

Ohno S., Atkin N.B. Comparative DNA values and chromosome complements of eight species of fishes // *Chromosoma*. 1966. Vol. 18, N 3. P. 455–466.

Ohno S., Muramoto J., Klein J., Atkin N.B. Diploid-tetraploid relationship in clupeoid and salmonid fish of the Pacific // *Chromosomes Today*. 1969. Vol. 2. P. 139–147.

Svärdson G. Chromosome studies on Salmonidae // *Annu. Rept. Swed. St. Inst. Freshwater Fish. Res. Drottningholm*, 1945. N 23. P. 1–151.

УДК 597.553.2

О ВНУТРИВИДОВОЙ СТРУКТУРЕ СИГА-ПЫЖЬЯНА *COREGONUS LAVARETUS PIDSCHIAN* (GMELIN) ВОДОЕМОВ ЯКУТИИ

М.М. Тяптырянов

Сиг — *Coregonus lavaretus* (L.) — имеет циркумполярное распространение. Он населяет водоемы Англии, Швеции, Финляндии, Норвегии, Дании и других стран бассейна Балтийского моря. В пределах СССР обитает в бассейнах рек Европейского Севера и Сибири, за исключением р. Амгуэма. На Американском континенте сиг отмечен в водах Аляски и Канады. Близкая форма (*C. clupeaformis* (Mitchill)) обитает во многих водоемах Северной Америки (Kennedy, 1953а,в; Решетников, 1980).

В Сибири пыжьян встречается в реках, впадающих в моря Карское, Лаптевых, Восточно-Сибирское, а также в озерах Субарктической и южной горной зон. Северной границей распространения является 75° с.ш. (оз. Таймыр). У южной границы своего ареала, проходящей по 50° с.ш., пыжьян обитает в верховьях Оби и Енисея, в Телецком озере, в тувинских озерах — Азас, Кадыш и других, монгольском озере Хубсугул, Байкале, Ципо-Ципиканских озерах (Москаленко, 1971). Обычно пыжьян обитает в реках на всем их протяжении, населяя русла, дельты, заливные водоемы, притоки, озера. Такое разнообразие условий существования способствовало некоторому видоизменению меристических и пластических признаков, что привело к описанию многими исследователями 33 подвидов и более 100 форм в ранге *natio*, *subnatio*.

Просмотр музейных коллекций, обширный собственный материал и анализ литературных данных позволили Ю.С. Решетникову (1980) выделить в рамках вида *C. lavaretus* (L.) только шесть подвидов. К подвиду *C. lavaretus pidschian* (Gmelin) относятся малотычинковые сиви из бассейнов рек Северного Ледовитого океана. Сюда же относится и описанный ранее ледниково-равнинный сиг (Кириллов, 1972; Шапошникова, 1974). Выделенные подвиды сегов характеризуются чрезвычайной пластичностью, различным темпом роста, сроками созревания, сроками нереста и другими морфоэкологическими показателями.

Ниже приведены диагностические признаки наиболее изученного нами сига-пыжьяна р. Хромы: *D* III–V 10–13, *A* III–IV 10–14, *P* I 14–15, *V* II 10–11, число чешуй в боковой линии 71–87, жаберных тычинок 16–25, позвонков 58–64 (табл. 1).

Тело высокое с сильно или слабо выраженным горбом, начинающимся сразу от затылка.

Таблица 1

Меристические признаки сига-пыжьяна р. Хромы

Признак	Колебание	$X \pm m$	σ	C	Число рыб
<i>L</i>	23,3–44,8	34,74 ± 0,42	4,93	14,19	135
<i>II</i>	71–87	77,58 ± 0,30	3,59	4,63	143
<i>V_t</i>	58–64	59,31 ± 0,12	1,27	2,14	112
<i>sp. br.</i>	16–25	20,62 ± 0,13	1,55	7,52	143
<i>D</i>	10–13	11,10 ± 0,06	0,72	6,49	145
<i>A</i>	10–14	12,39 ± 0,07	0,82	6,62	137
<i>P</i>	14–15	14,12 ± 0,04	0,30	2,12	56
<i>V</i>	10–11	10,13 ± 0,03	0,35	3,45	133

Обозначения. *L* – длина тела по Смитту, см; *II* – число чешуй в боковой линии; *V_t* – число позвонков; *sp. br.* – жаберных тычинок; *D* – число ветвистых лучей в спинном плавнике; *A* – число ветвистых лучей в анальном плавнике; *P* – число ветвистых лучей в грудном плавнике; *V* – число ветвистых лучей в брюшном плавнике.

Анализ полового диморфизма, проведенный нами впервые для сига нагульной части популяции с половыми продуктами на III стадии зрелости в осенний период (сентябрь 1970 г.) показал, что ни по одному из сравниваемых меристических и пластических признаков реальных различий не наблюдается. Это позволило нам проводить дальнейший морфометрический анализ без разделения материала по половому признаку.

При сравнении морфологических признаков сига исследуемого нами видно, что у сига из района р. Хромы и Хромской губы 80% сравниваемых признаков имеет существенные различия с сигом р. Вилюя и 90% – расхождение с сигом р. Колымы. Наибольшие различия отмечены в меристических признаках – в количестве позвонков и чешуй в боковой линии, из пластических признаков – в длине головы, наименьшей высоте тела и в длине грудных и брюшных плавников.

Сравнение меристических признаков сига-пыжьяна водоемов Сибири и Чукотки (табл. 2) дало достоверные различия почти по всем признакам, порой достигающим $t_{st.} = 18,9$. Но эти величины не позволяют судить о степени различия и, как показали работы В.Л. Андреева, Ю.С. Решетникова (1977) и Ю.С. Решетникова (1980), их значения предназначены исключительно для проверки гипотезы о равенстве средних значений признака в сравниваемых выборках, и они свидетельствуют только о том, есть различия между выборками или их нет.

Более детальное и наглядное представление о структуре сига-пыжьяна водоемов Сибири и Чукотки дает графическое изображение в виде дендрограммы сходства (рисунок), построенной на основе расчислений матрицы дивергенции (табл. 3) по меристическим признакам. Здесь при сравнении мы сознательно опустили данные по сигу из других водоемов Якутии ввиду большого разброса счетных признаков и средних показателей, а также для более четкого сравнения сига бассейна р. Хромы и Хромской губы как ледниково-равнинного сига, ранее описанного Ф.Н. Кирилловым (1972) и Г.Х. Шапошниковой (1974, 1977) как самостоятельный подвид, с сигами из других водоемов.

Таблица 2

Меристические признаки сига-пыжьяна водоемов Сибири и Чукотки

Признак	Нижняя Обь (Меньшиков, 1949)		Надым (Коломин, 1974)		Гыда (Шапошникова, 1941)		Юрибей (Вышегородцев, 1973)	
	$\bar{X} \pm m$	σ	$\bar{X} \pm m$	σ	$\bar{X} \pm m$	σ	$\bar{X} \pm m$	σ
<i>ll</i>	81,93 ± 0,42	3,61	83,92 ± 0,54	4,36	79,23 ± 0,46	4,15	80,50 ± 0,56	3,88
<i>D</i>	11,74 ± 0,08	0,72	12,10 ± 0,18	1,45	11,23 ± 0,14	1,04	12,12 ± 0,13	0,92
<i>A</i>	13,09 ± 0,09	0,79	13,59 ± 0,18	1,45	12,34 ± 0,10	0,89	13,65 ± 0,13	0,99
<i>sp. br.</i>	21,73 ± 0,23	1,93	22,85 ± 0,26	2,10	19,82 ± 0,15	1,32	20,46 ± 0,22	1,52
<i>V_t</i>	61,66 ± 0,11	0,90	59,58 ± 0,35	2,82	59,67 ± 0,17	1,24	58,97 ± 0,56	1,77

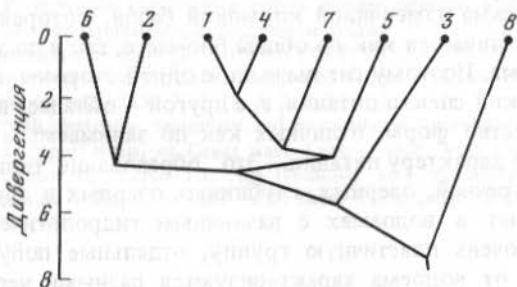
Таблица 2 (продолжение)

Признак	Хаганга (Лукьянчиков, 1963)		Виллой (Кириллов, 1972)		Бассейн Хромской губы (наши данные)		Анадырь (сиг-горбун, по ма- териалам Ю.С. Решетников, <i>n</i> = 100)	
	$\bar{X} \pm m$	σ	$\bar{X} \pm m$	σ	$\bar{X} \pm m$	σ	$\bar{X} \pm m$	σ
<i>ll</i>	81,62 ± 0,34	3,25	82,06 ± 0,40	3,40	77,58 ± 0,30	3,59	81,8 ± 0,30	3,2
<i>D</i>	11,31 ± 0,04	0,38	11,14 ± 0,09	0,90	11,10 ± 0,06	0,72	11,0 ± 0,08	0,8
<i>A</i>	12,34 ± 0,07	0,70	11,40 ± 0,13	1,30	12,39 ± 0,07	0,82	11,1 ± 0,07	0,7
<i>sp. br.</i>	18,42 ± 0,18	1,72	19,65 ± 0,14	1,40	20,62 ± 0,13	1,55	24,1 ± 0,13	1,3
<i>V_t</i>	61,55 ± 0,13	1,01	60,68 ± 0,15	1,49	59,31 ± 0,12	1,27	61,5 ± 0,09	0,89

Таблица 2 (окончание)

Признак	t _{гр} с сигмами							
	Нижняя Обь — Бас. Хр. губы	Надым — Бас. Хр. губы	Гьда — Бас. Хр. губы	Юрибей — Бас. Хр. губы	Хатанга — Бас. Хр. губы	Вилюй — Бас. Хр. губы	Анадырь — Бас. Хр. губы	
<i>И</i>	8,4 ===	10,2 =====	3,0 ===	4,6 ===	9,0 ===	9,9 ===	9,6 ===	
<i>D</i>	6,4 ===	5,3 ===	0,9	7,1 ===	2,9 ===	0,4	1,0	
<i>A</i>	6,1 ===	6,3 ===	0,4	8,5 ===	0,5	6,7 ===	14,0 =====	
<i>sp. br.</i>	4,2 ===	7,7 ===	4,0 ===	0,6	10,0 =====	5,1 ===	18,9 =====	
<i>V_r</i>	14,4 =====	0,7	1,3	0,6	12,6 =====	7,2 ===	14,6 =====	

Примечание: Подчеркнуты достоверные различия при трех уровнях значимости.



Дендрограмма сходства 8 популяций сига-пыжьяна из водоемов Сибири и Чукотки
 Номера выборок: 1 – район Хромской губы; 2 – р. Обь; 3 – р. Надым; 4 – р. Гыда; 5 – р. Юрибей; 6 – р. Хатанга; 7 – р. Вилюй; 8 – р. Анадырь

Анализ дендрограммы в целом позволяет сделать вывод о низком уровне дивергенции сравниваемых популяций сегов ($D = 2,0-7,5$), что косвенно свидетельствует о близости рассматриваемых сегов и подтверждает точку зрения Ю.С. Решетникова (1980) о целостности сига-пыжьяна бассейна Северного Ледовитого океана, в том числе и ледовитоморского сига из водоемов Якутии, как подвида.

В этой связи уместно привести заключение Ю.С. Решетникова (1963а,б, 1979, 1980, 1981) о бесполезности чрезмерного дробления видов и увлечения биостатистикой, которые в большинстве случаев сводятся к индивидуальной и половой изменчивости.

Изменчивость организмов рассматривается как приспособительное свойство, находящееся в прямой зависимости от условий их жизни, и, как показали результаты исследований (Никольский, 1953, 1980; Nikolsky et al., 1973), чем менее стабильны условия жизни популяции или вида, тем большая изменчивость наблюдается в данной популяции или у данного вида; изменчивость тем больше, чем к более изменчивым условиям приспособлен вид.

Полиморфизм сегов связан с особенностями кормовой базы северных водоемов (Решетников, 1963а). Северные водоемы обладают сравнитель-

Таблица 3

Матрица дивергенции меристических признаков сига-пыжьяна водоемов Сибири и Чукотки

Район	Хрома	Н.Обь	Надым	Гыда	Юрибей	Хатанга	Вилюй	Анадырь
	1	2	3	4	5	6	7	8
1		6,01	9,69	2,15	4,22	5,88	4,40	5,34
2			5,96	5,79	5,11	4,55	5,38	6,26
3				6,78	4,26	10,22	6,50	8,81
4					3,87	5,51	2,83	8,01
5						6,60	5,05	7,60
6							4,80	7,23
7								5,02

но бедной и весьма изменчивой кормовой базой, которая в разные годы существенно различается как по общей биомассе, так и по значению отдельных видов корма. Поэтому сиг-пыжьян, с одной стороны, вынужден иметь довольно широкий спектр питания, а, с другой — обладает полиморфизмом и имеет множество форм, отличных как по занимаемым экологическим нишам, так и по характеру питания. Это образование типично проходной формы, озерно-речной, озерных, глубинных озерных и других форм сига, которые обитают в водоемах с различным гидрологическим режимом и составляют очень пластичную группу, отдельные популяции которой в зависимости от водоема характеризуются разными чертами строения, своеобразным ростом, сроком наступления половой зрелости, местами и сроками нереста (Кириллов, 1972; Козьмин, 1971; Канеп, 1974; Решетников, 1979, 1980, 1981).

ЛИТЕРАТУРА

- Андреев В.Л., Решетников Ю.С. Исследование внутривидовой и морфологической изменчивости сегов *Coregonus lavaretus* L. методами многомерного статистического анализа // Вопр. ихтиологии. 1977. Т. 17, вып. 5. С. 862–878.
- Вышегородцев А.А. Питание сибирской ряпушки в бассейне р. Юрибей (бассейн Гыданского залива) // Водоемы Сибири и перспективы их рыбохозяйственного использования. Томск: Изд-во Том. ун-та, 1973. С. 71–72.
- Канеп С.В. Общие закономерности роста и полового созревания сига *Coregonus lavaretus* L. в водоемах СССР // Вопр. ихтиологии. 1974. Т. 14, вып. 6. С. 1053–1065.
- Кириллов Ф.Н. Рыбы Якутии. М.: Наука, 1972. 360 с.
- Козьмин А.К. О фенотипической изменчивости печорского сига-пыжьяна // Тр. ВНИРО. 1971. Т. 86, вып. 6. С. 118–130.
- Коломин Ю.М. Экология сига-пыжьяна из р. Надым // Биологические проблемы Севера. Якутск: Якут. кн. изд-во, 1974. Вып. 2. С. 86–89.
- Лукьянчиков Ф.В. Материалы по биологии и промыслу сиговых рыб бассейна р. Хантага // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки. 1963. Вып. 2. С. 36–40.
- Меньшиков М.И. О возрастной и географической изменчивости сегов *Coregonus nasus* (Pallas) и *Coregonus lavaretus pidschian* (Gmelin) // Учен. зап. Перм. ун-та. 1949. Т. 5, вып. 1. С. 77–82.
- Москаленко Б.К. Сиговые рыбы Сибири. М.: Пищепромиздат, 1971. 182 с.
- Никольский Г.В. О биологической специфичности фаунистических комплексов и значении их анализа для зоогеографии // Очерки по общим вопросам ихтиологии. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1953. С. 65–76.
- Никольский Г.В. Структура вида и закономерности изменчивости рыб. М.: Пищ. пром-сть, 1980. 183 с.
- Решетников Ю.С. Изменчивость и многообразие форм сегов в связи с особенностями их питания в водоемах Севера // Докл. АН СССР. 1963а. Т. 152, № 6. С. 1465–1466.
- Решетников Ю.С. Об изменчивости сегов // Зоол. журн. 1963б. Т. 42, вып. 8. С. 1187–1199.
- Решетников Ю.С. Изменчивость рыб и экологическое прогнозирование // Изменчивость рыб пресноводных экосистем. М.: Наука, 1979. С. 5–12.
- Решетников Ю.С. Экология и систематика сиговых рыб. М.: Наука, 1980. 301 с.
- Решетников Ю.С. Новый этап в морфологических исследованиях сиговых рыб // Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера. Петрозаводск: Карел. фил. АН СССР, 1981. С. 7–10.
- Решетников Ю.С. Синэкологический подход к динамике численности рыб // Всесоюз. конф. по теории формирования численности и рационального использования стад промысловых рыб. М.: Наука, 1982. С. 260–262.
- Шапошникова Г.Х. Сиг-пыжьян *Coregonus lavaretus pidschian* (Gmelin) водоемов Советского Союза // Вопр. ихтиологии. 1974. Т. 14, вып. 5. С. 749–768.

- Шапошникова Г.Х. История расселения сигов полиморфного вида и некоторые соображения о его внутривидовой дифференциации // Основы классификации и филогении лососевидных рыб. Л.: ЗИН АН СССР, 1977. С. 78–86.
- Kennedy W.A. The morphometry of the Coregonine fishes of Great Bear Lake. N.W.T. // J. Fish Res. Board Canad. 1953a. Vol. 10. N 2. P. 51–61.
- Kennedy W.A. Growth, maturity, fecundity and mortality in the relatively unexploited white fish, *Coregonus clupeaformis*, of Great Slave Lake // Ibid. Vol. 10. N 7. P. 413–414.
- Nikolsky G., Bogdanov A., Lapin Yu. On fecundity as a regulatory mechanism in fish population dynamics // Rapp. et proc.-verb. reun. Cons. perm. int. explor. mer. 1973. Vol. 164. P. 174–177.

УДК 597.553.2

ИССЛЕДОВАНИЕ ПИЩЕВЫХ ВЗАИМООТНОШЕНИЙ РЫБ И ОБЕСПЕЧЕННОСТИ ИХ ПИЩЕЙ НА МОДЕЛИ

Ю.С. Решетников, В.В. Михайлов

При современном экосистемном подходе к анализу изменений структурного рыбного населения водоема в целом и численности отдельных популяций решающее значение приобретают вопросы питания и пищевых взаимоотношений рыб. В этом плане важное значение имеют количественные методы анализа: расчет суточных, месячных и годовых рационов, определение трат на обмен и на прирост биомассы, изменение спектра питания, определение степени удовлетворения пищевых потребностей и анализ степени использования рыбами кормовой базы водоема. Переход к количественным методам оценки питания и пищевых взаимоотношений широко используется в рыбохозяйственных исследованиях последних лет и при построении математических моделей (Ивлев, 1955; Михайлов, 1978; Меншуткин, Казанский, 1981; Hynes, 1950, Pillay, 1952; Fritz, 1974; Hyslop, 1974; Kawakami, Vazzoler, 1980; Gonzalez-Sansan, Betancourt, 1983; и др.).

Обеспеченность пищей и пищевые взаимоотношения типа хищник—жертва, конкуренция и т.п. во многом оказывают решающее влияние на структуру функциональных связей между членами рыбной части сообщества в любой экосистеме. Обеспеченность пищей определяет выживание личинок и молоди, а именно ранние условия перехода молоди на внешнее питание и ее нагул предопределяют численность будущих поколений, и в конечном счете и всей популяции. Обеспеченность пищей взрослых особей и их пищевые взаимоотношения с другими членами сообщества оказывают решающее влияние на динамическое равновесие между популяциями рыб в каждом водоеме.

Современный экологический подход к решению многих рыбохозяйственных задач предполагает не только использование элементарной статистики с вычислением средней и ошибки. Необходима оценка и точности исследования. Вместе с тем постоянно встречающиеся в рыбохозяйственных работах заключения о том, что кормовая база "недоиспользуется" или "хорошо используется" не обосновываются надежными количественными расчетами и "представляют собой в значительной мере произвольные и субъективные мнения" (Методы..., 1968, с. 12).