

**ФЕДЕРАЛЬНОЕ АГЕНТСТВО ПО РЫБОЛОВСТВУ
ФГУП ГОСУДАРСТВЕННЫЙ НАУЧНО-ПРОИЗВОДСТВЕННЫЙ
ЦЕНТР РЫБНОГО ХОЗЯЙСТВА
(ГОСРЫБЦЕНТР)**

**БИОЛОГИЯ, БИОТЕХНИКА РАЗВЕДЕНИЯ
И СОСТОЯНИЕ ЗАПАСОВ СИГОВЫХ РЫБ**

**Седьмое международное научно-производственное совещание
(Тюмень, 16-18 февраля 2010 года)**

Материалы совещания

**Под общей редакцией
доктора биологических наук А. И. Литвиненко,
доктора биологических наук Ю.С. Решетникова**

**Тюмень
Госрыбцентр
2010**

УДК 597.553.2 + 639.371.14

ББК 47.2

Б-63

Б-63 Биология, биотехника разведения и состояние запасов сиговых рыб.

Материалы седьмого международного научно-производственного совещания /Под ред. А. И. Литвиненко, Ю. С. Решетникова – Тюмень: ФГУП Госрыбцентр, 2010. - 318 с.

JSBN 978-5-98160-031-9

Редакционная коллегия:

А. И. Литвиненко (отв. ред.), Ю. С. Решетников (отв. ред.),

В. Р. Крохалевский, Я. А. Капустина, С. М. Семенченко

В сборнике приводятся материалы по биологии, систематике, зоогеографии, состоянию запасов, искусственному воспроизводству и товарному выращиванию сиговых рыб.

ПОПУЛЯЦИОННАЯ СТРУКТУРА СИГА-ПЫЖЬЯНА (*COREGONUS LAVARETUS PIDSCHIAN*, *COREGONIDAE*) В ДОДОТСКИХ ОЗЕРАХ ТОДЖИНСКОЙ КОТЛОВИНЫ

Бочкарев Н.А.¹, Зуйкова Е.И.¹, Катохин А.В.²

¹Институт систематики и экологии животных СО РАН (ИСиЭЖ СО РАН)

²Институт цитологии и генетики СО РАН (ИЦиГ СО РАН)

Исследования популяционной организации рыб основаны на выявлении различий морфологического, биологического и экологического характера. Отмечено, что популяции значительно быстрее дифференцируются в крупных водоемах с высоким разнообразием экологических ниш (Бугаев, 1978; Перелыгин, 1988; Поддубный, Малинин, 1988; Østbye et al., 2006). Природные факторы способствуют дивергенции единой популяции рыб на несколько самостоятельных групп, и к настоящему времени описаны различные сценарии этого процесса (Поддубный, Халько, 1990). Также популяционная структура усложняется вследствие вселения рыб из другого водоема, изолированного длительный период времени. Данные процессы под терминами «первичная и вторичная интерградации» описаны Э. Майром (1968). Случай первичной интерградации наблюдается в Телецком озере, где разные популяции сига-пыжьяна *Coregonus lavaretus pidschian* (Gmelin) сходны по меристическим признакам, но различны по темпу роста, плодовитости, интенсивности заражения и видовому составу паразитов и т.д. (Бочкарев, 2000). Вторичная интерградация ряпушек *C. artedi* (Lesueur) отмечена в Великих Американских озерах, где различия между популяциями наблюдаются по пластическим и меристическим признакам (Turgeon, Bernatchez, 2001).

Цель настоящей работы заключалась в изучении популяционной структуры и выявлении возможных механизмов дифференциации популяций сига-пыжьяна в высокогорных труднодоступных Додотских озерах.

Додотские озера (географические названия оз. Алды-Дээрлиг-Холь и оз. Устю-Дээрлиг-Холь) расположены в истоке р. Хамсары, правого притока р. Большого Енисея на высоте 1155 м над уровнем моря. Озера соединены короткой протокой, и представляют собой высоко проточные водоемы. Общая протяженность озер составляет около 20 км, ширина – до 2,5 км. Максимальная глубина верхнего озера достигает 75 м, нижнего – 25 м (глубину определяли с помощью эхолота).

Исследования проводили в конце июля – начале августа 2006 г. Сига отлавливали ставными сетями с ячеей от 10 до 40 мм на глубине от 2 до 40 м в центральной части верхнего озера. Выборку сига-пыжьяна (90 экз.) составили особи длиной от 220 до 445 мм по Смитту. Морфологический анализ проводили по 24 пластическим и 8 меристическим признакам. Подсчитывали все видимые невооруженным глазом жаберные тычинки и прободенные чешуи в боковой линии. Промеры и подсчет проводили по общепринятой методике на свежем материале (Правдин, 1966). Различия между популяциями по меристическим признакам оценивали с помощью *t*-критерия Стьюдента. Для сравнения популяций по пластическим признакам использовали метод главных компонент (ГК). Полученные значения главных компонент рассматривали как новые признаки, достоверность различий между выборками по средним значениям главных компонент оценивали по *t*-критерию Стьюдента. Мету изменчивости признака определяли по величине его вклада (Васильев и др., 2004). Дискриминантный анализ выборок проводили по средним значениям главных компонент, чтобы уменьшить различия, полученные на основании абсолютных значений. Для этого первую и дальние компоненты с малыми дисперсиями отбросили и применили дискриминантный анализ к оставшимся значимым ГК (Ефимов, Ковалева, 2005). Достоверность различий между выборками в данном случае несколько снизилась, но более точно отражала реальную ситуацию. Для выявления особенностей питания сигов, фиксировали их желудочно-кишечные тракты в 10% формалине (25 желудков). Их

содержимое рассортировывали по таксономическим группам, и определяли соотношение кормовых объектов в питании сига по числу и массе жертв (Методическое пособие..., 1974).

Для изучения генетического полиморфизма исследуемых популяций общую геномную ДНК выделяли из печени сигов, фиксированной 96% этанолом, фенольно-хлороформным методом. Гомогенат хранили при 4°C перед использованием в ПЦР реакции. Нами проведен анализ для участка гена ND1 митохондриальной ДНК с использованием внешних праймеров LGL381 5' – ACCCC GCCTGTTTACCAAAAACAT– 3' и LGL563 5' GGTTTCATTAGTGAGGGAA GG – 3' (Politov et al., 2004) и трех пар внутренних праймеров, разработанных А.В. Катохиным, и имеющих следующую структуру: ND1pr1Rv 5'– TCACGTAGACTTTAATCGTTGA –3'; 2 ND1pr2Fr 5'– CCGCTATTAAGGGTTCGTTT –3'; ND1pr2Rv 5'– CATAAGGTAAGTGCAGTGTT –3'; ND1pr3Fr 5'– CCCTTCCTATTCCTCGC TAC –3'; ND1pr3Rv 5'– GCGTATTTATGAGGAGATGTT –3'; ND1pr4Fr 5'– АСТАГТСТСТGGGTTTAATGТАGAA –3'. В результате амплификации участка ND1 была получена последовательность приблизительно в 2000 нуклеотидных оснований. Полученные ПЦР продукты секвенировали с использованием прямых и обратных праймеров для участка ND1, затем нуклеотидные последовательности выравнивали вручную и с помощью алгоритма ClustalW. Анализ и реконструкция филогении проводилась с помощью программы MEGA 3.0 (Kumar, 2004). Бутстреп-тест филогении проводился с использованием алгоритма ближайшего соседа NJ при числе реплик равном 500 (Saitou, 1987).

Анализ гистограммы распределения числа прободенных чешуй в боковой линии (l.l.) позволила считать изучаемую нами выборку сигов морфологически неоднородной (рисунок 1). Согласно данному графику совокупную выборку рыб рассортировали по возрастанию числа прободенных чешуй в боковой линии, и разделили на две – от 80 до 85 и от 86 до 94 чешуй. Полученные таким образом новые выборки подвергли анализу методом главных компонент.

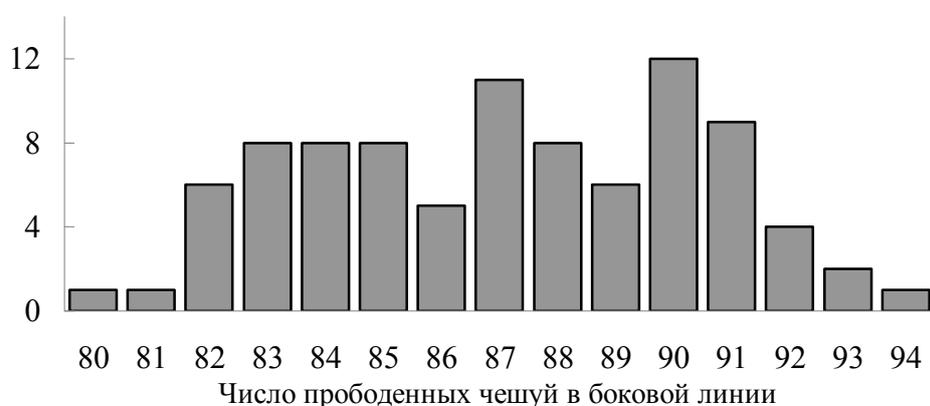


Рисунок 1 – Распределение числа прободенных чешуй в боковой линии в совокупной выборке сига-пыжьяна

После этого вторую-шестую ГК проанализировали с помощью дискриминантного анализа, и в результате получили распознавание «своих» объектов на уровне 75 и 70% при отклонении от нуль-гипотезы на уровне 5% ($F = 65,41$, при степенях свободы 1,88) (рисунок 2).

Основной вклад в первую дискриминантную ось внесли вторая, пятая и шестая ГК, которые достоверно различаются между выборками по t -критерию Стьюдента ($P \leq 0,01$; 0,001; 0,001, соответственно). Вторая ГК отражает изменчивость высоты спинного и анального плавников, длины грудного и брюшного плавников, диаметра глаза и высоты верхней челюсти. Третья ГК сформирована вкладами высоты анального плавника, диаметра глаза, высоты верхней челюсти, максимальной высоты тела, длины спинного плавника и длины анального плавника. По меристическим признакам полученные на основе

дискриминантного анализа выборки сигов достоверно различаются по числу прободенных чешуй в боковой линии ($P \leq 0,001$). По остальным признакам различия не обнаружены (рисунок 3).

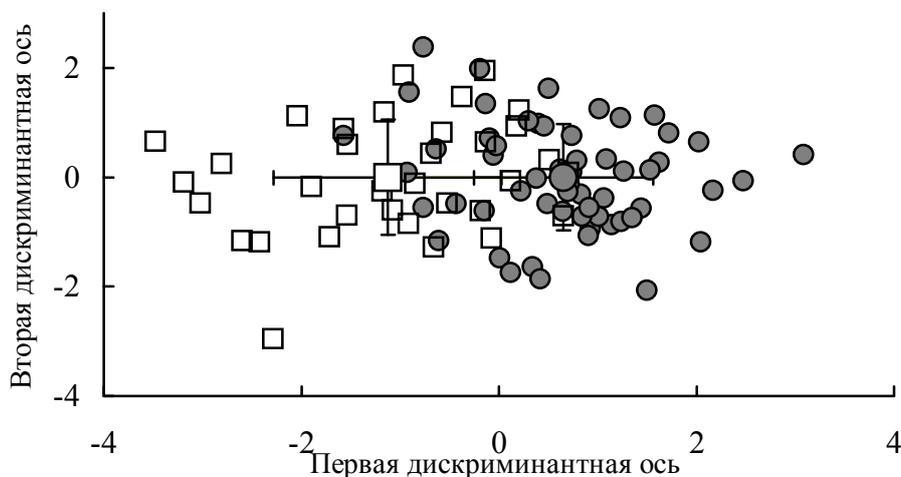


Рисунок 2 – Облака распределений и центроиды выборок сига-пыжьяна в пространстве первой и второй дискриминантных осей по пластическим признакам; \pm среднеквадратическое отклонение

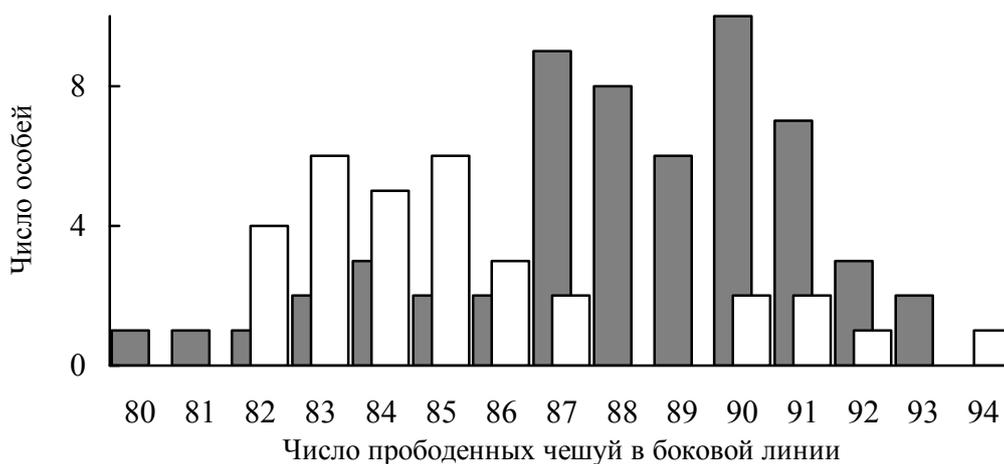


Рисунок 3 – Распределение число прободенных чешуй в боковой линии в совокупной выборке сига-пыжьяна после процедуры ГК и дискриминации

Популяции сига-пыжьяна из Додотских озер состоят, по крайней мере, из 18-ти возрастных групп. Довольно часто встречаются 15-17-летние особи. Скорость роста сигов из одной выборки несколько ниже, чем из другой, хотя в целом различия не достоверны. В питании обеих выборок сига-пыжьяна преобладают крупные бентосные организмы. По количеству доминируют личинки семейства *Chironomidae* – 54,4%, представленные младшими возрастными стадиями; также значительная доля приходится на моллюсков (22,6%) и на куколок *Chironomidae* (19,5%). По массе в питании сига-пыжьяна преобладают моллюски; доля личинок, куколок и имаго хирономид практически одинакова.

Анализ изменчивости гена ND1 митохондриальной ДНК показал, что три особи сигов из оз. Додот объединились в один кластер с высокой степенью поддержки. Тогда как особи Dd16 (оз. Додот) и En122 (р. Б. Енисей) представляют собой другую группу гаплотипов, и организовали отдельный кластер (рисунок 4).

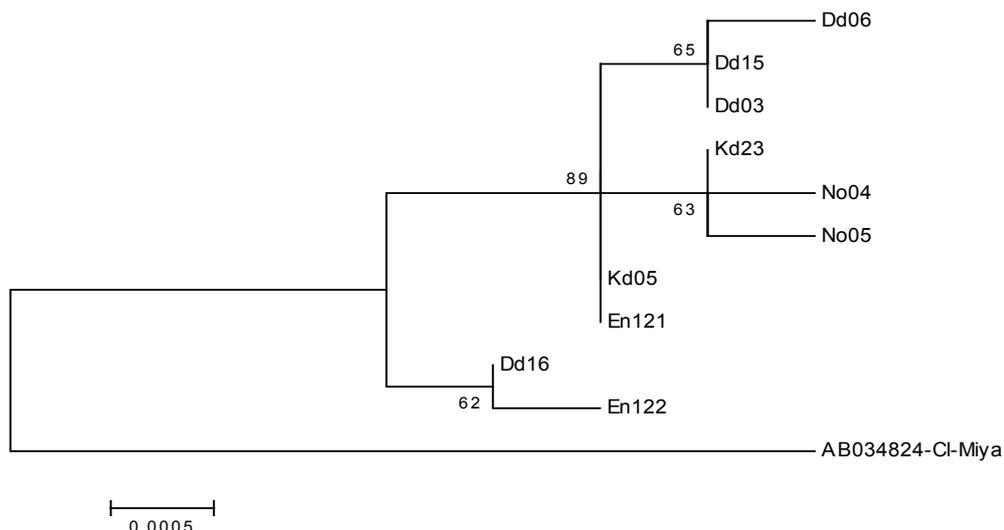


Рисунок 4 – Дендрограмма филогенетических отношений, построенная с использованием метода ближайшего соседа (Neighbor Joining), на основе данных нуклеотидного полиморфизма гена ND1 митохондриальной ДНК популяций сига-пыжьяна из водоемов Тоджинской котловины

Особь Dd16 отличалась наибольшим в выборке додотских сигов числом жаберных тычинок, равным 32 (рисунок 5).

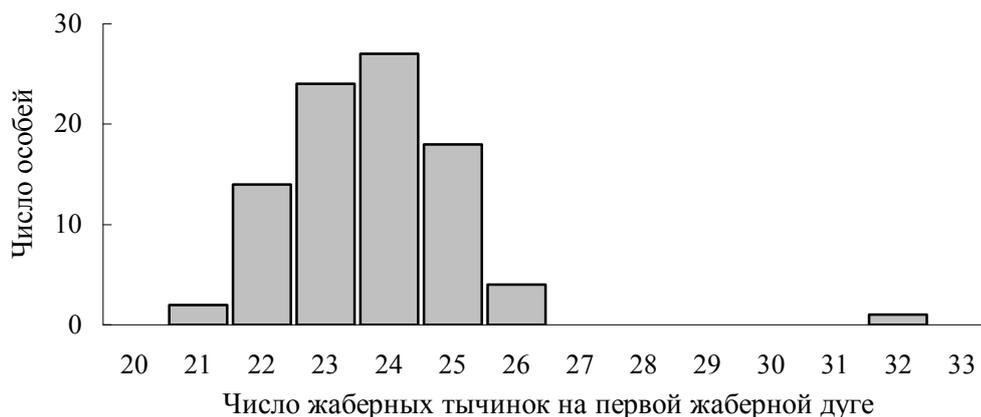


Рисунок 5 – Распределение числа жаберных тычинок на первой жаберной дуге в совокупной выборке сига-пыжьяна

Под воздействием различных экологических факторов в крупных водоемах с многочисленными и разнообразными биотопами стада рыб дифференцируются на более мелкие популяции и субпопуляции, приспособленные к конкретным условиям обитания. Особенно четко этот процесс наблюдается во вновь созданных водохранилищах и для каждого вида рыб имеет свои особенности (Поддубный, 1971; Жохов, Касьянов, 1994). Так, стада малотычинкового сига-пыжьяна значительно чаще дифференцируются по месторасположению и типу нерестилищ, а не по типу питания (Правдин, 1954; Шапошникова, 1971; Решетников и др., 1979; Решетников, 1980). Подобный факт имеет место в Телецком озере, где между популяциями сига-пыжьяна выявлены различия по темпу роста, плодовитости, питанию, видовому составу паразитов и интенсивности заражения (Бочкарев, Гафина, 1996; Бочкарев, Зуйкова, 2006). При этом меристические признаки остаются сходными в обеих популяциях.

В результате морфологического анализа сига-пыжьяна из Додотских озер обнаружены в целом незначительные различия по пластическим признакам между выборками. Тогда как бимодальный характер распределения числа прободенных чешуй в боковой линии

свидетельствует либо о дивергенции сигов в пределах водоема, либо о недавнем вселении в него хорошо различающихся по меристическим признакам популяций с их последующей гибридизацией. Поскольку озера расположены в регионе с суровыми климатическими условиями, характеризуются незначительными размерами и высокой проточностью, они не отличаются обилием биотопов. Поэтому симпатрическое происхождение двух форм сига здесь представляется нам маловероятным. Между тем распределение числа чешуй в боковой линии и числа жаберных тычинок на первой жаберной дуге у сига-пыжьяна может служить доказательством прошлой гибридизации двух или более независимых линий. Этот процесс подтверждается анализом популяционной изменчивости гена ND1 митохондриальной ДНК. Значительное изменение признака (уступ) на небольшом географическом расстоянии Э. Майр (1968) однозначно трактует как вторичную гибридизацию, или зону вторичной интерградации.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бочкарев Н.А. Гафина Т.Э. Морфобиологическая характеристика телецкого сига р. Чулышман // Сибирск. экологич. журн. – 1996. – № 2. – С. 175-178.

Бочкарев Н.А. Популяционная структура сигов Телецкого озера // Сиб. экологич. журнал. – 2000. – № 3. – С.305-313.

Бочкарев Н.А., Зуйкова Е.И. Морфобиологическая и экологическая дифференциация симпатрических сигов рода *Coregonus* из Телецкого озера // Зоологический журнал. – 2006. – Т. 85. – № 8. – С. 950-958.

Бугаев В.Ф. Об использовании структуры зон сближенных склеритов на чешуе в качестве критерия для идентификации локальных стад нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) в бассейне р. Камчатки // Вопросы ихтиологии. – 1978. – Т. 18. – № 5. – С. 826-836.

Васильев А.Г., Фалеев В.И., Галактионов Ю.К. и др. Реализация морфологического разнообразия в природных популяциях млекопитающих. – Новосибирск: СО РАН, 2004 – 232 с.

Ефимов В.М., Ковалева В.Ю. Многомерный анализ биологических данных. – Томск: изд-во Томск. Гос. ун-та, 2005. – 56 с.

Жохов А.Е., Касьянов А.Н. О возможностях использования паразитов как биологических меток для распознавания экологических морф плотвы *Rutilus rutilus* в Рыбинском водохранилище // Вопросы ихтиологии. – 1994. – Т. 34. – № 5. – С. 657-661.

Майр Э. Зоологический вид и эволюция. – М.: Мир, 1968. – 598 с.

Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях. – М.: Наука, 1974. – 254 с.

Перельгин А.А. Популяционно-генетический анализ европейской ряпушки *Coregonus albula*. Дифференциация мелкой и крупной ряпушки Ладожского озера // Цитология и генетика. – 1988. – Т. 22. – № 1. – С. 50-53.

Поддубный А.Г. Экологическая топография популяций рыб в водохранилищах. – Л.: Наука, 1971. – 309 с.

Поддубный А.Г., Малинин Л.К. Миграции рыб во внутренних водоемах. – М.: Агропромиздат, 1988. – 224 с.

Поддубный А.Г., Халько В.В. Современные представления о локальных стадах (популяциях) у рыб и экологических предпосылках их образования // Структура локальной популяции у пресноводных рыб. Тр. Ин-та биол. внутр. вод им. И.Д. Папанина. – Рыбинск, 1980. – Вып. 60. – С. 3-23.

Правдин И.Ф. Сиги водоемов Карело-Финской ССР. – М.-Л.: АН СССР, 1954. – 324 с.

Правдин И.Ф. Руководство по изучению рыб. – М.: Пищепромиздат, 1966. – 376 с.

Решетников Ю.С. Экология и систематика сиговых рыб. – М.: Наука, 1980. – 301 с.

Решетников Ю.С., Слугин И.В., Мамонтова Т.Г. О симпатрических популяциях сига р. Анадырь // Изменчивость рыб пресноводных экосистем. – М.: Наука, 1979. – С. 113-136.

Шапошникова Г.Х. Сравнительно-морфологическое описание сигов *Coregonus* оз. Севан // Вопросы ихтиологии. –1971. – Т. 17. – № 4. – С. 575-586.

Kumar S., Tamura K., Nei M. MEGA3: Integrated Software for Molecular Evolutionary Genetics Analysis and Sequence Alignment // Briefings in Bioinformatics. – 2004. – Vol. 5. – P. 150-163.

Saitou N. The neighbor-joining method: a new method for reconstructing phylogenetic trees / Saitou N., Nei M. // Mol. Biol. Evol. –1987. – V. 4. – № 4. – P. 6-25.

Turgeon J., Bernatchez L. Mitochondrial DNA phylogeography of lake cisco (*Coregonus artedii*): evidence supporting extensive secondary contacts between two glacial races // Mol. Ecol. – 2001. – V. 10. – P. 987-1001.

Politov D. V., Bickham J. W., Patton J. C. Molecular phylogeography of Palearctic and Nearctic ciscoes // Ann. Zool. Fennici. – 2004. – V. 41. – № 1. – P. 13-23.

Østbye K., Amundsen P.-A., Bernatchez L., Klemetsen A., Knudsen R., Kristoffersen R., Næsje T.F., Hindar K. Parallel evolution of ecomorphological traits in the European whitefish *Coregonus lavaretus* (L.) species complex during post glacial times // Molec. Ecol. – 2006. – V.15. – P. 3983-4001.

ОСОБЕННОСТИ НЕРЕСТОВЫХ МИГРАЦИЙ ЕНИСЕЙСКОГО МУКСУНА *COREGONUS MUKSUN* (PALLAS)

Гайденок Н.Д.¹, Исаева О.М.¹, Чмаркова Г.М.²

¹Красноярский институт железнодорожного транспорта

²Сибирский государственный университет

Муксун р. Енисея является основным из пяти промысловых видов. Его средне-многолетний вылов за период 1932-2004 гг. составил 346 т. В бассейне он представлен популяцией, обладающей сильно выраженной ростовой дивергенцией. На этой основе в середине 30-х годов прошлого века А.В. Подлесный (1948), основываясь на данных Н.Г. Некрашевича (1940), выделял еще тундрового муксуна, с его ареалом в протоках Дерябинский и Охотский Енисей и предположительным местом нереста в реках Танама и Яра. Относительно мест нагула тундрового муксуна Н.Г. Некрашевич указывал западный сектор южной части Енисейского залива. Однако, П.А. Попов (1978) не обнаружил нерестилища муксуна в данных реках в середине 1970-х годов. И все же, делать окончательные выводы по этому вопросу нет оснований, так как интенсивный промысел в этих местах мог существенно изменить образ жизни вида.

М.А. Тюльпанов (1971) характеризует состояние енисейского муксуна следующим образом: «... к середине 1960-х годов состояние запасов муксуна было тяжелейшим за всю историю его промысла». Определенное восстановление состояния популяции муксуна, когда в уловах стали попадаться единичные особи в возрасте 20+, произошло к концу 80-х годов прошлого века (Куклин, 1982). Поэтому, нет ничего удивительного в том, что местная, тундровая раса, обладающая невысокой численностью и эксплуатируемая как енисейскими (Красноярскрыбпром) и юрибейскими (Тюмень) рыбартелями (Попов, 1978), так и многочисленными геологическими партиями, базирующимися в п. Дерябино, уже не смогла выйти «на стадию восстановления».

Распространение и миграции. Основные места обитания в период зимнего нагула локализованы от п. Караул на юге до северной границы Горла. В летний период места нагула значительно расширяются. Южная граница поднимается до верхнего плеса Нижнего Течения Енисея (п. Дудинка). Северные границы продвигаются в прибрежной зоне Енисейского залива далеко на север, практически совпадая с изобатой 10 м, ниже которой, в основном, находятся уже соленые воды. Протяженность этой границы достигает по восточному