

ПОПУЛЯЦИОННАЯ БИОЛОГИЯ

УДК 597.553.2

ПОПУЛЯЦИОННАЯ СТРУКТУРА МУКСУНА *COREGONUS MUKSUN* (PALLAS) В ПРОСТРАНСТВЕ МЕРИСТИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ

© 2011 г. В.Г. Костицын

Пермское отделение Государственного научно-исследовательского института озерного и речного рыбного хозяйства, Пермь 614002

Поступила в редакцию 22.01.2010 г.

Окончательный вариант получен 07.04.2011 г.

Исследована изменчивость счетных и пластических признаков муксуна. Половой диморфизм обского муксуна слабо выражен. Статистически достоверным размерно-возрастным изменениям подвержены 19 из 32 пластических признаков и 3 из 9 счетных. Кластерный анализ 11 описаний муксуна по набору счетных признаков выявил значительную неоднородность вида *Coregonus muksun* с выделением в обособленные кластеры популяций из западной и восточной частей ареала, а также малотычинковых форм.

Ключевые слова: муксун, морфология, признаки, изменчивость, популяционная структура, кластерный анализ.

Муксун *Coregonus muksun* – ценный представитель сиговых Голарктики, населяет водоемы Сибири от р. Кары на западе до р. Колымы на востоке (Меньшиков, 1946; Берг, 1948; Новиков, 1966; Кириллов, 1972; Решетников, 1980, 1998, 2002; Черешнев и др., 2002). Это важнейший объект рыболовства, который подвержен существенной динамике в бассейне Оби (Литвиненко и др., 1996; Крохалевский и др., 2001; Костицын и др., 2003; Матковский, 2006), промышляется на многих реках Сибири, обитает также в озерах (бассейн р. Пясины, оз. Глубокое, Мелкое, Лама, Таймыр и др.). В некоторых водоемах образует жилые и симпатричные формы, при этом его внутривидовая структура до конца не исследована. В бассейнах рек Оленек и Лены обнаружен муксун с малым числом жаберных тычинок (Александрова, Кузнецов, 1968, 1970), который Ф.Н. Кирилловым (1972) выделен в подвид *Coregonus muksun drjagini*, отличающийся от типичной формы *Coregonus muksun muksun* полунижним ртом, слабо скошенной и более узкой рыльной площадкой, длинными грудными плавниками, прогонистым телом. Малотычинковая озерная форма муксуна обнаружена В.И. Романовым (1999) в оз. Лама из системы Норило-Пясинских озер.

Муксун при эволюционно выработанных протяженных анадромных миграциях в наибольшей мере среди сиговых подвержен рыболовному прессу, при этом до конца не ясна популяционная структура вида. Цель настоящей статьи – исследование морфологической изменчивости муксуна во внутривидовых аспектах, а также провести сравнение популяций ареала по комплексу признаков.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В основу положены материалы, собранные автором в 1995-1996 гг. в экспедициях ФГУП «Госрыбцентр» при исследовании муксуна в период формирования им преданадромных скоплений в южной части Обской губы.

Рыбы отлавливались в придельтовом участке обских салм, где для учета распределения и численности сиговых был использован 400-метровый распорный невод с шагом ячеи 30-40 мм.

Морфометрический анализ проводился одновременно с полным биологическим анализом муксуна и выполнен автором по стандартной схеме признаков (Правдин, 1966; Решетников, 1980; Зиновьев, Мандрица, 2003) с собственными дополнениями.

Приняты следующие обозначения признаков: L_{sm} – длина рыбы по Смитту, l – длина рыбы до конца чешуйного покрова, P – вес рыбы, ao – длина рыла, o – диаметр глаза, l_{mx} – длина верхней челюсти, h_{mx} – ширина верхней челюсти, po – посторбитальное расстояние, hc – высота головы у затылка, io – ширина лба, ld – длина нижней челюсти, IC – длина головы, H – наибольшая высота тела, h – наименьшая высота тела, aD – антедорсальное расстояние, pD – постодорсальное расстояние, aP – антепекторальное расстояние, aV – антевентральное расстояние, aA – антеанальное расстояние, $P-V$ – пектоцентрально-вентральное расстояние, $V-A$ – вентроанальное расстояние, pl – длина хвостового стебля, t – толщина тела максимальная, ID – длина основания спинного плавника, hD – высота спинного плавника, lA – длина основания анального плавника, hA – высота анального плавника, lP – длина грудного плавника, lV – длина брюшного плавника, ls – длина жирового плавника. IC_1 – длина верхней лопасти хвостового плавника, IC_2 – длина нижней лопасти хвостового плавника, IC_3 – длина средних лучей хвостового плавника; $Sp.br.$ – число жаберных тычинок на первой жаберной дуге (включая зачаточные), $l.l.$ – число чешуй в боковой линии, $Vert.$ – число позвонков, D_1 – число неветвистых лучей в спинном плавнике, D_2 – число ветвистых лучей в спинном плавнике, A_1 – число неветвистых лучей в анальном плавнике, A_2 – число ветвистых лучей в анальном плавнике, P – число ветвистых лучей в грудном плавнике, V – число ветвистых лучей в брюшном плавнике.

Оценка достоверности различий средних арифметических проводилась по критерию Стьюдента. Число степеней свободы рассчитывали по формуле:

$$v = n_1 + n_2 - 2,$$

где n_1 и n_2 – объемы сравниваемых выборок (Зайцев, 1984).

Статистические расчеты выполнены в приложениях MS «Excel» для Windows, кластерный анализ проведен с помощью вычислительных модулей пакета Statistica 6.0 (Боровиков, Боровиков, 1998).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Половой диморфизм муксуна в меристических признаках слабо выражен, так как статистически достоверных различий выборок, сформированных из рыб разных полов в счетных признаках не обнаружено. Близки к таковым различия самок и самцов в числе неветвистых и ветвистых лучей в спинном плавнике и числе неветвистых лучей в анальном плавнике (значения больше у самцов), а также различия в числе ветвистых лучей в последнем (больше у самок).

В категории пластических признаков статистически достоверные различия рыб разных полов обнаружены в 5 из 23 индексов, в том числе в 4 из 13 индексов пропорций тела, в 1 из 10 индексов размеров плавников. У самок оказались выше значения индексов антедорсального и пектоцентрального расстояний и наименьшего обхвата тела. Если рассматривать различия, близкие к статистически достоверным, то следует также констатировать большие у самцов относительные длины и высоты всех плавников. У самок же больше, чем у самцов относительные наибольшая высота тела, максимальный обхват и толщина тела, антевентральное расстояние.

Исследованная популяция обского муксуна характеризуется сложновозрастной структурой, в выборках 1995 и 1996 гг. присутствовали 14 возрастных классов, в которые входили рыбы в возрасте от 4+ до 17+ длиной от 30,7 до 62,5 см. Преобладали рыбы длиной от 38 до 44 см в возрасте от 8+ до 11+ (Костицын и др., 2003).

Размерно-возрастные изменения морфологии муксуна довольно существенны и проявляются во всех группах признаков. Среди меристических признаков в четырех размерно-возрастных группах (РВГ) статистически достоверным изменениям подвержены четыре из девяти признаков – число жаберных тычинок (с возрастом уменьшается), число неветвистых лучей в спинном и анальном плавниках (сначала уменьшается, затем увеличивается) и число позвонков, которые в онтогенезе и под воздействием отбора сначала уменьшаются, потом увеличиваются. Однонаправлено в РВГ изменяются два признака, двунаправлено – семь признаков (табл. 1).

Пластические признаки обнаруживают более существенные изменения с возрастом и ростом, чем счетные. В РВГ статистически значимы преобразования 23 признаков из 30, в том числе 5 из 9 индексов головы, 10 из 11 пропорций тела, 8 из 10 относительных размеров плавников. С возрастом и ростом у муксуна почти однонаправлено возрастают относительные длина рыла, межглазничное расстояние, наибольшая высота тела, антевентральное, антеанальное и пектоцентральное расстояния, толщина тела, одновременно с этим уменьшаются относительные диаметр глаза, длина головы, наименьшая высота тела, антепекторальное расстояние, минимальный обхват туловища, а также длина и высота всех плавников (табл. 2). Зигзагообразные изменения в РВГ претерпевают относительные высота верхней и длина нижней челюстей, антедорсальное расстояние (сначала уменьшаются, потом увеличиваются), а также относительное постдорсальное расстояние (сначала возрастает, затем уменьшается).

Таблица 1. Изменения меристических признаков муксуна в размерно-возрастных группах.
Table 1. Changes in meristic traits in muksun size-age groups.

Признак	1. $L_{sm}=307-393$ мм							2. $L_{sm}=404-499$ мм							3. $L_{sm}=509-548$ мм						
	min	max	M	m	σ	CV, %	n, экз.	min	max	M	m	σ	CV, %	n, экз.	Min	max	M	m	σ	CV, %	n, экз.
L_3 ,мм	291	374	340,25	4,02	21,268	6,3	28	384	478	430,52	4,76	26,516	6,2	31	486	519	506,66	1,65	9,352	1,8	32
L_{sm} ,мм	307	393	359,71	4,16	21,998	6,1	28	404	499	454,58	4,89	27,231	6,0	31	509	548	532,81	1,76	9,976	1,9	32
<i>Sp.br.</i>	46	54	50,46	0,43	2,285	4,5	28	46	53	49,90	0,39	2,110	4,2	29	47	54	50,17	0,30	1,663	3,3	30
<i>ll.</i>	85	96	89,93	0,51	2,659	3,0	27	83	98	90,50	0,65	3,560	3,9	30	83	96	90,34	0,59	3,327	3,7	32
<i>Vert.</i>	61	64	62,82	0,15	0,772	1,2	28	60	65	62,52	0,31	1,682	2,7	29	61	65	62,79	0,22	1,166	1,9	28
D_1	4	6	4,68	0,12	0,612	13,1	28	3	5	4,23	0,09	0,497	11,8	31	4	5	4,38	0,09	0,492	11,2	32
D_2	10	13	11,21	0,13	0,686	6,1	28	9	12	11,13	0,13	0,718	6,5	31	10	12	11,25	0,10	0,568	5,0	32
A_1	4	5	4,25	0,08	0,441	10,4	28	3	5	4,29	0,11	0,588	13,7	31	3	5	4,41	0,10	0,560	12,7	32
A_2	11	13	12,29	0,13	0,713	5,8	28	10	13	12,13	0,13	0,718	5,9	31	11	14	12,25	0,13	0,718	5,9	32
P	14	16	14,61	0,11	0,567	3,9	28	14	16	14,81	0,11	0,601	4,1	31	13	16	14,56	0,14	0,801	5,5	32
V	10	11	10,39	0,09	0,497	4,8	28	10	11	10,29	0,08	0,461	4,5	31	10	11	10,41	0,09	0,499	4,8	32

Примечание: min и max – минимальное и максимальное значения, M – среднее арифметическое, σ – среднеквадратичное отклонение, m – ошибка среднего, CV – коэффициент вариации, t_{st} – критерий Стьюдента. Подчеркнуты значения критерия Стьюдента, статистически достоверные на 95%- уровне.

Note: Min – minimum, max – the maximum value of arithmetic mean, σ – rms deviation, m – error arithmetic mean, CV – coefficient of variation, t_{st} – Student criterion. Here and further emphasize the value of Student's test, showing statistically significant differences in the average of the 95% confidence.

Продолжение таблицы 1.
Continued table 1.

Признак	4. $L_{sm}=551-625$ мм							Критерий Стьюдента (t_{st})				Направление изменений в РВГ		
	min	Max	M	m	σ	CV,%	$n_{\text{экз.}}$	1-2	2-3	3-4	1-4	1-2	2-3	3-4
L , мм	500	588	536,65	5,15	23,029	4,3	20	14,5	15,1	5,5	30,1	+	+	+
L_{sm} , мм	527	625	565,65	5,32	23,785	4,2	20	14,8	15,0	5,9	30,5	+	+	+
$Sp.br.$	45	52	48,75	0,46	1,844	3,8	16	1,0	0,5	<u>2,6</u>	<u>2,7</u>	-	+	-
$ll.$	83	96	89,82	0,81	3,358	3,7	17	0,7	0,2	0,5	0,1	+	-	-
$Vert.$	62	64	62,71	0,29	0,756	1,2	7	0,9	0,7	0,2	0,3	-	+	-
D_1	4	5	4,75	0,10	0,444	9,4	20	<u>3,1</u>	1,2	<u>2,8</u>	0,5	-	+	+
D_2	9	12	10,85	0,17	0,745	6,9	20	0,5	0,7	2,1	1,7	-	+	-
A_1	4	5	4,50	0,11	0,513	11,4	20	0,3	0,8	0,6	1,8	+	+	+
A_2	11	13	12,05	0,14	0,605	5,0	20	0,8	0,7	1,1	1,2	-	+	-
P	13	16	14,65	0,17	0,745	5,1	20	1,3	1,4	0,4	0,2	+	-	+
V	10	11	10,30	0,11	0,470	4,6	20	0,8	1,0	0,8	0,7	-	+	-

Среди меристических признаков наибольшей изменчивостью на внутривидовом уровне характеризуются число неветвистых лучей в спинном плавнике (коэффициент вариации в РВГ от 9,4% до 13,1%) и число неветвистых лучей в анальном (коэффициент вариации в РВГ от 11,4% до 13,7%), наиболее стабильно число позвонков (коэффициент вариации в РВГ от 1,2% до 2,7%). Среди пластических признаков наиболее изменчивы индексы ширины верхней челюсти (коэффициент вариации в РВГ 8,6-10,0%) и длины жирового плавника (CV 1,8-2,1%), наиболее стабильно в РВГ антедорсальное расстояние (CV 1,8-2,1%).

С целью анализа изменчивости по комплексу признаков осуществлен многомерный кластерный анализ морфологических показателей. Предварительно выполнялся отбор метрики и способа кластеризации объектов, которые были бы адекватны поставленной задаче. Из набора метрик на муксуне были апробированы Евклидова дистанция, квадратичное Евклидово расстояние, расстояние Манхэттена, процентно-разностная метрика, расстояние Пирсона, а также иерархические агломеративные процедуры кластеризации – методы одиночной и полной связи, невзвешенный парно-групповой метод, взвешенный парно-групповой метод и метод Уорда (результаты здесь не приводятся). Наилучшим образом размерно-возрастная изменчивость описывалась с применением Евклидовой дистанции при использовании взвешенного парно-группового метода, а также метода Уорда. В данных случаях формирование кластеров происходило как правило в размерно-возрастной последовательности при их однородном составе.

Таблица 2. Размерно-возрастная изменчивость индексов пластических признаков муксуна Обской губы (1995-1996 гг.).
Table 2. Age and size variability index plastic characters muksun Ob (1995-1996).

Признак	1. $L_{sm}=307-393$ мм							2. $L_{sm}=404-499$ мм						3. $L_{sm}=509-548$ мм							
	min	max	M	m	σ	CV, %	n, экз.	min	max	M	m	σ	CV, %	n, экз.	min	max	M	m	σ	CV, %	n, экз.
L , мм	291	374	340,25	4,02	21,27	6,3	28	384	478	430,52	4,76	26,52	6,2	31	486	519	506,7	1,65	9,35	1,8	32
L_{sm} , мм	319	401	367,60	4,11	21,76	5,9	28	413	506	459,21	4,82	26,86	5,8	31	514	549	535,6	1,73	9,78	1,8	32
P , г	255	660	467,68	17,68	93,58	20,0	28	620	1540	1031,9	42,17	234,79	22,8	31	1400	2300	1748,4	33,02	186,8	10,7	32
<i>в % длины тела рыбы по Смитту:</i>																					
ao	4,8	5,8	5,25	0,05	0,291	5,5	28	4,7	6,2	5,27	0,06	0,332	6,3	31	4,8	6,1	5,37	0,06	0,326	6,1	32
l_{mx}	5,2	6,2	5,64	0,05	0,289	5,1	28	4,9	5,9	5,43	0,04	0,239	4,4	31	5,0	5,9	5,50	0,04	0,253	4,6	32
h_{min}	1,0	1,6	1,28	0,02	0,128	10,0	28	1,0	1,5	1,25	0,02	0,119	9,5	31	1,1	1,5	1,29	0,02	0,111	8,6	32
o	3,1	4,0	3,56	0,04	0,203	5,7	28	2,6	3,3	3,01	0,03	0,172	5,7	31	2,6	3,2	2,85	0,02	0,124	4,4	32
Po	10,1	12,0	11,00	0,08	0,441	4,0	28	10,2	12,8	10,98	0,10	0,554	5,0	31	10,3	11,7	10,87	0,06	0,357	3,3	32
Hc	12,9	15,1	14,12	0,09	0,502	3,6	28	12,9	15,3	14,09	0,11	0,624	4,4	31	13,4	15,9	14,19	0,10	0,571	4,0	32
Io	4,9	6,0	5,52	0,06	0,291	5,3	28	5,2	6,2	5,60	0,05	0,289	5,2	31	5,0	6,1	5,61	0,04	0,234	4,2	32
l_{md}	7,7	9,6	8,74	0,08	0,404	4,6	28	6,5	8,8	8,24	0,08	0,418	5,1	31	5,9	9,4	8,26	0,10	0,579	7,0	32
lc	18,9	21,6	20,18	0,11	0,566	2,8	28	18,5	20,6	19,51	0,09	0,513	2,6	31	18,0	20,7	19,38	0,09	0,525	2,7	32
H	21,3	24,4	22,80	0,16	0,840	3,7	28	22,1	26,1	23,93	0,22	1,238	5,2	31	21,5	27,4	24,18	0,23	1,280	5,3	32
h	5,9	7,4	6,92	0,06	0,304	4,4	28	6,2	7,7	6,79	0,06	0,323	4,8	31	6,1	7,1	6,62	0,05	0,275	4,2	32
aD	39,2	49,2	41,86	0,34	1,792	4,3	28	38,2	43,6	41,81	0,19	1,037	2,5	31	40,7	44,7	42,60	0,17	0,982	2,3	32
pD	41,5	46,0	43,56	0,21	1,121	2,6	28	41,8	46,4	44,06	0,18	1,024	2,3	31	41,0	45,7	43,19	0,20	1,104	2,6	32
AP	18,1	20,7	19,29	0,12	0,615	3,2	28	17,3	20,1	18,66	0,12	0,668	3,6	31	16,7	19,3	18,36	0,10	0,559	3,0	32
AV	43,4	46,3	45,15	0,17	0,917	2,0	28	43,1	47,5	45,30	0,21	1,172	2,6	31	43,2	48,5	45,61	0,21	1,186	2,6	32
AA	68,4	73,4	70,97	0,22	1,184	1,7	28	69,0	73,3	71,27	0,20	1,098	1,5	31	69,9	76,8	71,76	0,22	1,272	1,8	32
PV	24,0	27,9	26,44	0,18	0,976	3,7	28	25,0	30,0	27,20	0,20	1,121	4,1	31	25,0	29,4	27,44	0,18	0,977	3,6	31
VA	24,9	29,2	26,81	0,18	0,967	3,6	28	24,4	28,7	26,63	0,18	0,976	3,7	31	25,2	28,7	26,72	0,16	0,894	3,3	32
pl	11,7	16,0	13,62	0,18	0,953	7,0	28	11,8	14,5	13,14	0,12	0,649	4,9	31	10,9	14,6	12,73	0,14	0,791	6,2	32
t	8,8	11,0	10,04	0,12	0,614	6,1	28	8,9	11,6	10,46	0,11	0,619	5,9	31	9,7	12,6	11,04	0,13	0,749	6,8	32
ID	10,3	13,4	11,77	0,14	0,766	6,5	28	9,9	13,0	11,53	0,13	0,723	6,3	31	10,3	13,3	11,59	0,14	0,766	6,6	32
hD	15,0	18,6	16,60	0,17	0,892	5,4	28	13,4	16,3	14,68	0,13	0,726	4,9	31	12,5	15,0	13,52	0,12	0,666	4,9	32
IA	10,2	13,0	11,55	0,14	0,751	6,5	28	10,0	12,4	11,31	0,11	0,617	5,5	31	9,2	12,6	11,21	0,14	0,783	7,0	32
hA	10,6	13,2	11,89	0,12	0,631	5,3	28	9,1	13,1	10,87	0,15	0,812	7,5	31	9,6	11,6	10,25	0,08	0,456	4,4	32
IP	13,0	16,7	15,16	0,13	0,666	4,4	28	13,4	15,3	14,32	0,08	0,464	3,2	31	12,2	15,6	13,91	0,12	0,653	4,7	32
IV	15,2	17,6	16,25	0,12	0,657	4,0	28	13,7	16,2	14,86	0,11	0,623	4,2	31	12,6	15,6	14,27	0,11	0,613	4,3	32
Is	6,9	11,0	8,96	0,21	1,114	12,4	28	5,7	10,0	8,06	0,20	1,099	13,6	31	6,8	9,7	8,22	0,13	0,713	8,7	32
IC_1	16,2	19,8	17,76	0,17	0,889	5,0	28	14,2	17,8	16,31	0,15	0,858	5,3	31	12,7	16,9	15,30	0,16	0,896	5,9	32
IC_2	16,2	19,8	17,70	0,18	0,941	5,3	28	13,2	17,8	16,02	0,18	1,024	6,4	31	12,3	16,5	15,09	0,16	0,888	5,9	32
IC_3	4,7	6,2	5,42	0,08	0,409	7,5	28	4,2	7,2	5,30	0,11	0,587	11,1	31	4,2	6,0	4,91	0,08	0,432	8,8	32

Продолжение таблицы 2.
Continued table 2.

Признак	4. $L_{sm}=551-625$ мм							Критерий Стьюдента				Направление изменений в РВГ		
	min	Max	M	m	σ	CV, %	n, экз.	$t_{st}(1-2)$	$t_{st}(2-3)$	$t_{st}(3-4)$	$t_{st}(1-4)$	1-2	2-3	3-4
L , мм	500	588	536,65	5,15	23,029	4,3	20	<u>13,1</u>	<u>15,1</u>	<u>5,5</u>	<u>30,1</u>	+	+	+
L_{sm} , мм	526	615	565,30	5,17	23,114	4,1	20	<u>13,0</u>	<u>14,9</u>	<u>5,4</u>	<u>29,9</u>	+	+	+
P , г	1520	3100	2252,0	88,26	394,696	17,5	20	<u>12,5</u>	<u>13,4</u>	<u>5,3</u>	<u>19,8</u>	+	+	+
<i>в % длины тела рыбы по Смитту:</i>														
ao	4,6	6,1	5,34	0,07	0,307	5,7	20	0,9	1,2	0,4	1,0	+	+	-
l_{mx}	4,8	6,1	5,35	0,06	0,276	5,2	20	<u>2,6</u>	1,2	<u>2,0</u>	<u>3,6</u>	-	+	-
l_{min}	1,2	1,8	1,41	0,03	0,151	10,7	20	0,7	1,3	<u>3,2</u>	<u>3,3</u>	-	+	+
o	2,5	2,9	2,71	0,03	0,134	5,0	20	<u>10,1</u>	<u>4,2</u>	<u>3,8</u>	<u>17,5</u>	-	-	-
po	10,3	12,0	10,99	0,09	0,418	3,8	20	0,4	0,9	1,1	0,0	-	-	+
hc	13,1	14,7	13,92	0,12	0,535	3,8	20	0,2	0,6	1,7	1,3	-	+	-
io	5,1	5,9	5,58	0,05	0,211	3,8	20	1,0	0,2	0,6	0,8	+	=	-
l_{md}	7,7	9,3	8,36	0,12	0,526	6,3	20	<u>3,8</u>	0,1	0,6	<u>2,7</u>	-	=	+
lc	18,7	21,1	19,48	0,13	0,582	3,0	20	<u>4,5</u>	1,0	0,6	<u>4,2</u>	-	-	+
H	20,7	27,5	24,73	0,43	1,920	7,8	20	<u>5,0</u>	0,8	1,1	<u>4,2</u>	+	+	+
h	6,0	9,5	6,75	0,16	0,717	10,6	20	<u>2,2</u>	<u>2,3</u>	0,8	1,0	-	-	+
aD	40,4	43,8	42,15	0,22	0,989	2,3	20	0,7	<u>3,1</u>	1,6	0,7	-	+	-
pD	42,0	45,5	43,93	0,27	1,186	2,7	20	0,4	<u>3,2</u>	<u>2,2</u>	1,1	+	-	+
AP	16,6	20,6	18,40	0,22	0,991	5,4	20	<u>4,4</u>	<u>1,9</u>	0,2	<u>3,6</u>	-	-	+
AV	44,5	48,5	46,50	0,24	1,084	2,3	20	<u>2,0</u>	1,0	<u>2,8</u>	<u>4,5</u>	+	+	+
AA	68,4	73,6	71,73	0,29	1,311	1,8	20	1,8	1,6	0,1	<u>2,1</u>	+	+	+
PV	24,7	30,7	28,01	0,33	1,461	5,2	20	<u>3,6</u>	0,9	1,5	<u>4,2</u>	+	+	+
VA	23,3	30,0	26,33	0,36	1,592	6,0	20	0,8	0,4	1,0	1,2	-	-	-
pl	10,9	14,2	12,70	0,18	0,803	6,3	20	<u>2,8</u>	<u>2,2</u>	0,2	<u>3,6</u>	-	-	-
t	9,8	13,4	11,69	0,21	0,924	7,9	20	<u>4,9</u>	<u>3,3</u>	<u>2,7</u>	<u>7,0</u>	+	+	+
ID	9,8	13,2	11,52	0,22	0,981	8,5	20	1,0	0,3	0,3	1,0	-	=	-
hD	11,6	13,8	12,80	0,16	0,736	5,7	20	<u>9,3</u>	<u>6,6</u>	<u>3,5</u>	<u>16,1</u>	-	-	-
lA	10,0	13,0	11,28	0,16	0,727	6,4	20	1,4	0,5	0,3	1,3	-	-	+
hA	8,8	12,5	10,13	0,18	0,811	8,0	20	<u>7,2</u>	<u>3,7</u>	0,6	<u>8,1</u>	-	-	-
lP	12,2	14,8	13,72	0,17	0,770	5,6	20	<u>5,8</u>	<u>2,9</u>	0,9	<u>6,8</u>	-	-	-
lV	10,4	14,8	13,35	0,26	1,171	8,8	20	<u>8,6</u>	<u>3,8</u>	<u>3,2</u>	<u>10,0</u>	-	-	-
ls	7,8	9,8	8,88	0,13	0,567	6,4	20	<u>2,1</u>	0,7	3,7	0,3	-	+	+
lC_1	14,2	16,6	15,46	0,14	0,630	4,1	20	<u>7,3</u>	<u>4,6</u>	0,7	<u>10,5</u>	-	-	+
lC_2	13,3	16,2	15,23	0,17	0,751	4,9	20	<u>7,5</u>	<u>3,8</u>	0,6	<u>10,1</u>	-	-	+
lC_3	3,9	6,0	5,13	0,13	0,560	10,9	20	<u>2,5</u>	<u>3,0</u>	1,5	<u>2,0</u>	-	-	+

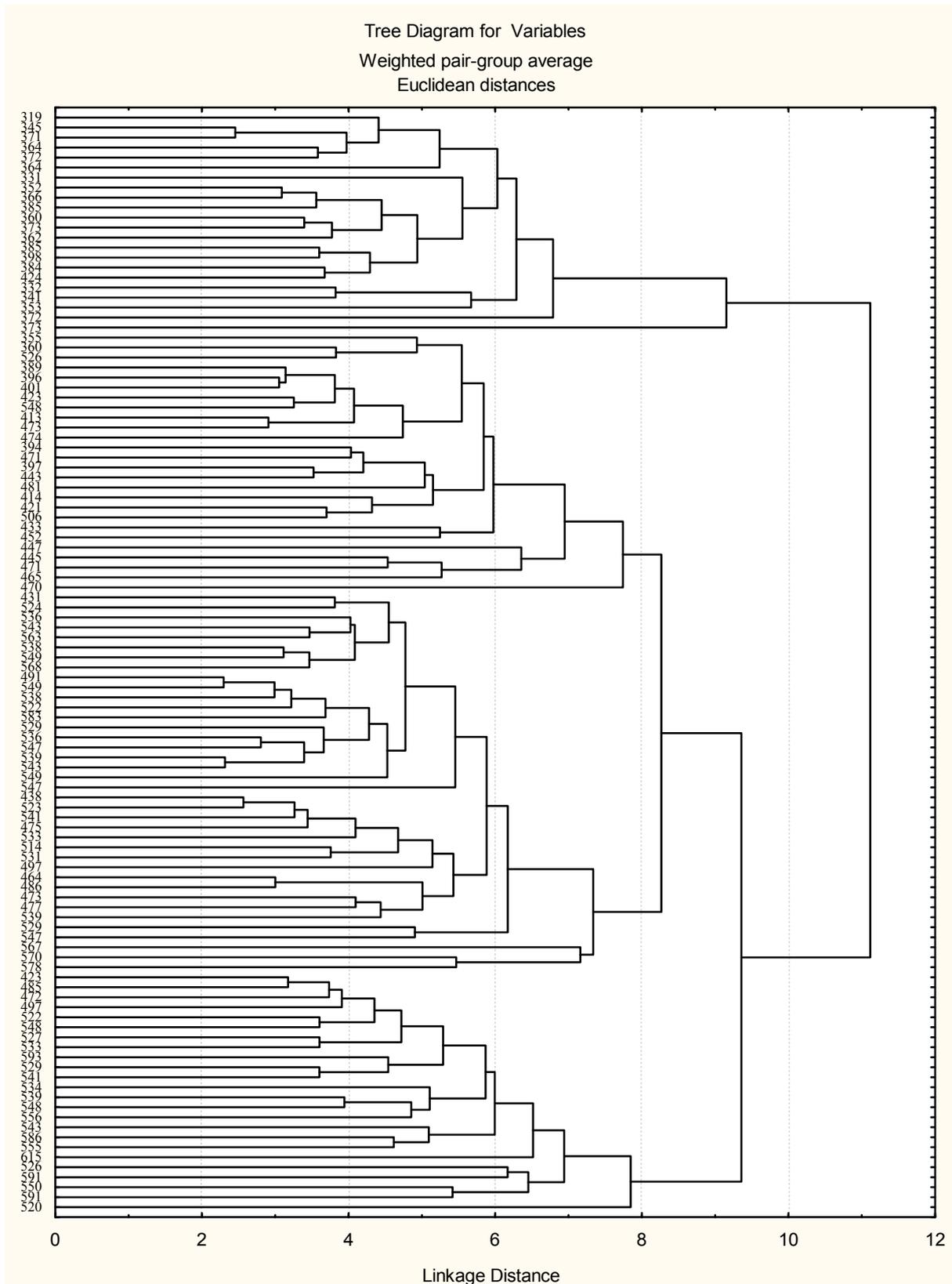


Рис. 1. Дендрограмма морфологических различий 110 разноразмерных муксунов из Обской губы, рассчитанная взвешенным парно-групповым методом на основе Евклидовой метрики по индексам 30 пластических признаков. По оси ординат – длина муксунов по Смитту (мм).

Fig. 1. Dendrogram of the morphological differences in 110 different-muksun from the Ob, the calculated weighted pair-group method based on Euclidean metric in the indices of 30 plastic characters. Ordinate – the length of muksun by Smitt (mm).

Многомерный анализ онтогенетических изменений пластических признаков у 110 разновозрастных особей длиной от 30,7 см до 62,5 см показал увеличение степени морфологической обособленности особей в популяции с ростом при некотором ее снижении к периоду полового созревания. Одновременно, не выявлено объединения рыб в кластеры по половому признаку (рис. 1). Наибольшие морфологические дистанции обнаружены у самых крупных рыб. Уровень размерно-возрастной изменчивости муксуна по пластическим признакам намного выше уровня индивидуальной и половой изменчивости, о чем свидетельствует объединение рыб в кластеры в размерно-возрастной последовательности (рис. 1).

Кластерный анализ одиннадцати описаний муксуна из различных водоемов проведен с использованием семи счетных признаков – числа тычинок на первой жаберной дуге, количества чешуй в боковой линии, числа ветвистых лучей в спинном, анальном, грудном и брюшном плавниках и количества позвонков. Предварительно исходная матрица средневыборочных значений нормировалась межвыборочными средними. Результаты приведены на рисунке 2.

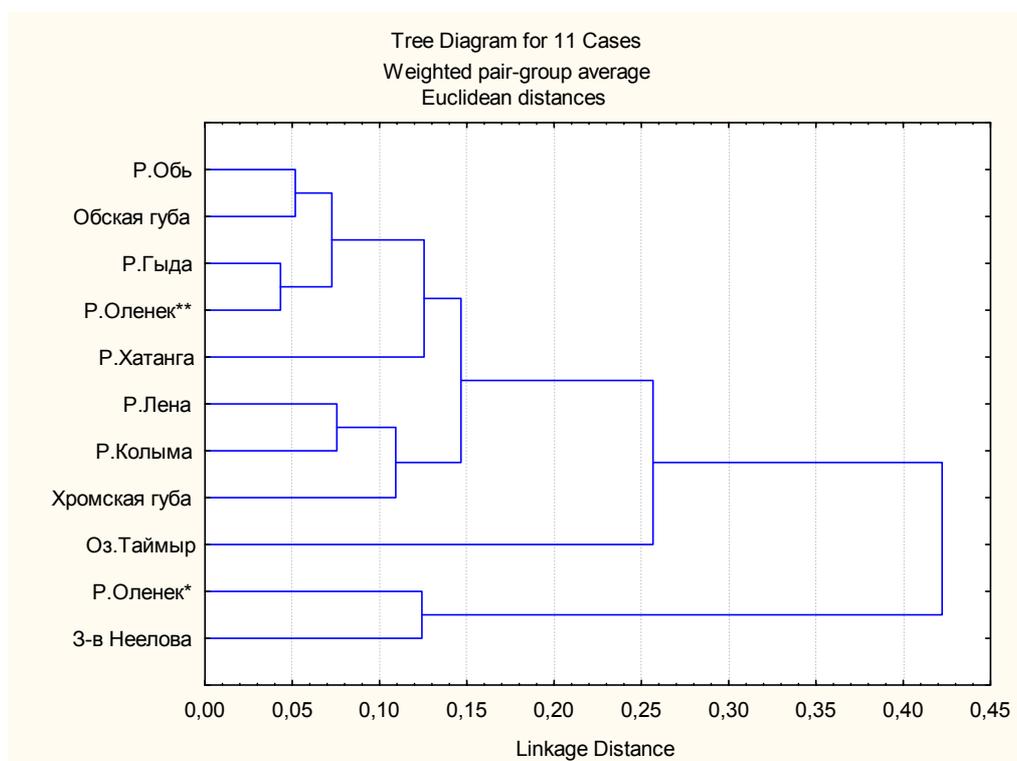


Рис. 2. Дендрограмма морфологических различий 11-ти выборок муксуна, рассчитанная с использованием Евклидовой метрики по семи меристическим признакам, взвешенным парно-групповым методом. Популяции: обычная форма – р. Обь (Меньшиков, 1946), Обская губа (собственные данные, 1995, 1996 гг.), р. Гыда (Есипов, 1941), р. Хатанга (Лукьянчиков, 1967), р. Оленек** (Кириллов, 1972), оз. Таймыр (Михин, 1955), р. Лена (Сыч-Аверинцева, 1933; Карантонис и др., 1956; Кириллов, 1962), Хромская губа (Тяпतिргянов, 1980), р. Колыма (Новиков, 1966; Берг, 1948); малотычинковая форма – р. Оленек* (Кириллов, 1972), зал. Неелова (Александрова, Кузнецов, 1970).

Fig. 2. Dendrogram of morphological differences of 11 samples of muksun, calculated using the Euclidean metric on the seven meristic features weighted pair-group method. Populations: the usual form – r. Ob (Menshikov, 1946), Gulf of Ob (own data, 1995, 1996), r. Gida (Esipov, 1941), r. Khatanga (Lukyanchikov, 1967), r. Olenek** (Kirillov, 1972), the lake Taimyr (Mihin, 1955), Lena (Sych-Averintsev, 1933; Karantonis et al., 1956; Kirillov, 1962), Gulf of Hroma (Tyaptirgyanov, 1980), r. Kolyma (Novikov, 1966; Berg, 1948); small gill rakers form – r. Olenek* (Kirillov, 1972), Gulf Neyolova (Alexandrova, Kuznetsov, 1970).

На полученной дендрограмме на уровне дивергенции около $D = 0,14$ выборки образовали четыре кластера, характеризующиеся различной степенью разнородности. При наибольшем уровне морфологических различий закономерно выделились два кластера, один из которых составили все многотычинковые популяции муксуна, второй – малотычинковые описания из зал. Неелова и р. Оленек (рис. 2). В отдельный кластер выделилась самая многотычинковая в ареале популяция из оз. Таймыр (с числом жаберных тычинок 63,54-63,90), характеризующаяся, кроме того, большим количеством позвонков (62,90) и малым числом чешуй в боковой линии (87,14-87,60). Два кластера с наименьшей степенью обособленности составили муксуны из р. Оби и Обской губы, а также из рек Гыда и Оленек (многотычинковая форма), на более высоком уровне к ним примкнула популяция из р. Хатанга; еще на более высоком уровне присоединились популяции из рек Лена, Колыма и Хромской губы, составившие на дендрограмме отдельный кластер.

Полученные результаты находят свое объяснение в свете теории океанических регрессий в плиоцен-плейстоцене, когда колебания уровня океана составляли 200-300 м относительно современного (Линдберг, 1972). Согласно таковой, океанические воды в доледниковый период отступали, и на месте мелководного шельфа Северного Ледовитого океана образовывались русла сибирских рек, впадавших в отступивший водоем. Именно поэтому в западной части ареала муксуна в настоящее время на затопленном шельфе можно наблюдать русла древних рек, подпертые в эстуарных участках солоноватыми морскими водами. Эти древние русла, представляющие собой глубокие подводные желоба, тянущиеся от устьев рек вглубь моря на большом протяжении, являются подводным продолжением речных долин (Соколов, 1952). Мелководные участки возле этих затопленных русел сейчас служат местом для нагула молоди муксуна и формирования им преданадромных скоплений, исследованных нами на салмах в южной части Обской губы в 1994 и 1995 гг. (Костицын, 1997; Костицын и др., 2003). Площадь эстуария, в котором происходило формирование преднерестовых стад в ходе эволюции, очевидно прямым образом влияла на протяженность нерестовых миграций муксуна, поскольку в популяциях, обитающих в реках с обширными опресненными устьевыми участками (Обь, Енисей) муксун совершает значительно более протяженные миграции, чем в реках с обычной наносной дельтой (Лена, Яна, Колыма). В период гляциоэвстатических регрессий и последующих трансгрессий океана вполне мог происходить генетический обмен между популяциями речных бассейнов, разделенных океаническими водами, что находит свое проявление в наблюдаемом мозаичном сходстве некоторых популяций ареала (например, популяций рек Гыда и Оленек, разобщенных географически).

Полученная картина формальной классификации выборок муксуна в целом имеет географически упорядоченный характер, поскольку на дендрограмме в один кластер объединились все популяции из западной части ареала – Обь, Обская губа, Гыда, Хатанга и Оленек, в другой – реки от устья Лены и восточнее (если не принимать во внимание малотычинковые популяции муксуна из р. Оленек и зал. Неелова, а также озерную популяцию таймырского муксуна с характерными для нее почти крайними значениями для вида трех признаков (Михин, 1955), недавно подтвержденными В.И. Романовым (1999, 2005), которая несомненно нуждается в дополнительном исследовании механизма обусловленности возникновения «краевого» фенотипа муксуна в условиях высоких широт).

Примечательно, что распределение популяций по кластерам произошло в соответствии с отмеченной выше гидрографической закономерностью – в один кластер вошли популяции рек, впадающих в эстуарии и заливы (Обская губа, рр. Гыда, Хатанга, Оленек), в другой попали популяции рек с разветвленными дельтовыми участками (Лены и Колымы), при этом популяция муксуна Хромской губы от последних двух на схеме в достаточной мере обособлена (рис. 2). Данный факт находит свое объяснение, если принять возможным согласованный характер эволюции шельфа Северного Ледовитого океана и дивергенции населяющих его реки популяций муксуна, что представляется правдоподобным в аспекте геологических и эволюционных событий. Наиболее вероятным представляется обусловленность возникновения наблюдаемого фенотипического разнообразия муксуна изменением условий обитания при локальных изменениях структуры шельфа и приустьевых участков рек, сопровождавшихся тектоническими поднятиями в восточной части ареала *Coregonus muksun* при понижениях соответствующих участков в западной части.

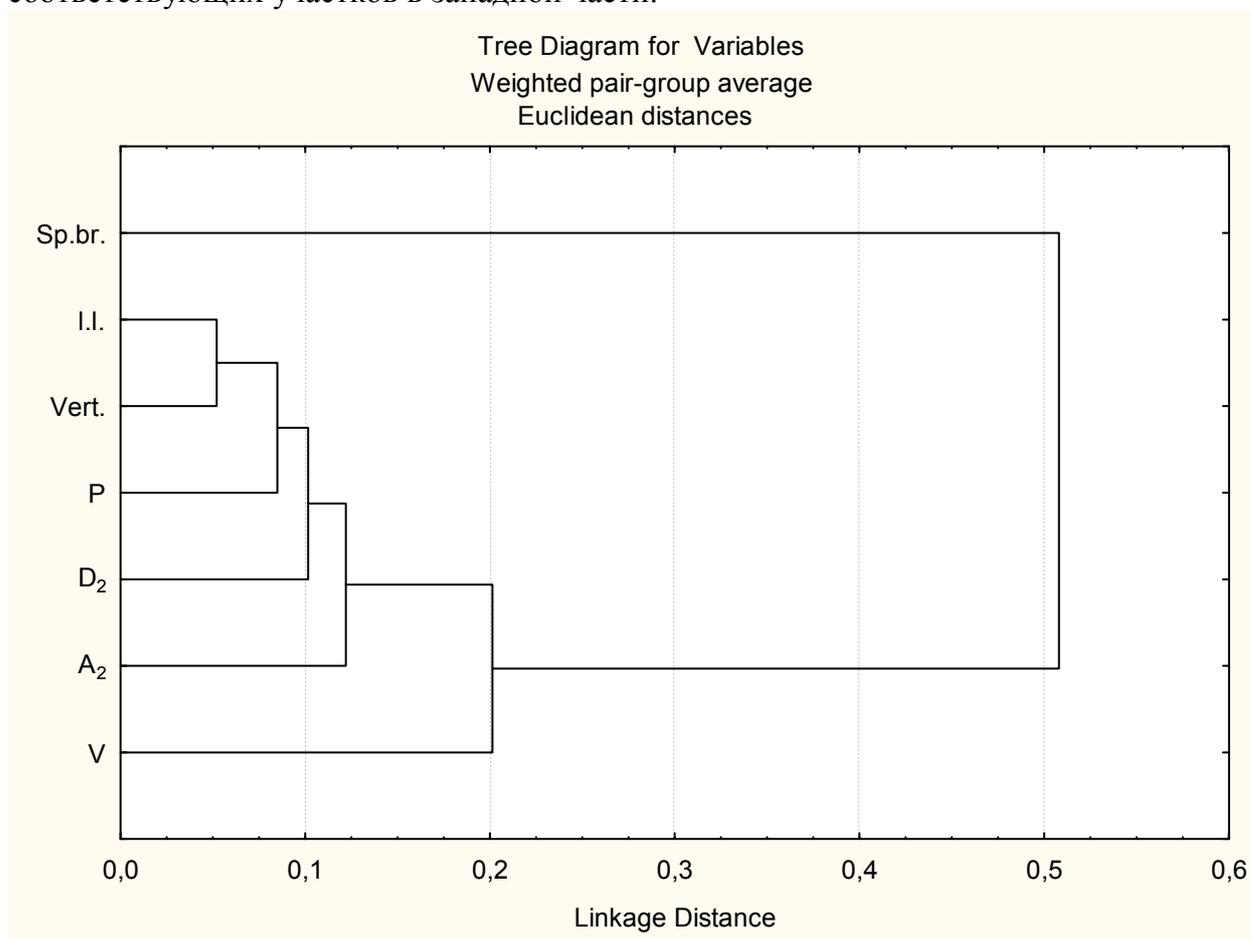


Рис. 3. Дендрограмма различий семи меристических признаков, использованных в классификации 11 выборок муксуна.

Fig. 3. Dendrogram of the differences of seven meristic traits used in the classification of the 11 samples of muksun.

С целью определения вклада признаков в результаты формальной классификации проведен кластерный анализ признаков на исходной матрице средневыворочных значений одиннадцати популяций муксуна (рис. 3). Наибольший вклад в распределение популяций по кластерам вносит число жаберных тычинок, которое образовал единичный, наиболее обособленный кластер. Остальные

признаки вошли в кластеры с меньшей степенью обособленности, которые составили число лучей в брюшном плавнике, число лучей в анальном, спинном и грудном плавниках. Двойной кластер образовали число чешуй в боковой линии и число позвонков, которые оказались наименее дифференцирующими признаками (рис. 3). Выходя за рамки многомерного подхода и анализируя изменчивость отдельных признаков муксуна, можно выделить три основных типа в характере изменений счетных признаков муксуна в направлении с запада на восток: куполообразный (число жаберных тычинок, число чешуй в боковой линии, число позвонков), уменьшающийся (число ветвистых лучей в анальном плавнике) и возрастающий (число ветвистых лучей в брюшном плавнике). Наименее географически изменчивым признаком является число ветвистых лучей в спинном плавнике, который можно выделить в четвертый, неизменчивый тип. При всех типах изменений наибольшая амплитуда изменчивости меристических признаков наблюдается в средней части ареала муксуна.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Половой диморфизм муксуна в морфологических признаках слабо выражен и проявляется в основном в больших у самцов относительных размерах всех плавников.

В размерно-возрастных группах изменения статистически достоверны по трем счетным признакам из девяти – числу жаберных тычинок, числу неветвистых и ветвистых лучей в спинном плавнике. Пластические признаки обнаруживают наиболее существенные изменения в размерно-возрастных группах, которые статистически достоверны по 23 признакам из 30.

Многомерный анализ онтогенетических изменений пластических признаков свидетельствует об увеличении морфологической обособленности муксунов по мере роста. Наибольшие индивидуальные различия наблюдаются у самых крупных рыб в популяции, наименьшие – в средних и в младших возрастах. Уровень размерно-возрастной изменчивости муксунов по пластическим признакам намного выше уровня индивидуальной и половой, о чем свидетельствует объединение рыб в кластеры в процессе иерархической классификации в размерно-возрастной последовательности.

Кластерный анализ имеющихся морфометрических описаний муксуна из водоемов нативного ареала по комплексу счетных признаков выявил значительную неоднородность вида *Coregonus muksun* с выделением в отдельные кластеры популяций из западной и восточной частей ареала, а также малотычинковых форм. Наибольший вклад в распределение популяций по кластерам внесло число жаберных тычинок.

Кластерный анализ изменчивости муксуна показал наилучшую пригодность для морфометрических исследований взвешенного парно-группового метода, а также метода Уорда с использованием Евклидовой метрики.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Александрова Е.Н., Кузнецов В.В. О внутривидовых формах ленского муксуна *Coregonus muksun* (Pallas) // Вестник МГУ. Биология, почвоведение. 1968. №1. С. 28-37.

Александрова Е.Н., Кузнецов В.В. Дифференциация муксуна р. Лены. 1. Морфометрическая характеристика четырех форм муксуна // Вестник МГУ. Биология, почвоведение. 1970. №4. С. 16-23.

- Берг Л.С.* Рыбы пресных вод и сопредельных стран. М.: Изд-во АН СССР, 1948. Т. 1. 468 с.
- Боровиков В.П., Боровиков И.П.* STATISTICA – Статистический анализ и обработка данных в среде Windows. М.: Филинь, 1998. 608 с.
- Есипов В.К.* Муксун *Coregonus muksun* (Pallas) Гыданского залива // Тр. Ин-та полярного земледелия, животноводства и промыслового хоз-ва. М.-Л.: Изд-во Главсевморпути, 1941. Вып. 15. С. 37-55.
- Зиновьев Е.А., Мандрица С.А.* Методы исследования пресноводных рыб. Пермь: Пермский университет, 2003. 113 с.
- Зайцев Г.Н.* Математическая статистика в экспериментальной ботанике. М.: Наука, 1984. 424 с.
- Карантонис Ф.Э., Кириллов Ф.Н., Мухомедияров Ф.Б.* Рыбы среднего течения р. Лены // Тр. Ин-та биологии Якут. фил. АН СССР. 1956. С. 1-142.
- Кириллов Ф.Н.* Ихтиофауна бассейна реки Вилюя // Тр. Ин-та биол. Якутск. фил. СО АН СССР, фауна рыб и беспозвоночных. М.: АН СССР, 1962. Вып. 8. С. 5-71.
- Кирилов Ф.Н.* Рыбы Якутии. М.: Наука, 1972. 360 с.
- Костицын В.Г.* Динамика популяционных параметров муксуна (*Coregonus muksun*) и признаки сукцессии эстуария южной части Обской губы // Первый конгресс ихтиологов России. Тез. докл. Астрахань. 1997. 115 с.
- Костицын В.Г., Крохалевский В.Р., Литвиненко А.И. и др.* Муксун *Coregonus muksun* (Pallas) в бассейне Оби: биология, проблемы охраны и использования промысловых запасов // Оценка запасов и проблемы регулирования рыболовства на внутренних водоемах России // Тр. Пермского отделения ГосНИОРХ. 2003. Т. V. С. 122-134.
- Крохалевский В.Р., Андриенко Е.К., Матковский А.К. и др.* Состояние запасов сиговых рыб в Обском бассейне // Биология, биотехника разведения и промышленного выращивания сиговых рыб. Мат. научно-произв. совещ. 19-21 декабря 2001 г. г. Тюмень. 2001. С. 73-78.
- Линдберг Г.У.* Крупные колебания уровня океана в четвертичный период. Л.: Наука, 1972. 548 с.
- Литвиненко А.И., Крохалевский В.Р., Андриенко Е.К.* Основные направления искусственного воспроизводства полупроходных рыб в Обь-Иртышском бассейне // Биологические ресурсы и проблемы развития аквакультуры на водоемах Урала и Западной Сибири. Тез. докл. Всеросс. конфер. 17-18 сент. 1996 г. Тюмень: СибрыбНИИпроект, 1996. С. 87-89.
- Лукьянчиков Ф.Н.* Рыбы системы р. Хатанги. Сб. Рыбы и кормовые ресурсы бассейнов рек и водохранилищ Восточной Сибири. Красноярск. Тр. Красноярского отд. СибНИИРХ. 1967. Т. 9. С. 11-93.
- Матковский А.К.* Основные закономерности динамики численности муксуна *Coregonus muksun* реки Обь // Вопросы рыболовства. 2006. Т. 7. №3(27). С. 505-521.
- Меньшиков М.И.* О географической изменчивости муксуна [*Coregonus muksun* (Pallas)] // Доклады АН СССР. 1946. Т. 52. С. 739-742.
- Михин В.С.* Рыбы озера Таймыр и Таймырской губы // Тр. ГосНИОРХ. 1955. Т. 35. С. 35-43.
- Новиков А.С.* Рыбы реки Колымы. М.: Наука, 1966. 134 с.
- Правдин И.Ф.* Руководство по изучению рыб. М.: Пищевая промышленность, 1966. 376 с.
- Решетников Ю.С.* Экология и систематика сиговых рыб. М.: Наука, 1980. 301 с.

Решетников Ю.С. Coregonus muksun (Pallas, 1814) – муксун. В кн.: Аннотированный каталог круглоротых и рыб континентальных вод России. М.: Наука, 1998. С. 45.

Решетников Ю.С. Coregonus muksun (Pallas, 1814) – муксун. В кн.: Атлас пресноводных рыб России. М.: Наука, 2002. С. 145-147.

Романов В.И. К вопросу о популяционной структуре муксуна из водоемов Таймыра // Вестник Томского гос. пед. ун-та. 1999. Вып. 7(16). С. 38-43.

Романов В.И. Фауна, систематика и биология рыб в условиях озерно-речных гидросистем Южного Таймыра // Автореф. диссерт. на соиск. уч. степени доктора биолог. наук. Томск: ТГУ, 2005. 44 с.

Соколов А.А. Гидрография СССР. Л.: Гидрометеиздат, 1952. 471 с.

Сыч-Аверенцева Н.В. О меристических признаках некоторых представителей сем. Salmonidae реки Лены. Тр. Якутск. рыбохоз. ст. СевНИОРХ. 1933. Вып. 2. С. 175-208.

Тяптыргянов М.М. Рыбы северо-востока Яно-Индибирской низменности. М.: Наука, 1980. 112 с.

Черешнев И.А., Волобуев В.В., Шестаков А.В., Фролов С.В. Лососевидные рыбы Северо-Востока России. Владивосток: Дальнаука, 2002. 496 с.

POPULATION STRUCTURE MUKSUN *COREGONUS MUKSUN* (PALLAS) ON THE MERISTIC CHARACTERISTICS

© 2011 y. V.G. Kostitsyn

*Perm department of the State Scientific Research Institute
of Lake and River Fisheries, Perm*

Variability of countable and plastic signs of mукsun. Sexual dimorphism Ob mукsun weakly expressed. Statistically significant size-but-age-related changes are subject 19 of 32 plastic signs and 3 from 9-countable. Cluster analysis of 11-populations of native Area mукsun recruitment of countable characters long hall considerable heterogeneity of species *Coregonus muksun*.

Key words: mукsun, morphology, characteristics, size-age variability, population structure, clustering analysis.