и в этом случае гибриды характеризуются промежуточным значением данного признака (Шапошникова, 1973).

Некоторые отличия наших данных от данных А.Н. Гундризера наблюдаются и по числу жаберных тычинок у сига из оз. Нойон-Холь. По нашим наблюдениям, число жаберных тычинок у этих сига изменяется от 23 до 29 ($n = 90$), тогда как по А.Н. Гундризеру – от 23 до 32. Мы не считаем это субъективной ошибкой, поскольку в оз. Додот (бассейн р. Хамсара) нами зарегистрированы сига с числом жаберных тычинок на первой жаберной дуге от 21 до 27, но иногда встречались сига с 32 жаберными тычинками, при этом все особи характеризовались морфологическим сходством.

Кривые линейного и весового роста озерных сигов из озер Кадыш и Нойон-Холь близки. Практически одинаковым темпом роста характеризуются сиги из озер Борзу-Холь и Тоджа. И только сиг из р. Большой Енисей значительно опережает озерных и озерно-речных сигов по темпу линейного и весового роста.

По типу питания сиг-пыжьян из озер Тоджинской котловины является эврифагом. Сиг из озер Кадыш (*sp.br.* 23.1) и Нойон-Холь (*sp.br.* 25.1) и, в меньшей степени, из оз. Борзу-Холь (*sp.br.* 23.0) в летний период активно потребляет в пищу зоопланктон, обладая при этом морфологическими признаками бентофага (малое число жаберных тычинок на первой жаберной дуге, нижний рот, короткая нижняя челюсть от 31 до 37% от длины головы). При этом сиги из озер Кадыш и Нойон-Холь питаются истинно-пелагическими видами (*D. galeata*), а в питании сигов из озер Борзу-Холь и Тоджа зоопланктон представлен видами литорального фитофильного комплекса (*E. lamellatus*). Сиг из р. Большой Енисей питался исключительно бентосом, что вполне закономерно, поскольку зоопланктон в реке не развит. В целом, спектр питания шире у сигов, обитающих в озерах Тоджа, Нойон-Холь и Борзу-Холь, чем в оз. Кадыш и в р. Большой Енисей.

Экологические условия озер Тоджинской котловины благоприятны для обитания в них как озерных, так и озерно-речных сигов. В озерах Нойон-Холь и Кадыш нет притоков, подходящих для нереста озерно-речной популяции. Озерно-речные сиги из озер Борзу-Холь и Шурам-Холь нерестятся в протоке между этими озерами с благоприятным для них гидрологическим режимом. В таких же условиях нерестится озерно-речной сиг из оз. Шурам-Холь. Его нерестилища расположены в высоко проточных Известковых озерах. Несмотря на высокую вероятность миграции сигов из оз. Нойон-Холь в озера Шурам-Холь и Борзу-Холь, явных озерных популяций в них не зарегистрировано, возможно, из-за отсутствия подходящих озерных нерестилищ. В оз. Тоджа озерно-речная популяция мигрирует на нерест в приустьевой участок и нижнее течение р. Азас, а озерная популяция нерестится в озере на каменистых и галечных участках центрального плеса.

Озерно-речная популяция сига из озер Шурам-Холь и Борзу-Холь находится под влиянием озерного сига за счет ската молоди из оз. Нойон-Холь. Обе популяции сигов из оз. Тоджа подвержены одновременному влиянию мигрантов как из оз. Кадыш, так и из р. Большой Енисей с возможной дальнейшей гибридизацией. При этом озерно-речные популяции из озер Борзу-Холь и Тоджа характеризуются большим сходством с сигом из р. Большой Енисей по меристическим признакам и темпу роста, чем озерные популяции из

озер Тоджа, Кадыш и Нойон-Холь. Имеются данные о том, что гибриды по внешнему виду не всегда занимают промежуточное положение между родительскими формами и по пластическим признакам мало отличаются от одной из них (Gießler, 2001; Duffy et al., 2004; Яхненко, Мамонтов, 2006). Вероятно, подобное явление наблюдается и у сигов из озер Тоджинской котловины. Таким образом, несмотря на тесную связь исследуемых водоемов, которая способствует гибридизации сигов, выявлены значительные морфологические различия между озерными и озерно-речными сигами. Если предположить, что заселение озер происходило одновременно и однотипными сигами, то современные различия между популяциями сигов являются результатом адаптаций за незначительный период времени и гибридизацией с мигрантами из речной системы р. Большой Енисей. На это указывает распределение числа жаберных тычинок и прободенных чешуй в боковой линии, а также различия в характере питания и темпе роста сигов.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность за организацию и содействие в проведении полевых работ директору Государственного заповедника "Азас" М.М. Кыныраа, заместителю директора по научной работе Н.И. Молоковой, сотрудникам заповедника Н.Д. Карташову и Н.А. Ченхотьяну.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Анцилова В.И., 1956. О систематическом положении баунтовской ряпушки // ДАН СССР. Т. 3. № 4. С. 898–900. – 1967. О систематическом положении баунтовского сига *Coregonus lavaretus baunti* Muchomedijarov // Известия ГосНИОРХ. Т. 62. С. 129–140.
- Аржанников С.Г., Алексеев С.В., Глызин А.В., Размахнина Т.Б., Орлова Л.А., 2000. Природная обстановка в Голоцено в Западной части Тоджинской впадины на примере разреза Мерзлый Яр // Проблемы реконструкции климата и природной среды Голоцена и Плейстоцена Сибири. Вып. 2. Новосибирск: Изд-во Ин-та археологии и этнографии СО РАН. С. 18–29.
- Бочкарев Н.А., Гафина Т.Э., 1993. Сравнительная характеристика телецкого сига и сига Правдина Телецкого озера (Алтайский край) // Сибирск. биол. журн. № 2. С. 64–69. – 1996. Морфобиологическая характеристика телецкого сига р. Чулышман // Сибирск. экол. журн. № 2. С. 175–178.
- Бочкарев Н.А., Зуйкова Е.И., 2006. Морфобиологическая и экологическая дифференциация симпатрических сигов рода *Coregonus* из Телецкого озера // Зоол. журн. Т. 85. № 8. С. 950–958. – 2007. Изменчивость жаберно-челюстного аппарата сигов *Coregonus lavaretus sensu lato* в связи с различным типом питания // Материалы междунар. науч. конф.

- “Ихтиологические исследования на внутренних водоемах”. Саранск. С. 15–16.
- Бочкарев Н.А., Романов В.И., 1997. Популяционная структура сига крупных озер Сибири // Экологические эквивалентные виды в великих озерах мира. Тез. докл. Улан-Удэ. С. 51–53.
- Гундризер А.Н., 1962. К биологии сига Правдина из Телецкого озера и реки Бия // Изв. Сиб. отд. АН СССР. № 3. С. 111–119. – 1978. К систематике и экологии сигов Тувинской АССР // Вопр. биологии. Томск. С. 20–42.
- Гундризер А.Н., Иоганзен Б.Г., Кафанова В.В., Кривошецов Г.М., 1981. Рыбы Телецкого озера. Новосибирск: Наука. 189 с.
- Гундризер А.Н., Иоганзен Б.Г., Кривошецов Г.М., 1984. Рыбы Западной Сибири. Томск: Изд-во Томск. ун-та. 160 с.
- Дулькейт Г.Д., 1949. Ихтиофауна озера Телецкого и реки Бия // Заметки по фауне и флоре Сибири. Томск: Изд-во Томск. ун-та. Вып. 8. С. 9–12.
- Ефимов В.М., Ковалева В.Ю., 2005. Многомерный анализ биологических данных. Томск: Изд-во Томск. ун-та. 56 с.
- Животовский Л.А., 1984. Интеграция полигенных систем в популяциях (проблемы анализа комплекса признаков). М.: Наука. 182 с.
- Иоганзен Б.Г., Моисеев В.П., 1955. Каракольский сиг из Восточного Алтая // Заметки по фауне и флоре Сибири. Томск. С. 25–30.
- Калашиников Ю.Е., 1968. Многоотычковые сиги озера Орон системы р. Витим // Вопр. ихтиол. Т. 8. Вып. 4 (51). С. 637–645. – 1978. Рыбы бассейна Витим. Новосибирск: Наука. 190 с.
- Карасев Г.Л., 1987. Рыбы Забайкалья. Новосибирск: Наука. 295 с.
- Лобовикова А.А., 1959. О нахождении Телецкого сига (*Coregonus lavaretus pidschian patio smitti* Wagraczowski) в озере Черном бассейна среднего Енисея // Вопр. ихтиол. Вып. 13. С. 55–58.
- Майр Э., 1968. Зоологический вид и эволюция. М.: Мир. 598 с.
- Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях, 1974. М.: Наука. 254 с.
- Мина М.В., 1976. О методике определения возраста рыб при проведении популяционных исследований // Типовые методики исследования продуктивности видов рыб в пределах их ареалов. Вильнюс: Мен-тис. С. 31–37.
- Мухомедияров Ф.Б., 1948. Ряпушка – *Coregonus sardinella baunti* ssp. nova из Ципо-Ципиканской системы озер бассейна р. Витим // Докл. I научной сессии Якутской базы АН СССР. Якутск. С. 270–280.
- Определитель пресноводных беспозвоночных Европейской части СССР, 1977. Л.: Гидрометеиздат. 510 с.
- Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий, 1995. Т. 2. Ракообразные. СПб.: Зоол. ин-т РАН. 627 с.
- Правдин И.Ф., 1954. Сиги водоемов Карело-Финской ССР. М.–Л.: Изд-во АН СССР. 324 с.
- Реализация морфологического разнообразия в природных популяциях млекопитающих, 2004. Новосибирск: Изд-во СО РАН. 232 с.
- Решетников Ю.С., 1980. Экология и систематика сиговых рыб. М.: Наука. 301 с.
- Рылов В.М., 1930. Пресноводные Calanoida СССР // Определители организмов пресных вод СССР. А. Пресноводная фауна. Вып. I. Л. 246 с.
- Скрябин А.Г., 1979. Сиговые рыбы юга Сибири. Новосибирск: Наука. 229 с.
- Слободянюк С.Я., Кирильчик С.В., Мамонтов А.М., Скулин В.А., 1993. Сравнительный рестрикционный анализ митохондриальной ДНК байкальского *Coregonus lavaretus baicalensis* и баунтовского *C. lavaretus baunti* озерных сигов // Вопр. ихтиол. Т. 33. № 5. С. 631–636.
- Трут Л.Н., Держинский Ф.Я., Никольский В.С., 1991. Компонентный анализ краниологических признаков серебристо-черных лисец (*Vulpes fulvus* Desm.) и их изменений, возникающих при domestикации // Генетика. Т. 27. № 8. С. 1440–1449.
- Фалеев В.И., Галактионов Ю.К., 1997. Репродуктивный успех перезимовавших самок водяной полевки (*Arvicola terrestris* L.) различных типов конституции // ДАН. Т. 356. № 2. С. 282–284.
- Чугунова Н.И., 1959. Руководство по изучению возраста и роста рыб. М.: Изд-во АН СССР. 163 с.
- Шапошникова Г.Х., 1973. К систематике сигов *Coregonus lavaretus* L. Ладожского озера // Вопр. ихтиол. Т. 13. Вып. 1 (78). С. 43–66.
- Экология рыб Обь-Иртышского бассейна, 2006. М.: Товарищество научных изданий КМК. 596 с.
- Яблоков А.В., 1987. Популяционная биология. М.: Высшая школа. 300 с.
- Яхненко В.М., Мамонтов А.М., 2006. Генетико-биохимический анализ гибридов омуля *Coregonus autumnalis migratorius* и озерно-речного сига *C. lavaretus pidschian* озера Байкал // Вопр. ихтиол. Т. 46. № 4. С. 495–502.
- Duffy M.A., Tessier A.J., Kosnik M.A., 2004. Testing the ecological relevance of *Daphnia* species designations // Freshwater Biology. V. 49. P. 55–64.
- Gibson A.R., Baker A.J., Moeed A., 1984. Morphometric variation in introduced populations of the common myna (*Acridotheris tristis*): in application of the jackknife to principal component analysis // Syst. Zool. V. 33 (4). P. 408–421.
- Gieβler S., 2001. Morphological differentiation within the *Daphnia longispina* group // Hydrobiologia. V. 442. P. 55–66.
- Thorpe R.S., 1976. Biometrical analysis of geographical and racial affinities // Biol. Rev. V. 51. P. 407–452.

**POPULATION STRUCTURE OF THE WHITEFISH
(*COREGONUS LAVARETUS PIDSCHIAN*, COREGONIDAE) FROM WATER
BODIES OF THE BOLSHOI YENISEI RIVER BASIN (TYVA REGION)**

N. A. Bochkarev, E. I. Zuykova

*Institute of Systematics and Ecology of Animals, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences,
Novosibirsk 630091, Russia
e-mail: ih@eco.nsc.ru*

The data on the morphology and biology of the whitefish, *Coregonus lavaretus pidschian*, from lakes in the basin of the Bolshoi Yenisei River (Tyva Region) are presented. The whitefish populations are shown to vary in the growth rate, morphometric and meristic characters and occupy different ecological niches. Significant differences were revealed between the populations in the number of gill rakers and that of perforated scales in the lateral line. *C. lavaretus pidschian* from the lakes investigated are euryphagous; however, in Noyon-Khol Lake and Kadysh Lake they feed mainly on pelagic crustaceans during growing season. Migratory whitefish populations inhabiting Borzu-Khol Lake and Todzha Lake are represented by both lacustrine and river whitefish, being similar in meristic traits and growth rate with *C. lavaretus pidschian* from the Bolshoi Yenisei River. In spite of the fact that the water bodies are located in the immediate proximity to each other that promotes the hybridization of whitefish, the morphotypes of lacustrine and migratory whitefish are persistent.