

П. Н. Ершов

**ОБ ИЗМЕНЧИВОСТИ ПЛАСТИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ
БЕЛОМОРСКИХ ПРОХОДНЫХ СИГОВ
COREGONUS LAVARETUS PIDSCHIAN (GMELIN)**

Сиги вида *Coregonus lavaretus* L. представляют собой чрезвычайно изменчивую группу рыб рода *Coregonus*. Они образуют множество экологических форм, различающихся по характеру питания, глубинам обитания, особенностям размножения, образу жизни и т. п. Внутривидовая систематика вида *C. lavaretus* за последние годы претерпела существенные изменения: резко сокращено количество подвидов, устранены многочисленные инфраподвидовые категории (Шапошникова, 1974, Решетников, 1980). Согласно современным представлениям в «рамках вида *C. lavaretus* можно выделить не более шести подвидов» (Решетников, 1980, с. 173).

Малотычинковые ледовитоморские сиги *C. l. pidschian* широко распространены в водоемах Голарктики. Они обитают в северных водоемах от западной части Мурмана до Аляски и северо-запада Канады. Южная граница ареала распространения пыжьяновидных сигов проходит по 50° с. ш., где они обнаружены в верховьях Оби, Енисея, системе Ципо-Ципиканских озер (Березовский, 1924, Москаленко, 1971). Характерными признаками ледовитоморских сигов в отличие от европейских проходных считают небольшое количество жаберных тычинок на 1-й дуге (от 16 до 27, в среднем 20) и длину нижней челюсти, которая обычно меньше наименьшей высоты тела (Берг, 1948). Однако, как показали более поздние исследования, соотношение длины нижней челюсти и минимальной высоты тела является не вполне надежным признаком вследствие его высокой изменчивости (Решетников, 1963; Шапошникова, 1974). Для сигов бассейна Белого моря Г. Х. Шапошникова (1974) отметила приблизительное сходство абсолютных величин длины нижней челюсти и минимальной высоты тела рыб, а у сигов в водоемах от р. Сев. Двины на восток величина минимальной высоты тела превышает длину нижней челюсти. Характерно, что многие другие морфологические признаки, используемые в подвидовой систематике сиговых, также обнаруживают сильную зависимость от различных факторов среды. Таким образом, вопрос о реальности и характере морфологических от-

личий проходных сигов балтийскоморского и ледовитоморского подвидов требует дальнейшего рассмотрения. Известно, что основой любого сравнительного анализа является детальное исследование изменчивости используемых параметров организмов. Беломорские сиги в этом отношении довольно слабо изучены. Н. С. Ростова и А. В. Салманов (1985, 1987) исследовали индивидуальную изменчивость пластических признаков сигов из Кандалакшского залива Белого моря. Была определена структура крелляций и уровень вариабельности анализируемых параметров, найдены половые отличия в структуре связей признаков и их изменчивости, выявлены наиболее информативные для таксономических исследований показатели. Следует отметить, что в бассейне Белого моря, а также в Кандалакшском заливе обитает несколько популяций сигов. Ранее нами были исследованы сиги, нерестующие в реках Умба, Кереть, Онега, Сев. Двина и Воньга (Ершов, 1985, 1987, 1988; Бугаев, Ершов, 1987). Результаты проведенных работ выявили популяционные отличия в сроках наступления половозрелости, росте, возрастном и половом составе производителей, особенностях экологии молодежи. Исходя из этих данных можно предположить, что сигам разных популяций свойственны и морфологические отличия. И. Ф. Правдин (1954) писал, что сиги разных рек возможно относятся к разным стадам, «которым не чужды и некоторые морфологические отличия, потому что у сига выгского и у сига из Сорокской губы мы подмечаем различия... со стадом морского сига, которое идет в р. Кемь» (с. 313). В связи с этим цель данной работы заключалась в изучении морфологических особенностей и сравнительном анализе изменчивости пластических признаков сигов рек Кереть, Сев. Двина, Онега и Умба.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Для наиболее полной характеристики изменчивости пластических признаков беломорских сигов материал собирали на реках, впадающих в различные заливы Белого моря. Самая северная точка, из которой была взята выборка — район р. Умбы ($n = 106$ экз.). В этом районе лов рыбы осуществляли в июле 1985—86 гг. в губе Падан с помощью сетей и спиннингов. Исследования на р. Кереть проводили в июле—августе 1986 г. в низовье реки. Рыбу ($n = 78$ экз.) получали из ловушек рыбоучетного заграждения. Лов сигов в устье р. Онеги проводили в августе 1986 г. сетями и рюжами. На этом участке собрано и обработано 32 экз. сига. Следующий пункт сбора материала — р. Сев. Двина в районе пос. Тимошино, расположенного на расстоянии около 480 км от устья реки. Лов рыбы здесь осуществляли неводом в сентябре 1986 г. ($n = 48$ экз.).

Вся рыба была измерена и взвешена с точностью до 0.1 см и 1 г. Возраст сигов определяли по чешуе. Стадии зрелости гонад

устанавливали визуально. Выловленные сиги были подвергнуты морфометрическому анализу по сокращенной схеме (Ростова, Салманов, 1985, 1987). Все измерения сделаны на свежепойманных рыбах автором. Проводились следующие измерения рыб: 1) l_1 — длина тела по Смитту, 2) l — длина тела до конца чешуйного покрова, 3) aV — антевентральное расстояние, 4) $P-V$ — расстояние между основаниями грудных и брюшных плавников, 5) H — максимальная высота тела, 6) h — минимальная высота тела, 7) hD — высота спинного плавника, 8) hA — высота анального плавника, 9) c — длина головы, 10) ao — длина рыла, 11) o — диаметр глаза, 12) mx — длина верхнечелюстной кости, 13) h_{mx} — ширина верхней челюсти, 14) md — длина нижней челюсти. Кроме этого, были подсчитаны индексы: 15) l/l_1 , 16) aV/l_1 , 17) $P-V/l_1$, 18) H/l_1 , 19) h/l_1 , 20) hD/l_1 , 21) hA/l_1 , 22) c/l_1 , 23) ao/c , 24) o/c , 25) mx/c , 26) h_{mx}/c , 27) md/c , 28) $h/P-V$, 29) h_{mx}/mx , 30) mx/md .

Данные обработаны методом главных компонент*, широко используемым исследователями для сравнения отдельных группировок рыб (Андреев, Решетников, 1977, Багирян, 1981 и др.).

Автор приносит глубокую благодарность Н. С. Ростовской (БиНИИ ЛГУ) за плодотворное обсуждение работы и А. В. Салманову (ЗИН АН СССР) за техническую помощь в подготовке материала для машинной обработки.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Анализ изменчивости пластических признаков сигов, выраженных в абсолютных единицах

Первым этапом работы являлось сравнение беломорских проходных сигов по комплексу взаимосвязанных признаков. Для этого были подсчитаны значения главных компонент в каждой выборке, причем в сравнительный анализ включена только группа сигов близкого возраста 4^+ — 5^+ , большинство из которых были впервые созревающими особями, т. е. находились на одной стадии жизненного цикла. Оказалось, что сиги, взятые из разных рек, по значениям первого (77.8% дисперсии) и второго (6.4%) факторов образовали обособленные группировки (рис. 1). Следует отметить, что степень и характер отличий выборок рыб был разный. Основные отличия сигов отдельных группировок наблюдаются по I компоненте. Если на рисунок около каждой точки, характеризующей выборку сигов, нанести среднюю длину рыб в ней, то хорошо видно, что их величины совпадают с распределением выборок вдоль оси F_1 , т. е. основным дискриминирующим фактором является размер рыб. Подтверждением этому служат высокие значения факторных нагрузок всех рассматриваемых

* Материал обработан в ВЦ при ГГИ на ЭВМ ЕС-1045.

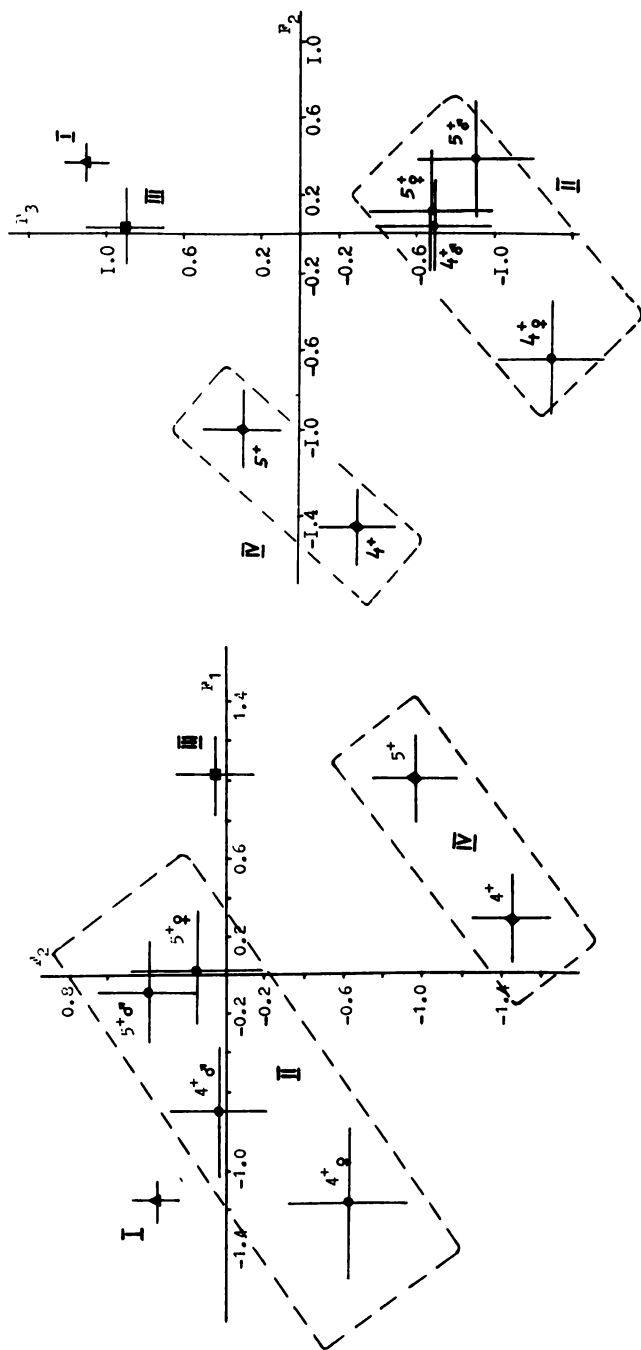


Рис. 1. Положение выборок беломорских проходных сигов в плоскостях главных сигов (абсолютные величины признаков) I, II, III, IV — сиги популяций рек Сев. Двина, Умба, Онега и Кереть соответственно. Здесь и далее доверительные интервалы даны для $p=0.05$

признаков. Степень отличий рыб разных популяций соответствует величине отличий сигов по длине тела. По II компоненте выделяются, с одной стороны, выборки сигов из рек Онега, Сев. Двина и из района р. Умба, а с другой — из р. Кереть. Достоверные отличия, хотя и незначительные, наблюдались между онежскими и двинскими сигами, между пятилетками (4^+) сигов из района р. Умба и особями из р. Сев. Двина ($p = 0.05$). Судя по значениям факторных нагрузок, данная компонента определяет главным образом изменчивость признака «диаметр глаза». На осях III (5.3% дисперсии) и II факторов рядом расположились выборки сигов из рек Онега и Сев. Двина (рис. 1, б). Различия между ними были не достоверны. Между сигами данных популяций и рыбами из северной части моря (р. Кереть и р. Умба) по значениям III фактора обнаружены достоверные отличия ($p = 0.05$). Небольшие, хотя и достоверные отличия отмечены также между керетскими и умбскими сигами. Наиболее высокие факторные нагрузки по III компоненте наблюдались у высот плавников и диаметра глаза. С остальными двумя компонентами связана небольшая доля изменчивости признаков и поэтому мы их не рассматриваем.

Таким образом, между отдельными популяциями беломорских сигов по комплексу размерных показателей обнаружены отличия. Степень популяционных отличий сигов по значениям разных факторов различна. По I главной компоненте сильнее всего различаются быстро- и медленнорастущие сиги рек Онега и Сев. Двина. Второй фактор наиболее четко выделяет выборку сигов из р. Кереть, а по значениям III фактора прослеживаются различия, с одной стороны, между «северными» и «южными» группировками рыб и, с другой, между сигами из разных рек Кандалакшского залива.

Рассмотрим теперь вариабельность и уровень зависимости отдельных признаков от всех других*. Изменчивость исследованных параметров сигов оказалась не очень высокой. Большинство коэффициентов вариации имело значения от 6 до 10%. Пластические признаки проходных сигов разных популяций были в разной степени изменчивы. Наиболее изменчивым признаком у сигов р. Кереть была ширина верхней челюсти ($CV = 13.6\%$). Высокие значения коэффициентов вариации имели также длина верхнечелюстной кости, длина рыла и высота анального плавника. Самым стабильным признаком был диаметр глаза ($CV = 8.1\%$). Остальные признаки занимали промежуточное положение по уровню варьирования. По степени зависимости друг от друга признаки образовали довольно компактную группу (рис. 2). Наименьший коэффициент детерминации имел диаметр глаза, и наиболее высокие значения коэффициентов были характерны для продольных размеров тела (l_1, l, aV, c) и длины нижней

* Для характеристики уровня зависимости одного признака от всех других использовали средний коэффициент детерминации (R^2).

челюсти. При сопоставлении коэффициентов вариации и детерминации признаков выявлено, что самым стабильным и независимым признаком является диаметр глаза. Характерно, что уровень детерминированности признаков уменьшался у более изменчивых показателей. Признаки длина тела по Смитту, до конца чешуйного покрова и длина головы обнаружили сходный уровень вариабельности и связи с остальными параметрами. Более высокая стабильность и скоррелированность этих признаков «целого» отмечается по отношению ко всем другим параметрам «части». Сказанное отчетливо выявляется, например, при сопоставлении длин тела по Смитту и до конца чешуйного покрова с антевентральным расстоянием и расстоянием $P-V$; длины головы с показателями размеров рыла и челюстей (кроме длины нижней челюсти).

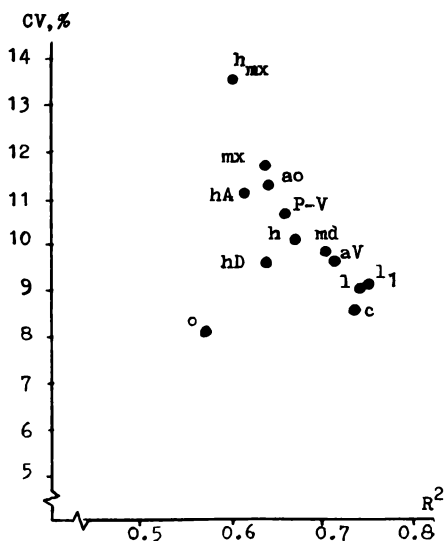


Рис. 2. Вариабельность и скоррелированность размерных признаков сигов р. Кереть

У сигов из района р. Умбы наиболее изменчивыми признаками являлись максимальная высота тела, высота анального плавника, длина рыла, длина верхнечелюстной кости и ширина верхней челюсти. Самое низкое значение коэффициента вариации имел диаметр глаза. Относительно показателя взаимосвязанности признаков можно отметить, что, аналогично признакам керетских сигов, наиболее высокие значения коэффициентов детерминации наблюдались у сильно скоррелированных признаков общих промеров тела и головы (l_1 , l , aV , $P-V$, c , md). Для диаметра глаза, длины верхнечелюстной кости и ширины верхней челюсти отме-

чены самые низкие значения показателя взаимосвязанности. Выявленная у керетских сигов более высокая стабильность и скоррелированность признаков «целого» по сравнению с параметрами «части» наблюдается лишь для некоторых признаков умбских сигов. В целом уровень детерминированности был ниже у более изменчивых параметров рыб.

У сигов р. Онега в качестве наиболее изменчивых признаков выделяются максимальная высота тела, расстояние $P-V$, ширина верхней челюсти, а у двинских сигов к этому набору присоединяется еще и высота анального плавника. Самым стабильным параметром у рыб обеих выборок был диаметр глаза. Остальные признаки по уровню варибельности занимали промежуточное положение. Аналогично рыбам уже рассмотренных выборок, наиболее независимыми параметрами у онежских и двинских сигов являлись общие промеры тела ($l_1, l, aV, P-V, c$). Самыми независимыми признаками у двинских сигов были диаметр глаза, длина нижней челюсти, а у онежских — диаметр глаза, высота верхней челюсти и максимальная высота тела. При сопоставлении коэффициентов вариацции и детерминации видно, что наибольшей стабильностью и независимостью характеризуется диаметр глаза. Признаки общих промеров тела ($l_1, l, aV, P-V, c$) образуют довольно компактную группу. Четкой тенденции увеличения варибельности признаков при снижении их детерминированности не наблюдается. Как и у сигов р. Умба, у сигов рек Онега и Сев. Двина более высокая скоррелированность и стабильность признаков «целого» по отношению к параметрам «части» отмечена только для некоторых признаков рыб.

Профили популяционной изменчивости, размерных показателей сигов представлены на рис. 3. Сопоставление изменчивости признаков сигов разных популяций обнаружило принципиальное сходство общего характера варьирования сравниваемых параметров. К наиболее варьирующим признакам относятся длина верхнечелюстной кости, ширина верхней челюсти, высота анального плавника, максимальная высота тела и длина рыла. Во всех исследованных выборках самым стабильным признаком был диаметр глаза. Уровень варьирования признаков сигов оказался несколько различен у рыб разных популяций. Данные анализа свидетельствуют о более высокой изменчивости пластических признаков сигов из северной части Белого моря (реки Кереть и Умба) по сравнению с онежскими и двинскими сига́ми (см. рис. 3)

По уровню детерминированности признаков беломорские сиги также имеют сходные черты. Наиболее высокий уровень взаимосвязанности отмечен для общих промеров тела (l_1, l, aV, c). У сигов популяции р. Онеги к этому набору присоединяется еще минимальная высота тела, у керетских и умбских сигов — длина нижней челюсти, а у рыб из р. Сев. Двина — расстояние $P-V$ и максимальная высота тела. У рыб разных популяций низкие значения коэффициента детерминации, кроме диаметра глаза.

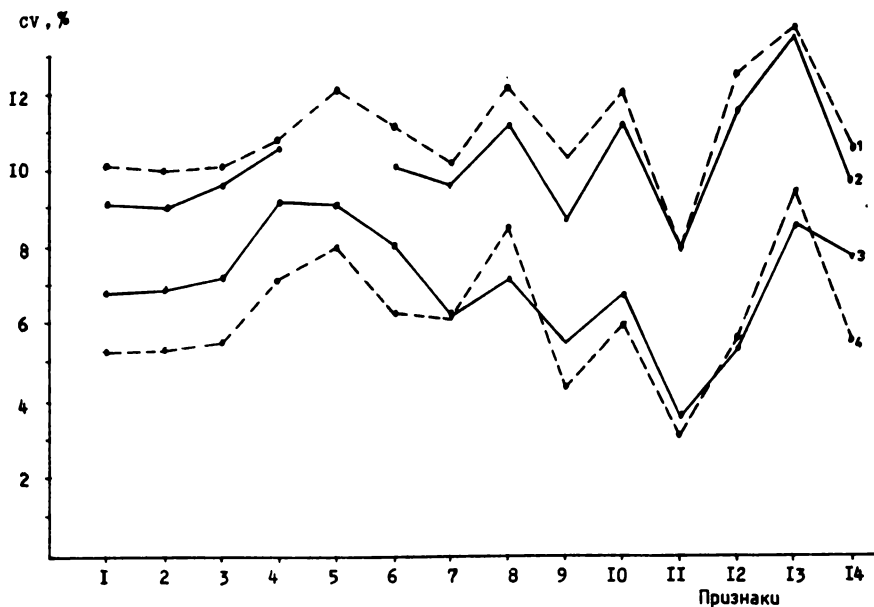


Рис. 3. Профили изменчивости размерных признаков беломорских проходных сигов.
 1 — р. Умба, 2 — р. Кереть, 3 — р. Онега, 4 — р. Сев. Двина. На оси абсцисс цифрами обозначены признаки

отмечены у длины нижней челюсти (сиги р. Сев. Двина), ширины верхней челюсти и максимальной высоты тела (сиги р. Онега), длины верхнечелюстной кости и ширины верхней челюсти (сиги р. Умба).

Сопоставление показателей детерминированности и изменчивости признаков у сигов разного возраста (4^+ — 7^+) из района р. Умба показало снижение их уровня у более старших рыб (рис. 4) Сравнение пяти- (4^+) и шестилеток (5^+) керетских сигов по уровню изменчивости и взаимосвязанности признаков тоже выявило некоторое его уменьшение у особей возраста 5^+ (рис. 5).

В возрастных группах 4^+ — 6^+ сигов из района р. Умба был также проанализирован уровень вариабельности и детерминированности признаков у рыб разного пола. Оказалось, что по этим показателям самцы и самки не отличаются. В разных выборках степень взаимосвязанности и изменчивости признаков была более лабильной у сильно варьирующих параметров (длина верхнечелюстной кости, ширина верхней челюсти, максимальная высота тела, высоты плавников). Наибольшей стабильностью и детерминированностью характеризовались общие размеры тела (l_1 , l , aV , $P-V$, c).

Далее мы попытались определить признаки, различающиеся по связям в отдельных популяциях сигов. Для этого был исполь-

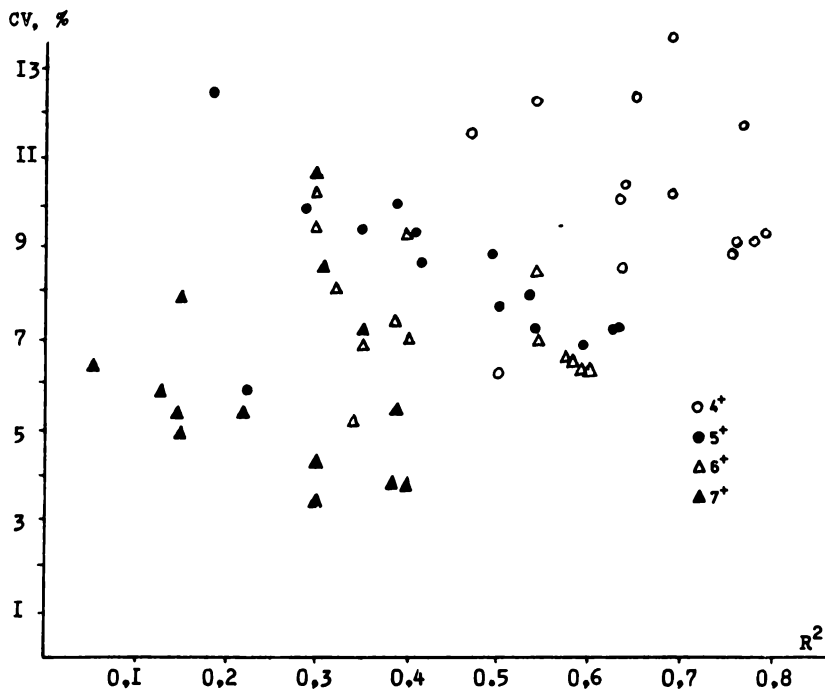


Рис. 4. Варибельность и скоррелированность размерных признаков умбских сигаов разного возраста

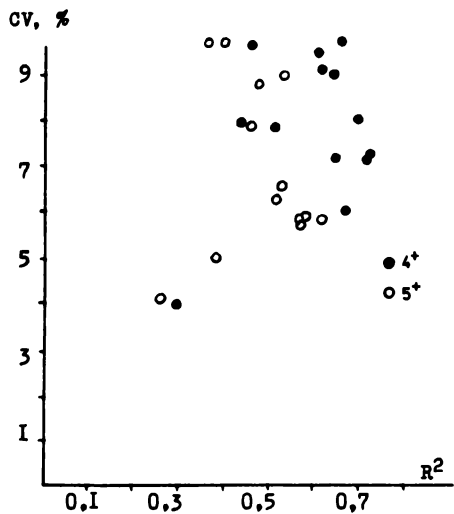


Рис. 5. Варибельность и скоррелированность размерных признаков сигаов возраста 4⁺ и 5⁺ популяции р. Кереть

зован метод сравнения «направлений дивергенции» внутри совокупностей рыб по значениям коэффициентов собственных векторов (Андреев, 1980). Сущность метода состоит в том, что на осях в прямоугольной системе координат откладываются факторные нагрузки признаков рыб по I компоненте из разных популяций, и о степени различий между ними судят по величине отклонения точек от линии, расположенной под углом 45° к осям координат. «Дивергенция» сигов различных популяций бассейна Белого моря оказалась практически параллельна по всем признакам. Наиболее высокое сходство факторной структуры признаков отмечено для популяций сигов рек Кереть и Умба. Некоторые отличия между остальными популяциями в структуре корреляций и изменчивости наблюдались в основном по длине нижней челюсти и диаметру глаза (рис. 6).

Следующим этапом сравнения выборок сигов являлось рассмотрение взаимосвязей признаков. Анализ матрицы корреляций размерных признаков сигов рек Кереть и Умба показал, что большинство рассматриваемых параметров рыб сильно скоррелировано между собой. Наиболее связанными признаками ($r \geq 0.8$) оказались следующие: l_1 , l , aV , $P-V$, h , c , md . Другие параметры показали меньшую, но тоже высокую скоррелированность ($r > 0.6$). Интересно, что сильная связь наблюдалась между такими функционально различными признаками, как диаметр глаза и высоты плавников, высоты тела и размеры челюстей. Признаки общих промеров тела были несколько больше скоррелированы с признаками высот плавников, чем с параметрами измерений головы.

Аналогично сигам северных популяций у онежских сигов наиболее связанными оказались те же признаки. Несколько меньшей, но тоже высокой скоррелированностью с ними обладали высоты плавников, длина рыла и длина нижней челюсти. Высокие значения коэффициентов корреляции отмечены между размерами челюстей, длиной рыла, диаметром глаза, с одной стороны, и длиной головы, с другой. У диаметра глаза и ширины верхней челюсти наблюдался в целом наиболее низкий уровень связи с остальными параметрами ($r = 0.15$).

Структура корреляций признаков сигов р. Сев. Двина характеризовалась следующими особенностями. Наиболее высокий уровень скоррелированности отмечен для l_1 , l , aV , $P-V$, H , h , c , mx . Сильная связь наблюдалась также между длиной головы, длиной рыла и размерами челюстей, между высотами плавников. Корреляции размеров верхней челюсти, длины рыла и высот плавников с общими промерами тела оказались сходны по уровню и имели довольно высокие значения (0.5—0.7). Наиболее слабая связь с остальными признаками, в отличие от особей популяций рек Кереть и Онега, наблюдалась у длины нижней челюсти и диаметра глаза (0.2—0.4). Низкий уровень связей отмечен также между высотами плавников и промерами головы.

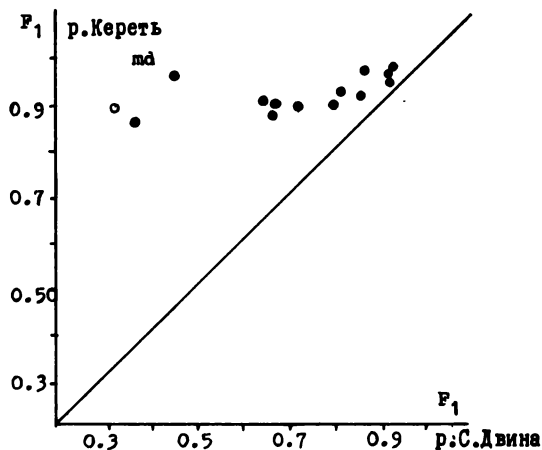
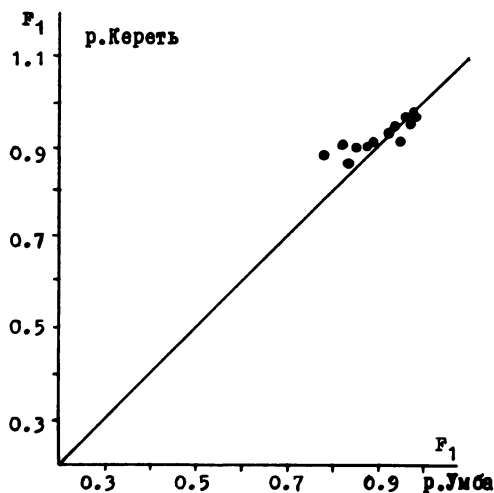


Рис. 6. Соотношение направлений изменчивости пластических признаков в выборках сигов рек Кереть, Умба и Сев. Двина по I компоненте

Структура корреляций признаков во всех выборках имеет ряд общих особенностей. Прежде всего наиболее высокий уровень связей характерен для общих промеров тела (l , l_1 , aV , $P-V$, h). Высокие значения коэффициентов корреляции отмечены также между этими признаками и длиной головы, высотами плавников. Значения коэффициентов корреляции остальных признаков

сигов из различных популяций варьируют. Сказанное относится в первую очередь к параметрам головы: длине нижней челюсти, ширине верхней челюсти и диаметру глаза. Наиболее сходными по структуре и уровню корреляций признаков были керетские и умбские сиви. Сиви рек Онега и Сев. Двина имели несколько иную корреляционную структуру пластических признаков.

Более детальный анализ структуры корреляций признаков беломорских сигов с помощью метода главных компонент показал, что во всех выборках среди выделенных факторов первые два включали более 70% общей дисперсии признаков. Практически все параметры имели высокие факторные нагрузки по F_1 , который можно идентифицировать, как «фактор размеров». Вторым фактором включал не более 10% дисперсии. По этой компоненте выделяются две группировки параметров: 1) признаки общих промеров тела (высоты, длины) и высоты плавников, 2) признаки промеров головы (размеры челюстей, длина головы, диаметр глаза).

Рассмотрим корреляционную структуру пластических признаков самцов и самок одинакового возраста. Уровень скоррелированности большинства признаков особей разного пола из района р. Умба в возрастных группах 4⁺—6⁺ был сходен и относительно стабилен у рыб разного возраста. Половые отличия в структуре связей отмечались по максимальной высоте тела, диаметру глаза, длине верхнечелюстной кости, ширине верхней челюсти, высоте спинного плавника.

Анализ именчивости индексов беломорских сигов

Морфометрическая характеристика проходных сигов разных популяций приведена в табл. 1. По большинству рассматриваемых индексов сиви из разных мест лова достоверно отличаются, однако степень отличий рыб по многим признакам очень мала. Сравнительный анализ признаков сигов отдельных группировок свидетельствует о том, что особи каждой из них характеризуются комплексом своих морфологических особенностей. Так, сиви из района р. Умба по сравнению с керетскими имели больший относительный диаметр глаза и меньшую величину индекса mx/md . Наиболее высокие отличия умбских и двинских сигов отмечены по диаметру глаза, длине нижней челюсти и параметру mx/md . Для тугорослых сигов р. Сев. Двина были характерны больший размер глаза и более короткая нижняя челюсть. Некоторые отличия наблюдались также по высотам плавников, длине рыла, размеру верхней челюсти (h_{mx}/mx) и $P-V/l_1$. Основные различия морфологических характеристик сигов р. Онега и из района р. Умба относятся к различным индексам промеров челюстей рыб (mx/c , md/c , h_{mx}/mx , mx/md). Наиболее сильно сиви данных популяций отличались по величине отношения длины верхнечелюстной кости к длине нижней челюсти. В качестве

особенностей онежских сигов по сравнению с умбскими можно выделить несколько большую длину верхнечелюстной кости и более короткую нижнюю челюсть. Керетские сиги в отличие от сигов рек Онега и Сев. Двина имели более длинную нижнюю челюсть. Кроме этого, они отличались от двинских сигов меньшим диаметром глаза, а от онежских — более короткой верхнечелюстной костью. Между быстрорастущими онежскими и медленно-растущими двинскими сигами в свою очередь отмечены различия по индексам длины головы, размеров челюстей (mx/c , mx/md) и диаметра глаза. Рыбы р. Онега характеризовались большей относительной длиной верхнечелюстной кости, а сиги р. Сев. Двина были более «большеглазыми» и имели несколько более крупную голову.

Таблица 1

Морфологическая характеристика проходных сигов различных популяций бассейна Белого моря

Признаки	Р. Онега (n=32)		Р. Сев. Двина (n=48)		Р. Кереть (n=50)		Р. Умба (n=106)	
	$M \pm t$	σ	$M \pm t$	σ	$M \pm t$	σ	$M \pm t$	σ
<i>L</i> , мм	373.6±4.5	25.56	273.0±2.1	14.45	351.1±3.8	27.21	317.9±3.1	32.2
В % длины тела (по Смитту)								
<i>l</i>	95.1±0.11	0.65	95.1±0.14	0.94	95.3±0.06	0.42	95.5±0.06	0.62
<i>aV</i>	46.3±0.21	1.18	47.2±0.18	1.22	47.0±0.14	0.99	47.7±0.11	1.11
<i>P-V</i>	29.5±0.25	1.40	28.4±0.18	1.23	30.0±0.15	1.08	30.1±0.10	1.02
<i>H</i>	23.3±0.41	1.63	21.4±0.17	1.10	—	—	22.3±0.12	1.22
<i>h</i>	6.5±0.04	0.25	6.7±0.04	0.29	6.8±0.04	0.26	6.6±0.03	0.30
<i>hD</i>	14.5±0.13	0.75	15.9±0.12	0.84	15.0±0.10	0.68	14.1±0.07	0.74
<i>hA</i>	9.5±0.10	0.56	10.5±0.10	0.71	9.9±0.07	0.50	9.2±0.06	0.62
<i>c</i>	17.4±0.11	0.64	19.0±0.09	0.62	17.7±0.08	0.55	18.6±0.06	0.62
В % длины головы								
<i>ao</i>	23.4±0.14	0.78	22.3±0.12	0.80	23.4±0.17	1.17	24.5±0.15	1.53
<i>o</i>	20.8±0.17	0.98	25.0±0.14	0.92	19.6±0.13	0.89	21.7±0.13	1.35
<i>mx</i>	30.6±0.25	1.41	28.4±0.15	1.05	29.0±0.23	1.65	28.5±0.17	1.79
<i>h_{mx}</i>	9.11±0.11	0.61	8.8±0.10	0.70	9.4±0.09	0.64	9.4±0.08	0.79
<i>md</i>	36.2±0.39	2.22	36.7±0.24	1.68	39.5±0.18	1.27	40.2±0.16	1.61
Другие признаки (%)								
<i>h/P-V</i>	22.3±0.26	1.48	23.5±0.18	1.28	22.7±0.16	1.09	22.0±0.12	1.28
<i>h_{mx}/mx</i>	29.8±0.49	2.77	31.1±0.34	2.37	32.5±0.33	2.32	33.0±0.25	2.57
<i>mx/md</i>	85.0±1.08	6.11	77.4±0.68	4.69	73.5±0.61	4.34	71.0±0.48	4.96

Из приведенных данных видно, что сиги отдельных популяций отличаются главным образом промерами челюстей и диаметром глаза (h_{mx}/mx , mx/c , md/c , mx/md), однако степень и характер отличий специфичны для каждой пары сравниваемых группировок сигов. Наиболее высокие популяционные отличия рыб по средним значениям индексов пластических признаков отмечены для сигов р. Онега и р. Умба, а наиболее сходными по морфологическим показателям оказались керетские и умбские сиги. В качестве

маркерных признаков сигов отдельных популяций можно выделить: для сигов р. Сев. Двина — относительный диаметр глаза, для онежских сигов — индекс отношения длин верхнечелюстной кости и нижней челюсти, а для керетских и умбских сигов — относительную длину нижней челюсти.

У сигов возраста $3^+—8^+$ из района р. Умба были исследованы размерно-возрастные изменения индексов. Оказалось, что по мере увеличения возраста рыб относительные величины большинства признаков не изменяются (рис. 7). Аналогичная картина наблюдалась и у сигов возраста $4^+—5^+$ из р. Кереть. Данное обстоятельство свидетельствует о реальности отмеченных выше популяционных отличий беломорских сигов по ряду признаков, поскольку сравнению подвергались только созревающие рыбы близкого возраста.

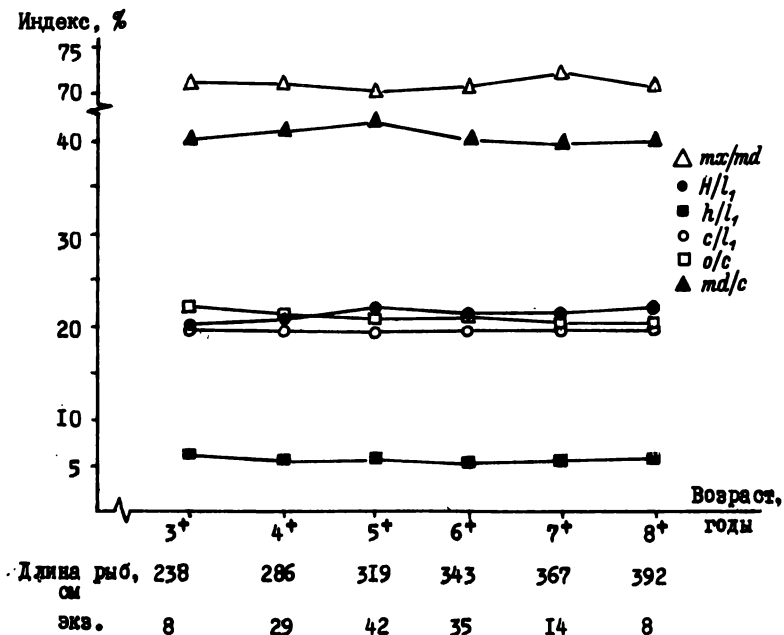


Рис. 7. Размерно-возрастные изменения некоторых индексов умбских сигов

Анализ морфологических данных самцов и самок сигов возраста $4^+—6^+$ из района р. Умба показал, что половой диморфизм у сигов выражен крайне слабо. По большинству индексов особи разного пола не отличались. Незначительные отличия отмечены только в некоторых возрастных группах по высотам плавников и тела (h/l_1 , H/l_1 , $h/P-V$).

Рассмотрим расположение отдельных выборок сигов по значениям первых двух факторов на их осях (рис. 8). Из рисунка

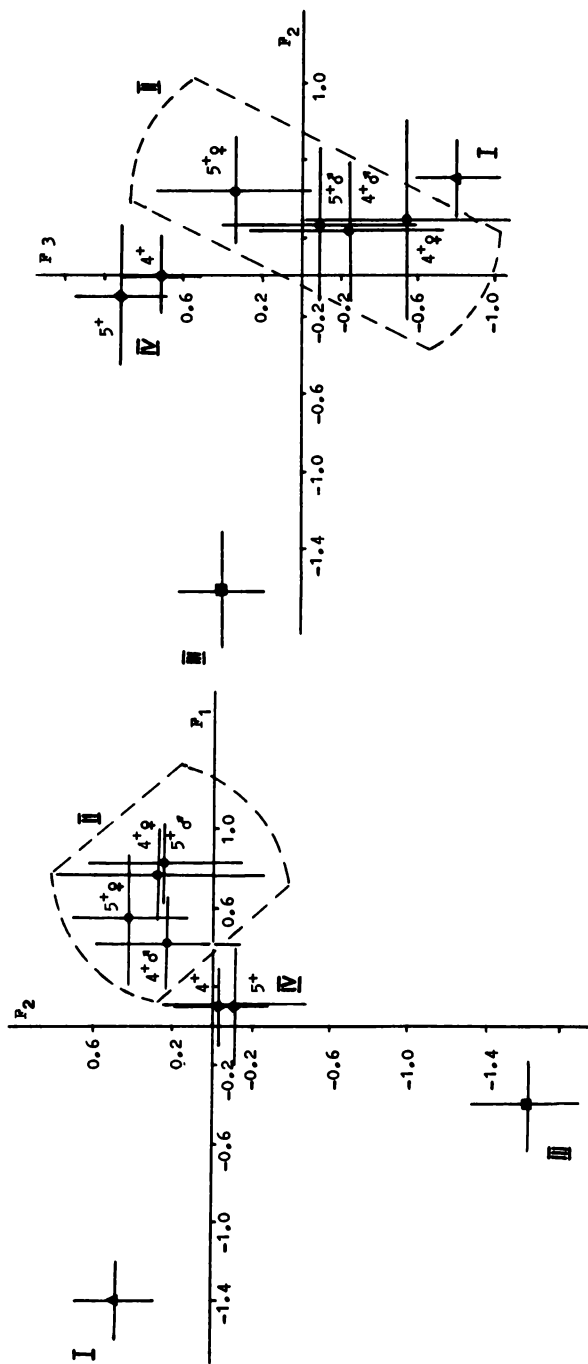


Рис. 8. Положение выборок беломорских проходных сигов в плоскостях главных компонент (индексы)
Обозначения как на рис. 1

видно, что по I компоненте (24% дисперсии) существенные отличия наблюдаются между сигами «северных» (реки Умба и Кереть) и «южных» популяций. Значительные отличия отмечены также между сигами рек Онега и Сев. Двина. Керетские и умбские сиги различались несущественно, хотя и достоверно ($p = 0.05$). Высокие факторные нагрузки по F_1 имели некоторые отношения промеров тела (aV/l_1 , $P-V/l_1$), головы (ao/c , md/c) и верхней челюсти (h_{mx}/mx). Вторая компонента (15.6% дисперсии) отчетливо разделяет сигов р. Онеги и рыб остальных популяций (см. рис. 8). Достоверных отличий между сигами рек Кереть, Сев. Двина и из района р. Умба не обнаружено. Наиболее высокие факторные нагрузки по F_2 наблюдались у длины головы и отношения ширины верхней челюсти к длине верхнечелюстной кости. По III компоненте (11.9% дисперсии) значительные отличия обнаружены между двинскими сигами, с одной стороны, и сигами рек Кереть, Онега, с другой. F_3 определяет в основном изменчивость высот тела рыб (H/l_1 , h/l_1 , $h/P-V$). Таким образом, анализ главных компонент показал, что сиги разных выборок отличаются между собой по совокупности индексов. Степень и характер отличий рыб отдельных популяций различны.

Изменчивость индексов сигов оказалась ниже, чем варибельность признаков рыб в абсолютном выражении в этих выборках (рис. 9). Коэффициенты вариации индексов тела и головы колебались от 0.4 до 9%, а изменчивость большинства признаков составляла 4—6%. Наиболее изменчивыми среди индексов являлись следующие показатели: mx/md , h_{mx}/c , h_{mx}/mx . У двинских и умбских сигов к этому набору присоединился еще hA/l_1 , у рыб из р. Кереть — mx/c , а у онежских сигов — H/l_1 и $h/P-V$. Интересно, что такие признаки, как длина верхнечелюстной кости, ширина верхней челюсти, высота анального плавника и максимальная высота тела, характеризовались высокой варибельностью среди других параметров рыб, выраженных в абсолютных единицах. Самые низкие коэффициенты вариации имели индексы l/l_1 , aV/l_1 и c/l_1 . Характерно, что l , l_1 , aV и c были сильно скоррелированы между собой и имели невысокий уровень изменчивости. Остальные признаки по уровню варьирования занимали промежуточное положение на графике. Индексы промеров тела в длину и высоту, за исключением максимальной высоты тела, по уровню варьирования отличались незначительно.

Сравнение изменчивости индексов сигов разных популяций не выявило принципиальных различий между ними (рис. 10). Во всех исследованных выборках рыб наблюдался сходный характер и уровень варьирования анализируемых показателей.

Коэффициенты детерминации всех индексов имели низкие значения (0.01—0.15). Наиболее высокие его значения среди умбских сигов отмечены для признаков $h/P-V$ и mx/md , а самое низкое — для l/l_1 и mx/c . Остальные параметры имели промежуточные значения данного показателя. У сигов р. Кереть самыми

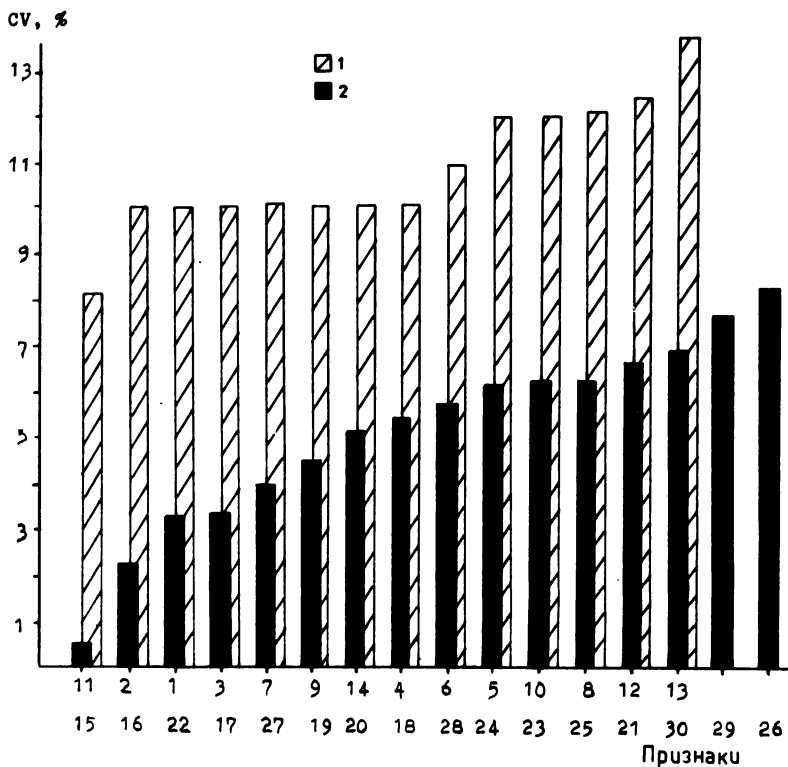


Рис. 9 Изменчивость размерных признаков умских сигов, выраженных в абсолютных (1) и относительных (2) величинах
Обозначения как на рис. 3

взаимосвязанными признаками являлись mx/c и mx/md , а наиболее независимыми — l/l_1 , c/l_1 , o/c , md/c . У онежских сигов наиболее детерминированными параметрами оказались $P-V/l_1$, $h/P-V$, h_{mx}/mx , а в группу признаков со слабыми связями с остальными параметрами попали l/l_1 , H/l_1 и ao/c . Сиги р. Сев. Двина в качестве наиболее детерминированного и независимого признака имели mx/md и l/l_1 соответственно. Из приведенных данных видно, что между отдельными популяциями беломорских сигов прослеживаются некоторые различия в уровне связей индексов. Наиболее взаимосвязанными признаками у сигов разных популяций были $h/P-V$ и mx/md , а в группу наиболее независимых параметров во всех выборках попал индекс l/l_1 . В целом выделить группы признаков, отличающихся уровнем детерминированности не удалось. Между относительными длинами и высотами тела сигов существенных различий в уровне взаимосвязанности не обнаружено. Это положение подтверждается также при рассмотрении рыб разного возраста и пола.

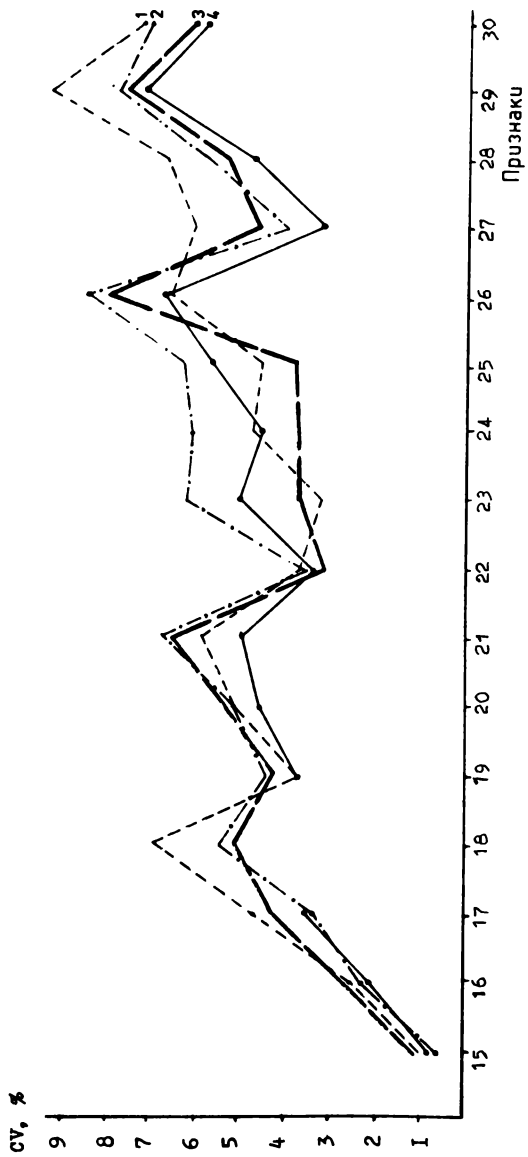


Рис. 10. Профили изменчивости индексов беломорских проходных сигов.
 1 — р. Онега, 2 — р. Умба, 3 — р. Сев. Двина, 4 — р. Кереть. Остальные обозначения как на рис. 3

Сопоставление коэффициентов вариации и детерминации индексов сигов отдельных популяций показало отсутствие какой-либо четкой связи между этими показателями (рис. 11). Разные индексы характеризовались разными величинами изменчивости и взаимосвязанности. Половых и возрастных (сиги из района р. Умба возраста 4⁺—6⁺; сиги р. Кереть возраста 4⁺ и 5⁺) отличий в уровне изменчивости и детерминированности признаков не отмечено.

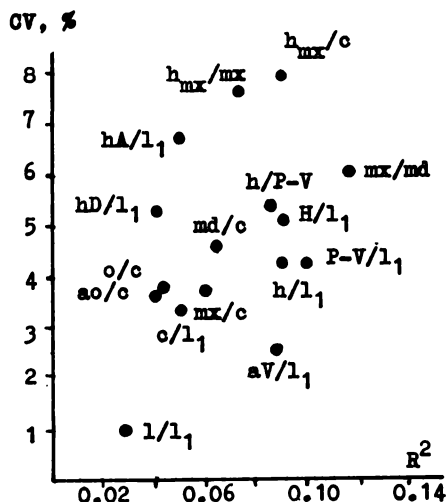


Рис. 11. Вариабельность и скоррелированность индексов сигов р. Сев. Двина

Известно, что на величину пластических признаков сигов оказывает большое влияние темп роста рыб. Сиги исследуемых популяций отличаются по темпу линейного роста. Для сравнения сигов по средним значениям индексов были отобраны особи возраста 4⁺ и 5⁺ из каждой популяции. Результаты анализа представлены на графике (рис. 12). Оказалось, что рыбы с разным темпом роста по длине головы и минимальной высоте тела отличаются незначительно. Диаметр глаза был наибольшим у тугорослых сигов из р. Сев. Двина. Определить характер изменения промеров челюстей (*md/c*, *mx/md*) по мере увеличения темпа роста сигов довольно затруднительно. Для каждой популяции были характерны свои средние величины данных параметров. Значительных отличий между сигами по величинам остальных индексов также не обнаружено.

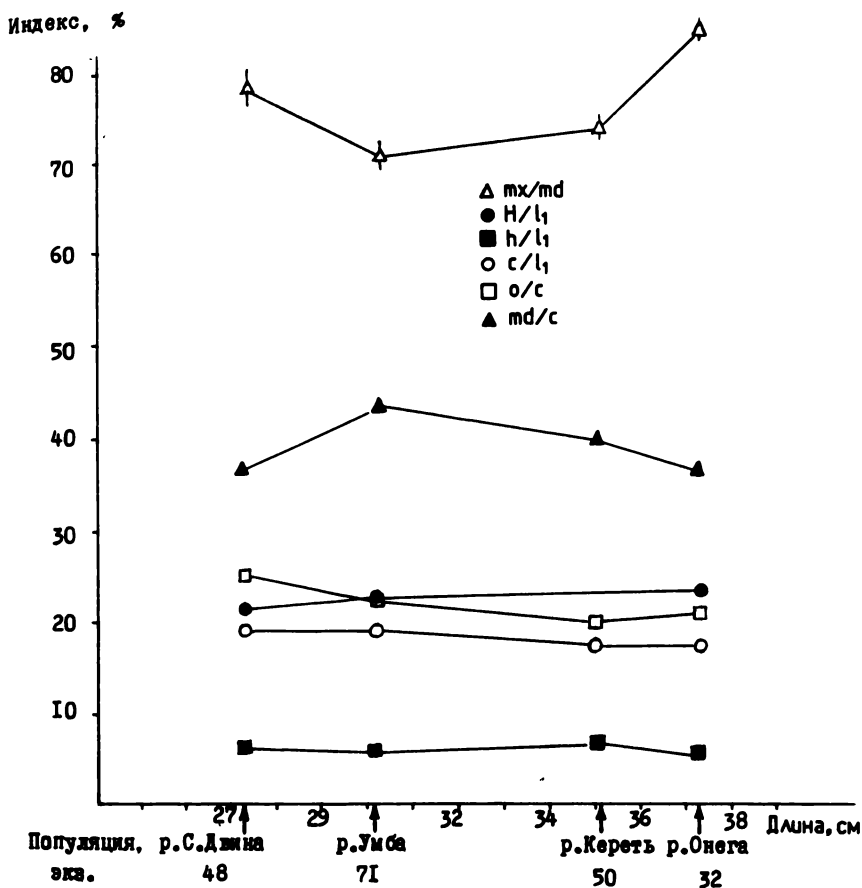


Рис. 12. Сравнительная характеристика некоторых индексов сигов возраста 4⁺—5⁺ из отдельных популяций, различающихся темпом роста рыб

Рассмотрим теперь соотношение длины нижней челюсти и минимальной высоты тела у беломорских сигов. У сигов, выловленных в районе р. Умба, подавляющее большинство рыб (93.4%) характеризовалось преобладанием длины нижней челюсти над минимальной высотой тела (табл. 2). Более 60% керетских и двинских сигов имело длину нижней челюсти, которая превышала минимальную высоту тела рыб. Обратная ситуация наблюдалась у сигов р. Онега. У большинства проанализированных особей (66.7%) длина нижней челюсти была меньше минимальной высоты тела. Таким образом, наиболее часто сиги с длиной нижней челюсти, превышающей минимальную высоту тела, встречались в самой северной из анализируемых популяций. У сигов рек Кереть и Сев. Двина, впадающих соответственно в Кандалакшский

и Двинский заливы Белого моря, отмечен пониженный уровень встречаемости рыб с таким соотношением признаков. Большинство сигов популяции р. Онега, впадающей в Онежский залив моря, имело соотношение величин длины нижней челюсти и минимальной высоты тела, характерное для типичного пужьяна. В целом для беломорских сигов можно отметить высокую изменчивость рыб по данному показателю. У рыб разного размера и возраста ($3^+—8^+$, район р. Умба; $4^+—6^+$, р. Кереть) каких-либо закономерных изменений в соотношении этих двух признаков не выявлено.

Таблица 2

Изменчивость беломорских проходных сигов по соотношению длины нижней челюсти и минимальной высоты тела (%)

Соотношение признаков	Р-н р. Умба	Р. Кереть	Р. Сев. Двина	Р. Онега
$md > h$	93.4	64.1	67.3	21.4
$md \approx h$	1.5	11.5	7.3	11.9
$md < h$	5.1	24.4	25.4	66.7
Экз.	136	78	55	42

Анализ матрицы корреляций индексов сигов обнаружил слабую связь их между собой по сравнению с признаками, выраженными в абсолютных единицах (рис. 13). Коэффициенты корреляции признаков изменялись в широком диапазоне (от -0.8 до 0.8). Большинство индексов имело значения коэффициентов корреляций в интервале от -0.3 до 0.3 . Рассмотрим отдельно особенности корреляционной матрицы признаков каждой выборки.

Наиболее высокий по сравнению с остальными уровень скор-

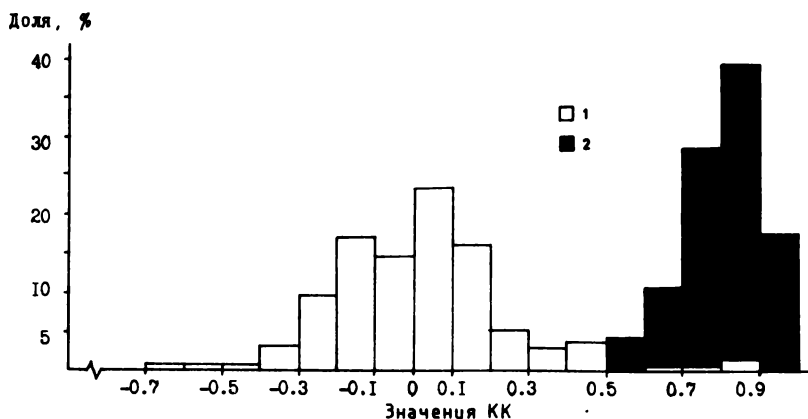


Рис. 13. Распределение коэффициентов парной корреляции (КК) признаков в системе абсолютных (1) и относительных (2) величин

релированности признаков у сигов р. Сев. Двины наблюдались между следующими парами индексов: h/l_1 и $h/P-V$, aV/l_1 и $P-V/l_1$, $P-V/l_1$ и H/l_1 , aV/l_1 и H/l_1 , H/l_1 и h_{mx}/c и h_{mx}/mx ($r > 0.6$). Несколько более низкий уровень связей обнаружили индексы h/l_1 , H/l_1 и hA/l_1 , H/l_1 и mx/md , hD/l_1 и hA/l_1 , mx/c и h_{mx}/c ($r > 0.3$). Самая сильная отрицательная связь отмечена между признаками aV/l_1 и $h/P-V$, $P-V/l_1$ и $h/P-V$, md/c и mx/md ($r < -0.5$). Большинство остальных признаков имело невысокие отрицательные или положительные значения коэффициентов корреляции.

У сигов р. Онега наиболее высокие значения коэффициентов корреляции наблюдались для тех же признаков, что и у двинских сигов, а также у индексов hD/l_1 и hA/l_1 , c/l_1 и $h/P-V$. Несколько более низкая скоррелированность с остальными индексами отмечена для высот плавников и некоторых параметров головы (диаметр глаза, длина верхнечелюстной кости и ширина верхней челюсти). Высота спинного плавника имела сходный уровень взаимосвязанности с разными признаками промеров тела и головы: H/l_1 , c/l_1 , o/c . Индекс анального плавника оказался скоррелирован с изменениями индексов c/l_1 , o/c , h_{mx}/c ($r \geq 0.3$). Кроме того, сходный уровень корреляции отмечен для признаков o/c и mx/md с длиной верхнечелюстной кости; c/l_1 и hA/l_1 с шириной верхней челюсти. Сильная отрицательная связь наблюдалась между индексами aV/l_1 , $P-V/l_1$ и $h/P-V$; $P-V/l_1$ и c/l_1 ; mx/c и h_{mx}/mx . Значения коэффициентов корреляции остальных признаков колебались в основном от -0.1 до 0.2 .

Проходные сиги р. Кереть имели следующие особенности корреляционной структуры признаков. Высокая скоррелированность отмечена между индексами aV/l_1 и $P-V/l_1$, h/l_1 и $h/P-V$, ao/c и mx/c , mx/c и mx/md , h_{mx}/c и h_{mx}/mx , hD/l_1 и hA/l_1 ($r > 0.5$). Несколько меньшим уровнем взаимосвязанности характеризовались пары индексов hD/l_1 и $h/P-V$, ao/c и h_{mx}/c , mx/c и h_{mx}/c , h_{mx}/c и md/c . Сходный уровень связей наблюдался также между длиной головы и $h/P-V$, минимальной высотой тела и высотой спинного плавника. Сильная отрицательная связь отмечена для признаков h_{mx}/mx и mx/md , $P-V/l_1$ и $h/P-V$ ($r < -0.5$). Большинство остальных признаков имело значения коэффициентов корреляции в диапазоне от -0.15 до 0.15 .

Рассмотрим теперь матрицу корреляций признаков сигов из района р. Умба. Самые сильные связи ($r > 0.68$) отмечены между индексами aV/l_1 и $P-V/l_1$, h/l_1 и $h/P-V$, mx/c и mx/md , h_{mx}/c и h_{mx}/mx . Среди признаков со средним уровнем связей преобладали индексы промеров тела и плавников. Сходную степень скоррелированности имели относительные величины промеров верхней челюсти. Противоположными направлениями изменения характеризовались индексы aV/l_1 и $h/P-V$, $P-V/l_1$ и $h/P-V$ ($r < -0.5$). Большинство остальных признаков имело величины коэффициентов корреляции в интервале от -0.2 до 0.2 .

Сравнение корреляционных структур индексов беломорских сигов позволяет выделить общие черты, присущие рыбам всех исследованных группировок. Так, наиболее высокой скоррелированностью обладали признаки aV/l_1 и $P-V/l_1$, h/l_1 и $h/P-V$, h_{mx}/c и h_{mx}/mx ($r > 0.5$). Они характеризуют согласованное изменение в процессе роста некоторых общих пропорций тела рыб, а также длины головы и промеров верхней челюсти. Данная «плеяда» признаков присутствовала у рыб из разных районов моря. Несколько меньшее сходство в структуре корреляций наблюдается у индексов с уровнем связей $r > 0.3$. Практически у всех группировок сигов в эту группу индексов входит пара mx/c и h_{mx}/c . В отдельных выборках сигов наблюдалось сходство коэффициентов корреляции между индексами hD/l_1 и hA/l_1 , hD/l_1 и o/c . Другие индексы с таким уровнем скоррелированности были специфичны для каждой популяции сигов. Во всех выборках сигов большинство коэффициентов корреляции имело слабоположительные или слабоотрицательные значения. В группу признаков с наиболее сильной отрицательной связью вошли aV/l_1 и $h/P-V$, а также $P-V/l_1$ и $h/P-V$. Наряду с чертами сходства, между популяциями сигов выявлены и различия в структуре связей признаков, особенно наглядно проявляющиеся при сравнении выборок по «плеяде» признаков с уровнем связей от 0.3 до 0.5.

Определенный интерес представляет выделение признаков, различающихся по структуре связей в отдельных группировках сигов, исходя из данных анализа главных компонент. Сопоставление факторных нагрузок признаков сигов по I компоненте демонстрирует наличие отличий между популяциями рыб по структуре связей индексов. Характер и степень популяционных отличий оказались разными. Так, керетские и умбские сиги различаются главным образом по связям индексов h/l_1 , mx/c и mx/md . Различия в структуре связей у сигов рек Онега и из района р. Умба наблюдаются по признакам c/l_1 , h_{mx}/c , md/c , h_{mx}/mx , mx/md . Сравнение остальных группировок сигов по значениям собственных векторов признаков показало, что структура их связей может меняться и за счет других индексов: aV/l_1 , $P-V/l_1$, ao/c , $h/P-V$. Интересно, что большинство из перечисленных выше параметров характеризует промеры головы и челюстей, а остальные — некоторые пропорции тела сигов в длину и высоту. Наиболее высокие отличия в структуре связей индексов отмечены между сигами популяции р. Онега и остальными выборками рыб.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Детальных исследований морфологических особенностей беломорских проходных сигов не проводилось. Единственные сведения о них имеются в обобщающей монографии И. Ф. Правдина

(1954), где автор приводит морфометрические данные сигов рек Кемь, Выг и из района Долгой луды *. На основании этих материалов И. Ф. Правдин указал, что беломорские проходные сиги сходны по внешним признакам с сигами ледовитоморской группы *C. l. pidschian (Gmelin)*. Основными отличительными признаками сигов из рек бассейна Белого моря являются более низкий хвостовой стебель и большее количество жаберных тычинок. Эти признаки приближают его к малотычинковому балтийскому сигу. Между сигами из разных мест лова были отмечены небольшие отличия в основном по диаметру глаза и длине рыла. Наши данные дополняют эти сведения. Сравнение сигов из разных заливов Белого моря показало, что степень их отличий между собой по большинству признаков невелика. В то же время сиги из северной части моря (р. Кереть, р. Умба) оказались более сходными по средним значениям индексов, чем остальные группировки. Популяционные отличия выражались главным образом в размерах челюстей и диаметре глаза. Сравнение наших данных с материалами И. Ф. Правдина (1954) подтверждает это положение. Следует отметить, что по аналогичным признакам различаются также между собой и сиги рек Кемь, Выг и из района Долгой луды. Набор отличительных признаков сигов каждой локальной популяции был специфичен.

Результаты применения анализа главных компонент выявили различия сигов отдельных популяций по комплексу взаимосвязанных признаков, выраженных как в абсолютных, так и относительных единицах.

Полученные данные по морфометрии сигов, наряду со сведениями о различиях возрастной и половой структуры производителей, роста и созревания из разных рек, дают основание полагать наличие репродуктивной изоляции у сигов исследованных популяций. Однако, по всей видимости, между отдельными популяциями может происходить генетический обмен, о чем свидетельствуют результаты мечения рыб (Елсукова, 1985). Обмен особями наиболее вероятен для соседних популяций из-за возможной миграции в «чужую» реку производителей и смешения рыб в местах нагула. Так, например, в дельте р. Сев. Двина происходит нагул сигов не только этой реки, но и некоторых других рек Белого моря (Елсукова, 1985).

В подвидовой систематике сиговых рыб используется параметр соотношения длины нижней челюсти и минимальной высоты тела особей. По сведениям И. Ф. Правдина (1954) у сигов рек Поморского побережья моря (Кемь, Выг) наблюдается приблизительное сходство значений этих признаков. Г. Х. Шапошникова (1974) указала на совпадение величин указанных параметров уже для беломорских сигов в целом, а для рыб из р. Сев. Двина и других водоемов, расположенных восточнее, отметила преобла-

* Долгая луда — участок моря напротив устья р. Кемь.

дание минимальной высоты тела над длиной нижней челюсти. Наши данные показывают, что такое обобщение для всех беломорских сигов несправедливо. Во-первых, у проходных сигов бассейна Белого моря наблюдается внутривидовая изменчивость рыб по характеру соотношения этих двух признаков. Наиболее высокая доля рыб с сочетанием признаков, характерным для типичного пыжьяна, отмечалась у сигов р. Онега, а самое низкое — у сигов, пойманных в районе р. Умба. У сигов остальных двух популяций доля рыб с длиной нижней челюсти, меньшей минимальной высоты тела, была сходна и составляла около 25%. Во-вторых, у беломорских сигов отмечена популяционная изменчивость соотношения данных параметров. По обобщенным показателям некоторое преобладание минимальной высоты тела над длиной нижней челюсти наблюдается только у онежских сигов, а у остальных — обратная ситуация, выраженная в различной степени. По нашим данным у сигов р. Сев. Двина соотношение величин минимальной высоты тела и нижней челюсти характеризовалась в целом преобладанием последней, а не наоборот. Таким образом, однозначных результатов исследования соотношения двух важных в таксономическом отношении признаков для беломорских сигов не получено.

Относительно выделения И. Ф. Правдиным (1954) в бассейне Белого моря двух разновидностей сига — большеглазых и малоглазых * — необходимо заметить, что анализ морфологической изменчивости проходных сигов ряда популяций продемонстрировал широкую изменчивость рыб по диаметру глаза. Сиги популяции р. Сев. Двина имели сходный размер глаза с большеглазыми сигами из р. Кемь, о которых упоминает И. Ф. Правдин (25.0 и 24.1%). Наиболее низкое значение индекса в наших материалах наблюдалось у сигов из района р. Умба. Между ними и малоглазыми сигами из р. Выг (Правдин, 1954) отмечено некоторое различие по величине этого параметра (19.6 и 17.3% соответственно). Рыбы остальных исследованных популяций (р. Кереть, Онега), а также сиги из района Долгой луды по материалам И. Ф. Правдина (1954) имели промежуточные значения индекса. По-видимому, следует говорить о высоком популяционном разнообразии беломорских проходных сигов по данному признаку, а не о существовании разновидностей с различным размером глаза.

Проведенный анализ выявил различия в уровне изменчивости пластических признаков беломорских проходных сигов. Наиболее высокий коэффициент вариации наблюдался у признаков, характеризующих разные части тела рыб — голову (h_{mx} , mx , ao), плавники (hA), высоту тела (H). Н. С. Ростова и А. В. Салманов (1985) также выделили эти признаки среди наиболее изменчивых

* В работе автора приводятся сведения по морфометрии сигов только из трех мест сбора — р. Кемь, Выг и из района Долгой луды.

у сигов Кандалакшского залива моря. Вариабельность каждого отдельного признака вызвана, по-видимому, различными факторами. Изменчивость максимальной высоты тела обусловлена главным образом разной степенью зрелости гонад рыб. Несомненно, что условия нагула сигов оказывают влияние на упитанность рыб и, следовательно, на величину данного признака. Высокие значения коэффициентов вариации промеров верхней челюсти и длины рыла скорее всего отражают различия в питании сигов вследствие широкого спектра потребляемых ими организмов (Кудерский, Эрстова, 1962; Елсукова, 1981; Ершов, в печати). Во всех выборках сигов наименьший коэффициент вариации имел диаметр глаза. По-видимому, стабильность этого показателя определяется его ранней закладкой в онтогенезе и слабой зависимостью от внешних факторов (Лебедева, 1974).

Выявленная изменчивость пластических признаков сигов определила специфические особенности варьирования индексов рыб. Так, наиболее изменчивыми среди индексов сигов оказались размеры челюстей, высоты тела и высота анального плавника, т. е. индексы, включающие наиболее вариабельные признаки. Самые низкие коэффициенты вариации отмечены у сильно скоррелированных признаков продольных промеров тела рыб. Аналогичная картина отмечалась ранее у сигов из Кандалакшского залива (Ростова, Салманов, 1987). Особый интерес представляют данные о сходстве характера варьирования признаков сигов разных популяций. Однонаправленный характер изменчивости размерных признаков беломорских сигов, по нашему мнению, вызван одинаковым образом жизни рыб. Сходство направлений изменчивости морфологических признаков рыб различных популяций обнаружено у кумжи (Евсин, 1976), арктического гольца (Саввантова, 1969, 1970), сибирской ряпушки (Вышегородцев, 1975) и других видов.

Рассмотрение изменчивости отдельных признаков будет неполным без анализа их взаимосвязей между собой. Большинство пластических признаков рыб, выраженных в абсолютных единицах, проявляет высокую степень коррелированности (Багирян, Терехин, 1980; Багирян, 1981; Андреев, Решетников, 1977; и др.). Вместе с тем некоторые авторы отмечают существование комплексов взаимосвязанных параметров. Так, у микижи С. Ш. Багирян (1981) выделяет следующие корреляционные плеяды признаков: размеры тела, размеры плавников, пропорции головы. У муксуна р. Лена пластические признаки образуют 3 коррелированные группы: размеры парных и непарных плавников; обхват, наибольшая высота и толщина тела; длина головы и почти все измерения частей головы (Александрова, 1970, 1972). По данным В. Л. Андреева и Ю. С. Решетникова (1977) у сига *C. lavaretus L.* пластические признаки образуют единую жестко связанную группировку. Аналогичные результаты получены и для сигов из Кандалакшского залива (Ростова, Салманов, 1985). Наши данные

показали, что в целом для беломорских проходных сигов характерен высокий уровень связей пластических признаков. В то же время следует подчеркнуть наиболее сильную взаимосвязанность параметров общих промеров тела, длины головы и высот плавников. Популяционная изменчивость уровня коррелированности признаков относится, в первую очередь, к параметрам головы (промеры челюстей, диаметр глаза). Скоррелированность индексов оказалась существенно ниже по сравнению с признаками, выраженными в абсолютных единицах. Между сигами разных популяций вместе с чертами сходства обнаружены также отличия в структуре корреляций индексов.

Результаты наших исследований не подтвердили сведения Н. С. Ростовской и А. В. Салманова (1985, 1987) о наличии у сигов половых отличий по изменчивости и детерминированности размерных признаков. Скорее всего, это связано с тем, что авторы использовали для сравнения полов разновозрастных рыб, имеющих, как выяснилось, разные уровни варибельности и взаимосвязанности признаков.

Анализ морфологических особенностей рыб какой-либо группировки должен опираться на данные по экологии изучаемого объекта. Известно, что экстерьерные признаки рыб сильно изменчивы, причем большая часть их изменчивости связана с прямым действием среды (Кирпичников, 1979). Основные морфологические различия беломорских проходных сигов локальных популяций относятся к индексам челюстей. Изменчивость данных признаков была наиболее высокой у сигов всех рассматриваемых популяций. В основном по этим же параметрам обнаружены популяционные отличия в структуре связей признаков. В литературе есть сведения о связи формы и размеров челюстей с характером питания рыб (Савваитова, [1970; Канеп, 1974; Шапошникова, 1974; Иванова, 1982; и др.). Показано, что изменения спектра потребляемых организмов вызывают соответствующие изменения в строении челюстного аппарата. Данные изменения могут происходить как в онтогенезе рыб разных видов, так и в связи с экологическими условиями их обитания. Анализ разных видов изменчивости размеров челюстей у беломорских сигов не выявил значительных половых и размерно-возрастных отличий рыб по этим параметрам в рассматриваемых группах. В то же время литературные данные (Кудерский, Эрастова, 1962; Елсукова, 1981) и собственные наблюдения свидетельствуют о наличии отличий в составе пищи у сигов из разных участков моря. Из приведенных данных можно заключить, что внутривидовая дифференциация проходных сигов в бассейне Белого моря по морфологическим признакам затрагивает в основном особенности морфологии челюстного аппарата рыб и связана с различиями в характере питания сигов локальных популяций. Сходство сигов разных популяций по средним значениям индексов, характеру и уровню их изменчивости, по структуре корреляций признаков обусловлено главным образом одинаковым образом жизни рыб.

ВЫВОДЫ

1. Беломорские проходные сиги рек Кереть, Умба, Онега и Сев. Двина представляют собой репродуктивно изолированные популяции.

2. Между сигами локальных популяций по большинству индексов пластических признаков отмечены незначительные отличия. Основные популяционные различия рыб относятся к размерам челюстей и диаметру глаза.

3. Половой диморфизм и размерно-возрастная изменчивость пластических признаков у сигов исследованных возрастных групп выражены слабо.

4. Соотношение длины нижней челюсти и минимальной высоты тела у сигов отдельных популяций различается.

5. Среди параметров, выраженных в абсолютных единицах, наиболее изменчивыми являются длина верхнечелюстной кости, ширина верхней челюсти, длина рыла, высота анального плавника и максимальная высота тела. Самым стабильным показателем являлся диаметр глаза. Среди индексов наиболее изменчивыми были показатели mx/md , h_{mx}/c , h_{mx}/mx , а самые низкие коэффициенты вариации имели индексы l/l_1 , aV/l_1 и c/l_1 . У сигов локальных популяций наблюдался сходный характер изменчивости пластических признаков.

6. Большинство пластических признаков сигов, выраженных в абсолютных единицах, сильно скоррелировано между собой, а большинство индексов — слабо.

7. Методом главных компонент показано, что между локальными популяциями проходных сигов существуют отличия по комплексу взаимосвязанных размерных признаков.

8. Среди индексов наиболее изменчивыми по структуре связей оказались промеры челюстей и головы, а среди непосредственно измеряемых значений признаков — диаметр глаза и длина нижней челюсти.

ЛИТЕРАТУРА

- Александрова Е. Н. Морфобиологический анализ дифференциации муксуна *Coregonus muksun* (Pallas) реки Лены.— Автореф. канд. дис.— М., 1970.— 24 с.
- Александрова Е. Н., Кузнецов В. В. Дифференциация муксуна р. Лены. 2. Корреляционные системы, выбор информативных признаков и морфологическое сравнение форм // Вестн. МГУ, 1972.— № 4.— С. 15—23.
- Андреев В. Л., Решетников Ю. С. Исследование внутривидовой морфологической изменчивости сига *Coregonus lavaretus* (L.) методами многомерного статистического анализа // Вопр. ихтиол., 1977.— Т. 17, вып. 5.— С. 862—878.
- Андреев В. Л. Классификационные построения в экологии и систематике.— М.: Наука, 1980.— 142 с.
- Багирян С. Ш., Терехин А. Т. Опыт использования многомерных статистических методов для анализа внутривидовой структуры камчатской микижи *Salmo mykiss Walbaum* (Salmoniformes, Salmonidae) // Зоол. журн., 1980.— Т. 59, вып. 6.— С. 859—869.

- Берг Л. С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран.— М.—Л.: Изд-во АН СССР, 1948.— Т. 1.— 466 с.
- Березовский А. И. О сиговых (*g. Coregonus*) реки Енисей. // Тр. Сиб. ихтиол. лаб.— Красноярск, 1924.— Т. 2, вып. 1.— С. 81—97.
- Бугаев В. Ф., Ершов П. Н. Некоторые данные по биологии проходного сига р. Вонга Белого моря // Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря: Тез. докл. III регион. конфер.— Кандалакша, 1987.— С. 261—263.
- Вышегородцев А. А. Морфологическая характеристика сибирской ряпушки *Coregonus albula sardinella* (Val.) р. Юрибей (бассейн Гыданского залива) // Вопр. ихтиол., 1975.— Т. 15, вып. 1.— С. 32—42.
- Евсин В. Н. Морфологические особенности и изменчивость локальных стад осенней кумжи *Salmo trutta* L. рек бассейна Белого моря // Вопр. ихтиол., 1976.— Т. 16, вып. 6.— С. 1000—1011.
- Елсукова Р. Р. Питание сига в устьевом районе Северной Двины // Тез. докл. Второго всеюзн. совещ. по биологии и биотехнике разведения сиговых рыб.— Петрозаводск, 1981.— С. 47—48.
- Елсукова Р. Р. О результатах мечения сига в устьевой области р. Северной Двины // Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря; Тез. докл. II регион. конфер.— Архангельск, 1985.— С. 216—217.
- Ершов П. Н. К экологии сига в Кандалакшском заливе Белого моря // Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря: Тез. докл. II регион. конфер.— Архангельск, 1985.— С. 222—224.
- Ершов П. Н. О различиях роста проходных сигов популяции р. Кереть // Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря: Тез. докл.— Кандалакша, 1987.— С. 298—300.
- Ершов П. Н. Об экологической изменчивости беломорских проходных сигов // Тез. докл. III Всеюзн. совещания по лососевидным рыбам, Тольятти, март 1988 г.— Тольятти, 1988 а.— С. 109—110.
- Ершов П. Н. К изучению биологии проходного сига рек Умба, Онега и Сев. Двина // Экология, биологическая продуктивность и проблемы мариккультуры Баренцева моря: Тез. докл. II Всеюзн. конфер.— Мурманск, 1988 б.— С. 224—226.
- Иванова М. Н. Популяционная изменчивость пресноводных корюшек.— Рыбинск: Ин-т биологии и внутр. вод АН СССР, 1982.— 145 с.
- Канеп С. В. Об усовершенствовании некоторых методов ихтиологических исследований // Вопр. ихтиол., 1974.— Т. 14, вып. 4.— С. 696—700.
- Кирпичников В. С. Генетические основы селекции рыб.— Л.: Наука, 1979.— 392 с.
- Кудерский Л. А., Эрастова В. М. Материалы по питанию беломорского сига (*Coregonus lavaretus pidschian n. pidschianoides* Pravdin) // Вопр. ихтиол., 1962.— Т. 2, вып. 3.— С. 506—510.
- Лебедева О. А. Эколого-морфологические особенности развития сиговых.— Автореф. канд. дис.— М.: МГУ, 1974.— 20 с.
- Михайлова (Багирян) С. Ш. Опыт применения многомерных методов анализа морфологических признаков в систематике лососевых рыб.— Автореф. канд. дис.— М.: МГУ, 1981.— 22 с.
- Москаленко Б. К. Сиговые рыбы Сибири.— М.: Пищепромиздат, 1971.— 182 с.
- Правдин И. Ф. Сиги водоемов Карело-Финской ССР.— М.—Л.: Изд-во АН СССР, 1954.— 324 с.
- Решетников Ю. С. Об изменчивости сигов // Зоол. журн., 1963.— Т. 42, вып. 8.— С. 1187—1199.
- Решетников Ю. С. Экология и систематика сиговых рыб.— М.: Наука, 1980.— 302 с.
- Ростова Н. С., Салманов А. В. Анализ изменчивости размерных признаков беломорского проходного сига // Морфология и систематика лососевидных рыб.— Л.: Зоол. ин-т АН СССР, 1985.— С. 43—52.

- Ростова Н. С., Салманов А. В. Анализ изменчивости пластических признаков беломорского проходного сига *Coregonus lavaretus pidschian* // Вопр. ихтиол., 1987.— Т. 27, вып. 4.— С. 548—557.
- Савваитова К. А. Гомологическая изменчивость гольцов рода *Salvelinus* (Nilsson) Richardson и *Crystovomer* Gill and Jordan // Вопр. ихтиол., 1969.— Т. 9, вып. 1.— С. 26—45.
- Савваитова К. А. Морфологические особенности и изменчивость локальных популяций озерно-речной формы гольца *Salvelinus alpinus* (L.) из водоемов бассейна р. Камчатки // Вопр. ихтиол., 1970.— Т. 10, вып. 2.— С. 300—318.
- Шапошникова Г. Х. Сиг-пыжьян *Coregonus lavaretus pidschian* (Gmelin) водоемов Советского Союза // Вопр. ихтиол., 1974.— Т. 14, вып. 5.— С. 749—768.