

УДК 597

А. С. ЯКОВЛЕВА

### ИНДИВИДУАЛЬНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ ЧИРА (ЩОКУРА) ВОДОЕМОВ ЯМАЛА И ПОЛЯРНОГО УРАЛА

Проведение сравнительного анализа животных, в частности рыб, различных популяций по морфологическим признакам возможно лишь в том случае, если индивидуальная изменчивость этих признаков не будет затмевать их межпопуляционные отличия. Необходимость рассмотрения диапазона индивидуальной изменчивости изучаемых признаков исходит из факта существования морфологического разнообразия особей, составляющих популяцию. Рассмотрение ее должно предшествовать анализу отличий популяций. Кроме того, в настоящее время установлено, что в основе индивидуальной изменчивости лежит генетическая разнородность популяции, которая выражается определенной степенью видимой морфологической изменчивости (Майр, 1947). Эта разнородность определяет способность противостоять неблагоприятному сочетанию внешних факторов, приспособительно реагировать на изменение внешней среды, что и выражается в варьировании признаков. Все это говорит о том, что изучение размаха и закономерностей индивидуальной изменчивости имеет самостоятельное значение для понимания природы приспособляемости популяций к условиям среды.

Накопление данных по степени вариабельности морфологических признаков у рыб вообще представляет немалый интерес, поэтому поставлена задача выяснения диапазона индивидуальной изменчивости ряда признаков, применяемых в систематике рыб, и некоторых интерьерных признаков чира озер Ямала и Полярного Урала. Всего исследовано 376 особей по интерьерным признакам и 402 по признакам, применяемых в систематике.

В качестве основного критерия степени изменчивости морфологических признаков рыб нами был использован коэффициент вариации ( $C = \frac{\sigma \cdot 100}{M}$ ) — процентное отношение среднего квадратического отклонения к средней величине того или иного признака. Коэффициент вариации ( $C$ ) дает возможность сравнивать изменчивость различных признаков у различных животных.

#### Индивидуальная изменчивость экстерьерных признаков

Литературные данные, характеризующие индивидуальную изменчивость некоторых морфологических признаков разных видов рыб (табл. 1),

показывают, что значения коэффициентов вариации относительно невелики. Так, меристические признаки (количество жаберных тычинок, количество чешуй в боковой линии, количество ветвистых лучей в спинном и анальном плавниках) обнаруживают изменчивость в пределах 1,6—10,4% у ельца — *Leuciscus leuciscus baicalensis* (Кафанова, 1952), леща — *Abramis brama* (Попова, 1952), плотвы — *Rutilus rutilus* (L.) и окуня — *Perca fluviatilis* (Беляева, 1946). Значение коэффициентов вариации пластических признаков (длина головы, наибольшая и наименьшая высота тела, наибольшая и наименьшая высота головы, продольный диаметр глаза и длина верхней челюсти, %) у этих видов рыб и у щуки — *Esox lucius* L. (Максунов, 1961) колеблется от 1,6 до 10,5%. Анализ наших данных (табл. 2) показывает, что соответствующие признаки у чира имеют индивидуальную изменчивость, сходную с изменчивостью, наблюдающейся у других рыб.

Рыбы в отличие от других позвоночных обладают высокой пластичностью и приспособляемостью к различным условиям обитания. Поэтому интересно провести сравнение индивидуальной изменчивости рыб и высших позвоночных животных.

Таблица 1

Величина коэффициента вариации некоторых морфологических признаков рыб

Признаки	Щука (Максунов, 1961)	Елец (Ка- фанова, 1952)	Лещ (Попова, 1952)	Плотва, окунь (Беляева, 1946)	
Длина тела . . . . .	18,6	6,2	6,5	18,7	24,8
Колич. жаберных тычинок . . . .	—	10,4	3,3	—	6,3
Колич. чешуй в II . . . . .	—	4,2	1,6	2,7	—
Колич. лучей в Д . . . . .	—	—	3,7	3,3	—
Колич. лучей в А . . . . .	—	5,4	4,6	4,7	—
<i>В % длины тела</i>					
длина головы . . . . .	4,0	6,8	—	6,0	4,3
наибольшая высота тела . . . . .	10,5	8,9	2,9	6,4	5,7
наименьшая высота тела . . . . .	9,2	8,5	9,1	—	4,8
<i>В % длины головы</i>					
наибольшая высота головы . . . . .	—	4,6	2,1	5,7	6,1
наименьшая высота головы . . . . .	—	4,3	1,6	—	6,7
продольный диаметр глаза . . . . .	10,0	8,8	4,7	8,1	10,7
длина верхней челюсти . . . . .	—	—	—	—	7,9
Колич. экз. . . . .	103	53	100	30	30

Для сравнения изменчивости исследованных признаков, которые обычно используются в систематике рыб, с изменчивостью морфологических признаков наземных позвоночных приведем несколько примеров<sup>1</sup>, показывающих степень индивидуальной изменчивости для некоторых из них. У представителей рода *Leptodeira* (рептилии) *C* для отношения длины хвоста к длине тела колеблется в пределах 1,9—13,54% (Duellman, 1958). У хищных птиц Каттингер (Kattinger, 1929) нашел, что соотношения отдельных элементов в скелете крыла и ног в очень малой степени подвержены индивидуальным колебаниям. По Лэку (1949), у птиц *C* длины крыла 1,1—2,4%; длины клюва 4,0—7,7%. Изменчивость экстерьерных

<sup>1</sup> В примерах приводятся и абсолютные и относительные показатели. Следует иметь в виду, что изменчивость абсолютных показателей должна быть несколько больше, чем относительных.

Коэффициент вариации морфологических признаков чира ( $C \pm m_c$ ) в водоемах

Таблица 2

Признаки	Ядро-То					Ворна-То				
	2+	3+	4+	5+	6+	7+	3+	4+	5+	
Длина тела, по Смитту . . . . .	4,9±0,8	5,1±0,4	9,3±1,1	6,1±0,8	6,6±0,7	7,3±1,2	11,4±1,9	4,1±0,5	8,9±1,9	
Колич. жаберных тычинок . . . . .	3,6±0,5	3,1±0,3	5,1±0,6	4,9±0,6	4,3±0,5	3,8±0,6	8,9±0,5	4,0±0,5	5,2±1,1	
Колич. чешуй в II . . . . .	3,0±0,4	3,5±0,3	2,5±0,3	4,0±0,5	3,6±0,4	3,2±0,5	3,6±1,6	2,8±0,4	4,3±0,9	
Колич. ветвистых лучей в Д . . . . .	6,0±0,9	6,2±0,5	5,3±0,6	7,1±0,9	6,3±0,7	6,3±1,0	6,2±1,0	5,6±0,8	4,2±0,9	
Колич. ветвистых лучей в А . . . . .	5,7±0,9	5,4±0,4	6,0±0,7	4,3±0,5	5,7±0,6	5,4±0,9	6,7±1,1	6,9±0,9	4,9±1,1	
<i>В % длины тела</i>										
Длина головы . . . . .	2,7±0,4	3,1±0,3	2,1±0,2	2,6±0,3	3,2±0,3	2,7±0,4	3,1±0,5	2,0±0,2	2,0±0,4	
Наибольшая высота тела . . . . .	4,6±0,7	5,6±0,4	4,6±0,6	4,6±0,6	5,9±0,7	6,4±1,1	6,1±1,0	5,5±0,7	4,7±1,0	
Наименьшая высота тела . . . . .	4,9±0,8	4,1±0,3	3,9±0,5	3,3±0,4	5,1±0,5	3,5±0,5	5,2±0,8	5,0±0,7	5,0±1,1	
<i>В % длины головы</i>										
Наибольшая высота головы . . . . .	4,4±0,7	5,2±0,4	4,1±0,5	4,8±0,6	5,9±0,7	6,8±1,1	3,5±0,6	3,7±0,5	5,3±1,1	
Наименьшая высота головы . . . . .	5,9±0,9	10,4±0,8	6,2±0,8	7,2±0,9	7,9±0,7	4,8±0,8	6,2±1,0	6,3±0,9	6,8±1,5	
Продольный диаметр глаза . . . . .	4,7±0,7	5,9±0,4	6,3±0,8	6,0±0,7	7,2±0,8	6,8±1,1	8,5±1,4	6,3±0,9	9,2±2,1	
Длина верхней челюсти . . . . .	5,2±0,8	1,2±0,1	5,4±0,6	7,0±0,9	6,4±0,7	5,9±1,0	5,2±0,6	4,5±0,6	5,4±1,1	
<i>В % длины тела</i>										
Длина кишечника . . . . .	7,3±1,1	5,6±0,4	4,3±0,5	6,5±0,8	6,3±0,7	7,3±1,2	6,1±1,0	6,0±0,8	4,3±0,9	
Колич. экз. . . . .	20	75	31	27	36	17	17	25	10	

Признаки	Ворна-То					Пайхур-То				
	6+	7+	8+	5+	6+	7+	6+	7+	8+	
Длина тела, по Смитту . . . . .	6,7±1,6	3,7±0,6	4,2±1,1	10,4±2,4	8,1±0,8	2,7±0,5	7,1±1,4	8,3±1,3	6,3±1,0	
Колич. жаберных тычинок . . . . .	4,8±1,1	5,5±1,0	5,1±1,3	3,1±0,7	3,3±0,3	2,0±0,3	3,3±0,6	3,3±0,5	3,1±0,5	
Колич. чешуй в II . . . . .	2,9±0,5	2,9±0,6	4,4±1,1	4,7±1,1	3,8±0,4	3,4±0,6	4,4±0,9	6,2±1,0	4,4±0,7	
Колич. ветвистых лучей в Д . . . . .	6,0±1,4	6,5±1,1	4,7±1,2	7,2±1,7	7,0±0,7	6,0±1,1	6,4±1,3	7,5±1,2	6,2±1,0	
Колич. ветвистых лучей в А . . . . .	7,9±1,8	6,2±1,1	7,7±2,0	4,5±1,0	6,5±0,7	7,2±1,2	4,7±0,9	6,6±1,1	6,0±1,0	
<i>В % длины тела</i>										
Длина головы . . . . .	3,5±0,8	2,9±0,5	2,9±0,7	5,7±1,3	4,1±0,4	5,5±1,0	4,8±0,9	6,0±1,0	4,6±0,7	
Наибольшая высота тела . . . . .	5,6±1,3	3,2±0,6	3,2±0,8	5,5±1,3	4,8±0,5	6,3±1,1	6,6±1,3	5,9±1,0	9,1±1,5	
Наименьшая высота тела . . . . .	4,5±1,0	6,0±1,1	3,5±0,9	5,0±1,1	6,3±0,6	5,1±0,9	5,0±1,0	5,6±0,9	6,3±1,0	
<i>В % длины головы</i>										
Наибольшая высота головы . . . . .	4,0±0,9	4,6±0,8	2,9±0,7	8,0±1,9	7,4±0,8	8,8±1,6	6,2±1,2	8,1±1,3	5,8±0,9	
Наименьшая высота головы . . . . .	7,1±1,6	6,7±1,2	3,6±0,9	9,5±2,2	7,9±0,8	13,3±2,5	10,8±2,2	11,9±2,0	11,1±1,8	
Продольный диаметр глаза . . . . .	8,0±1,9	4,8±0,9	2,7±0,7	11,0±2,6	9,6±1,0	9,2±1,7	9,8±2,0	11,4±1,9	9,1±1,5	
Длина верхней челюсти . . . . .	4,4±1,0	3,7±0,6	3,7±1,0	4,8±1,1	8,1±0,8	3,3±0,6	7,6±1,5	8,5±1,4	7,4±1,2	
<i>В % длины тела</i>										
Длина кишечника . . . . .	12,36±2,9	4,4±0,8	3,6±0,9	5,9±1,4	5,6±0,6	5,2±0,9	6,2±1,2	7,1±1,1	9,7±1,6	
Колич. экз. . . . .	9	15	7	9	42	14	12	18	18	

признаков, используемых в систематике у некоторых видов трясогузок, выражается коэффициентом вариации от 1 до 21% (Береговой, 1962). Коэффициенты вариации крыла, хвоста и клюва, полученные при изучении зимородка (*Halcyon chloris pealei* Finsch et Hartlaub) о. Ту-туила (архипелаг Самоа), достигают 4,54% (Майр, 1956).

Представление о степени варьирования признаков у млекопитающих можно получить из следующих данных. В. И. Цалкин (1947) приводит ряд коэффициентов вариации абсолютных размеров черепов взрослых особей кабарги. Из приведенных им данных видно, что *C* для различных краниологических признаков различны: от 1,4% (кондилобазальная длина черепа алтайской кабарги) до 32,7% (длина свободного отростка носовых костей верхоянской кабарги). В. Н. Павлиным (1950) получены данные для уральского крота, показывающие колебания коэффициента вариации от 1,8 до 3,4% — для таких признаков, как основная длина черепа, длина верхнего зубного ряда, длина задней ступни и т. д. Коэффициенты варьирования краниологических признаков песца меняются от 2,5 до 6,1% (Смирнов, 1962). У северного оленя (Сегаль, 1964) изменчивость морфологических признаков (высота локтя, высота груди, длина головы, ширина головы и т. д.) представлена коэффициентами вариации в пределах 3,0—8,1%.

Приведенных данных достаточно, чтобы составить себе представление о размахе изменчивости важнейших систематических признаков у позвоночных животных и говорить о том, что индивидуальная изменчивость морфологических признаков, используемых в систематике, у наземных позвоночных и у рыб существенно не отличается. Подтверждением могут служить данные, характеризующие индивидуальную изменчивость морфологических показателей чира, а также весовых и линейных размеров тела, представленные нами ранее (см. табл. 2). Изменчивость линейных размеров тела чира из обследованных озер в различных возрастных группах наблюдается в пределах от 2,7 до 11,4%, а веса тела — от 12,3 до 45,2%, т. е. изменчивость в последнем случае значительно выше. Еще И. И. Шмальгаузен (1935) подчеркивал, что, несмотря на формальную сравнимость всех коэффициентов вариации, изменчивость весовых и объемных величин всегда выше изменчивости линейных величин.

Степень варьирования размеров и веса тела чира из разных озер различна. Наибольшая она у чира из оз. Ворча-То (для размеров тела 3,7—11,4%, для веса тела 12,3—45,2%), наименьшая у чира из оз. Ярро-То (4,9—7,3% для размеров тела), а также у чира из оз. Полкур-То (19,1—22,5% для веса тела).

Для рыб всех обследованных озер характерно различное изменение вариабильности размеров тела и общего веса тела с возрастом. У чира из трех популяций (озера Ярро-То, Ворча-То и Полкур-То) по рассматриваемым показателям закономерных изменений не обнаруживается, а у чира из оз. Пайхо-То индивидуальная изменчивость этих показателей с возрастом уменьшается (см. табл. 2).

У одновозрастных рыб, обитающих в разных водоемах, изменчивость линейных размеров и веса тела также различна (см. табл. 2 и 3). Коэффициенты вариации линейных размеров тела и признаков, применяемых в систематике рыб, сходны по величине. Пластические признаки обнаруживают изменчивость в пределах 2,0—13,3% для всех озер, меристические имеют коэффициенты вариации 2—8,9%. Очевидно, признаки пластические и меристические до некоторой степени равноценны при изучении популяционной изменчивости.

На величину изменчивости признаков организма значительное влия-

Таблица 3

ние оказывает характер его размерности. Судя по коэффициентам вариации пластических признаков у рыб старшевозрастных групп (5+—8+ лет), материал по которым имеется из всех четырех озер, наибольшие значения  $S$  свойственны особям из озер Пайхо-То и Полкур-То. Чир из этих озер по линейным размерам значительно крупнее по сравнению с такими же возрастными группами из двух других озер. Например, группа 7+-летних особей в каждом из водоемов имеет следующие линейные размеры: Ворча-То — 45,3, Яро-То — 46,1, Пайхо-То — 50,9, Полкур-То — 53,0 см. Кроме того, значения коэффициентов вариации для чира из озер Ворча-То и Яро-То по таким морфологическим признакам, как длина головы, ее наименьшая и наибольшая высота, диаметр глаза и наибольшая высота тела, фактически двукратно по отношению к значениям  $S$  этих же признаков у рыб предыдущих двух популяций (см. табл. 2).

Хорошо известно, что величина изменчивости одних и тех же признаков сильно колеблется у разных генераций, что подтверждается и на нашем материале из оз. Ворча-То: довольно значительные колебания ее величин имеются по таким признакам, как наименьшая высота головы, продольный диаметр глаза и количество жаберных тычинок на первой жаберной дуге. Столь же изменчивы длина тела рыб этой популяции у особей в возрасте от 3+ до 5+ лет, а также ряд морфологических признаков рыб старшевозрастных групп из оз. Пайхо-То (см. табл. 2).

Индивидуальная изменчивость меристических признаков, а также продольного диаметра глаза у разновозрастных групп в популяциях из озер Яро-То и Ворча-То приведена в диаграммах (рис. 1), наглядно показывающих, что коэффициенты вариации у генераций разных лет различны.

При рассмотрении коэффициен-

Коэффициент вариации интерьерных признаков чира ( $S+T_c$ ) в водоемах

Признаки	Яро-То						Ворча-То					
	2+	3+	4+	5+	6+	7+	3+	4+	5+	6+	7+	8+
Вес тела . . .	26,4±4,4	21,7±1,7	32,9±4,2	20,3±2,7	18,7±2,2	25,7±4,5	45,2±6,2	15,5±1,7	28,2±4,4	18,4±2,5	12,3±1,3	13,2±2,2
Индекс мозга	34,1±5,6	26,3±2,9	22,7±2,0	17,0±2,3	20,8±2,4	25,6±4,5	20,3±2,8	17,8±1,9	29,1±4,6	16,1±2,1	19,9±2,1	14,8±2,4
Индекс сердца . . .	22,9±3,8	27,0±2,2	16,3±2,1	19,4±2,6	22,4±1,6	31,8±5,6	27,7±3,8	24,7±2,7	20,2±3,2	22,6±3,0	15,6±1,7	15,0±2,5
Индекс печени . . .	16,7±2,7	26,7±2,1	23,3±3,0	23,9±3,2	38,5±4,5	38,8±6,8	29,2±4,0	27,0±2,9	30,7±4,8	40,1±5,4	30,5±3,2	22,6±3,7
Индекс почек . . .	14,1±2,3	20,7±1,6	20,2±2,6	32,2±4,3	23,9±2,8	24,9±4,4	19,6±2,7	8,8±0,9	13,2±2,8	11,2±1,5	13,8±1,5	8,3±1,3
Индекс глаза	22,3±3,7	17,1±1,4	16,9±2,1	28,2±3,8	19,8±2,3	22,4±3,9	20,8±2,8	14,4±1,5	14,6±2,3	14,7±2,0	15,1±1,6	12,0±2,0
Коллич. экз.	18	75	30	27	35	16	26	41	20	27	43	18

тов вариации некоторых признаков у особей разных возрастных групп внутри популяций рыб из озер Ярро-То и Пайхо-То обнаружен интересный факт: при переходе от одной группы к другой, более старшей по возрасту (в первом случае от 2+ до 3+, во втором — от 6+ до 7+ лет), заметно значительное уменьшение величины коэффициента вариации длины верхней челюсти и резкое увеличение степени изменчивости наименьшей высоты головы при относительной стабильности величины  $C$  во всех других возрастных группах (см. табл. 2). Ясно, что в популяциях изменчивость всех признаков у рыб в

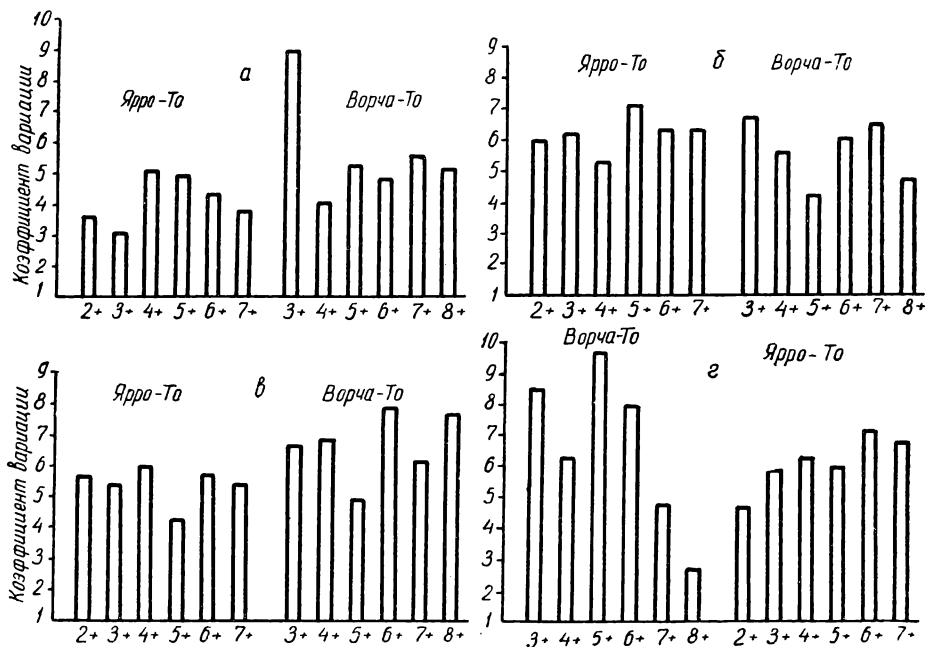


Рис. 1. Индивидуальная изменчивость у разновозрастных групп: а — количества жаберных тычинок; б — количества ветвистых лучей в спинном плавнике; в — то же, в анальном плавнике; г — продольного диаметра глаза.

каждый момент находится во взаимосогласованном состоянии (в основе такого положения лежат, вероятно, явления типа корреляционных плеяд — см. П. В. Терентьев, 1959). Величина изменчивости каждого признака связана с изменением величины изменчивости других, функционально далеких, признаков (Яблоков, 1965). В данном случае ряды изменчивости рассматриваемых признаков, сходные во всех других возрастных группах, только в одной обнаруживают резкое отклонение, свидетельствующее, по-видимому, о нарушении корреляционных связей. Причины, вызывающие совпадение изменчивости этих признаков в одном возрасте и ярко выраженное различие их изменчивости в другом, для нас пока неясны, хотя, очевидно, они играют важную роль в формировании морфологического облика популяции в целом.

Насколько велики колебания индивидуальной изменчивости разных признаков в одной и той же возрастной группе, показано на диаграмме (рис. 2). В группе 3+-летних особей ярротинской популяции длина верхней челюсти — чрезвычайно малоизменчивый признак ( $C$  равно 1,2%), а наименьшая высота головы является самым изменчивым признаком (10,4%) по сравнению с такими, как длина головы или наименьшая вы-

сота тела. То же самое наблюдается у чира 7+ лет из оз. Пайхо-То. У чира 5+ лет ворчатинской популяции наиболее изменчивый признак — продольный диаметр глаза, наименее изменчивый — длина головы.

Таким образом, несмотря на большую пластичность рыб, индивидуальная изменчивость морфологических признаков, применяемых в систематике, у них не отличается от индивидуальной изменчивости, наблюдающейся у наземных позвоночных животных.

Судя по коэффициентам вариации меристических и пластических признаков, их значение для внутривидовой диагностики должно быть почти равноценно с некоторым предпочтением меристическим признакам, так как их индивидуальная изменчивость с возрастом более или менее стабильна. В общем, степень изменчивости изученных признаков чира такова, что ее вполне можно использовать для характеристики популяций при межпопуляционном сравнении.

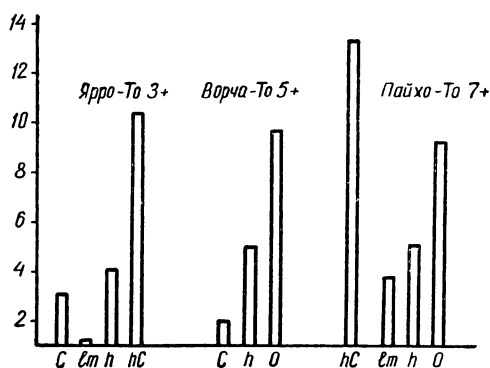


Рис. 2. Сравнение индивидуальной изменчивости некоторых признаков внутри возрастных групп:

C — длина головы; *lm* — длина верхней челюсти; *h* — наименьшая высота тела; *hC* — наименьшая высота головы; *O* — продольный диаметр глаза.

### Индивидуальная изменчивость интерьерных признаков

Вопрос о величине индивидуальной изменчивости интерьерных признаков и о пригодности их для диагностических целей уже обсуждался ранее (Шварц, 1958, 1960; Добринский, 1959, 1962; Добринская, 1965; и др.). Было показано, что диапазон индивидуальной изменчивости интерьерных признаков животных вполне допускает их использование для характеристики популяций.

У наземных позвоночных животных вариабильность относительных размеров большинства внутренних органов невелика при условии, если взят однородный материал (особи одной популяции, одного пола и возраста, добытые на ограниченной территории в течение одного сезона). У некоторых видов земноводных изменчивость интерьерных признаков выражается коэффициентом вариации от 3,2 до 30%; у пресмыкающихся — от 17,3 до 35,49%; у птиц — от 1,6 до 36,6%; у млекопитающих — от 6,7 до 46,8% (Шварц, 1959). В отношении данных по степени вариабильности интерьерных признаков рыб отмечаются противоречия. Так, в литературе есть сведения об очень высокой изменчивости этих признаков у рыб (Necrasov et al., 1955). Однако Л. А. Добринской (1965) установлена сравнительно небольшая изменчивость ( $C=5,1-50,7\%$ ) морфофизиологических показателей для нескольких видов рыб водоемов Западной Сибири (ряпушка, сиг-пыжьян, ерш, серебряный и золотой карась).

Нами изучена индивидуальная изменчивость важнейших интерьерных показателей у чира: относительного веса мозга, сердца, печени, почек и глаза. Степень индивидуальной изменчивости относительного веса изученных органов чира в отличие от наземных животных почти одинакова для всех органов (см. табл. 3): печень 18—40, мозг 15—34, сердце 15—32, почки 9—32 и глаз 12—27%. У птиц и млекопитающих различие в коэффициенте вариации отдельных показателей выражено значительно более отчетливо. У большинства видов птиц коэффициент вариации сер-

дечного индекса в полтора-два раза меньше, чем коэффициент вариации относительного веса печени. У наземных пойкилотермных так же, как и у рыб, различия в диапазоне изменчивости отдельных показателей менее значительны.

Рассматривая возрастные изменения индивидуальной изменчивости индексов органов в каждой популяции, обнаруживаем, что в ярротинской популяции индекс мозга в первых четырех возрастных группах имеет коэффициент вариации, постепенно снижающийся, а в двух последующих группах отмечается повышение величины  $C$  (рис. 3). В возрасте

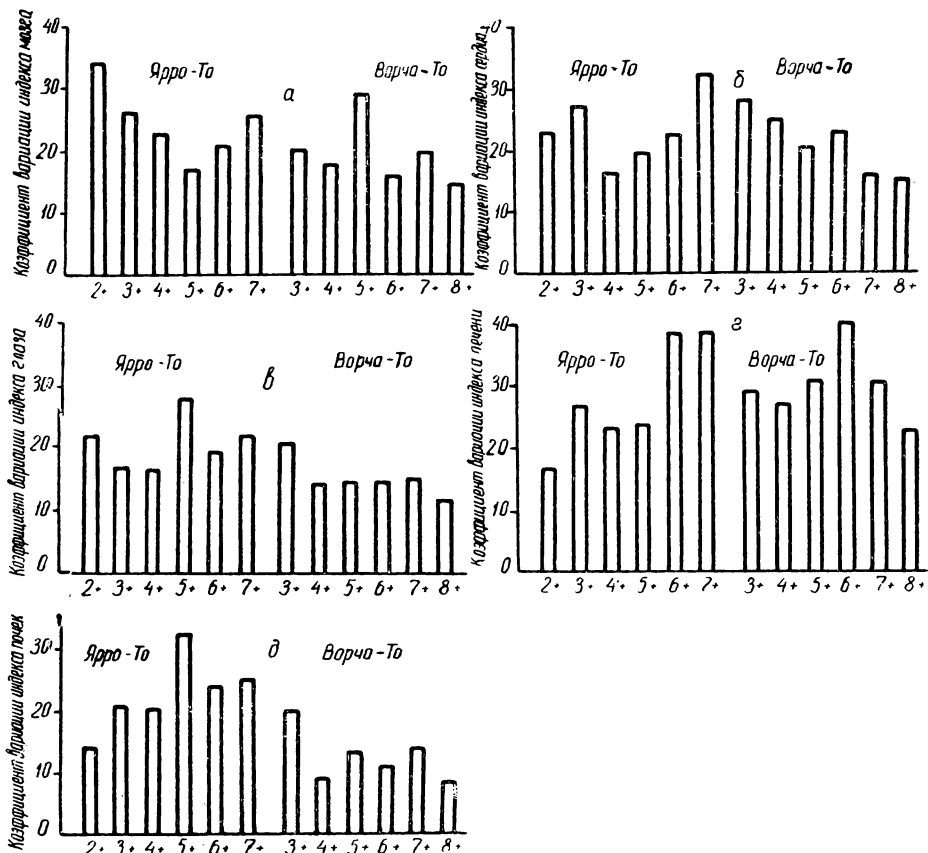


Рис. 3. Индивидуальная изменчивость у разновозрастных групп обследованных популяций относительного веса:

а — мозга, б — сердца, в — глаза, г — печени, д — почек.

5+ лет индивидуальная изменчивость наименьшая. Объяснить этот факт, вероятно, можно стабилизацией скорости роста мозга в этом возрасте, который, по-видимому, можно считать оптимальным, когда все особи характеризуются почти одинаковой скоростью роста мозга. В популяции оз. Ворча-То картина иная. Индекс мозга наиболее изменчив в группе 5+-летних особей, в остальных возрастных группах различия в величине коэффициентов вариации относительного веса мозга незначительны (см. табл. 3 и рис. 3). В целом же изменчивость индекса мозга чира в обеих популяциях довольно велика.

При сопоставлении величин коэффициентов вариации относительного веса сердца в разновозрастных группах популяций отмечается увеличе-



ние  $C$  в ярротинской популяции и снижение  $C$  в популяции оз. Ворча-То (см. рис. 3).

Как мы уже упоминали, старшевозрастные группы чира ворчатинской популяции, собранные в нерестовый и посленерестовый период, имеют  $C$  индекса сердца ниже, чем особи до нереста. В период подготовки к нересту чирю из этого озера приходится совершать весьма значительные по своей протяженности и сравнительно длительные миграции по рекам; при этом нагрузка на сердце повышается, что вызывает увеличение его абсолютных размеров и уменьшение относительных (с одновременным уменьшением изменчивости последних).

Изменчивость индекса печени чира наибольшая по сравнению с другими его внутренними органами. Печень рыб чутко реагирует на изменение условий среды (в частности, кормовых) изменением своего абсолютного и относительного веса. Поэтому значительные отклонения величины коэффициента вариации индекса печени могут свидетельствовать или о резком изменении условий существования или об изменении физиологического состояния особей. Так, например, в популяции оз. Ярро-То наблюдается неуклонное повышение индивидуальной изменчивости относительного веса печени с возрастом. Как видим (см. рис. 3), 6+ и 7+-летние особи рыб имеют наибольшие значения  $C$ . В этом возрасте особи чира находятся обычно в состоянии, близком к половому созреванию, и печень у них увеличивается в связи с усиленным накоплением питательных веществ. У неполовозрелых особей предшествующих возрастных групп увеличение размеров печени также имело место, но в меньшей степени. Поэтому-то варьирование относительных размеров печени столь велико в рассматриваемых возрастных группах. То же самое можно сказать и об изменчивости печени особей чира из оз. Ворча-То (см. табл. 3, рис. 3). Последующее снижение коэффициента вариации индекса печени в старших возрастных группах рыб этой популяции можно объяснить тем, что большинство особей находилось в посленерестовом состоянии.

Если у рыб и в преднерестовом состоянии (оз. Ярро-То) и во время нереста (оз. Ворча-То) индекс печени обнаруживает наибольшую индивидуальную изменчивость (38,5 и 40,1% соответственно), то у наземных позвоночных картина совершенно иная. Коэффициент вариации относительного веса печени у *Lacerta agilis*, например, вне периода размножения колеблется около 30%, а в период наибольшего развития печени — 16,2% (Шварц, 1960), т. е. в период, когда создание в печени резервов питательных веществ особенно необходимо, изменчивость веса печени падает, а не возрастает, как у рыб.

По индексу почек наблюдается увеличение изменчивости у представителей групп старших возрастов (5+—7+ лет) в популяции чира из оз. Ярро-То. В ворчатинской популяции изменчивость относительного веса почек небольшая, и различия между разновозрастными группами невелики: все группы, кроме 3+-летних особей, имеют  $C$  индекса почек в пределах 12,0—15,1% (см. табл. 3 и рис. 3). По сравнению с изменчивостью индексов других внутренних органов коэффициент вариации индекса почек чира этой популяции меньше.

Изменчивость относительного веса глаза чира в популяции оз. Ярро-То довольно значительна, отмечается резкое увеличение величины  $C$  в возрасте 5+ лет. В популяции оз. Ворча-То намечается тенденция к закономерному снижению  $C$  с возрастом от 20,8% — у 3+-летних до 12% — у 8+-летних особей (см. рис. 3).

Наши данные по возрастным изменениям индивидуальной изменчивости индексов мозга, сердца, печени и глаза подтверждаются литературными данными по сиговым рыбам (Добринская, 1965; табл. 4). Диа-

Коэффициент вариации относительного веса органов рыб, %

Вид	Место лова	Мозг								Сердце																				
		2+		3+		4+		5+		6+		7+		8+		2+		3+		4+		5+		6+		7+		8+		
Ряпушка	Новый Порт р. Щучья	—	—	33,3	26,6	21,5	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
		—	—	—	12,3	29,0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Пыжьян	р. Обь р. Щучья	—	—	—	18,8	21,2	40,0	20,0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
		—	—	—	40,0	34,0	34,0	34,0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Чир	оз. Ярро-То оз. Ворча-То	34,1	—	26,3	22,7	17,0	22,7	20,8	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
		—	—	20,3	17,8	29,1	17,8	16,1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

Вид	Место лова	Печень								Глаз								Авторы												
		2+		3+		4+		5+		6+		7+		8+		2+			3+		4+		5+		6+		7+		8+	
Ряпушка	Новый Порт р. Щучья	—	—	25,0	22,1	15,7	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
		—	—	—	27,7	18,8	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Пыжьян	р. Обь р. Щучья	—	—	—	26,7	28,3	37,0	27,7	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
		—	—	—	19,1	37,0	28,8	28,8	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Чир	оз. Ярро-То оз. Ворча-То	16,7	—	26,7	23,3	23,9	30,7	38,5	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
		—	—	29,2	27,0	30,7	27,0	40,1	30,5	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

Добринская,  
1965

Наши данные

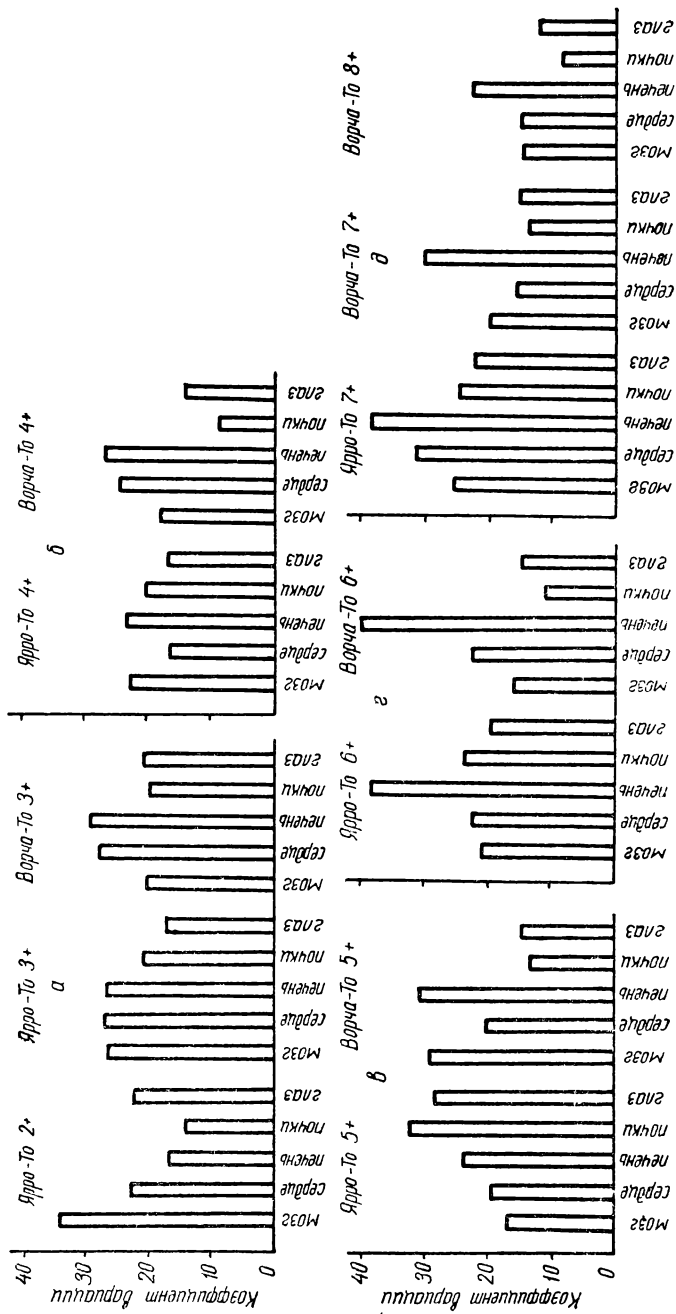


Рис. 4. а—д. Сравнение индивидуальной изменчивости разных органов в одновозрастных группах обследованных популяций.

пазон индивидуальной изменчивости индексов этих органов у ряпушки, сига-пыжьяна и чира не имеет существенных различий.

Сравнивая индивидуальную изменчивость интерьерных признаков чира из разных популяций, по некоторым показателям в одновозрастных группах обнаруживаем значительные различия (табл. 3, рис. 4, а — д): у 5+-летних чиров — по коэффициентам вариации индексов мозга, глаза, почек, у 7+-летних — по коэффициентам вариации индексов сердца. В этом проявляется асинхронность явлений уменьшения и увеличения степени индивидуальной изменчивости интерьерных показателей. Так, если в возрасте 7+ лет в популяции оз. Ярро-То коэффициент вариации индекса сердца чира равен 31,8%, то в популяции озера Ворча-То 15,6%. Надо также отметить, что изменчивость индексов всех изученных органов у группы 8+ лет (оз. Ворча-То) наименьшая по сравнению с остальными возрастными (рис. 4, а — д).

При сопоставлении диапазонов изменчивости индексов органов чира в популяциях выясняется, что в целом ярротинская популяция более изменчива по относительным размерам большинства органов: мозга, сердца, почек и глаза. Особенно велики различия по изменчивости индекса почек. В популяции оз. Ярро-То диапазон индивидуальной изменчивости индекса почек представлен коэффициентами вариации в пределах 14,1—32,2%, а в популяции оз. Ворча-То 8,3—19,6% (см. табл. 3).

Из приведенных данных можно заключить, что у чира, как и у других рыб, в сравнении с наземными позвоночными животными (гомоиотермными) диапазон индивидуальной изменчивости интерьерных признаков больше. Заметна скоррелированность в изменчивости относительных размеров органов этой рыбы. Изменчивость ее морфофизиологических признаков выше, чем признаков, обычно применяемых в систематике, но, несмотря на это, их можно использовать для характеристики популяций и межпопуляционных сравнений.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Беляева К. И. Рыбы Кереть-озера.— Труды Карело-Финского отделения ВНИОРХ, 1946, т. 2.
- Береговой В. Е. Материалы к внутривидовой изменчивости четырех видов рода *Motacilla* L.— Доклады первой научной конференции молодых специалистов-биологов. Свердловск, 1962.
- Добринская Л. А. Индивидуальная изменчивость интерьерных признаков некоторых видов рыб Обского бассейна.— Труды Ин-та биол. УФАН СССР, 1965, вып. 38.
- Добринский Л. Н. Материалы к интерьерной характеристике птиц Субарктики.— Тр. Салехард. стационара УФАН СССР, 1959, вып. 1.
- Добринский Л. Н. Индивидуальная и географическая изменчивость интерьерных показателей птиц.— III Всесоюзная орнитологическая конференция. Тезисы докладов. Львов, 1962.
- Кафанова В. В. Материалы по систематике сибирского ельца.— Труды Томского гос. ун-та, 1952, т. 119.
- Лэк Д. Дарвиновы выюрки. М., Изд-во иностр. лит., 1949.
- Максунов В. А. Материалы к морфолого-биологической характеристике рыб Фархадского водохранилища.— Труды Ин-та зоол. и паразитол. АН Тадж. ССР. Душанбе, 1961.
- Майр Э. Систематика и происхождение видов. М., Изд-во иностр. лит., 1947.
- Майр Э., Линсли З., Юзингер Р. Методы и принципы зоологической систематики. М., Изд-во иностр. лит., 1956.
- Павлинин В. Н. Биологические основы промысла крота на Урале.— Автореф. канд. дисс. Свердловск, 1950.
- Попова Л. Н. Морфологическая характеристика леща озера Убинского.— Труды Томского гос. ун-та, 1952, т. 119.
- Смирнов В. С. К таксономической характеристике песка Ямала и Гренландии.— Труды Ин-та биол. УФАН СССР, 1962, вып. 29.
- Сегаль А. Н. Изменчивость морфологических признаков северного оленя в различных экологических условиях.— Совещание по внутривидовой изменчивости и микроэволюции. Тезисы докладов. Свердловск, 1964.

- Терентьев П. В. Метод корреляционных плеяд.— Вестник ЛГУ, 1959, № 9.
- Цалкин В. И. Систематика кабарги.— Олени СССР. Нов. сер., отд. зоол., вып. 10 (XXV). М., Изд-во МОИП, 1947.
- Шмалъгаузен И. И. Рост и общие размеры тела в связи с их биологическим значением.— Рост животных. М.—Л., Биомедгиз, 1935.
- Шварц С. С. Метод морфофизиологических индикаторов в экологии наземных позвоночных животных.— Зоол. ж., 1958, т. 37, вып. 2.
- Шварц С. С. Некоторые вопросы проблемы вида у наземных позвоночных животных.— Тр. Ин-та биол. УФАН СССР, 1959, вып. 11.
- Шварц С. С. Некоторые закономерности экологической обусловленности интерьерных особенностей наземных позвоночных животных.— Тр. Ин-та биол. УФАН СССР, 1960, вып. 14.
- Яблоков А. В. Опыт изучения популяционной изменчивости строения органов млекопитающих. Автореф. канд. дисс. Новосибирск, 1965.
- Duellman William E. A monographic study of the Colubrid Snake Genus *Leptodeira*.— Bull. of the American Museum of Natural History, 1958, vol. 114 (p. 25, t. 15).
- Kattinger E. Sexual und Subspeciesunterschiede im Skeletbau der Vögel.— J. Ornithol, 1929, Bd 77, 1.
- Necrasov O., Caraiman-Adascăl<sup>v</sup>itei E., Haimovici S., Cristescu M. Contributie la studiul variabilitatii volumului encefalului la Pestii teleostei.— An. stt. Nniv. Iasi (ser nova). 1955, Sect. II, t. 1, N 1-2.
-