

Н.А. Бочкарев, Е.И. Зуйкова

**СРАВНИТЕЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА
СИГА-ПЫЖЬЯНА (*COREGONUS LAVARETUS*
PIDSCHIAN, *COREGONIDAE*) ИЗ ОЗ. КАРАКУЛЬ
И Р. БОЛЬШОЙ АБАКАН – К ВОПРОСУ О ВТОРИЧНОЙ
ИНТЕРГРАДАЦИИ СИГОВ В БАССЕЙНЕ ВЕРХНЕГО
И СРЕДНЕГО ТЕЧЕНИЯ Р. ЕНИСЕЙ**

Сиг-пыжьян из оз. Каракуль бассейна р. Большой Абакан впервые описан в публикации Б.Г. Иоганзена и В.П. Моисеева «Каракольский сиг из Восточного Алтая» в журнале «Заметки по фауне и флоре Сибири» (Иоганзен, Моисеев, 1955). В данной публикации авторы делают описание внешнего облика, рассматривают пластические и меристические признаки сигов, приводят возрастной и половой состав, скорость линейного и весового роста. На основании полученных данных авторы выделяют Каракольского сига в отдельное «племя» *Coregonus lavaretus pidschian natio karakolensis* Johansen et Moisejev. nat. nov. Данная публикация оказалась малоизвестной, и в 1959 году А.А. Лобовикова в журнале «Вопросы ихтиологии» опубликовала статью «О нахождении телецкого сига (*Coregonus lavaretus pidschian natio smitti Warpachowski*) в озере Черном бассейна среднего Енисея». Автор также приводит морфологическое описание, темп роста, плодовитость, анализирует питание сигов. На основании морфологических данных автор относит сига-пыжьяна из оз. Черное (оно же Караколь, на современных картах – Каракуль) к телецкому сигу – *Coregonus lavaretus pidschian natio smitti Warpachowski*. Следует признать, что у автора имелись все основания для такого вывода. По существующей на данный момент классификации сига-пыжьяна из оз. Каракуль можно было отнести к телецкому сигу на основании близкого значения числа жаберных тычинок на первой жаберной дуге и числа прободенных чешуй в боковой линии (Правдин, 1954; Гундризер и др. 1981). В дальнейшем дополнительных исследований по данному сигу не проводилось. В то же время, популяция сига-пыжьяна из оз. Каракуль характеризуется некоторыми особенностями, выделяющими его из ряда енисейских популяций сигов. В первую очередь, она отличается по малому числу прободенных чешуй в боковой линии,

тогда как в верхнем и среднем течении Енисея обычные сиги с большим числом прободенных чешуй. Кроме того, несмотря на суровые условия горного озера, сиг из оз. Каракуль в теплый период года питается планктоном (Гундризер, 1978; Бочкарев, Зуйкова, 2009). В левобережье Енисея популяции сигов обнаружены только в системе р. Абакан. Это озерная популяция сига из оз. Каракуль и обнаруженная нами популяция речного сига из р. Большой Абакан.

Цель данной работы заключается в анализе современных морфологических данных популяций сига-пыжьяна из оз. Каракуль и р. Большой Абакан и их сравнительная характеристика. Как и предыдущие авторы, в качестве аутгруппы мы использовали собственную выборку сига-пыжьяна из Телецкого озера. По мере необходимости мы использовали также собственные однообразно обработанные выборки сига Правдина (*Coregonus pradinellus*) Телецкого озера, сига-пыжьяна из р. Хамсара, оз. Кадыш, оз. Тоджа (бассейн р. Большой Енисей), баунтовской ряпушки и сига-пыжьяна оз. Баунт (Ципо-Ципиканская система озер). В основу данной работы положена гипотеза А.Н. Гундризера (1978) о многократном расселении сига-пыжьяна в водоемах Сибири. Ключевым признаком данной гипотезы является число прободенных чешуй в боковой линии, который, на наш взгляд, в большей степени отражает динамику расселения сигов, чем такой адаптивный признак, как число жаберных тычинок. На основании числа прободенных чешуй в боковой линии мы попытались провести реконструкцию расселения сига-пыжьяна в водоемах Алтае-Саянского региона.

Материал и методы

Исследование популяции сига-пыжьяна из оз. Каракуль (рис. 4.1) проводили в августе 2007 г. При обследовании озера измеряли температуру поверхностного слоя воды, электропроводность, прозрачность и величину рН. Прозрачность воды определяли по бечевке Секки. Сига отлавливали сетями с ячеей от 10 до 30 мм на глубинах от 2 до 30 метров. Выборка сига-пыжьяна из оз. Каракуль состояла из 137 половозрелых особей. Для анализа возраста и темпа роста использовали 141 экз., плодовитости – 43 экз. сига-пыжьяна. В р. Большой Абакан сига ловили сетями с ячеей от 20 до 40 мм на плесах с замедленным течением. Выборка состояла из 26 особей, которых использовали для анализа морфологии, возраста и роста. Сига-пыжьяна из Телецкого озера (49 экз.) ловили в 2007 году на плесе в

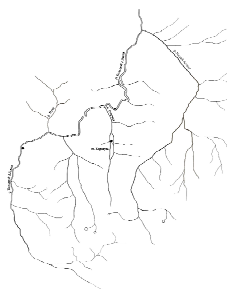


Рис. 4.1. Карта-схема бассейна р. Абакан, озера Каракуль. 1, 2 – места лова рыб.

(Правдин 1954; Бочкарев, Зуйкова, 2007). Всех рыб исследовали по 2 меристическим и 34 пластическим признакам, а именно: *Il* – число прободенных чешуй в боковой линии; *sp.br.* – число жаберных тычинок на первой жаберной дуге; *Sm* – длина тела по Смитцу; *L* – длина тела; *H* – наибольшая высота тела, *h* – высота хвостового стебля; *aA*, *aV*, *aD*, *aP* – антеанальное, антевентральное, антелдорсальное, антепектральное расстояния; *DC*, *VC*, *AC* – дорсокаудальное, вентрокаудальное и анальнокаудальное расстояния; *PA*, *PV*, *VA* – пектроанальное, пектровентральное, вентроанальное расстояния; *pA* – длина хвостового стебля; *pD* – постдорсальное расстояние; *ID*, *IA*, *IV*, *IP* – длина спинного, анального, брюшного и грудного плавников, соответственно; *hD*, *hA* – высота спинного и анального плавников, соответственно; *C* – длина головы; *a* – наклон рыльной площадки; *hrp* – высота рыльной площадки; *r* – длина рыла; *o* – диаметр глаза; *b* – диаметр зрачка; *po* – заглазничное расстояние; *Ch₁* и *Ch₂* – высота головы на уровне глаза и затылка; *lmax* и *hmax* – длина и высота верхней челюсти, *lmd* – длина нижней челюсти. Подсчет жаберных тычинок, прободенных чешуй в боковой линии, взвешивание и отбор чешуи проводили сразу после лова. Возраст рыб определяли по чешуе (Чугунова, 1959), которую при необходимости просветляли в глицерине и фотографировали с помощью цифрового фотоаппарата Nikon COOLPIX 4500 под бинокляром Micros. Далее цифровое изображение

ние обрабатывали в программе Photoshop CS и подсчитывали годовые кольца. Темп роста сигов характеризовали по наблюдаемым данным. Плодовитость сигов определяли счетно-весовым методом после фиксирования икры в растворе формалина (4 %).

Для выявления особенностей питания сигов их желудочно-кишечные тракты фиксировали в растворе формалина (10 %). Было вскрыто 24 желудка сигов из оз. Каракуль и 26 желудков – из р. Большой Абакан. Содержимое желудков сигов рассортировывали по таксономическим группам, в каждой группе определяли число жертв 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. Те кормовые объекты, доля которых в содержимом желудка была незначительной, объединяли в группу «прочие». В нее входили водяные клещи *Hydrocarina*, ракообразные подкласса *Ostracoda*, родов *Alona*, *Cyclops*, *Diaptomus*, виды *Polyphemus pediculus* и *Leptodora kindtii* Focke. Зоопланктон из желудков сигов определяли до рода или вида, бентос – до рода, семейства, отряда или класса по следующим определителям: Определитель пресноводных беспозвоночных Европейской части СССР (1977) и Определитель пресноводных беспозвоночных России (1995).

Сравнение выборок проводили по относительным величинам значений признаков с помощью *t*-критерия Стьюдента, а также с помощью дискриминантного анализа и метода главных компонент. Перед использованием методов многомерной статистики абсолютные значения признаков преобразовывали в натуральные логарифмы. Полученные значения нормировали и центрировали, а главные компоненты в дальнейшем рассматривали как новые признаки, и для каждой выборки рассчитывали среднее значение и среднеквадратическое отклонение (Животовский, 1984; Реализация..., 2004). В связи с тем, что первая компонента аккумулирует размерную изменчивость, выборки сигов анализировали по второй, третьей и последующим 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). При обработке цифрового материала использовали статистический пакет программ Statistica 6.0, Snedecor v5.

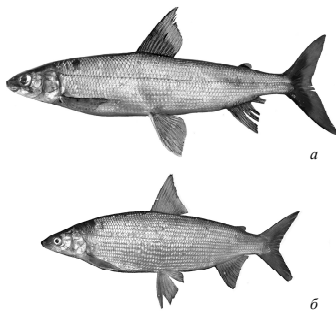


Рис. 4.2. Внешний облик сига-пыжьяна из озера Каракуль (а) и р. Б. Абакан (б). Масштаб – 1 см.

Характеристика района работ

Оз. Каракуль (бассейн р. Большой Абакан) находится на высоте 800 м над уровнем моря, несколько выше слияния рек Большой и Малый Абакан. Озеро вытянуто с севера на юг, и расположено в отрогах хребта Карлыган с наивысшей отметкой 2207 м над уровнем моря. Длина озера составляет 6–7 км, оно окружено горами и делится мысом на две примерно равные части. Верхний плес озера глубокий (до 74 м), нижний – более мелкий. Глубины везде нарастают быстро, дно песчано-галечное, заиленные участки по площади незначительны. По устьям впадающих ручьев есть заросли рдеста (*Potamogeton* sp.). Прозрачность воды в августе равна 5 м по белому диску Секки. Минерализация низкая и равна 35,1 мкСм/см при температуре поверхностного слоя воды 22,6 °С. В озеро впадает несколько небольших ручьев, вытекает р. Озерная длиной около 6 км. В истоке реки расположена большая отмель, заросшая рдестом. Кроме сига в озере обитают таймень *Hucho taimen* (Pallas), острорылый ленок *Brachymystax lenok* (Pallas), хариус *Thymallus arcticus* (Pallas), сиг-пыжьян (рис. 4.2а), голец *Phoxinus phoxinus* (Linnaeus), окунь *Perca fluviatilis* Linnaeus, щука *Esox lucius* (Linnaeus), налиим *Lota lota* (Linnaeus).

Река Большой Абакан – широкая и глубокая, проходима для маломерных судов в нижнем и среднем течении с мая по сентябрь. Недалеко от устья р. Озерная, несколько выше впадения в р. Боль-

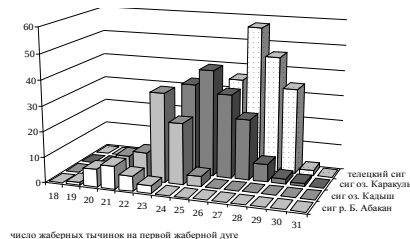


Рис. 4.3. Распределение числа жаберных тычинок у сига-пыжьяна из р. Б. Абакан, оз. Кадыш, оз. Каракуль и Телецкого озера.

шой Абакан ее притока – р. Иксу, имеется довольно протяженный участок с замедленным течением, где обитает речной сиг (рис. 4.2 б). Главным образом, рыбы концентрируются в ямах с песчаным и заиленным грунтом и глубиной 4–5 м. В реке обитают те же виды рыб, что и в озере. Кроме того, в реке был обнаружен сибирский подкаменщик *Cottus sibiricus* Waparchowski.

В Телецком озере сиг-пыжьян обитает по всей акватории озера. В июле и августе он образует скопления в западной мелководной части озера. Сравнительная морфология и экология сига достаточно полно описана в многочисленных литературных источниках (Гундризера и др., 1981; Бочкарев, Гафина, 1993, 1996; Журавлев, 2003; Бочкарев, Зуйкова, 2006; Голубцов, Малков, 2007; и др.).

Результаты

Морфологическая характеристика

Сиг-пыжьян оз. Каракуль хорошо отличается от сига из р. Абакан по пластическим признакам. Из 34 исследованных признаков достоверно отличается 30, что составляет 88 %. По некоторым признакам (*H*, *h*, *aO*, *a*) различия достигают подвидового уровня по критерию Майра (табл. 4.1) (Майр, 1971). По меристическим признакам между популяциями также обнаружены достоверные различия, в частности, по числу жаберных тычинок на первой жаберной дуге ($P \leq 0,001$) (рис. 4.3).

Таблица 4.1.

Признак	Сиг-пнякян оз. Каракуль (n=137)			Сиг-пнякян р. Б. Абкан (n=26)			Сиг-пнякян оз. Теленкос (n=49)			P		
	X	s	C	X	s	C	X	s	C	1-2	1-3	2-3
<i>L1</i>	82,84±0,30	3,54	4,27%	82,83±0,57	3,12	3,77%	82,67±0,18	2,89	3,49%	-	-	-
<i>yp.br</i>	25,34±0,11	1,44	5,70%	21,67±0,21	1,15	5,33%	27,24±0,08	1,25	4,60%	0,001	0,001	0,001

Меристические признаки

В процентах длины тела

	<i>Sm</i>			<i>Sm</i>			<i>Sm</i>			<i>Sm</i>		
	X	s	C	X	s	C	X	s	C	X	s	C
<i>Sm</i>	220,87±1,39	16,31	7,39%	390,91±12,38	63,12	16,2%	159,58±2,5	7	18,02	11,30%	0,001	0,001
<i>L</i>	94,61±0,06	0,69	0,73%	95,47±0,23	1,17	1,2%	94,29±0,08	0,58	0,62%	0,001	0,001	0,01
<i>CC</i>	77,76±0,09	1,00	1,29%	76,91±0,24	1,24	1,6%	74,79±0,13	0,91	1,22%	0,001	0,001	0,001
<i>H</i>	21,43±0,07	0,86	4,00%	25,72±0,27	1,40	5,4%	20,28±0,16	1,14	5,63%	0,001	0,001	0,001
<i>pA</i>	12,45±0,07	0,77	6,18%	11,09±0,18	0,90	8,1%	12,64±0,12	0,86	6,80%	0,001	0,001	-
<i>h</i>	6,73±0,02	0,26	3,87%	7,89±0,07	0,38	4,8%	6,95±0,04	0,27	3,81%	0,001	0,001	0,001
<i>aA</i>	72,96±0,08	0,98	1,35%	74,97±0,29	1,47	2,0%	71,86±0,11	0,77	1,07%	0,001	0,001	0,001
<i>aV</i>	48,45±0,10	1,19	2,46%	51,05±0,28	1,43	2,8%	49,67±0,14	0,95	1,91%	0,001	0,001	0,001
<i>aD</i>	43,19±0,09	1,05	2,44%	46,69±0,25	1,29	2,8%	44,81±0,13	0,93	2,08%	0,001	0,001	0,001

Таблица 4.1. продолжение. Таблица 4.1.

<i>aP</i>	18,37±0,06	0,75	4,06%	19,56±0,16	0,80	4,1%	20,49±0,08	0,58	2,85%	0,001	0,001	0,001
<i>DC</i>	53,22±0,09	1,08	2,04%	52,07±0,19	0,99	1,9%	51,53±0,17	1,17	2,26%	0,001	-	0,001
<i>PC</i>	49,40±0,11	1,25	2,53%	47,91±0,23	1,19	2,5%	46,97±0,17	1,18	2,51%	0,001	0,001	0,001
<i>AC</i>	23,80±0,08	0,96	4,02%	23,17±0,18	0,90	3,9%	24,20±0,16	1,15	4,76%	0,01	0,001	*
<i>pA</i>	53,28±0,08	1,00	1,80%	55,86±0,31	1,60	2,9%	51,86±0,13	0,93	1,79%	*	0,001	0,001
<i>pV</i>	30,27±0,09	1,04	3,42%	31,57±0,28	1,41	4,5%	29,28±0,13	0,89	3,04%	0,001	0,001	0,001
<i>VA</i>	23,96±0,08	0,92	3,55%	25,28±0,15	0,79	3,1%	23,16±0,14	0,98	4,24%	0,001	0,001	0,001
<i>pD</i>	40,77±0,13	1,58	3,86%	38,34±0,24	1,23	3,2%	39,02±0,16	1,16	2,97%	0,001	*	0,001
<i>hD</i>	11,58±0,06	0,73	6,30%	12,31±0,08	0,39	3,2%	11,60±0,10	0,71	6,15%	0,001	0,001	-
<i>hA</i>	18,11±0,09	1,09	6,04%	18,12±0,20	1,00	5,5%	18,18±0,10	0,70	3,86%	-	-	-
<i>LA</i>	10,95±0,05	0,61	5,59%	11,31±0,12	0,60	5,3%	10,52±0,10	0,75	7,12%	0,01	0,001	0,001
<i>hA</i>	11,05±0,07	0,80	7,27%	11,66±0,11	0,57	4,9%	10,17±0,11	0,77	7,55%	0,001	0,001	0,001
<i>hP</i>	16,32±0,08	0,95	5,85%	15,35±0,16	0,80	5,2%	14,91±0,13	0,89	5,97%	0,001	*	0,001
<i>hV</i>	14,39±0,08	0,99	6,84%	14,67±0,21	1,10	7,5%	13,69±0,11	0,77	5,62%	-	0,001	0,001
<i>C</i>	17,49±0,07	0,80	4,55%	18,67±0,19	0,95	5,1%	20,02±0,10	0,74	3,71%	0,001	0,001	0,001
<i>hP. площ</i>	16,92±0,07	0,78	4,58%	17,66±0,19	0,95	5,4%	19,31±0,10	0,68	3,51%	0,001	0,001	0,001

Таблица 4.1, окончание.

В % длины головы (L)												
<i>hr</i>	11,32±0,09	1,06	9,39%	12,14±0,25	1,26	10,4%	10,21±0,14	0,99	9,68%	0,001	0,001	0,001
<i>ao</i>	23,33±0,12	1,44	6,15%	26,88±0,26	1,33	5,0%	23,42±0,20	1,40	5,97%	0,001	0,001	-
<i>O</i>	24,57±0,11	1,31	5,32%	18,69±0,25	1,26	6,8%	25,69±0,14	1,29	5,02%	0,001	0,001	0,001
<i>b</i>	12,62±0,07	0,80	6,32%	8,52±0,13	0,67	7,8%	12,44±0,14	0,96	7,74%	0,001	0,001	-
<i>pO</i>	12,05±0,05	0,64	5,34%	13,48±0,16	0,82	6,1%	13,86±0,08	0,57	4,13%	0,001	*	0,001
<i>CH</i>	46,81±0,16	1,91	4,08%	45,15±0,47	2,42	5,4%	47,14±0,28	1,99	4,23%	0,001	-	-
<i>Ch2</i>	72,45±0,29	3,36	4,63%	70,94±0,92	4,68	6,6%	70,22±0,60	4,21	6,00%	-	-	0,001
<i>lm</i>	30,36±0,16	1,92	6,31%	28,71±0,33	1,68	5,8%	30,72±0,27	1,96	6,37%	0,001	0,001	-
<i>m</i>	11,22±0,09	1,08	9,38%	11,29±0,22	1,10	9,8%	9,93±0,12	0,85	8,58%	-	0,001	0,001
<i>lmd</i>	38,52±0,20	2,32	6,02%	36,62±0,43	2,18	5,9%	40,74±0,26	1,85	4,53%	0,001	0,001	0,001

Сходные различия выявлены при сравнении выборки сига-пыжьяна из оз. Каракуль и Тельского озера. Из 34 исследованных признаков достоверно отличается 28, что составляет 82 %. Различия по некоторым признакам (*H*, *h*, *aA*, *PA*, *VA*, *hA*, *hr*, *aO*, *O*, *e*, *lmd*) достигают подвидового уровня по критерию Майра. Различия по числу жаберных тычинок на первой жаберной дуге также достоверны ($P \leq 0,001$).

Несколько меньше различаются выборки сига-пыжьяна из р. Большой Абакан и Тельского озера. Из 34 исследованных признаков достоверно отличается 27 (*CC*, *aP*, *PA*, *VA*, *C*, *hr*, *pO*), что составляет 79 % исследованных признаков. Число прободенных чешуй в боковой линии имеет близкое значение в обеих выборках (рис. 4.4), однако число жаберных тычинок на первой жаберной дуге у телеского сига-пыжьяна достоверно выше ($P \leq 0,001$).

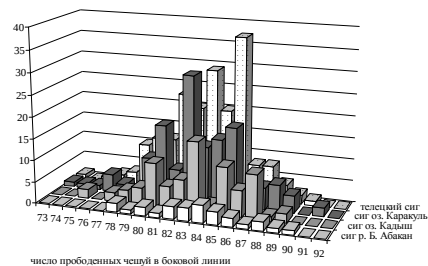


Рис.4.4. Распределение прободенных чешуй в боковой линии у сига-пыжьяна из р. Б. Абакан, оз. Кадыш, оз. Каракуль и Телецкого озера.

Дискриминантный анализ, проведенный по центрированным и нормированным признакам вышеперечисленных популяций, дискриминировал выборки на 100 %, при этом различия между ними достоверны. На рис. 4.5а показано, что выборки сигов из озер Каракуль и Тельского равноудалены от выборки из р. Большой Абакан, главным образом, за счет более крупных речных сигов.

Этот же анализ, выполненный по средним значениям второй-восьмой главной компоненты, демонстрирует несколько иные результаты (рис. 4.5б). Согласно полученным результатам, выборка из оз. Каракүл верно определяется на 94 %, выборка из р. Большой Абакан – на 58 % и выборка из Телецкого озера – на 65 %. Наибольшую схожесть по пластическим признакам проявляют выборки сибагыня из р. Большой Абакан и Телецкого озера. Наибольший вклад в дискриминантный анализ внесли вторая, третья и шестая ГК. Распределение в пространстве первой и второй дискриминантных осей в значительной степени отражает результат анализа ГК (рис. 4.6).

Основной положительный вклад во вторую ГК внесли следующие признаки: длина рыла (*aO*) длина головы (*Ch*), наклон рыльной площадки (*dj*), высота головы на уровне глаза (*ShL*), длина верхней челюсти (*lm*), длина нижней челюсти (*lmd*). Отрицательный вклад – длина хвостового стебля (*pA*), вентроанальное расстояние (*VA*), постдорсальное расстояние (*pD*), длина грудного плавника

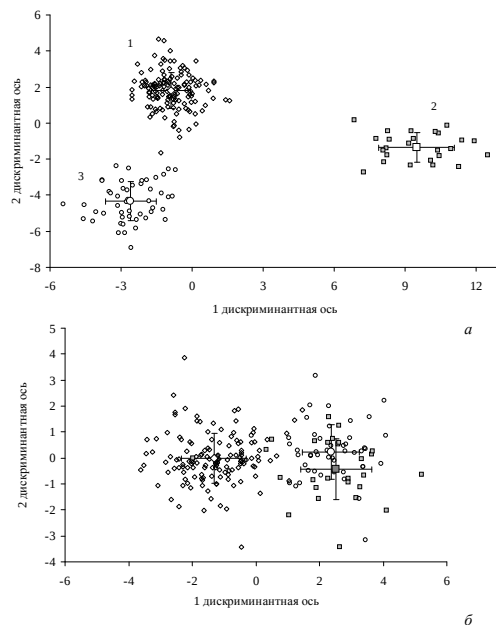


Рис. 4.5. Расположение центроидов и выборок сегов в пространстве дискриминантных осей по пластическим признакам (1 – озёрный сиг-пыжьян из оз. Каракуль, 2 – речной сиг-пыжьян из р. Б. Абакан, 3 – озёрный сиг-пыжьян из Телецкого озера; а – по логарифмированным выборкам, б – по результатам анализа главных компонент (2–8 ГК).

(IP), диаметр зрачка глаза (ϕ) (табл. 4.2). Третья ГК сформирована положительными вкладами признаков глаза (O , ϕ). Достоверные различия по второй ГК ($P \leq 0,001$) обнаружены между выборками из оз. Каракуль и р. Большой Абакан, а также между выборками из

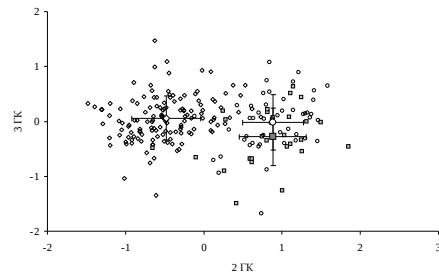


Рис. 4.6. Расположение центроидов выборок сегов в пространстве 2–3 главных компонент по пластическим признакам (1 – озёрный сиг-пыжьян из оз. Каракуль, 2 – речной сиг-пыжьян из р. Б. Абакан, 3 – озёрный сиг-пыжьян из Телецкого озера).

оз. Каракуль и из Телецкого озера. По третьей ГК различия обнаружены только между выборками из оз. Каракуль и р. Большой Абакан ($P \leq 0,001$).

Темп роста, размерно-возрастная структура популяции сегов

Согласно полученным данным, популяция сига-пыжьяна из оз. Каракуль представлена 13-ю возрастными группами. Озерный сиг характеризуется низкой скоростью как линейного, так и весового роста (рис. 4.7 а). Половозрелым каракульский сиг становится в 4-летнем возрасте. Нерестующая часть популяции представлена рыбами от 4-х до 13-летних. Сиг из р. Большой Абакан также представлен 13-ю возрастными группами, но имеет высокий линейный и весовой темпы роста. Из трех рассматриваемых нами группировок это наиболее быстрорастущий сиг.

Плодовитость

Абсолютная и относительная плодовитость рыб невысокая, но в целом характерная для малотычиновых пыжьяновидных сегов. По сравнению с телецким сегом, абсолютная плодовитость сига-пыжьяна из оз. Каракуль несколько выше в младших и значительно ниже в старших возрастных группах.

Относительная плодовитость сига из оз. Каракуль выше, чем у

Таблица 4.2. Вклады пластических признаков сига-пыжьяна из озера Каракуль, реки Б. Абакан, Телецкого озера в главные компоненты (1–4).

Признак	Главные компоненты			
	1	2	3	4
<i>Sm</i>	0,17	-0,07	-0,06	0,00
<i>L</i>	0,17	-0,07	-0,06	0,03
<i>CC</i>	0,17	-0,14	-0,07	0,04
<i>H</i>	0,17	-0,03	-0,14	-0,03
<i>pA</i>	0,17	-0,19	-0,15	0,49
<i>h</i>	0,17	0,05	-0,10	-0,04
<i>aA</i>	0,17	-0,06	-0,06	-0,03
<i>aV</i>	0,17	0,02	-0,04	-0,04
<i>aD</i>	0,17	0,06	-0,07	-0,02
<i>aP</i>	0,17	0,18	-0,04	0,00
<i>DC</i>	0,17	-0,15	-0,07	0,07
<i>VC</i>	0,17	-0,18	-0,09	0,07
<i>AC</i>	0,17	-0,10	-0,08	0,19
<i>PA</i>	0,17	-0,15	-0,06	-0,04
<i>PV</i>	0,17	-0,08	-0,05	-0,05
<i>VA</i>	0,17	-0,24	-0,08	-0,02
<i>pD</i>	0,17	-0,20	-0,08	0,17
<i>lD</i>	0,17	-0,04	-0,03	-0,20
<i>hD</i>	0,17	-0,09	-0,03	-0,24
<i>lA</i>	0,17	-0,10	-0,01	-0,10
<i>hA</i>	0,17	-0,15	0,03	-0,24
<i>lP</i>	0,17	-0,21	0,13	-0,20
<i>lV</i>	0,17	-0,14	0,02	-0,30
<i>h p.l</i>	0,17	0,10	-0,08	0,52
<i>aO</i>	0,16	0,36	-0,02	0,01
<i>O</i>	0,16	0,16	0,43	0,08
<i>d.зрачка</i>	0,16	-0,19	0,81	0,18
<i>pO</i>	0,17	0,18	-0,07	-0,06
<i>C</i>	0,17	0,25	-0,01	-0,01
<i>Нак. р. П.</i>	0,17	0,23	0,01	-0,06
<i>Ch1</i>	0,17	0,22	0,05	-0,04
<i>Ch2</i>	0,17	0,13	0,00	-0,02
<i>lm</i>	0,17	0,26	0,03	0,15
<i>m</i>	0,17	0,06	0,14	-0,18
<i>lmd</i>	0,16	0,33	0,01	-0,05
Собственное значение, %	94,18	1,74	0,69	0,37

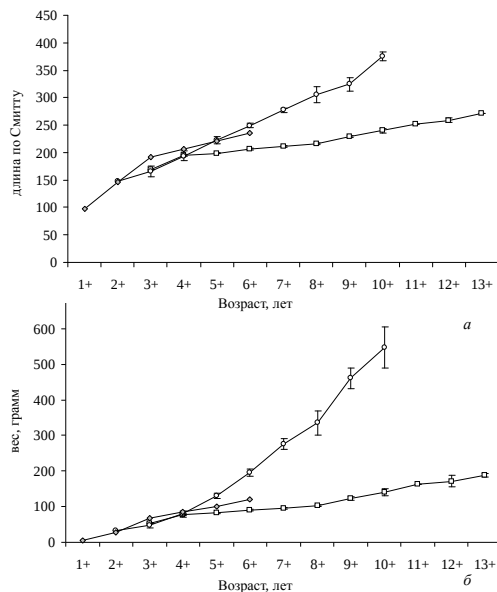


Рис. 4.7. Кривые линейного роста (а) и роста массы тела (б) сига-пыжьяна 1 – оз. Каракуль; 2 – р. Б. Абакан; 3 – Телецкое озеро.

телецкого сига-пыжьяна. Возможно, это связано с тем, что были проанализированы самки более низкой стадии зрелости, чем из популяции телецкого сига-пыжьяна. В старших возрастных группах различия достоверны. Кривые распределения обычно для пыжьяновидных сегов, и в целом относительная плодовитость несколько повышается от младших к старшим возрастным группам (рис. 4.8 а,б). Плодовитость сига-пыжьяна из р. Большой Абакан не изу-

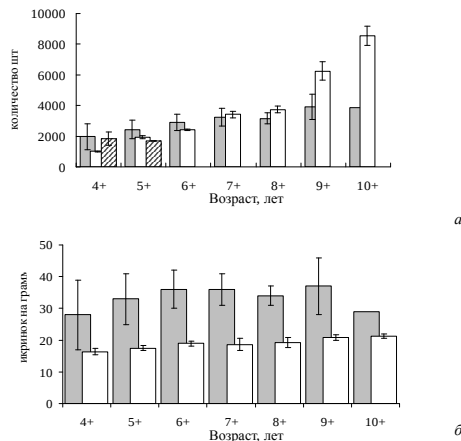


Рис.4.8. Абсолютная (а) и относительная (б) плодовитость сига из оз. Каракуль и Телецкого озера: 1 – плодовитость сига оз. Каракуль, 2 – плодовитость сига из Телецкого озера, 3 – плодовитость сига оз. Каракуль (Лобовикова, 1959).

чали. Тем не менее, можно утверждать, что она довольно высокая, например, самка сига в возрасте 10+ имела абсолютную плодовитость 12200 икринок при относительной плодовитости 26 икринок на один грамм тела без внутренностей.

Особенности питания сигов

Изучение содержимого желудков сигов из оз. Каракуль показало их значительное отличие по характеру питания от телецкого сига-пыжьяна. Взрослые особи сига из этого водоема в течение лета питались планктоном, преимущественно дафнией, доля которой в питании достигала 99,4 %. По весу она составляла 88,4 %, а доля личинок и куколок сем. Chironomidae – только 1,3 и 9,7 %, соответ-

ственно (рис. 4.9, а). По сравнению с каракульским сигом, сиг-пыжьян из Телецкого озера – типичный бентофаг, и хотя в его питании встречались планктонные беспозвоночные, доля их была незначительной (Бочкарев, Зуйкова, 2006). В желудках телецкого сига преобладали личинки и куколки комаров сем. Chironomidae и моллюски рода *Lytna*. Большая часть от общего числа всех кормовых объектов приходилась на долю куколок хирономид – 21,7 % (рис. 4.9, б). Примерно одинаковой была доля личинок хирономид (14,8 %), моллюсков родов *Lytna* (16,4 %) и *Planorbis* (13,4 %), рачка *Eurycerus lamellatus* (14,2 %). Личинки насекомых сем. Trichoptera составляли 6,7 % от общего числа жертв. По массе в питании сига из Телецкого озера доминировали моллюски р. *Lytna* – 62,4 % (рис. 4.9, в).

В питании сига из р. Большой Абакан основную долю от общего количества жертв составляли личинки комаров сем. Chironomidae (34,9 %), личинки насекомых сем. Ephemeroptera и Trichoptera (26,1 и 19,8 %, соответственно), двусторчатые моллюски класса Bivalvia (15,1 %) (рис. 4.9, г). По массе преобладали личинки насекомых сем. Ephemeroptera и Trichoptera – 36,4 и 34,8 %, соответственно (рис. 4.9, д). Таким образом, в питании сига-пыжьяна из р. Большой Абакан доминирует бентос, что характерно для рыб, обитающих в условиях реки, как было показано ранее на сиге из р. Большой Енисей (Бочкарев, Зуйкова, 2009).

Обсуждение

Результаты морфологического и биологического анализов указывают на разнокачественность популяций сига-пыжьяна из оз. Каракуль, р. Большой Абакан и Телецкого озера. Популяции достоверно различаются по числу жаберных тычинок на первой жаберной дуге. По многим морфологическим признакам различия превышают подвидовой уровень ($CD \leq 1,28$). При сравнении выборок методом главных компонент также выявлены различия, превышающие подвидовой уровень значимости. Дискриминантный анализ, проведенный по средним значениям главных компонент, хорошо дискриминирует только выборку из оз. Каракуль, тогда как выборки сига из Телецкого озера и р. Большой Абакан значительно перекрываются друг с другом. Данный характер различий, вероятно, объясняется индивидуальным ответом организма на турбулентность водных масс в процессе онтогенеза, или на наличие у популяции

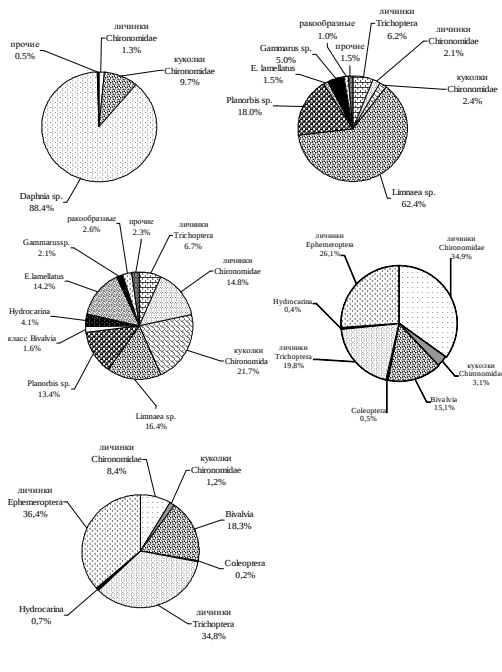


Рис. 4.9. Спектры питания сегов. Условные обозначения: а – оз. Каракуль (в % от общей массы жертв); б – Телецкое озеро (в % от общего числа жертв), в – Телецкое озеро (в % от общей массы жертв); г – р. Большой Абакан (в % от общего числа жертв), д – р. Большой Абакан (в % от общей массы жертв).

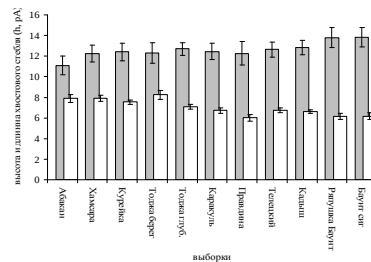


Рис. 4.10. Популяционная изменчивость некоторых признаков хвостового стебля (h, pD) в выборках сегов из различных водоемов Сибири.

сегов относительно протяженных нагульно-нерестовых миграций (как у телецкого сига).

Анализ речных (озерно-речных) и озерных популяций показывает, что при увеличении скорости течения или при повышенной миграционной активности сегов, длина и высота хвостового стебля (pA, h) заметно изменяются (рис. 4.10). При увеличении «озерности» средние значения относительных признаков изменяются в противофазе ($P \leq 0,01$). Анализ этих признаков по литературным данным (Скрябин, 1979) демонстрирует сходный результат, хотя достоверность корреляции несколько ниже по сравнению с нашими данными. Зависимость между длиной и высотой хвостового стебля описывается линейным уравнением $Y = 12,22 - 0,40x$ ($F = 7,19$ и $R^2 = 0,53$, $P \leq 0,05$). По-видимому, меньшая достоверность, полученная на основе литературных данных, является результатом различий в схеме промеров у разных авторов (Мина и др., 2005). Речные и озерно-речные популяции сегов имеют, как правило, более короткий и высокий хвостовой стебель, чем озерные. Сходная зависимость наблюдается и в процессе роста рыб – с увеличением размеров рыбы хвостовой стебель становится относительно короче и выше (Канеп, 1971).

В данной работе все исследованные популяции сегов представлены выборками 4–7 лет. Исключением является выборка из р. Большой Абакан, в которой представлены сего более старшего возраста. На графике видно, что речной сиг из р. Большой Абакан имеет более короткий хвостовой стебель (рис. 4.10). Вероятно, алломет-

рическая изменчивость признака наложилась на популяционную изменчивость, что привело к несколько завышенному результату. Таким образом, при изучении филогенетических связей у рыб на основе анализа морфологических признаков необходимо учитывать присутствие как генетической, так и средовой компоненты. В случае совпадения различных типов изменчивости, конечный результат может быть в значительной степени искажен.

Сравнение темпов роста выявило, что сиг из оз. Каракуль является медленно растущим, тогда как викарирующий с ним сиг из р. Большой Абакан характеризуется очень высокими темпами линейного и весового роста, значительно превосходя по этим параметрам озерных сегов.

Абсолютная и относительная плодовитости телецкого сига и сига оз. Каракуль носят сходный характер, тогда как абсолютная плодовитость сига из р. Большой Абакан значительно выше, чем у озерных сегов. Маловероятно, чтобы две викарирующие популяции значительно отличались друг от друга по темпу роста и плодовитости. Поэтому мы считаем, что эти различия в первую очередь обусловлены экологическими факторами, в частности, питанием сегов. Незначительные размеры рыб при достаточно большом числе жаберных тычинок на первой жаберной дуге позволяют сиду из оз. Каракуль эффективно питаться планктоном и достигать высокой плодовитости в младших группах. Однако при размерах более 250 мм эффективность питания планктоном падает, что приводит к снижению плодовитости. Абсолютная и относительная плодовитости имеют сходную для пыжьяновидных сегов динамику, т.е. некоторое увеличение в процессе роста. В старших возрастных группах проявляется заметное уменьшение этих показателей. Как правило, речные популяции сегов (в частности, сиг из р. Большой Абакан) характеризуются высокой плодовитостью, значительно превышающей таковую озерных сегов (Скрябин, 1979).

Согласно результатам нашего исследования, спектры питания сегов из оз. Каракуль и р. Большой Абакан сильно различаются. Нами было показано, что сиду из Телецкого озера и из р. Большой Абакан – бентофаги, тогда как в питании сига из оз. Каракуль летом высока доля планктона. Однако Б.Г. Иоганзен и Моисеев (1955) и А.А. Лобовикова (1959) регистрировали в питании каракульского сига бентос. Низкая доля планктона в питании озерного телецкого сига, возможно, объясняется низкой численностью крупных зоо-

планктеров в Телецком озере, а также конкурентными отношениями с типичным планктофагом – сегом Правдина. Таким образом, сиг из оз. Каракуль следует считать эврифагом, который легко переключается с одного типа питания на другой, что характерно для сегов из других сибирских водоемов (Гундризер, 1978; Кириллов, 1972, 1983; Бочкарев, Зуйкова, 2009).

На основании полученных материалов, все исследованные популяции сегов можно отнести к малочешуйчатым сегом. Сиду, по меристическим признакам сходные с сегом из оз. Каракуль, обитают в больших озерах Тоджинской котловины (бассейн р. Большой Енисей). Это сиг-пыжьян из оз. Кадыйш с числом жаберных тычинок на первой жаберной дуге $23,10 \pm 0,13$ и близким числом прободенных чешуй в боковой линии $82,90 \pm 0,39$. Сходные по числу чешуй в боковой линии сиду обитают в озерах верхнего течения р. Малый Енисей (Дулмаа, 1973). В бассейне Телецкого озера сиг-пыжьян имеет в среднем $x = 82,67 \pm 0,18$ чешуй в боковой линии (Бочкарев, Зуйкова, 2006). Рассматривая в целом изменчивость сегов из водоемов верхнего течения рек Обь и Енисей, мы отмечаем, что все известные группировки сига (за исключением сига Правдина) имеют общий набор характеристик, присущих сиду-пыжьяну. Это эврифагия, близкая морфология (за исключением числа прободенных чешуй в боковой линии) и однотипное изменение скорости роста и плодовитости (Бочкарев, Зуйкова, 2006; Бочкарев, Зуйкова, 2008). Выявленные различия легко объясняются разными экологическими условиями водоемов. Таким образом, на данном этапе исследования всех сегов с небольшим числом жаберных тычинок, обитающих в этих водоемах, можно отнести к популяциям подвиды *Coregonus lavaretus pidschian* Gmelin с различной степенью дифференциации.

При разделении видов и популяций сегов наиболее часто используют число жаберных тычинок на первой жаберной дуге (Himberg, 1970; Lindsey at. all, 1970; Решетников, 1980; Kottelat, Freyhof, 2007; и т.д.). Данный признак считается высоко наследуемым и стабильным в череде поколений. При исследовании викарирующих популяций в системе река–озеро (р. Большой Абакан – оз. Каракуль) выявлено, что по числу чешуй в боковой линии выборки не имеют различий, а число жаберных тычинок у озерных сегов достоверно выше (табл. 4.1). Отсутствие порогов и перекатов на р. Озерная позволяет сегом из оз. Каракуль мигрировать в р. Боль-

шой Абакан (и обратно). То есть популяции должны быть генетически однородными и иметь идентичное или близкое число жаберных тычинок на первой жаберной дуге. Тем не менее, наши исследования показали значительные различия между ними по данному признаку. Этот факт позволяет выдвинуть предположение, что в системе река–озеро происходит гибридизация двух независимых линий сигов.

Сходный характер распределения числа жаберных тычинок и прободенных чешуй в боковой линии наблюдается в озерах бассейнов рек Ий-Хем (Нойон-Холь и Борзу-Холь) и Азас (Кадыш и Тоджа) – притоках р. Большой Енисей. В этих водоемах число жаберных тычинок и число прободенных чешуй в боковой линии у сигов существенно меняется по направлению от верхних озер к нижним, несмотря на отсутствие порогов на реках и незначительное расстояние между ними (Бочкарев, Зуйкова, 2009). При исследовании двух симпатрических популяций малотычинкового сига из оз. Додот (бассейн рек Хамсара – Большой Енисей) были обнаружены достоверные различия между ними по числу прободенных чешуй в боковой линии (Бочкарев, Зуйкова, в печати). В связи с тем, что сиги из оз. Додот сходны по пластическим признакам, скорости роста, плодовитости и по типу питания, вряд ли можно придерживаться гипотезы о дифференциации сигов по экологическим нишам в данном водоеме. Скорее всего, здесь так же имеет место вторичная интерградация сигов различных филогенетических линий.

Данное предположение основано на достоверных различиях по числу жаберных тычинок и числу прободенных чешуй в боковой линии между популяциями. И тот, и другой признак признаны высоко стабильными, и предполагается, что они генетически детерминированы (Решетников, 1980). На разных организмах было показано, что при гибридизации независимых линий (видов) особь чаще имеет облик одной из родительских форм, а не промежуточный, как представлялось ранее (GieYer, 2001; Яхненко, Мамонтов, 2006). Таким образом, при изучении пластических признаков двух гибридизующихся популяций, можно не обнаружить значительных различий между ними. Однако если в водоем с аборигенной популяцией сигов вселяется другая популяция, имеющая значительные морфологические и биологические отличия, то, несмотря на гибридизацию, еще длительное время встречаются особи с меристическими признаками предковых форм. Общеизвестным примером

Рис. 4.11. Популяционная изменчивость некоторых признаков хвостового стебля (h, pD) в выборках сигов из различных водоемов Сибири.

такого процесса был результат вселения в оз. Севан чудского и ладожского сигов и их последующей гибридизации. Однако родительские формы, хорошо дифференцируемые по числу жаберных тычинок, присутствовали в уловах еще длительный период времени (Шапошникова, 1971). Схожая ситуация происхождения и расселения в послеледниковый период была обнаружена у американских ряпушек. На основе анализа митохондриальной ДНК было выявлено одновременное происхождение и существование по крайней мере двух независимых линий ряпушек, вторичный контакт которых в послеледниковый период привел к значительному перекрытию их ареалов и возникновению вторичной симпатрии (вторичной интерградации) (Turgeon *at. al.*, 1999).

Рассматривая различные популяции сига-пыжьяна из бассейна р. Обь мы отмечаем, что как в верхнем, так и в нижнем ее течении обитают сиги только с малым числом прободенных чешуй в боковой линии. В отличие от этого, в верховьях и средней части р. Енисей такие популяции сигов немногочисленны и представлены озерными сигами из озер верхнего течения рек Азас (оз. Кадыш),

Большой Абакан (оз. Каракуль), Малый Енисей (реки Шишхид и Тенгис) (Дулмаа, 1973; Гундризер, 1978; Бочкарев, Зуйкова, 2009). Эти водоемы расположены на значительном расстоянии от магистральных расселения сегов (от русла крупных рек) и находятся в труднодоступных районах горной местности. Популяции нижнего течения всех крупных рек Сибири представлены популяциями с низким числом чешуй в боковой линии. Большая часть популяций сегов по данному признаку укладывается в диапазон от 76 (р. Хрома) до 83 (р. Нижний Енисей). Гистограмма (рис. 4.11) позволяет оценить плотность эмпирического распределения признака в выборках независимо от числа классов. На гистограмме выделяется три пика. В первый, самый большой, вошли все сего с малым числом чешуй в боковой линии. Это популяции сего из нижнего течения рек Обь и Енисей, рек Большой Абакан, Гыда, Юрибей, Пясины, Яна, Индигирка, Колыма, Оленек, Хатанга, Лена, Вилюй, Анадырь, Чара, Витим, Амур; из Телецкого озера, озер Каракуль, Кадыш, Орон, из озер Дархатской котловины. Второй пик образован популяциями сегов, число прободенных чешуй в боковой линии у которых варьирует от 83 до 86. Этот пик примыкает к первому и включает шесть популяций – из озер Лыбынкыр, Нойон-Холь, Баунт, Жаровского озера, верхнего течения р. Большой Енисей и популяцию Окунайского речного сего. Третий пик представлен одиннадцатью популяциями сегов с большим количеством прободенных чешуй в боковой линии – от 86 до 98. В данную группу вошли сего из озер Байкал, Додот, Борзу-Холь, Тоджа, из Братского водохранилища, и рек Ангара, Баргузин, Селенга.

Если совместить распределение популяций с разным числом чешуй с ареалом сегов, то видно, что в Сибири многочислечуйчатые сего тяготеют к Байкальскому региону (рис. 4.11). На границах и за пределами этого региона обитают малочешуйчатые сего. Единственным представителем р. *Coregonus* с большим числом чешуй в боковой линии в данном регионе является байкальский омуль *C. migratorius*. Однако недавние исследования молекулярно-генетической структуры байкальского омуля подтверждают его обособленность и близость к группе *lavaretus* (Polotov et al., 2000, 2002, 2004; Sukhanova et al., 2004). Это дает основание предположить, что в бассейне р. Енисей происходит расселение гибридных сегов байкальского происхождения. Поскольку многочислечуйчатые популяции обитают в основном на магистральных участках ареала, это свиде-

тельствует о незначительном временном интервале расселения многочислечуйчатых сегов.

Заключение

Таким образом, значительные различия между выборками сегов по пластическим признакам объясняются преимущественным влиянием экологической компоненты. Высокая пластичность признаков позволяет пьюжяновидным сегом адаптироваться к условиям конкретного водоема, что заметно изменяет их морфологический облик. Тем не менее, совокупный анализ пластических и меристических признаков позволяет выявить значительную разнокачественность изучаемых популяций и сделать вывод о вторичной интерградации сегов в бассейне р. Большой Абакан.

На основании того, что в соседних водоемах могут обитать как крупно-, так и мелкочешуйчатые сего, мы предполагаем, что число прободенных чешуй в боковой линии представляет собой признак, близкий к эволюционно нейтральному. По крайней мере, трудно обосновать эволюционное преимущество тех или иных форм. Крупночешуйчатые и мелкочешуйчатые сего населяют как реки с быстрым течением, так и озера. Поэтому различия по данному признаку нельзя рассматривать как адаптивные к условиям среды, а сам признак можно использовать в качестве маркера при изучении расселения различных линий сегов. Распределение числа прободенных чешуй в боковой линии подтверждает гипотезу о многократном расселении различных филогенетических линий сегов из района Байкальской рифтовой зоны.

Литература

- Атлас пресноводных рыб России / Ред. Ю.С. Решетникова. М.: Наука, 2002. 379 с.
- Бочкарев Н.А., Гафина Т.Э. Сравнительная характеристика телецкого сего и сего Правдина Телецкого озера. (Алтайский край) // Сибирск. биол. журн., 1993. № 2. С. 64–69.
- Бочкарев Н.А., Гафина Т.Э. Морфобиологическая характеристика телецкого сего р. Чулышман // Сибирск. эколог. журн., 1996. № 2. С. 175–178.
- Бочкарев Н.А., Зуйкова Е.И. Морфобиологическая и экологическая дифференциация симпатрических сегов рода *Coregonus* из Телецкого озера // Зоол. журн., 2006. Т. 85. № 8. С. 950–958.

- Бочкарев Н.А., Зуйкова Е.И. Изменчивость жаберно-челюстного аппарата сегов *Coregonus lavaretus sensu lato* в связи с различным типом питания // Ихтиологические исследования на внутренних водоемах / Под ред. А.Б. Ручина. Материалы между. науч. конф., Саранск: Мордов. госун-т, 2007. С. 15–16.
- Бочкарев Н.А., Зуйкова Е.И. Популяционная структура сига-пыжьяна *Coregonus lavaretus pidschian*, *Coregonidae*) в озерах Тоджинской котловины и в верхнем течении реки Большой Енисей (республика Тыва) // Зоологич. журн., 2009. Т. 88. №1. С. 47–60.
- Бочкарев Н.А., Зуйкова Е.И. Популяционная структура и возможные пути дифференциации сига-пыжьяна (*Coregonus lavaretus pidschian*) в Додотских озера Тоджинской Котловины // Сибирск. экологич. журн., в печати.
- Гундэрзер А.Н. К систематике и экологии сегов Тувинской АССР // Вопр. биол. Томск, 1978. С. 20–42.
- Гундэрзер А.Н., Иоганзен Б.Г., Кафанова В.В., Кривошецов Г.М. Рыбы Телецкого озера. Новосибирск: Наука, 1981. 189 с.
- Голубцов А.С., Малков Н.П. Очерк ихтиофауны Республики Алтай: систематическое разнообразие, распространение и охрана. М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2007. 164 с.
- Дулмаа А. К биологии *Coregonus lavaretus pidschian* (Gmelin) из озер Дархатской котловины // Природные условия и ресурсы Прихубсугулья. Тр. Советско-Монгольской комплексн. экспед. Иркутск; Улан-Батор, 1973. Вып. 2. С. 439–467.
- Животовский Л.А. Интеграция полевных систем в популяциях (проблемы анализа комплекса признаков). М.: Наука, 1984. С. 182.
- Журавлев В.Б. Рыбы бассейна Верхней Оби (Монография). Барнаул: Изд-во Алтайского ун-та, 2003. С. 292.
- Зуйкова Е.И., Бочкарев Н.А. Особенности строения и функционирования жаберно-челюстного аппарата сига Правдинна *Coregonus pravdinellus* // Вопр. ихтиол., 2008. Т. 48. № 6. С. 767–776.
- Иоганзен Б.Г., Моисеев В.П. Каракольский сиг из Восточного Алтая // Заметки по флоре и фауне Сибири. Томск, 1955. С. 25–30.
- Канеп С.В. Некоторые вопросы функциональной морфологии озерной пеляди *Coregonus peled* (Gmelin) // Вопр. ихтиол., 1971. Т. 11. Вып. 6. С. 975–986.
- Кириллов Ф.Н. Рыбы Якутии. М.: Наука, 1972. 360 с.
- Кириллов А.Ф. Стратегия экологической адаптации сига в экстремальных условиях. Новосибирск: Наука, 1983. С. 107.
- Лобовикова А.А. О нахождении Телецкого сига (*Coregonus lavaretus*

- pidschian natio Warpachowski*) в озере Черном бассейна среднего Енисея // Вопр. ихтиол., 1959. Вып. 13. С. 55–58.
- Майр Э. Зоологический вид и эволюция. М.: Мир, 1968. 598 с.
- Майр Э. Принципы зоологической систематики М.: Мир, 1971. 454 с.
- Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях. М.: Наука, 1974. 254 с.
- Мина М.В., Левин Б.А., Мироновский А.Н. О возможностях использования в морфометрических исследованиях рыб оценок признаков, полученных разными операторами // Вопр. ихтиол., 2005. Т. 45. № 3. С. 331–341.
- Определитель пресноводных беспозвоночных Европейской части СССР. Л.: Гидрометеоиздат, 1977. 510 с.
- Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т.2. Ракообразные / Пред. С.Я. Цалолыхина. СПб.: Зоол. ин-т РАН, 1995. 627 с.
- Правдин И.Ф. Сиги водоемов Карело-Финской ССР. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1954. 324 с.
- Реализация морфологического разнообразия в природных популяциях млекопитающих / Васильев А.Г., Фалеев В. И., Галактионов Ю.К. и др. Новосибирск: Издательство СО РАН, 2004. 232 с.
- Решетников Ю.С. Экология и систематика сиговых рыб. М.: Наука, 1980. 301 с.
- Скрябин А.Г. Сиговые рыбы юга Сибири. Новосибирск: Наука, 1979. 229 с.
- Трут Л.Н., Держинский Ф.Я., Никольский В.С. Компонентный анализ краниологических признаков серебристо-черных лисц (*Vulpes fulvus* Desm.) и их изменений возникающих при domestикации // Генетика, 1991. Т. 27. № 8. С. 1440–1449.
- Фалеев В.И., Галактионов Ю.К. Репродуктивный успех перемигровавших самок водной полевки (*Arvicola terrestris* L.) различных типов конституции // ДАН, 1997. Т. 356. № 2. С. 282–284.
- Шапошников Г.Х. Сравнительно-морфологическое описание сегов *Coregonus* оз. Севан // Вопр. ихтиол., 1971. Т. 17. Вып. 4 (69). С. 575–586.
- Чугунова Н.И. Руководство по изучению возраста и роста рыб. М.: Изд-во АН СССР, 1959. 163 с.
- Яценко В.М., Мамонтов А. М. Генетико-биохимический анализ гибридов омуля *Coregonus autumnalis migratorius* и озерно-речного сига *C. lavaretus pidschian* озера Байкал // Вопр. ихтиол., 2006. Т. 46. № 4. С. 495–502.
- Gieřler S. Morphological differentiation within the *Daphnia longispina* group

- // Hydrobiologia, 2001. V. 442. P. 55–66.
- Gibson A.R., Baker A.J., Moeed A. Morphometric variation in introduced populations of the common myna (*Acridotheris tristis*): in application of the jackknife to principal component analysis // Syst. Zool., 1984. V. 33 (4). P. 408–421
- Himberg K.-J.M. A systematic and zoogeographic study of some North American Coregonids. Biology of Coregonid fishes, Univ. Manitoba Press, Winnipeg, 1970. P. 219–250.
- Kottelat M., Freyhof J. Handbook of European freshwater fishes. Kottelat, Cornol, Switzerland and Freyhof, Berlin, Germany, 2007. 646 p.
- Lindsey C.C., Clayton J.W., Franzin W.G. Zoogeographic problems and protein variation in the *Coregonus clupeaformis* whitefish species complex.- In: Biology of Coregonid fishes. Winnipeg: Univ. Manitoba Press, 1970. P. 127–146.
- Politov D.V., Gordon N.Y., Afanaiev K.I., Altukhov Y.P., Bickham J.W. Identification of Palearctic coregonid fish species using mt DNA and allozyme genetic markers // Journal of Fish Biology, 2000, V. 57. P. 51–71.
- Politov D.V., Gordon N.Y., Makhrov A.A. Genetic identification and taxonomic relationships of six Siberian *Coregonus* species // Adv. Limnol., 2002. V. 57. P. 21–34.
- Politov D.V., Bickham J.W., Patton J.C. Molecular phylogeography of Palearctic and Nearctic ciscoes // Ann. Zool. Fennici, 2004. V.10. P. 13–23.
- Sukhanova L.V., Smirnov V.V., Smirnova-Zalumi N.S., Kiril'chik S.V., Shimizu I. Grouping of Baikal omul *Coregonus autumnalis migratorius* Georgi within the *C. lavaretus* complex confirmed by using a nuclear DNA marker // Ann. Zool. Fennici, 2004. V. 41. P. 41–49.
- Thorpe R.S. Biometrical analysis of geographical and racial affinities // Biol. Rev., 1976. V. 51. P. 407–452.
- Turgeon J., Estoup A., Bernatchez L. Species flock in the North American Great Lakes: molecular ecology of Lake Nipigon ciscoes (Teleostei: Coregonidae: *Coregonus*) // Evolution, 1999. V. 53 (6). P. 1857–1871.

Е.И. Зуйкова, Н.А. Бочкарев

РАЗМЕРНО-ВОЗРАСТНАЯ МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ РОДА *DAPHNIA*

Проблема видовой идентификации многих видов дафний до настоящего времени остается актуальной. Сложность диагностики некоторых видов этого рода заключается в высокой изменчивости особей. В частности, высокая фенотипическая пластичность видов группы *D. longispina* O.F. Müller представляет собой область интереса для систематиков, морфологов и гидробиологов, и выделение видов в пределах данной группы считается провизорным (Глаголев, 1995). Считается, что *Daphnia curvirostris* из комплекса видов *Daphnia pulex* характеризуется меньшей изменчивостью, чем виды группы «*longispina*», и она проявляется только в изменении формы вентрального края головы и рострума. Недавние исследования привели морфологические и молекулярно-генетические доказательства существования дивергентной линии дафний этого вида и ее дифференциации от европейских и северо-американских популяций (Ishida et al., 2006). Авторы отмечают слабую изученность *curvirostris*-подобных популяций и то, что этот вид зачастую путают с *D. pulex* (различия по самцам) или *D. longispina* (различия по вооружению постабдоминального когтя самок).

Изменчивость дафний носит возрастной, индивидуальный, межгодовой и локальный характер и главным образом проявляется в изменении формы раковины (Мануйлова, 1964; Коровинский, 1992, 2004; Глаголев, 1986; Котов, 1998; Bernott et al., 2004; Lagergren et al., 2007). Широко известно явление цикломорфоза дафний, то есть сезонной изменчивости таких признаков, как головной щелк и хвостовая игла, длина раковины и форма рострума. Было показано, что размеры щелка и хвостовой иглы дафний зависят от температуры воды, турбулентности, количества доступных кормовых ресурсов, плотности популяций (Hebert, Grewe, 1985; Havel, 1985; Sorensen, Sterner, 1992; Burns, 2000; Lajus, Alekseev, 2004), и доказана их изменчивость в присутствии беспозвоночных и позвоночных хищников (Mort, 1989; Polyshchuk, 1995; Barata, Baird, 2001; Laforsch, Tollrian, 2004; Doksjter, Vijverberg, 2001; Lass, Spaak, 2003; Tanner, Branstrator, 2006). Высокая морфологическая изменчивость дафний приводит к таксо-