

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ОРДЕНА ТРУДОВОГО КРАСНОГО ЗНАМЕНИ
ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ

На правах рукописи
УДК 597.553.2:591.5 (268.46)

ЕРШОВ
Петр Николаевич

СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ И ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ
ПРОХОДНОГО СИГА *COREGONUS LAVARETUS PIDSCHEAN* (SMELIN)
БАСЕЙНА БЕЛОГО МОРЯ

03.00.08 - зоология

АВТОРЕФЕРАТ

диссертация на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Ленинград
1991

25/5/91

Работа выполнена в Зоологическом институте АН СССР

Научные руководители: доктор биологических наук
В.Я.Бергер,
кандидат биологических наук
Д.К.Дирин

Официальные оппоненты: доктор биологических наук
Ю.С.Решетников,
кандидат биологических наук
Е.А.Дорофеева

Ведущее учреждение: Биологический научно-исследовательский институт Ленинградского государственного Университета.

Защита диссертации состоится "22" мая 1991 г.
в 14 час. на заседании специализированного совета
Д 002.63.01 по защите диссертаций на соискание ученой
степени доктора наук при Зоологическом институте Академии
Наук СССР (199034, Ленинград, Университетская наб., 1).

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Зоологического института АН СССР.

Автореферат разослан "19" апреля 1991 г.

Ученый секретарь специализированного
Совета, кандидат биологических наук

Т.Г.Лукина

Актуальность проблемы. Сиги полиморфного вида *Coregonus lavaretus* (L.) являются типичными представителями ихтиофауны северных водоемов и имеют большое промышленное значение. Описание многочисленных разновидностей, наряду со сведениями о параллельной изменчивости и мозаичной встречаемости сходных экологических форм в разных частях ареала, привели к различиям во взглядах систематиков на таксономический статус отдельных группировок (Берг, 1948; Правдин, 1954; Решетников, 1963, 1980; Шапошникова, 1974; Пирожников и др., 1975). Решение различных проблем таксономии и эволюции сигов невозможно без комплексного эколого-морфологического изучения их популяций.

Наибольший интерес в этом отношении представляет малотычинковый сиг-пыжьян *C.l.pidschian* (Gmelin), который имеет обширный ареал и образует ряд экологических форм. Внутривидовая структура малотычинкового сига и объем подвида изучены недостаточно. Существенное значение для решения этих вопросов имеет исследование структуры популяций, хромосомных наборов, экологических и морфологических особенностей рыб отдельных группировок. Остаются слабо изученными популяционные отличия малотычинкового сига как из разных частей ареала, так и из одного региона. Данная проблема тесно связана с выделением факторов микроэволюционной изменчивости пыжьяна и выяснением родственных отношений форм. Изучение роста, питания, полового созревания и миграций рыб, с одной стороны, позволяет определить экологическую изменчивость сига, а с другой - оценить его роль в северных экосистемах. В свете проблемы повышения рыбопродуктивности водоемов исследование этих сторон экологии сига представляется весьма актуальным.

Одной из наиболее слабоизученных форм пыжьяна является проходной сиг бассейна Белого моря. Повышенный интерес к беломорскому сигу обусловлен тем, что, во-первых, данный регион занимает краевое положение в ареале пыжьяна, и, во-вторых, здесь происходит перекрывание ареалов мало- и многотычинковых сигов, причем в некоторых водоемах эти формы обитают симпатрически.

Изучение экологии и структуры популяций этого ценного в промышленном отношении вида может служить основой для разработки мероприятий по рациональному использованию и искусственному воспроизводству сига, запасы которого снижаются как в отдельных водоемах, так и в бассейне Белого моря в целом.

Цель и задачи исследования. Цель настоящей работы заключалась в изучении структуры популяций и морфоэкологических особенностей проходного сига бассейна Белого моря. В отдельные задачи исследования входило изучение:

- размерно-возрастной и половой структуры популяций, сроков и характера анадромной миграции, роста, полового созревания и особенностей экологии сига;
- морфологических особенностей, изменчивости пластических и меристических признаков рыб;
- хромосомного набора беломорского сига.

Научная новизна. Впервые детально проанализированы структура популяций, сроки анадромных миграций, хромосомный набор, морфологические и экологические особенности проходного сига бассейна Белого моря. Показано, что беломорский сиг образует локальные популяции, отличающиеся комплексом морфологических и экологических признаков. Отмечена региональная изменчивость возраста наступления половозрелости и среднего возраста мигрантов. Среди основных факторов морфологической изменчивости пыжьяна выделен характер питания. Обнаружена хромосомная изменчивость, связанная с робертсоновскими транслокациями, гетероморфизмом метацентрических хромосом и добавочными хромосомами, причем последние два типа описаны у пыжьяна впервые. Впервые среди рыб отмечен внутри популяционный полиморфизм по наличию (отсутствию) добавочных хромосом.

Практическое значение. Полученные данные по структуре популяций и экологии сига могут быть использованы в качестве исходных сведений для проведения мониторинга состояния популяций и своевременной разработки мер по сохранению запасов рыб, при проведении рыбоводных мероприятий и селекционных работ. В целях организации рационального промысла рекомендованы минимальные промысловые меры на проходного сига различных заливов Белого моря.

Апробация результатов исследования. Материалы диссертации были доложены на II Всесоюзном совещании по сиговым рыбам (Тюмень 1985), региональных конференциях "Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря" (Архангельск, 1985, 1990, Кандалакша, 1987), III Всесоюзном совещании по лососевидным рыбам (Тольятти, 1988), II Всесоюзной конференции "Экология, биологическая продуктивность и проблемы марикультуры

Баренцева моря" (Мурманск, 1988), научных семинарах Беломорской биостанции ЗИН АН СССР, Отчетной сессии ЗИН АН СССР (1991 г.).

Публикации. По теме диссертации опубликовано и сдано в печать 13 работ.

Структура и объем работы. Диссертация изложена на 214 страницах машинописного текста и состоит из введения, четырех глав, общего заключения, выводов и списка литературы. Главы 2, 3 и 4 завершаются кратким заключением. Работа иллюстрирована 24 таблицами и 33 рисунками. Список использованной литературы включает 271 наименование.

ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава I. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Материалом для изучения экологических особенностей проходного сига послужили сборы, проведенные в 1985-88 гг. на реках, впадающих в разные заливы Белого моря - Кереть, Умба, Варзуга, Сев. Двина, Онега и Воньга, а также на акватории Кандалакшского залива. Сбор материала в реках осуществляли с помощью сетей, руж, неводов и ловушек рыбоучетных заграждений. В целом для структурно-популяционного анализа было взято 1693 экз. Лов рыбы в Кандалакшском заливе моря проводили сетями, спиннингом и удочкой. Всего на морских участках было поймано и проанализировано 1247 экз. рыб. Обработку рыб осуществляли стандартными методами (Чугунова, 1959; Правдин, 1966; Мина, 1976; и др.). Возраст сига определяли по чешуе. Стадии зрелости гонад рыб устанавливали визуально. Обратное расчисление темпа роста проводили по методу Э.Леа. Для описания роста сига использовали линейную модификацию уравнения Берталанфи: $L_t = L_{\infty} (1 - e^{-k(t-T_0)})$, где k , L_{∞} , T_0 - параметры, t - возраст. Сравнение полученных уравнений роста сига разных рек осуществляли по методу Н.В.Максимовича (1989). Питание сига изучали согласно "Методическому пособию по изучению питания рыб" (1974). Всего для этой цели обработаны желудки 163 особей.

Для изучения морфологических особенностей проходного сига материал собирали в августе-сентябре 1985-88 гг. на реках Онега, Сев. Двина, Кереть, Варзуга и в районе р. Умбы (губы Падап, Пила и Лов). Морфометрический анализ выполнен на свежепойманных рыбах автором. Пластические признаки были измерены у 254 экз. сига.

Измеряли 14 признаков, на основании которых были подсчитаны 16 индексов. Данные обработаны методом главных компонент в ЭЦ ГГИ на ЭЕМ ЕС-1045.

Подсчет меристических признаков осуществляли согласно методическим рекомендациям Ю.С.Решетникова (1980). У 301 экз. сига проанализированы следующие показатели - число прободенных чешуи в боковой линии, число жаберных тычинок, число ветвистых и неветвистых лучей в спинном и анальном плавниках, число позвонков.

Изучение кариотипа и хромосомной изменчивости проходного сига проводили на рыбах трех значительно удаленных друг от друга популяций - р. Кереть (32 экз.), р. Варзуги (34 экз.) и р. Сев. Двине (24 экз.) в августе-сентябре 1986-88 гг. На р. Кереть исследование сигов осуществляли совместно с Д.Л.Лайусом (ЗИН АН СССР). Сигов получали из уловов неводоулов и ловушек рыбоучетных заграждений. Препараты хромосом приготавливали по методу колхициновых инъекций Голда с модификациями (Gold, 1974, Шеленкова, 1986). Окрашенные препараты просматривали под микроскопом Amplival. Для определения структуры кариотипа изучали метафазные пластинки округлой формы с минимальным числом наложений хромосом или вообще без них. Анализ проводили, как правило, на хромосомах со средней степенью спирализации и с хорошо разошедшимися хроматидами. Измерения хромосом на препаратах производили с помощью окуляр-микрометра АМ9-2, а на photographиях - линейкой и циркулем. Затем рассчитывали центромерный индекс и относительную длину хромосом. С целью более детального анализа двуплечих хромосом применяли метод поликариограмм (Гиндилис, 1966; Орлов, 1974; Арефьев, 1983).

Полученные данные обработаны методами вариационной статистики (Плохинский, 1961; Урбах, 1964).

Глава 2. МИГРАЦИИ, СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ И ОСОБЕННОСТИ ЭКОЛОГИИ БЕЛОМОРСКОГО ПРОХОДНОГО СИГА

Проходные сиги мигрируют на нерест в реки. Наблюдения показали, что для беломорского сига характерна летне-осенняя анадромная миграция производителей, которая продолжается около 3-месяцев. Наиболее интенсивный ход сигов из моря происходит в течение одного месяца, причем в разных водоемах его сроки отличаются. Так, в р. Кереть наиболее интенсивная миграция сигов происходит

в июле, а в р. Воньге массовый заход рыб наблюдается во второй половине сентября. Связи между сроками нерестового хода и географической широтой водоема не отмечено.

В популяциях сига наблюдается многовозрастной состав производителей. Наибольшее количество возрастных групп (4^+ - 14^+) отмечено в популяции р. Варзуги (Вшивцев, Драганов, 1987), а наименьшее - у сига рек Онега и Сев.Двина (3^+ - 9^+). Основной контингент мигрантов сига в беломорском регионе представлен рыбами в возрасте 5^+ - 8^+ , а каждое нерестовое стадо состоит из нескольких модальных возрастных групп (табл. I). Рекруты, а также рыбы, мигрирующие второй и третий раз на нерест, составляют подавляющее большинство в стаде. Созревающие сиги из северных популяций (реки Умба и Варзуга) имели более высокий средний возраст по сравнению с сигами остальных рек. Скорее всего, это вызвано, с одной стороны, более поздним половым созреванием рыб северных популяций, а с другой - меньшим воздействием промысла. Известно, что при интенсивном промысле происходит снижение возрастного разнообразия рыб, главным образом, за счет исчезновения старших возрастных групп (Москаленко, 1958; Никольский, 1958; Кириллов, 1972). В целом, среди производителей возраст самок был выше, чем у самцов, что объясняется более ранним половым созреванием и, следовательно, укороченным жизненным циклом самцов.

Возрастной состав стада сигов изменяется на протяжении периода анадромной миграции. В течение захода сигов в реки происходит постепенное сокращение возрастного ряда в сторону младших возрастных групп и уменьшение среднего возраста производителей. Например, средний возраст рыб, выловленных в начале, середине и конце периода анадромной миграции в р. Умбу, составил 8.I, 7.0 и 6.I года соответственно (табл. 2).

Между популяциями сига обнаружены отличия в половом составе производителей. В реках Сев.Двина, Онега, Кереть и Варзуга среди мигрантов численно преобладали самцы (1.5:1, 2.9:1, 1.4:1, 1.5:1 соответственно), а в р. Умбе - самки (0.6:1). Соотношение полов у сига р. Воньги было близко к равновесному (0.9:1). Закономерно изменения полового состава рыб в течение их хода в реки не наблюдалось.

Экологические особенности сига в период морского нагула изучали в Кандалякшском заливе Белого моря. Показано, что нагул сига

Таблица I

Возрастной состав и соотношение полов у производителей
проходного сига различных популяций бассейна Белого моря

Водоем и год исследования	Доля рыб разного возраста, %								Средний возраст, годы	Соотношение полов ♂♂ : ♀♀	Количество исслед. рыб, экз.
	3+	4+	5+	6+	7+	8+	9+	10+–12+			
р. Варазуга ^х (1981–84 гг.)	-	0.8	5.3	21.9	36.7	18.0	7.8	9.5	7.7	1.5:1	2230
р. Умба (1985 г.)	-	2.9	18.5	24.1	23.5	14.5	8.2	8.3	7.2	0.6:1	477
р. Воньга (1979 г.)	-	4.9	43.6	23.8	13.8	1.0	1.0	11.9	6.5	0.9:1	101
р. Онега (1986 г.)	3.8	33.3	39.0	16.4	6.9	-	0.6	-	5.2	2.9:1	159
р. Сев. Двина (1986–88 гг.)	1.7	38.5	43.6	12.3	2.2	0.6	1.1	-	5.1	1.5:1	179
р. Кереть (1985–86 гг.)	23.3	37.1	19.7	12.6	2.9	2.9	1.7	0.8	4.9	1.4:1	350

^х) Данные А.С.Ешивцева и М.А.Драганова (1987 г.).

Таблица 2

Изменение возрастного состава сига на протяжении
периода миграции в р. Умбу (1985 г.)

Время лова	Доля рыб разного возраста, %									Средний возраст годы	Количество исслед. рыб.экз.
	4+	5+	6+	7+	8+	9+	10+	11+	12+		
Вторая половина июля	-	7.3	15.2	26.1	19.6	12.3	12.3	3.6	3.6	8.1	138
Первая половина августа	3.2	19.6	26.6	22.9	15.2	8.1	4.4	-	-	7.0	271
Вторая половина августа	7.3	36.2	31.9	21.7	1.5	-	1.4	-	-	6.1	69

происходит в многочисленных бухтах, заливах и губах прибрежной зоны моря с широким диапазоном солености воды (от нескольких промилле до 25‰). В морской воде встречались рыбы разного возраста, включая сеголеток. Районами нагула обычно служат неглубокие места с сильными приливно-отливными течениями (у мысов, островов, подводных корг), проливы и отмели. Дальние нагульные миграции для беломорского сига, по-видимому, не характерны, о чем свидетельствует постоянное присутствие в уловах в течение лета рыб разных возрастных групп. Места откорма молоди и половозрелых особей могут совпадать. Нагул сига в море начинается с середины июня и заканчивается в августе. По окончании нагула молодь совершает зимовальные миграции. Зимовки сига могут происходить в русловых озерах, низовьях и дельте рек, близлежащих опресненных губах моря, что, скорее всего, определяется гидрологическими условиями водоемов.

В местах нагула сига в Кандалакшском заливе была проанализирована возрастная и половая структура его группировок. Возрастное разнообразие сигов, пойманных в море в районе рек Кереть и Умба, оказалось немного ниже (до 9⁺), чем у производителей в этих же реках (до 12⁺), а соотношение рыб разного возраста слабо изменялось в отдельные годы исследований. Средний возраст сигов из указанных районов, как и у мигрантов в реках, различался (4.0 и 5.7 года соответственно). В течение периода морского нагула в уловах отмечено омоложение возрастного состава сига в связи с миграцией производителей в реки. Так, средний возраст сигов из района р. Умбы (губы Падан, Пила и Лов), пойманных в начале, середине и конце периода откорма, составил 6.3, 5.8 и 4.3 года соответственно.

Соотношение полов в выборках из разных участков Кандалакшского залива варьировало по годам, но в среднем оно оказалось близко к 1:1. Половой состав стада сигов из района р. Умбы изменялся в течение периода нагула от 1:1 до 0.6:1 (самцы:самки). Возможно, это вызвано более ранним созреванием самцов и их миграцией на нерест в реку. Судя по уловам в районе Керетской губы, в течение лета половой состав сигов менялся незначительно. По мере увеличения возраста рыб соотношение полов претерпевает изменения: среди младших возрастов сигов больше самцов, а среди рыб старшего возраста преобладают самки.

Проходной сиг является бентофагом и имеет широкий спектр питания. В желудках рыб обнаружено более 20 видов пищевых организмов. Наиболее интенсивно питание сига осуществляется в июле. В августе питающиеся сиги встречаются редко. Основу пищи сигов составили полихеты (*Nereis* sp., *Harmathoe imbricata*, представители сем. *Terebellidae*), мидии и гаммариды. Из полихет сиги питаются, главным образом, нереидами, частный индекс наполнения желудков составил 87.7‰. Аналогичные показатели для мидии и гаммарид имели значения - 3.7 и 1.7‰. Незначительную часть в питании сига занимают моллюски других видов, воздушные насекомые и их личинки, молодь рыб и детрит. Наши наблюдения в Кандалякшском заливе дополняют многочисленные литературные сведения о сезонной смене доминирующих в пище видов. У рыб в возрастном диапазоне 3⁺-9⁺ изменений в составе питания не обнаружено.

Рост сига в Кандалякшском заливе Белого моря начинается в середине июня, причем сиги младших возрастных групп начинают расти раньше. Наиболее интенсивно рост сигов протекает в июле, но к концу месяца он замедляется и на чешуе рыб появляются сушенные склериты. В августе на чешуе большинства рыб можно видеть 1-4 узких склерита. Характерно, что узкие склериты закладываются сначала на чешуе рыб старших возрастов. С увеличением возраста период нагула сигов сокращается. Формирование годового кольца происходит осенью. Мальковые кольца на чешуе сигов отсутствовали. Описана внутривидовая изменчивость чешуи сигов рек Кереть и Умба по ширине склеритов и величине годовых зон роста, которая связывается с разнообразием характера питания и индивидуальными различиями роста рыб. На чешуе созревающих рыб, как правило, отмечается уменьшение ширины годовой зоны роста. Нерестовых марок на чешуе сигов не наблюдали.

Полученные по эмпирическим данным кривые линейного роста сигов рек Кереть, Умба, Варзуга, Онега и Сев. Двина продемонстрировали неоднородность роста беломорских сигов. Попарное сравнение возрастных рядов, выравненных с использованием уравнения Бергманна и их объединение в группы с помощью классификационной процедуры (Максимович, 1989), позволило разделить исследованные популяции на две группы. В первую группу вошли быстрорастущие сиги рек Кереть и Онега, а во вторую - тугорослые сиги рек Сев. Двина, Умба и Варзуга, причем групповые различия, в отличие от

внутригрупповых, были достоверны. Параметры групповых уравнений роста выглядят следующим образом:

$$1) L_{\tau} = 619.8 (1 - e^{-0.160(\tau - 0.238)})$$

$$2) L_{\tau} = 573.4 (1 - e^{-0.124(\tau - 0.100)})$$

Наиболее быстро сиги растут в длину в первый и последующие 2-3 года, величины годовых приростов в этот период составляют 5-8 см. Самый быстрый весовой рост отмечен у сигов р. Онеги, а наиболее медленный - у сигов р. Сев.Двины. Темп роста массы тела рыб увеличивается с возрастом. Существенных различий в линейном и весовом росте самцов и самок не отмечено, хотя во многих возрастных группах самки имели более высокие размерно-весовые параметры. Выявлена высокая внутрипопуляционная изменчивость проходного сига по темпу роста. Связи темпа линейного роста и географической широты водоема в беломорском регионе и в ареале пыхьяна не наблюдалось. Среди малотичинковых сигов водоемов Севера беломорские сиги рек Онега и Кереть оказались самыми быстрорастущими.

Размерная структура стада сигов в реках Воньга, Кереть, Умба и Онега была сходна, несмотря на различия в среднем возрасте и темпе роста рыб. Большинство производителей этих популяций имело длину от 32 до 40 см. Наиболее мелкие сиги мигрируют в р. Сев. Двину, где основную долю в уловах составляли особи длиной 24-30 см. Сиги рек Сев.Двина и Умба, имея практически одинаковый темп роста, существенно различались по размерному составу нерестового стада. Это обусловлено прежде всего популяционными различиями возрастной структуры и сроков наступления половозрелости рыб. В целях рационализации промысла для сига Двинского залива целесообразно сохранить прежнюю минимальную меру 29 см, а для проходного сига бассейна Белого моря рекомендована минимальная промысловая мера 34 см.

Во всех рассматриваемых популяциях выявлена асинхронность наступления половозрелости у сигов, причем диапазон возраста рекрутов отличается в разных водоемах. С продвижением на север половое созревание сигов смещается на более старший возраст. Так, основной контингент пыхьяна рек Онега и Сев.Двина созревает на 5-6 году, р. Умбы - на 6-7, а р. Варауги - в 7-8 летнем возрасте. Самцы сигов достигают половозрелости в целом раньше

самок. Нерест сигов происходит в основном ежегодно. У сигов из северной части моря (реки Кереть, Умба и Варауга) отмечены случаи пропуска нерестового сезона.

Глава 3. МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА БЕЛОМОРСКОГО ПРОХОДНОГО СИГА

Результаты сравнительно-морфологического анализа подтвердили ранее высказанное мнение о том, что проходной сиг бассейна Белого моря относится к малотычинковым сигам *C.l.pidschian* (Gmelin). Сиги различных популяций в беломорском регионе слабо отличаются по большинству исследованных морфометрических признаков.

Среди меристических параметров основные межпопуляционные различия рыб отмечены по числу жаберных тычинок и чешуй в боковой линии. Число жаберных тычинок у проходного сига изменялось в среднем от 23.0 (р. Сев.Двина) до 27.5 (р. Кереть) при вариации индивидуальных значений 20-38. Наименьшее число чешуй в боковой линии имел пыхьян р. Сев.Двины (81.8), а наиболее высокое значение признака отмечено у сига р. Умбы (95.5). Общий диапазон индивидуальной изменчивости числа чешуй был довольно широким (76-105). Число лучей в спинном и анальном плавниках, а также число позвонков у сигов разных рек незначительно отличалось, однако индивидуальная вариабельность этих признаков была высокой практически в каждой популяции.

По пластическим признакам беломорские сиги различались главным образом относительными размерами челюстей и диаметром глаза. Наиболее высокие различия по средним значениям индексов наблюдались у пыхьяна рек Онеги и Умбы, а самые низкие - у сигов из северной части моря (реки Кереть и Умба). Анализ главных компонент выявил популяционные особенности рыб не только по отдельным признакам, но и по комплексу взаимосвязанных пластических признаков, выраженных как в абсолютных, так и в относительных величинах.

Изменчивость пластических признаков оказалась невысокой, большинство коэффициентов вариации имело значения от 6 до 10%. Сопоставление изменчивости признаков сигов разных рек показало принципиальное сходство общего характера их варьирования. К наиболее варьирующим признакам беломорского сига относятся длина верхнечелюстной кости, ширина верхней челюсти, длина рыла, высота

анального плавника, максимальная высота тела. Самым стабильным показателем являлся диаметр глаза. Уровень изменчивости признаков был несколько выше у рыб из северной части Белого моря (реки Кереть и Умба) по сравнению с симами рек Онега и Сев. Двина.

Изменчивость индексов пластических признаков у сига была еще ниже. Значения коэффициентов вариации многих параметров находились в интервале от 4 до 6%. Во всех исследованных популяциях пыжьяна наблюдается сходный характер и уровень изменчивости индексов, что, по-видимому, обусловлено одинаковым образом жизни рыб. Наиболее изменчивыми являлись относительные размеры челюстей, максимальная высота тела и высота анального плавника, т.е. индексы, включающие наиболее переменные признаки. Самыми малоизменчивыми были индексы продольных размеров тела (длина тела до конца чешуйного покрова, антевентральное расстояние, длина головы).

Изучение корреляций пластических признаков, выраженных в абсолютных единицах, показало, что для беломорского сига в целом характерна их высокая взаимосвязанность. Наиболее сильные связи наблюдались у признаков общих размеров тела, длины головы и высот плавников. Популяционная изменчивость уровня корреляций относится, прежде всего, к параметрам головы (размеры челюстей, диаметр глаза). Большинство индексов слабо скоррелировано между собой.

У сига р. Умбы в возрастных группах 3⁺-8⁺ были исследованы размерно-возрастные изменения индексов и меристических признаков. Установлено, что с увеличением возраста рыб закономерного изменения величин пластических и меристических признаков не происходит. Аналогичная ситуация отмечена и при сравнении разновозрастных рыб из р. Кереть.

Половой диморфизм у беломорского пыжьяна по морфологическим признакам выражен слабо. Незначительные различия самцов и самок наблюдались только в некоторых возрастных группах по высотам плавников и тела.

Проходные сига различных популяций, как было показано выше, отличаются темпом линейного роста. Для оценки влияния этого фактора было проведено сравнение индексов у рыб одинакового возраста, выловленных в разных реках. Оказалось, что определенной закономерности изменения многих признаков, в том числе длины голо-

вы, высот тела, размера челюстей, по мере увеличения темпа роста рыб не наблюдается. У медленнорастущих сига по сравнению с быстрорастущими диаметр глаза был несколько больше.

Полученные сведения по морфометрии сига, наряду с материалами о различиях возрастного, полового состава производителей, роста и возраста полового созревания рыб разных рек, дают основание полагать наличие репродуктивной изоляции у сига исследованных популяций. В то же время, по всей видимости, между локальными популяциями может происходить генетический обмен, о чем свидетельствуют результаты мечения (Елсукова, 1985).

В подвидовой систематике сига используется соотношение длины нижней челюсти и минимальной высоты тела. У беломорского сига выявлена популяционная и внутривидовая изменчивость рыб по данному признаку. Характерное для типичного пикьяна соотношение этих двух признаков отмечено только в популяции сига р. Онеги, а в остальных реках длина нижней челюсти в той или иной степени превышала минимальную высоту тела. Эти данные согласуются с мнением Ю.С. Решетникова (1963) и Г.Х. Шапошниковой (1974) о невысокой таксономической значимости рассматриваемого показателя. У рыб разного размера и возраста каких-либо закономерных изменений в соотношении длины нижней челюсти и минимальной высоты тела не выявлено.

Результаты наших исследований не подтвердили точку зрения И.Ф. Превдина (1954) о существовании в бассейне Белого моря 2-х разновидностей проходного сига — большеглазых и малоглазых. В ходе сравнительно-морфологического анализа были обнаружены популяции сига с промежуточным по величине диаметром глаза.

Обзор литературных и собственных данных по морфометрии малотычинкового сига проходной (полупроходной), речной, озерной (озерно-речной) форм водоемов Севера позволил заключить, что основные популяционные различия рыб каждой экологической формы в отдельности связаны с размерами челюстей, длиной рыла, диаметром глаза и максимальной высотой тела, а также числом хвостных тычинок и чешуи в боковой линии. Диапазон вариабельности морфологических параметров пикьяна разных экоформ отличался слабо. Однако у озерных (озерно-речных) сига, по сравнению с остальными, наблюдалась более высокая изменчивость числа позвонков (размах колебаний средних значений признака 57.3-64.2) и

длины нижней челюсти (33.5-43.1%). Выявлены некоторые региональные особенности морфологии пыжьяна. Так, проходной сиг ряда рек Северо-Запада СССР имел больше чешуй в боковой линии по сравнению с ситами сибирских популяций. Среди озерных (озерно-речных) ситов наибольшее число чешуй в боковой линии отмечено для популяций озер Северной Карелии, оз. Байкал и оз. Борзее-Холь (бассейн Верхнего Енисея). Более высокое число жаберных тычинок наблюдалось у ситов ряда популяций Северной Карелии, озерных ситов оз. Байкал, ситов озер Телецкое и Черное. В качестве отличительной особенности озерных байкальских ситов можно отметить также укороченный спинной плавник. Определенной географической закономерности изменения пластических и меристических признаков рыб в ареале не обнаружено.

Уровень популяционных отличий ситов не соответствовал степени удаленности водоемов друг от друга. Это свидетельствует о ведущей роли в формировании внешнего строения рыб локальных факторов среды и высокой экологической пластичности пыжьяна. В литературе есть сведения о связи формы (размеров) челюстей с характером питания рыб (Савванитова, 1970, Шаломникова, 1974, Иванова, 1982). Аналогичная связь известна и для числа жаберных тычинок (Правдин, 1954, Решетников, 1963). Во многих работах показано высокое разнообразие спектра питания ситов в различных водоемах Севера. На основании этих сведений, а также полученных результатов сравнительно-морфологического анализа сделан вывод о том, что одним из основных факторов, определяющих морфологическую изменчивость ледовитоморского малотычинкового сита, является характер питания.

Глава 4. ХРОСОМНЫЙ НАБОР И ЕГО ИЗМЕНЧИВОСТЬ У БЕЛОМОРСКОГО ПРОХОДНОГО СИГА

В популяции проходного сита р. Кереть наиболее часто (у 18 из 21 экз.) встречается кариотип, содержащий 9 пар двуплечих хромосом (8 пар мета- и 1 пара субметацентрических) и 31 пару одноплечих, $2n = 80$, $NF = 98$. Метацентрические хромосомы можно расположить в ряд плавно уменьшающихся по длине хромосом. Среди одноплечих хромосом первая пара легко идентифицируется по величине. Эти хромосомы превосходят по длине следующую пару почти в 1.5 раза и в 2.5 раза размеры самых мелких акроцентри-

ков. На некоторых метафазных пластинках различали 3 пары субтелоцентрических хромосом, однако наиболее часто встречаются наборы с 1-3 субтелоцентрическими хромосомами. Субтелоцентрики характеризуются высокой изменчивостью длины короткого плеча. Одноплечие хромосомы, кроме пары самых крупных, также можно расположить в ряд, плавно убывающий по длине.

Проведенные исследования показали наличие высокой изменчивости хромосомных наборов у проходного сига р. Кереть. Первый тип изменчивости связан с преобразованиями числа хромосом основного набора - робертсоновскими транслокациями. У 3 из 21 особи модальное число хромосом составило 79, $NF = 98$, из которых двуплечих было 19. У ряда особей (3 экз.) в разных клетках встречены различные хромосомные наборы (мозаицизм). Например, у сигов с типичным кариотипом ($2n = 80$) в отдельных клетках наблюдались диплоидные наборы с $2n = 78, 79, 81, NF = 98$, содержащие соответственно 20, 19 и 17 двуплечих хромосом.

Другой тип изменчивости кариотипа касается гетероморфизма первой пары метацентрических хромосом. У трети исследованных рыб в наборах отмечена 1 или 2 крупные хромосомы, размеры которых превосходили длину хромосом обычной первой пары в 1.4 раза. Такого типа хромосомы наблюдались на метафазных пластинках с различной степенью спирализации хромосом. Наиболее часто встречались кариотипы с 1 крупной хромосомой. Гетероморфизм метацентриков наблюдается и на уровне особи. На метафазных пластинках, полученных от одной рыбы, встречались кариотипы и с крупными хромосомами и без них, причем отдельные особи различались частотой встречаемости клеток с различными вариантами кариотипа. Обращает на себя внимание тот факт, что у одной рыбы может быть обнаружен весь спектр хромосомных наборов, отличающихся размерами хромосом 1-й пары (обычной длины, с одной или двумя крупными хромосомами). Наличие крупных хромосом и их количество не связано с другими кариологическими характеристиками наборов (диплоидное число, наличие добавочных хромосом), а также с полом.

Следующий, третий тип хромосомной изменчивости проходного сига р. Кереть обусловлен добавочными хромосомами (В-хромосомами). Они были обнаружены у 18 из 32 исследованных рыб. При этом встречаемость В-хромосом была одинаковой у рыб разного пола:

Таблица 3

Распределение клеток с разным количеством добавочных хромосом
(В-хромосом) у проходного сига реки Кереть

Номер рыбы	Пол	2n	Наличие крупных хромосом	Количество В-хромосом						Общее коли- чество пластинок
				0	1	2	3	4	5	
1	♀	79	-	25	27	6	-	-	-	58
2	♂	80	+	26	18	6	4	1	2	57
3	♂	80	+	8	14	28	1	-	-	51
4	♂	-	+	4	5	35	-	-	-	44
5	♀	79	-	30	44	26	-	-	-	100
6	♂	80	+	3	13	14	10	5	1	46

9 из 17 самцов и 9 из 15 самок. Все три сига с диплоидным числом хромосом, равным 79, имели добавочные хромосомы. В-хромосомы отмечены как в кариотипах с крупными метацентриками, так и без них. Число добавочных хромосом в наборах колебалось от 1 до 5, однако чаще всего встречались клетки с 1-2 В-хромосомами. Наиболее часто на препаратах видны акроцентрические В-хромосомы, изредка - двуплечие. По размерам добавочные хромосомы в 2-4 раза меньше размеров акроцентриков основного набора. У некоторых рыб в клетках встречались относительно крупные добавочные хромосомы, незначительно отличающиеся по размерам от хромосом акроцентрического ряда. У всех особей с В-хромосомами обнаружен мозаицизм по их числу в клетках. В табл.3 приведено распределение клеток с разным числом В-хромосом у нескольких экземпляров сига р. Кереть.

Исследование хромосомного набора сига рек Варзуга и Сев. Двина выявило сходство его структуры с вышеописанным ($2n = 80$, $NF = 98$). В наборах сигов этих популяций также отмечен гетероморфизм первой пары метацентрических хромосом и добавочные хромосомы. В отличие от сига р. Кереть, не обнаружен внутривидовой робертсоновский полиморфизм, однако перестройки этого типа наблюдались на внутриндивидуальном уровне. Кроме того, у сига р. Сев.Двины диапазон изменчивости числа В-хромосом был более широким (1-7 шт.). Таким образом, все три типа изменчивости кариотипа, обнаруженные у сига р. Кереть, встречены и у сигов двух других популяций.

Полученные данные подтверждают отмеченное ранее другими исследователями сходство диплоидного числа хромосом ($2n = 80$) у сигов вида *S. lavaretus* (L.). Число хромосомных плеч у малотичинковского беломорского сига оказалось таким же ($NF = 98$), как у лудоги из бассейна Ладожского озера (Рухляк, Аракелян, 1980), и сига-востряка р. Анадырь (Викторовский, Ериленко, 1982). Вместе с тем, кариотип пыжьяна из западной части ареала - бассейна Белого моря - имел меньшее число хромосомных плеч по сравнению с кариотипами сигов рек Сибири и Дальнего Востока (реки Чаун, Енисей и Анадырь), у которых $NF = 102$ (Викторовский и др., 1983). По нашему мнению, для выяснения реальности этих отличий необходимо провести дополнительные исследования сига из восточной части ареала, уделив особое

внимание изучению изменчивости субтелоцентрических хромосом. В свете полученных нами результатов точка зрения Р.М.Викторовского и Л.Н.Ермоленко (1982) о том, что сиг-востряк (симпатрическая форма сига-горбуна в р. Анадырь) относится не к пыжьянам, а представляет собой самостоятельный вид, кажется малообоснованной. Об этом свидетельствуют также сведения об изменчивости ферментных и неферментных белков сига-востряка и горбуна, которые показали наличие большой генетической близости обеих форм (Ермоленко, 1989). Сравнение хромосомных наборов пыжьяна бассейна Белого моря и чудского сига (Кайданова, 1980) позволяет предположить существование различий между подвидами по числу хромосомных плеч (98 и 102 соответственно).

В ы в о д ы

1. Популяции проходного малотычинкового сига *S.l. pidschian* (Gmelin) в реках бассейна Белого моря различаются по возрастному составу, соотношению полов, темпу роста, возрасту полового созревания, морфологическим и экологическим особенностям рыб.

2. Нагул сигов осуществляется в июне-августе в прибрежных участках моря, дельте и низовьях рек. Основу питания сигов в Кандалакшском заливе моря составляли нериды, мидии и гаммариды.

3. В течение периода летне-осенней нерестовой миграции сигов в реки происходит омоложение возрастного состава мигрантов. Возраст наступления половозрелости сигов и средний возраст мигрантов выше в популяциях северной части моря по сравнению с другими популяциями региона.

4. Основные морфологические отличия беломорских проходных сигов относятся к размеру челюстей, диаметру глаза, числу жаберных тычинок и числу чешуй в боковой линии. Одним из ведущих факторов морфологической изменчивости малотычинкового ледовитоморского сига является характер питания.

5. Сиги рек Кереть, Варзуга и Сев.Двина бассейна Белого моря не отличаются по структуре хромосомного набора ($2n = 80$, $NF = 98$).

6. У беломорского сига существуют индивидуальные и межклеточные различия в хромосомном наборе, связанные с робертсонов-

скими транслокациями, гетероморфизмом метацентрических хромосом и добавочными хромосомами.

По теме диссертации опубликованы следующие работы:

1. Ершов П.Н. К экологии сига в Кандалахском заливе Белого моря // Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря: Тез. докл. П регион. конфер. - Архангельск, 1985. - С. 222-224.

2. Дириш Д.К., Ершов П.Н. Биологическое обоснование промысловой меры на проходного сига Кандалахского залива Белого моря // Тез. докл. III Всесоюзн. совещания по биологии и биотехнике разведения сиговых рыб, Тюмень, ноябрь 1985 г. - Тюмень, 1985. - С. 189-191.

3. Ершов П.Н. О различиях роста проходных сигов популяции р. Кереть // Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря: Тез. докл. III регион. конфер. - Кандалахша, 1987. - С. 298-300.

4. Бугаев В.Ф., Ершов П.Н. Некоторые данные по биологии проходного сига р. Воньга Белого моря // Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря: Тез. докл. III регион. конфер. - Кандалахша, 1987. - С. 261-263.

5. Ершов П.Н. Об экологической изменчивости беломорских проходных сигов // Тез. докл. III Всесоюзн. совещания по лососевидным рыбам, Тольятти, март 1988 г. - Тольятти, 1988. - С. 109-110.

6. Ершов П.Н. К изучению биологии проходного сига рек Умба, Онега и Сев.Двина // Экология, биологическая продуктивность и проблемы марикультуры Баренцева моря: Тез. докл. II Всесоюзн. конфер. - Мурманск, 1988. - С. 224-226.

7. Лайус Д.Л., Ершов П.Н. Хромосомный набор проходного сига р. Кереть бассейна Белого моря // Тез. докл. III Всесоюзн. совещания по лососевидным рыбам, Тольятти, март 1988 г. - Тольятти, 1988. - С. 174-175.

8. Ершов П.Н., Бугаев В.Ф. Миграции, структура популяции и рост проходного сига *Coregonus lavaretus pidschian* (Gmelin) р. Кереть // Экологические и физиологические исследования беломорских гидробионтов. - Л.: Зоол. ин-т АН СССР, 1989. - С. 105-112.

9. Ершов П.Н. Об изменчивости пластических признаков беломорских проходных сига *Coregonus lavaretus pidachian* (Gmelin) // Экологические исследования беломорских организмов. - Л.: Зоол. ин-т АН СССР, 1989. - С. 108-137.

10. Ершов П.Н. Некоторые черты экологии проходного сига-пыхьяна *Coregonus lavaretus pidachian* в период нагула в Кандалакшском заливе Белого моря // Вопр. ихтиол. - 1989. - Т. 29. - Вып. 3. - С. 406-415.

11. Ершов П.Н., Лайус Д.Л. О хромосомных различиях сига вида *Coregonus lavaretus* (L.) // Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря: Тез. докл. IV регион. конфер. - Архангельск, 1990. - С. 154-156.

12. Ершов П.Н. Хромосомный набор проходного сига реки Варзуги // Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря: Тез. докл. - Архангельск, 1990. - С. 153-154.

13. Ершов П.Н., Лайус Д.Л. Хромосомная изменчивость проходного малотичиникового сига *Coregonus lavaretus pidachian* (Gmelin) реки Кереть бассейна Белого моря // Цитология (в печати).