

УДК 591.597

## МЕЖГОДОВАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ БИОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ У СИМПАТРИЧЕСКИХ СИГОВ ТЕЛЕЦКОГО ОЗЕРА

*Н. А. Бочкарев*

*Институт систематики и экологии животных СО РАН, г. Новосибирск  
E-mail: ih@eco.nsc.ru*

При изучении популяционной структуры вида с помощью анализа скорости роста и плодовитости существует опасность включения в анализ фактора, перекрывающего популяционную и внутривидовую изменчивость. Таким фактором может оказаться хронографическая изменчивость. Наряду с географической, она является одной из основных форм изменчивости, и ее вклад в результаты популяционных исследований может быть значительным. Исследованы особенности хронографической изменчивости биологических признаков сига-пыжьяна и сига Правдина из Телецкого озера. Установлено, что темп роста телецкого сига-пыжьяна из года в год достаточно стабилен и достоверно отличается от темпа роста сига-пыжьяна из р. Чулышман. Сиг Правдина также обладает стабильным темпом роста. Выявлено, что абсолютная плодовитость отражает популяционную структуру вида, тогда как относительная плодовитость больше характеризует межвидовые отношения. На основании полученных данных можно утверждать, что симпатрические сиги Телецкого озера имеют низкую хронографическую изменчивость, что, вероятно, связано со стабильностью экосистемы глубоководного озера.

**Ключевые слова:** популяционная структура, плодовитость, хронографическая изменчивость.

Большинство видов рыб в крупных водоемах, как правило, представлены несколькими популяциями, характеризующимися морфологическими, биологическими и экологическими различиями. При описании морфологических и биологических особенностей этих популяций и внутривидовых группировок обычно учитывают их размерно-возрастную и половую изменчивость. При этом межгодовая (хронографическая) изменчивость морфобиологических признаков часто не рассматривается. Однако в некоторых случаях хронографическая изменчивость пластических признаков бывает выше географической (Лапин, 1965; Скрябин, 1977; Кудерский, Дорожкина, 1985; Кудерский, Александрова, 1986; Реализация..., 2004). Анализ популяционной структуры рыб на основе пластических признаков с учетом хронографической изменчивости требует проведения многолетних исследований. Меристические признаки более стабильны, чем пластические, но они, как правило, не отражают незначительные различия между популяциями (Лукин, 1975; Изюмов и др., 1982; Бабкина, 1990; Интересова, 2000). Такие общепризнанные показатели, как плодовитость и темп роста, также изменяются из года в год (Никольский, 1980; Смирнов, 1990). Тем не менее данные характеристики часто применяются для анализа популяционных и субпопуляционных структур.

Считается, что средние значения прироста, абсолютной и относительной плодовитости для каждой популяции достаточно стабильны и различия между ними по этим характеристикам являются одним из надежных критериев при дифференциации популяций (Кузнецов, 1975; Болотова, Зуянова, 1990; Штундюк, 1990; Володин, 1992). Однако каких-либо значительных исследований по данной проблеме нами не обнаружено.

В статье ставилась задача проанализировать хронографическую (межгодовую) изменчивость роста и плодовитости у симпатрических сигов Телецкого озера: бентофага телецкого сига *Coregonus lavaretus pidschian* Gmelin и планктофага сига Правдина *Coregonus pravdinellus* Dulkeit и уточнить возможность использования этих признаков для выявления группировок с незначительными морфологическими и биологическими различиями.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Сбор материала проводили с 1989 по 2002 г. Телецкого сига отлавливали с помощью сетей с ячейей от 10 до 36 мм, а сига Правдина – с помощью ловушек на северо-западном плесе Телецкого озера и в истоке р. Бия. Весь материал обрабатывали по единым методикам (Чугунова, 1959; Брылинская, Брылинский, 1974; Мина, 1976; Мина, Клевезаль, 1976). Промеры и взвешивание рыб

проводили сразу после отлова. Для изучения межгодовой изменчивости роста и плодовитости использовали выборки телецкого сига-пыжьяна за 1989, 1994, 1995 и 1997 г. В качестве аутгруппы и демонстрации популяционных различий в анализ ввели выборку озерно-речной популяции сига-пыжьяна из впадающей в Телецкое озеро р. Чулышман. Сравнительная морфобиологическая характеристика этого озерно-речного сига опубликована ранее (Бочкарев, Гафина, 1996). При анализе биологических характеристик сига Правдина использовали выборки за 1989, 1994, 1995 и 2002 г. Возраст и темп роста оценивали по чешуе с помощью регрессионного анализа. Зависимость темпа роста и массы тела описывается уравнением линейной регрессии  $Y = a + bx$ . Во всех случаях получали высокий коэффициент корреляции ( $p < 0,01$ ) и высокую достоверность по  $t$ -критерию Стьюдента ( $p < 0,001$ ). В дальнейшем пересчитывали длину и массу рыб по данной формуле относительно средней длины чешуи для каждого возраста. Из полученных значений вычисляли ежегодный прирост. Плодовитость сигов вычисляли счетно-весовым методом после фиксации икры в 4%-ном формалине. Каждая выборка включала от 70 до 150 экз.

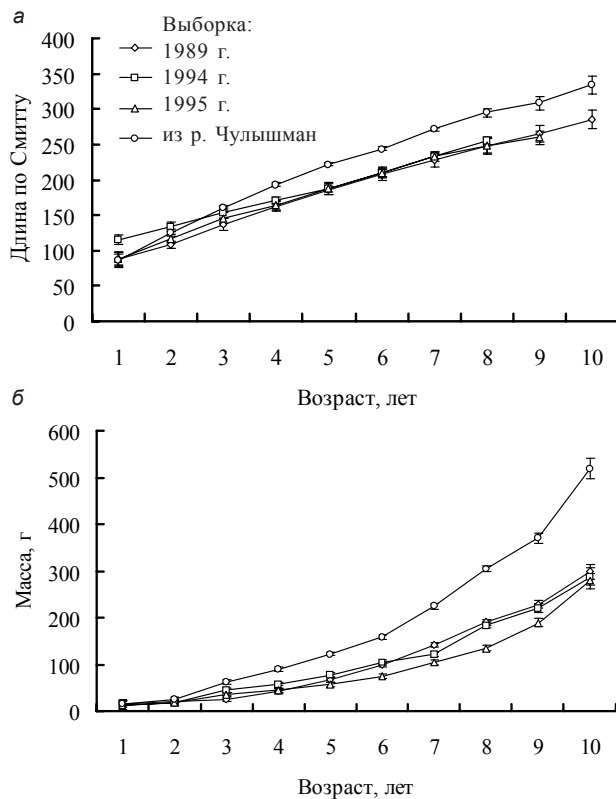


Рис. 1. Кривые линейного (а) и весового (б) роста телецкого сига-пыжьяна за 1989, 1994, 1995 г. ( $\pm 5\%$ -ный доверительный интервал)

Fig. 1. The linear (a) and weight (b) growth curves of *C. lavaretus pidschian* from Teletskoe Lake (1989, 1994, 1995; the confidence interval is  $\pm 5\%$ )

## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

### Межгодовая изменчивость телецкого сига-пыжьяна

При сравнении средних расчетных размеров тела выборок разных лет было отмечено, что различия приходятся на младшие возрастные группы. В целом кривые по данным 3 лет наблюдений для телецкого сига-пыжьяна идентичны. Сиг из р. Чулышман растет значительно интенсивней. С возраста 4 лет и старше между озерным сигом и сигом из р. Чулышман наблюдаются достоверные различия (рис. 1,а). Наибольшим приростом длины тела характеризуется сиг из р. Чулышман. В старших возрастных группах (6 лет) прирост сига-пыжьяна во всех выборках за разные годы становится сходным (рис. 2,а).

Кривые весового роста у озерного сига-пыжьяна в разные годы имеют сходный характер. Сравнение скорости весового роста выявило у озерного сига-пыжьяна достоверные различия в старших возрастных группах (от 5 лет). Наибольшая скорость весового роста также наблюдается у сига из р. Чулышман (см. рис. 1,б). Прирост массы тела у озерных сигов в разные годы подвержен значительным колебаниям. Тем не менее в целом

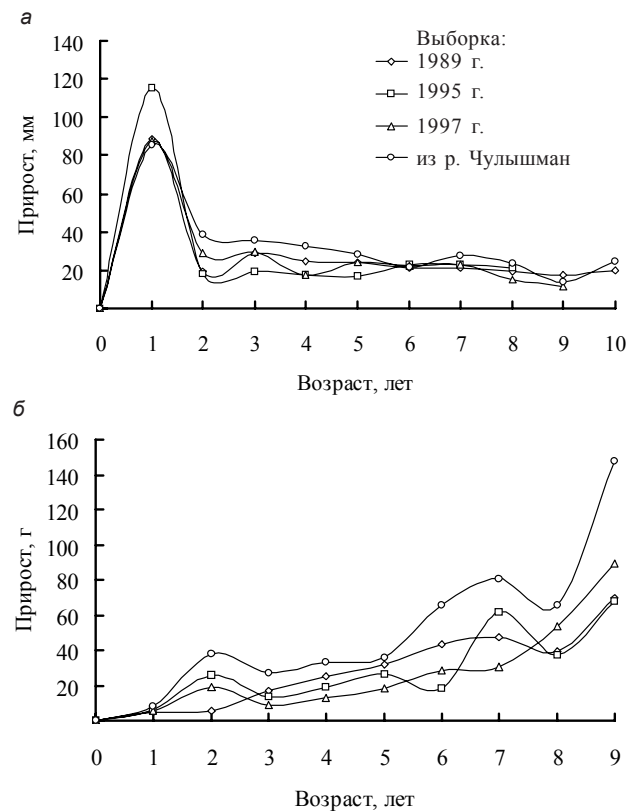


Рис. 2. Прирост (а) и привес (б) массы тела телецкого сига-пыжьяна за 1989, 1994, 1995 г. ( $\pm 5\%$ -ный доверительный интервал)

Fig. 2. The growth (a) and weight gain (b) of *C. lavaretus pidschian* from Teletskoe Lake (1989, 1994, 1995; the confidence interval is  $\pm 5\%$ )

он сходен. Наибольший прирост массы тела демонстрирует также сиг-пыжьян из р. Чулышман (см. рис. 2,б).

Абсолютная плодовитость телецкого сига повышается с увеличением возраста и массы тела. Достоверные различия по этому показателю между выборками разных лет выявлены для телецкого сига-пыжьяна старше 9 лет. Сиг из р. Чулышман имеет достоверно большую плодовитость в течение всего репродуктивного периода (рис. 3,а). Относительная плодовитость в выборках разных лет медленно возрастает от 15–17 икр. на 1 г массы тела без внутренностей до 20–21 икр. (см. рис. 2). Этот признак из года в год изменяется незначительно. Относительная плодовитость сига из р. Чулышман не отличается от таковой у телецких озерных сигов различных генераций (см. рис. 3,б).

#### Межгодовая изменчивость роста и плодовитости сига Правдина

Скорость линейного роста у сига Правдина, по материалам разных лет наблюдений, носит сходный характер. Основные различия приходятся на первые годы жизни (рис. 4,а). Прирост линейных

размеров в разные годы у сига Правдина почти не изменяется. Некоторые различия наблюдаются в младших возрастных группах (рис. 5,а). При сравнении скорости весового роста у сига Правдина выявлены достоверные различия в третьей и четвертой возрастных группах, тем не менее в целом скорость весового роста сига Правдина почти не подвержена межгодовой изменчивости (см. рис. 4,б). Прирост массы тела у сига Правдина также имеет сходный характер. Несколько отличается по приростам выборка 1995 г. К старшим возрастным группам различия по приросту массы тела несколько увеличиваются и становятся более значительными (рис. 5,б).

Анализ изменчивости абсолютной плодовитости сига Правдина демонстрирует значительные межгодовые различия в младших возрастных группах. Но уже с 4 лет различия отсутствуют (рис. 6,а). Относительная плодовитость сига Правдина из года в год достаточно стабильна, и ее наибольшая изменчивость также наблюдается в младших возрастных группах (рис. 6,б).

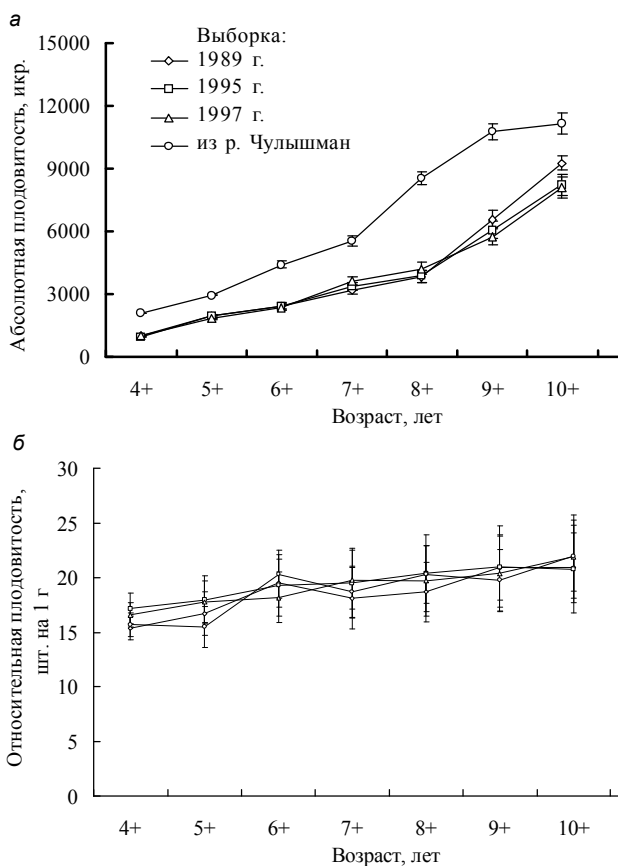


Рис. 3. Абсолютная (а) и относительная (б) плодовитость телецкого сига-пыжьяна в 1989, 1994, 1995 г. ( $\pm 5\%$ -ный доверительный интервал)

Fig. 3. The absolute (a) and relative (b) fertility of *C. lavaretus pidschian* from Teletskoe Lake (1989, 1994, 1995; the confidence interval is  $\pm 5\%$ )

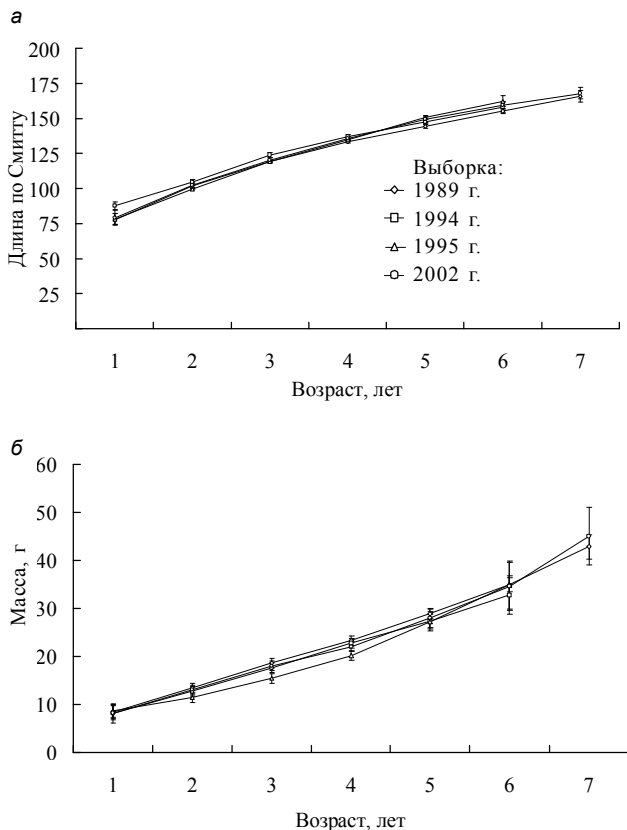


Рис. 4. Кривые линейного (а) и весового (б) роста сига Правдина за 1989, 1994, 1995, 2002 г. ( $\pm 5\%$ -ный доверительный интервал)

Fig. 4. The linear (a) and weight (b) growth curves of *C. lavaretus pravdinellus* (1989, 1994, 1995, 2002; the confidence interval is  $\pm 5\%$ )

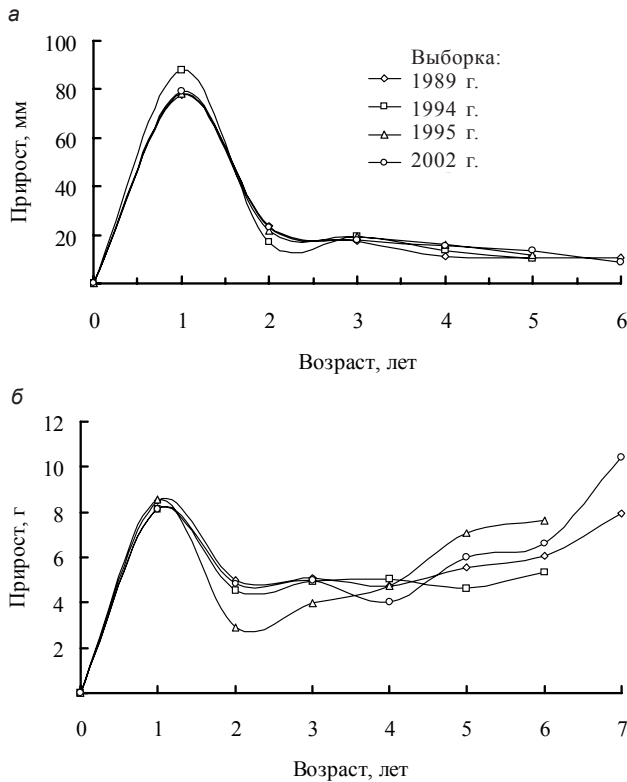


Рис. 5. Прирост (а) и привес (б) массы тела сига Правдина за 1989, 1994, 1995, 2002 г. ( $\pm 5\%$ -ный доверительный интервал)

Fig. 5. The growth (a) and weight gain (б) of *C. lavaretus pravdinellus* (1989, 1994, 1995, 2002; the confidence interval is  $\pm 5\%$ )

### ОБСУЖДЕНИЕ

Известно, что в процессе онтогенеза каждый очередной год накладывает свой отпечаток на морфологию и биологию популяции (Васнецов, 1948; Меньшиков, 1949; Савваитова, 1961; Яковлева, 1966; Смирнов, 1969, 1974; Канеп, 1971, 1976; Лебедев, 1975). Наиболее важными факторами, влияющими на формирование гонад и скорость роста рыб, вероятно, являются характер питания рыб и стабильность экосистемы. Известно, что во вновь созданных водохранилищах морфобиологическая изменчивость рыб достаточно высока (Романов, 1998). При этом биологические признаки бентофагов менее изменчивы, чем у планктофагов, так как количественное и качественное обилие бентоса в течение сезона более стабильно, чем зоопланктона (Никольский, 1968; Скрыбин, 1979).

Между тем нами не зарегистрированы значительные межгодовые различия в скорости роста и изменения плодовитости у планктофага (сиг Правдина) и бентофага (телецкий сиг), хотя следует отметить, что выборка сига Правдина 1995 г. значительно отличается по показателям весового роста от выборок 1989, 1994 и 2002 г. Вероятно, высокая стабильность экосистемы глубокого горного водоема является основным фактором, влия-

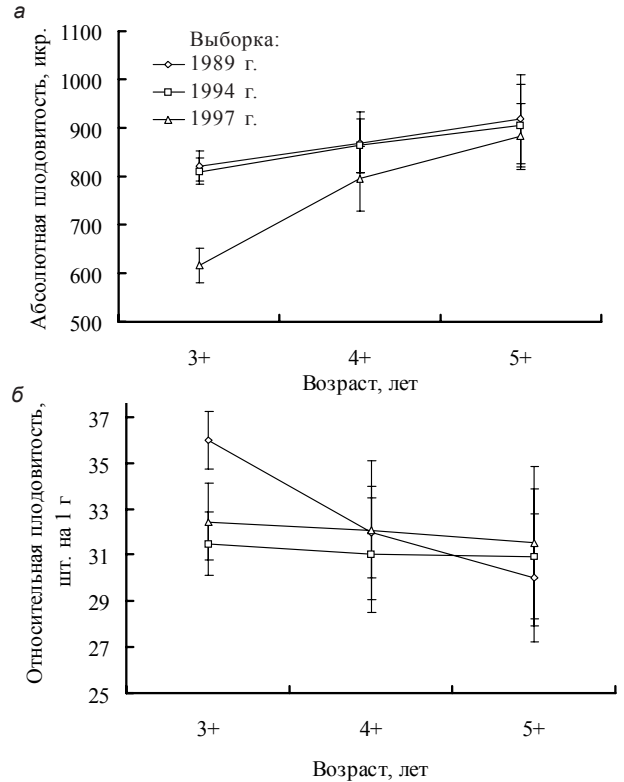


Рис. 6. Абсолютная (а) и относительная (б) плодовитость сига Правдина в 1989, 1994, 1997 г. ( $\pm 5\%$ -ный доверительный интервал)

Fig. 6. The absolute (a) and relative (б) fertility of *C. lavaretus pravdinellus* (1989, 1994, 1997; the confidence interval is  $\pm 5\%$ )

ющим на биологические характеристики сигов. По нашим данным, симпатрические сиги олиготрофного Телецкого озера в целом демонстрируют незначительную межгодовую изменчивость по указанным признакам. Тогда как между озерно-речной популяцией сига-пыжьяна из р. Чулышман и озерной популяцией сига из Телецкого озера выявлены значительные различия по скорости линейного и весового роста, приросту и абсолютной плодовитости. Статистический анализ изменения роста и плодовитости подтверждает высокую разрешающую способность этих признаков. Напротив, относительная плодовитость озерных и озерно-речных сигов различных генераций демонстрирует сходный характер. Очевидно, что абсолютная и относительная плодовитости характеризуют разные уровни организации сигов Телецкого озера. Телецкий сиг-пыжьян хорошо дифференцируется на популяционном уровне по абсолютной плодовитости (озерный – озерно-речной сиг). Относительная плодовитость носит более видоспецифичный характер (сиг телецкий – сиг Правдина). С возрастом у сига-пыжьяна относительная плодовитость незначительно увеличивается, тогда как у сига Правдина снижается. Подобная изменчивость относительной плодовитости характеризует быстросозревающих мелких сигов, ка-



кими являются ряпушка (*Coregonus sardinella*) и тугун (*Coregonus tugun*), относящиеся к *r*-стратегам (Гиляров, 1990).

Таким образом, несмотря на некоторую межгодовую изменчивость скорости роста и изменения плодовитости, различия между выборками по данным признакам могут являться основанием для выделения популяционных и субпопуляционных структур.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Бабкина Н. Л. Плотва Мороцкого озера: Сообщ. 2. Анализ изменчивости числа позвонков и особенностей строения каналов сейсмочувствительной системы в ряду поколений и у разных полов // Биология внутренних вод. – Л., 1990. – С. 47–50. – (Информ. бюл.; вып. 85).
- Болотова Н. Л., Зуянова О. В. Популяции сига озера Воже (питание и морфологические особенности) / 4-е Всесоюз. совещ. по биологии и биотехнике разведения сиговых рыб : тез. докл. – Л., 1990. – С. 3–5.
- Бочкарев Н. А., Гафина Т. Э. Морфобиологическая характеристика телецкого сига р. Чулышман // Сибир. эколог. журн. – 1996. – № 2. – С. 175–178.
- Брылиньска М., Брылиньски Э. Методы определения плодовитости рыб на примере леща *Salmonidae* // Типовые методики исследования продуктивности видов рыб в пределах их ареалов. – Вильнюс : Минтис, 1974. – Ч. 1. – С. 45–55.
- Васнецов В. В. Этапы развития системы органов, связанных с питанием у леща, воблы и сазана // Морфологические особенности, определяющие питание леща, воблы и сазана на всех стадиях развития. – М. : Изд-во АН СССР, 1948. – С. 233–253.
- Володин В. М. Некоторые особенности структуры популяций леща *Abramis brama* Иваньковского и Рыбинского водохранилищ и факторы, их обуславливающие // Вопр. ихтиол. – 1992. – Т. 32. – Вып. 2. – С. 149–154.
- Гиляров А. М. Популяционная экология. – М. : Изд-во МГУ, 1990. – 190 с.
- Изымов Ю. Г., Касьянов А. Н., Яковлев В. Н. Популяционная морфология плотвы *Rutilus rutilus* водоемов верхней Волги // Фенетика популяций. – М. : Наука, 1982. – С. 222–233.
- Интересова Е. А. К вопросу о проблемах использования фенетического метода в популяционных исследованиях карповых рыб // Экология и рациональное природопользование на рубеже веков. Итоги и перспективы : материалы междунар. конф. – Томск, 2000. – Т. 3. – С. 36–38.
- Канеп С. В. Некоторые вопросы функциональной морфологии озерной пеляди *Coregonus peled* (Gmelin) // Вопр. ихтиологии. – 1971. – Т. 11. – Вып. 6. – С. 975–986.
- Канеп С. В. Анализ изменчивости пластических, меристических интерьерных признаков сиговых рыб (сем. *Coregonidae*) // Вопр. ихтиол. – 1976. – Т. 16. – Вып. 4. – С. 610–623.
- Кудерский Л. А., Александрова Т. Н. Локальные стада леща в Онежском озере // Науч. тр. ГосНИИ озер и реч. рыбн. хоз-ва. – 1986. – № 242. – С. 50–53.
- Кудерский Л. А., Дорожкина Т. Я. Локальные стада сетка в Псковско-Чудском водоеме // Там же. – 1985. – № 236. – С. 92–94.
- Кузнецов В. А. Внутрипопуляционная дифференцировка рыб в условиях зарегулированного стока рек // Экология. – 1975. – № 4. – С. 62–69.
- Лапин Ю. Е. О различиях в количестве метамеров у личинок беломорской сельди // ДАН СССР. – 1965. – Т. 165, № 5. – С. 1204–1207.
- Лебедев В. Г. Некоторые особенности размерно-возрастной изменчивости карликового сига *Coregonus lavaretus nelmuschka* Pravdin // Вопр. ихтиол. – 1975. – Т. 15. – Вып. 4. – С. 740–742.
- Лукин А. В. Биологическая дифференцировка локальных стад леща (*Abramis brama*) Куйбышевского водохранилища // Зоол. журн. – 1975. – Т. 54. – Вып. 7. – С. 1037–1047.
- Меньшиков М. И. О возрастной и географической изменчивости сигов *Coregonus nasus* (Pall) и *Coregonus lavaretus pidschian* (Gmelin) // Учен. зап. Перм. ун-та. – 1949. – Т. 5. – Вып. 1. – С. 77–82.
- Мина М. В. О методике определения возраста рыб при проведении популяционных исследований // Типовые методики исследования продуктивности видов рыб в пределах их ареалов. – Вильнюс : Мокслас, 1976. – Ч. 2. – С. 31–37.
- Мина М. В., Клевезаль Г. А. Рост животных: Анализ на уровне организма. – М. : Наука, 1976. – 291 с.
- Никольский Г. В. Об относительной стабильности вида и некоторых вопросах таксономии // Зоол. журн. – 1968. – Т. 47. – Вып. 6. – С. 860–874.
- Никольский Г. В. Структура вида и закономерности изменчивости рыб. – М. : Пищ. пром-сть, 1980. – 184 с.
- Реализация морфологического разнообразия в природных популяциях млекопитающих / А. Г. Васильев, В. И. Фалеев, Ю. К. Галактионов и др. – Новосибирск : Изд-во СО РАН, 2004. – 232 с.
- Романов В. И. Изменение морфологических признаков сибирской ряпушки Хантайского водохранилища в процессе его формирования // Биологическое разнообразие животных Сибири : Материалы науч. конф., посвящ. 110-летию зоол. исслед. и образов. в Сибири. – Томск, 1998. – С. 215–217.
- Савваитова К. А. О внутривидовых биологических формах *Salvelinus alpinus* L. Камчатки // Вопр. ихтиол. – 1961. – Т. 1. – Вып. 4 (21). – С. 695–706.
- Скрябин А. Г. Рыбы Баунтовских озер Забайкалья. – Новосибирск : Наука, 1977. – 230 с.
- Скрябин А. Г. Сиговые рыбы юга Сибири. – Новосибирск : Наука, 1979. – 229 с.
- Смирнов В. В. Возрастная изменчивость байкальского омуля *Coregonus autumnalis* (Georgi) // Вопр. ихтиологии. – 1969. – Т. 9. – Вып. 3. – С. 508–515.
- Смирнов В. В. Основные направления микроэволюции байкальского омуля *Coregonus autumnalis migratorius* (Georgi) // Зоологические исследования Сибири и Дальнего Востока. – Владивосток, 1974. – С. 145–152.
- Смирнов В. В. Межгодовые изменения скорости роста омуля популяции бассейна р. Кичера (северный Байкал) / 4-е Всесоюз. совещ. по биологии и биотехнике разведения сиговых рыб : тез. докл. – Л., 1990. – С. 27–29.
- Чугунова Н. И. Руководство по изучению возраста и роста рыб. – М. : Изд-во АН СССР, 1959. – 163 с.

Штундюк Ю. В. Биологическая разнокачественность сибирской ряпушки в бассейне р. Анадырь / 4-е Всесоюз. совещ. по биологии и биотехнике разведения сиговых рыб : тез. докл. – Вологда ; Л., 1990. – С. 77–78.

Яковлева А. С. Материалы по морфологии чира (шокура) озер центрального Ямала // Тр. Ин-та биологии. УФ АН СССР. – Свердловск, 1966. – Вып. 49. – С. 47–54.

Поступила в редакцию 07.03.2008 г.

## THE YEARLY VARIABILITY OF BIOLOGIC TRAITS IN SYMPATRIC WHITEFISH FROM TELETSKOE LAKE

*N. A. Bochkaryov*

The results of species population's structure studies by virtue of the growth rate and fertility analyses can be negatively affected by involvement of a factor that overlaps both the population and intrapopulation variability. A chronographic changeability can possibly become such a factor. Along with the geographic variability, it is one of the basic factors and its contribution to the population study results can be significant. The yearly variability of biologic traits in *Coregonus lavaretus pidschian* and *Coregonus lavaretus pravdinellus* from Teletskoe Lake was studied. The growth rate of *C. lavaretus pidschian* is established to be yearly steady and it obviously differs from that of *C. lavaretus pidschian* from the Chulyshman River. The growth rate of *C. lavaretus pravdinellus* is as well reported steady. As it was established, the absolute fertility represents the population structure of a species, whereas the relative fertility is typical of interspecies relationships. The obtained data serve for us as a basis to conclude that sympatric whitefish from Teletskoe Lake display a low chronographic changeability, which appears to have been due to the ecosystem stability of this deep-water lake.

**Key words:** population structure, fertility, chronographic variability.