

К вопросу о пространственной дифференциации популяций карповых рыб озера Чаны (Западная Сибирь). Особенности изменчивости остеометрических признаков речной и озерной групп язя *Leuciscus idus* и плотвы *Rutilus rutilus* (сем. Cyprinidae)

Е. Н. ЯДРЁНКИНА, Е. А. ИНТЕРЕСОВА, А. В. ЯДРЁНКИН*, Р. М. ХАКИМОВ

Институт систематики и экологии животных СО РАН
630091 Новосибирск, ул. Фрунзе, 11; e-mail: ih@eco.nsc.ru

*Институт геологии нефти и газа СО РАН
630090 Новосибирск, просп. Коптюга, 3

АННОТАЦИЯ

Проведено сравнение выборок язя *Leuciscus idus* и плотвы *Rutilus rutilus* (сем. Cyprinidae) из пресноводной (речной) и солоновато-водной (озерной) систем бассейна оз. Чаны по комплексу остеометрических признаков. Выявлены статистически достоверные различия между группами рыб из речной и озерной систем по частотному проявлению некоторых фенотипов осевого скелета и глоточных зубов. В качестве маркеров озерной группы язя выступают редкие фенотипы формулы глоточных зубов “2.5–5.2” и “3.5–5.4” (эти варианты не отмечены в выборках из озерной акватории) и некоторые фенотипы переходного отдела осевого скелета. Речная и озерная группы плотвы различаются по частотам встречаемости фенотипов формулы глоточных зубов и количества позвонков в туловищном и хвостовом отделах позвоночника. Обсуждаются вопросы внутривидовой организации этих видов в чановской системе озёр.

ВВЕДЕНИЕ

В настоящее время в ихтиоценозе оз. Чаны преобладают представители семейства Cyprinidae – сибирская плотва *Rutilus rutilus*, язь *Leuciscus idus*, серебряный карась *Carassius auratus*, золотой карась *C. carassius*, лещ *Abramis brama* и сазан *Cyprinus carpio*. В реках помимо вышеперечисленных видов обитают елец *Leuciscus leuciscus*, линь *Tinca tinca*, верховка *Leucaspis delineatus* и озерный голец *Phoxinus phoxinus* [1, 2].

Язь и плотва являются типичными представителями бореального комплекса рыб Восточной Европы и Азии. Поведенческие особенности этих двух видов в условиях крупных водоемов связаны с высокой миграцион-

ной активностью, что отличает их от подавляющего большинства других карповых. В бассейнах крупных рек и озёр внутривидовая динамика перемещения стад язя и плотвы связана с нерестовыми, нагульными и зимовальными миграциями [3].

Озеро Чаны отличается широким диапазоном гидрологических и гидрохимических параметров [4–6]. По нашим многолетним данным, в зависимости от уровня наполнения озера минерализация воды по акватории бассейна в периоды открытой воды изменяется от 0,1–0,4 г/л в речной системе до 5,5–8,5 г/л в восточном Ярковоплексе. Притоки Каргат и Чулым, а также восточная акватория оз. Малые Чаны представляют собой пресноводную часть бассейна, а эстуа-

рии озер Малые и Большие Чаны, оз. Яркуль – солоновато-водную. Показатели рН воды на разных участках акватории варьируют от 7,5 до 9,0. Мелководная прибрежная зона, заросшая гелофитами, широкой полосой оконтуривает озера Малые и Большие Чаны, в период вегетации охватывая более 30 % площади водоема. В зимний период на этих участках развиваются заморные процессы, которые связаны с дефицитом растворенного в воде кислорода. В годы с суровыми зимами, когда толщина льда превышает 80 см, заморы, сопровождающиеся массовой гибелью беспозвоночных и рыб, распространяются по низовьям притоков Каргат и Чулым, по всей акватории оз. Малые Чаны, мелководным плесам оз. Большие Чаны – южному Чиняихинскому и северному Тагано-Казанцевскому (рис. 1). Поэтому перемещения рыб между пресноводной речной системой и солоновато-водной акваторией оз. Большие Чаны в зимне-весенний период фактически блокированы обширной площадью оз. Малые Чаны, где возникают заморные процессы и массовая гибель рыб. Таким образом, разнокачественность гидрохимических параметров чановского бассейна существен-

но влияет на внутригодовую динамику миграционных циклов язя и плотвы. Их зимовалы расположены в самых глубоководных осолоненных участках оз. Большие Чаны и в соединяющемся с ним оз. Яркуль. В весенний период нерестовые миграции производителей направлены в опресненную зону бассейна – оз. Малые Чаны и впадающие в него со стороны восточного побережья притоки Каргат и Чулым, поскольку в условиях повышенной минерализации воды оплодотворение икры и нормальное течение эмбриогенеза невозможны [7].

Многолетние наблюдения за динамикой нерестового хода весенне-нерестующих карповых в чановской системе озер показали, что часть особей выметывает икру в речной системе в конце апреля – начале мая; другая – в оз. Малые Чаны во второй-третьей декадах мая. Тем самым выявляется как пространственное, так и временное дифференцирование нерестового стада в период размножения [8–11]. Следовательно, ранний онтогенез потомства репродуктивно разобценных групп, занимающих в период размножения разные экологические ниши, осуществляется в условиях, различающихся по гид-



Рис. 1. Места отлова язя и плотвы в оз. Чаны: 1 – верхнее течение р. Каргат; 2 – нижнее течение р. Каргат; 3 – оз. Малые Чаны; 4 – оз. Большие Чаны (Чиняихинский плес).

рохимическим и гидрологическим параметрам. Известно, что на развитие эмбрионов, скорость роста личинок и мальков, а также на особенности морфологии молоди рыб существенно влияют условия их локального места обитания, что в дальнейшем отражается на облике половозрелых особей [12].

Согласно вышеприведенным фактам, мы предположили, что если организация нерестового стада носит устойчивый характер в пространстве и во времени, то группы половозрелых особей, осваивающих для размножения и нагула разные участки водоема, могут различаться по показателям фенотипической изменчивости, в том числе по признакам с высокой наследственной обусловленностью. К таковым, в частности, относится количество позвонков в осевом скелете рыб [13].

Проведенное исследование направлено на изучение пространственной организации популяций аборигенных видов карповых оз. Чаны. В работе приведены описание фенетического разнообразия некоторых остеометрических признаков язя и плотвы и результаты сравнительного анализа выборок рыб, осуществляющих нагул в пресноводной и солоноватоводной частях акватории.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материалы представлены собственными коллекционными сборами рыб (см. рис. 1, табл. 1).

Методика исследования внутривидовых групп карповых рыб основана на сравнительном анализе частотного проявления счетных морфологических (остеометрических) признаков, характеризующихся высокой наследственной обусловленностью и ранним проявлением в онтогенезе [13–15]. В качестве дискретных вариантов (фенов) использовали варианты числа позвонков в туловищном (Va), переходном (Vi) и хвостовом (Vc) отделах осевого скелета, общего числа позвонков (Vo) и особенности формы и числа позвонков переходного отдела позвоночника (Vi). “Л”-позвонки переходного отдела отличаются от “А”-позвонков отсутствием костной перемычки между парапофизами (рис. 2). Формализованная запись формулы глоточных зубов язя построена следующим обра-

Т а б л и ц а 1
Общая характеристика материала, используемого в работе

№ выборки	Язь				Плотва				Кол-во, экз.
	№ станции	Место отбора	Год	Месяц	№ станции	Место отбора	Год	Месяц	
1	2	р. Каргат	1989	Июль	1	1	1997	Июль	42
2	2	»	1989	Август	2	2	1999	Сентябрь	58
3	4	оз. Б. Чаны	1989	Июль	3	3	1989	»	44
4	4	»	1989	Август	4	4	1990	Август	100
Общий объем материала, экз.									244

П р и м е ч а н и е. Местоположение и номера станций указаны на рис. 1.

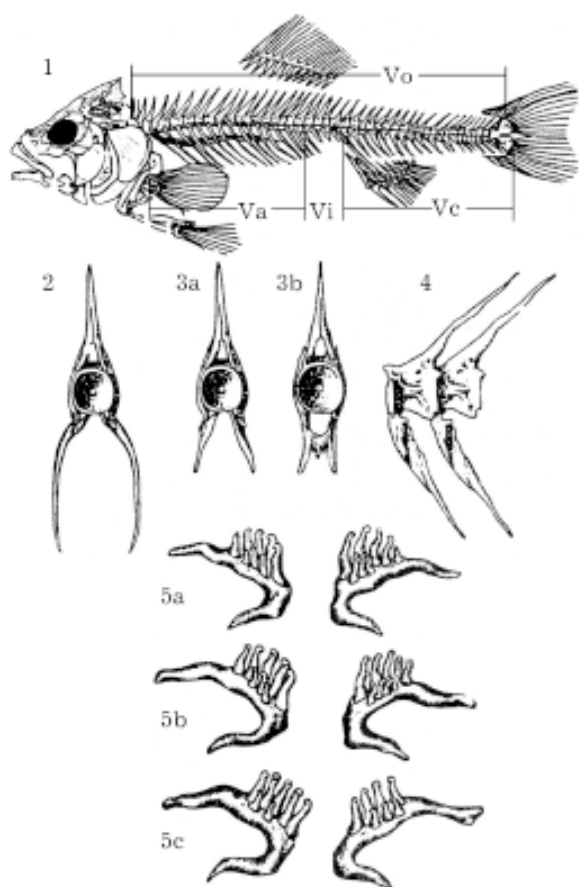


Рис. 2. Остеометрические признаки рыб, использованные в работе: 1 – число позвонков в разных отделах осевого скелета – туловищном (Va), переходном (Vi), хвостовом (Vc), общее число позвонков (Vo); 2 – внешний вид позвонков туловищного отдела, 3 – внешний вид позвонков переходного отдела – “Л”-позвонок (3a) и “А”-позвонок (3b); 4 – внешний вид позвонков хвостового отдела; 5 – разные варианты глоточных зубов – “3,5–5,3” (5a), “4,5–5,3” (5b), “3,4–5,2” (5c).

зом: сначала указывается количество зубов во внутреннем, затем в наружном рядах правой дуги, на левой дуге порядок расположения глоточных зубов записывается в обратной последовательности. Например, формула “3,5–5,4” обозначает, что во внутреннем ряду правой дуги расположено 3 глоточных зуба, в наружных рядах обеих дуг – по 5 зубов, а во внутреннем ряду левой дуги – 4 зуба (см. рис. 2). У плотвы глоточные зубы однорядные, поэтому формула “5–6” обозначает, что на правой дуге расположено 5 зубов, а на левой – 6 и т. п.

В основу анализа фенотипической изменчивости каждой выборки положены данные частот встречаемости выявленных вариантов остеометрических признаков. Параметрическое сравнение выборок между собой (по числу позвонков в разных отделах осевого скелета) проведено с использованием критерия Стьюдента [16].

Взаимное расположение выборок оценивали методом древовидной кластеризации в пространстве Евклидовых расстояний. Величина Евклидова расстояния принята в качестве критерия, отражающего дистанции расхождения тестируемых совокупностей. Математический анализ проведен с использованием пакета стандартных программ “Excel-97” и “Statistica-5” для ПК.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Изменчивость остеометрических признаков язя. По числу позвонков в туловищ-

Место отбора проб	Число позвонков в туловищном отделе (Va)				
	16	17	18	19	20
Река Каргат, июль	0,00	0,03	0,46	0,49	0,02
Там же, август	0,00	0,02	0,49	0,41	0,08
Оз. Чаны, июль	0,00	0,02	0,54	0,42	0,02
Там же, август	0,02	0,04	0,39	0,55	0,00

Место отбора проб	Число позвонков в хвостовом отделе (Vc)					
	14	15	16	17	18	19
Река Каргат, июль	0,02	0,10	0,51	0,35	0,02	0,00
Там же, август	0,00	0,02	0,65	0,31	0,02	0,00
Оз. Чаны, июль	0,00	0,12	0,51	0,36	0,00	0,01
Там же, август	0,00	0,11	0,44	0,43	0,02	0,00

ном отделе осевого скелета чановской популяции язя выявлено пять вариантов – от 16 до 20, в переходном отделе – от двух до шести, число “Л”-позвонков варьирует от одного до пяти (5 вариантов), “А”-позвонков – от нуля до двух (3 варианта), число позвонков в хвостовом отделе представлено шестью фенами – от 14 до 19. Показатели общего числа позвонков варьируют от 36 до 42. Согласно вышеприведенным данным, фенотипическое разнообразие язя бассейна оз. Чаны по вариантам числа позвонков в разных отделах осевого скелета составляет 31 фен. Формула переходного отдела (Vi) представлена 11 вариантами. Редкими фенами, встречающимися у 1–2 % особей, выступают следующие: 16 позвонков в туловищном отделе (Va), 42 позвонка в осевом скелете (Vo), 2 и 6 позвонков в переходном отделе (Vi) – ЛЛ, ЛЛЛЛАА, ЛЛЛЛЛА (табл. 2, 3).

Выявлено 10 вариантов формулы глоточных зубов. Чаще других встречается комбинация “3,5–5,3” (более чем у 80 % особей). К редким фенам относятся “2,4–5,3”, “3,4–5,3”, “3,5–5,4”, “3,5–6,3”, “3,6–5,3” (табл. 4).

Результаты параметрического сравнения выборок не отразили убедительных различий между тестируемыми выборками по средним значениям числа позвонков в разных отделах позвоночника (табл. 5), однако по особенностям проявления некоторых феносевого скелета августовская выборка из оз. Большие Чаны существенно отличается от остальных. Так, например, только в этой выборке зарегистрированы особи с минималь-

ным числом позвонков (16) в туловищном отделе позвоночника (см. табл. 2). В переходном отделе этой группы не выявлено ни одной особи с одним “Л”-позвонком, однако 33 % рыб характеризует присутствие двух “Л”-позвонков – ЛЛА, ЛЛАА (в других выборках частота встречаемости этих вариантов составляет 0,14–0,22). По встречаемости трех “Л”-позвонков – ЛЛЛ, ЛЛЛА – августовская выборка из оз. Чаны уступает прочим. Рыб, характеризующихся этими фенами, на 8–15 % меньше (см. табл. 3). Результаты кластерного анализа подтвердили, что августовская озерная группа по частотному проявлению феносевого скелета (Vi), формулы глоточных зубов, а также по совокупности вариантов числа позвонков в туловищном, переходном и хвостовом отделах осевого скелета (Va, Vi и Vo соответственно) обособлена от других. По всем анализируемым комплексам фенотипического проявления признаков наибольшая величина расхождения выявлена между июльской выборкой из р. Каргат и августовской – из оз. Большие Чаны (рис. 3).

Изменчивость остеометрических признаков плотвы. Фенотипическое разнообразие плотвы чановской системы озер представлено 23 фенами, отражающими число позвонков в разных отделах осевого скелета. В туловищном отделе позвоночника выявлено 3 варианта (15–17 позвонков), в переходном отделе – 3 (2–4), в хвостовом отделе – 4 (15–18), общее количество позвонков (Vo) варьирует от 34 до 38 (табл. 6).

Т а б л и ц а 2

Частоты встречаемости числа позвонков в разных отделах осевого скелета язя бассейна оз. Чаны

Число позвонков в переходном отделе (Vi)						
2	3	4	5	6		
0,01	0,15	0,71	0,12	0,01		
0,00	0,24	0,60	0,16	0,00		
0,00	0,19	0,62	0,17	0,02		
0,00	0,22	0,63	0,15	0,00		
Общее число позвонков (Vo)						
36	37	38	39	40	41	42
0,01	0,07	0,30	0,50	0,07	0,04	0,01
0,00	0,04	0,33	0,45	0,16	0,02	0,00
0,00	0,01	0,37	0,48	0,13	0,01	0,00
0,02	0,04	0,30	0,46	0,18	0,00	0,00

Частоты встречаемости разных типов формулы переходного отдела осевого скелета язя бассейна оз. Чаны

Место отбора проб	Формула переходного отдела позвоночника*										
	ЛАА	ЛЛ	ЛЛА	ЛЛАА	ЛЛЛ	ЛЛЛА	ЛЛЛАА	ЛЛЛЛ	ЛЛЛЛА	ЛЛЛЛАА	ЛЛЛЛЛА
Река Каргат, июль	0,01	0,01	0,11	0,10	0,03	0,57	0,02	0,04	0,10	0,01	0,00
Там же, август	0,02	0,00	0,14	0,00	0,03	0,51	0,00	0,03	0,17	0,00	0,00
Оз. Чаны, июль	0,01	0,00	0,16	0,05	0,02	0,51	0,05	0,06	0,12	0,01	0,01
Там же, август	0,00	0,00	0,20	0,13	0,02	0,43	0,04	0,07	0,11	0,00	0,00

* Пояснения в тексте.

Частоты встречаемости формулы глоточных зубов в выборках язя бассейна оз. Чаны

Место отбора проб	Формула глоточных зубов										
	2,4-5,3	2,5-5,2	2,5-5,3	3,4-5,3	3,5-5,2	3,5-5,3	3,5-5,4	3,5-6,3	3,6-5,3	4,5-5,3	
Река Каргат, июль	0,00	0,02	0,01	0,00	0,01	0,91	0,01	0,01	0,02	0,01	
Там же, август	0,00	0,07	0,00	0,00	0,05	0,84	0,02	0,00	0,00	0,02	
Оз. Чаны, июль	0,01	0,00	0,01	0,00	0,04	0,92	0,00	0,00	0,02	0,00	
Там же, август	0,00	0,00	0,06	0,02	0,06	0,80	0,00	0,02	0,00	0,04	

Т а б л и ц а 5
Среднее значение числа позвонков в разных отделах осевого скелета язя бассейна оз. Чаны

Признак	Река Каргат		Оз. Чаны		Величина критерия Стьюдента при попарном сравнении выборок					
	июль (1)	август (2)	июль (3)	август (4)	1-2	1-3	1-4	2-3	2-4	3-4
$M \pm m$										
Va	18,50 ± 0,06	18,55 ± 0,10	18,44 ± 0,07	18,48 ± 0,09	0,442	0,611	0,168	0,910	0,524	0,331
Vi	3,97 ± 0,06	3,92 ± 0,09	4,04 ± 0,08	3,93 ± 0,08	0,442	0,710	0,399	1,001	0,061	0,991
Vll	2,91 ± 0,07	3,06 ± 0,10	3,00 ± 0,08	2,85 ± 0,10	1,245	0,843	0,520	0,486	1,516	1,188
Via	1,05 ± 0,05	0,86 ± 0,06	1,03 ± 0,05	1,07 ± 0,07	2,572**	0,243	0,231	2,321*	2,397*	0,431
Vc	16,25 ± 0,09	16,33 ± 0,08	16,27 ± 0,08	16,35 ± 0,10	0,687	0,192	0,823	0,486	0,204	0,641
Vo	38,72 ± 0,10	38,80 ± 0,12	38,75 ± 0,08	38,76 ± 0,12	0,501	0,276	0,270	0,295	0,218	0,043

* $P < 0,05$,
*** $P < 0,01$.

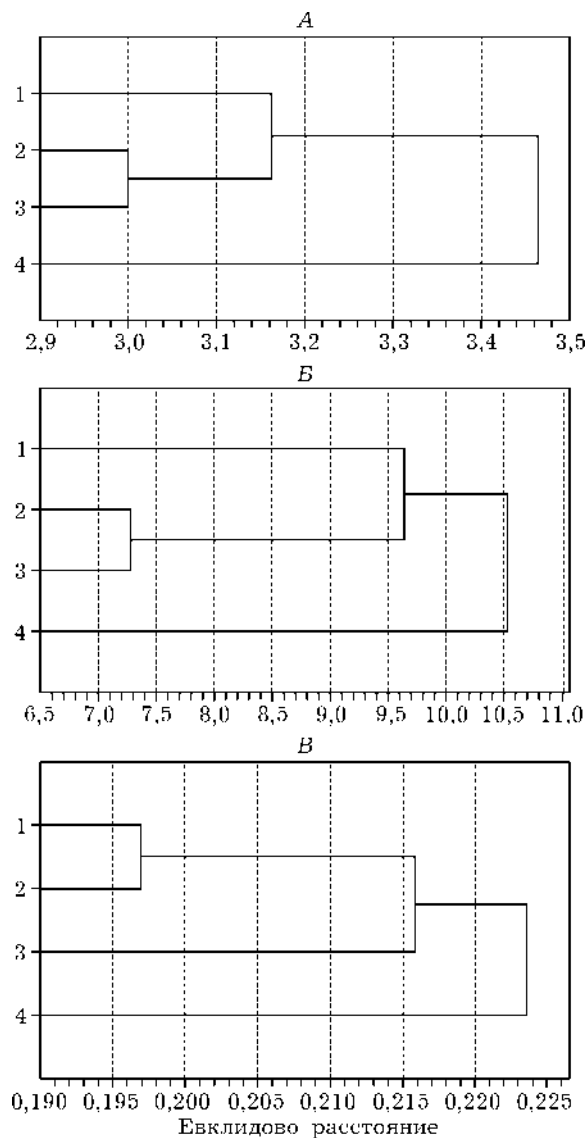


Рис. 3. Кластерное распределение выборок язя из речной и озерной систем оз. Чаны по частотам проявления фенотипов переходного отдела осевого скелета (А), формулы глоточных зубов (Б), числа позвонков в осевом скелете (В): 1 – выборка из р. Каргат (июль, 1989 г.), 2 – выборка из р. Каргат (август, 1989 г.), 3 – выборка из оз. Чаны (июль, 1989 г.), 4 – выборка их оз. Чаны (август, 1989 г.).

В туловищном отделе речных рыб чаще встречается 17 позвонков, а среди озерных – 16 (рис. 4). В отличие от речных рыб, комбинация позвонков переходного отдела осевого скелета «ААА» среди озерных не зарегистрирована. Кроме того, озерные рыбы характеризуются большей долей относительно «многопозвонковых» экземпляров в хвостовом отделе позвоночника (Vc) – с 17–18 позвон-

Место отбора проб	Число позвонков в туловищном отделе (Va)			Число позвонков в переходном отделе (Vi)			Число "Л"-позвонков в переходном отделе (Vil)				
	15	16	17	2	3	4	0	1	2	3	
Верхнее течение											
р. Каргат	0,02	0,34	0,64	0,10	0,74	0,16	0,02	0,41	0,33	0,24	
Нижнее течение											
р. Каргат	0,03	0,30	0,67	0,12	0,59	0,29	0,02	0,38	0,50	0,10	
Оз. Малые Чаны	0,00	0,59	0,41	0,18	0,68	0,14	0,00	0,23	0,68	0,09	
Оз. Большие Чаны	0,02	0,50	0,48	0,13	0,70	0,17	0,01	0,40	0,45	0,14	

ками (рис. 5). Среднее число позвонков у речных рыб 16,5–16,6, а у озерных – 17,0–17,1.

Формула переходного отдела позвоночника (Vi) анализируемых выборок представлена 11 вариантами (табл. 7).

Обращает на себя внимание, что среди озерных рыб относительно высока доля особей, характеризующихся симметричной формулой глоточных зубов – “5–5” и “6–6”. Речные выборки менее вариабельны, разнообразие фенотипов формулы глоточных зубов составляет 2–3 варианта, в то время как у озерной плотвы зарегистрировано 4 фена (табл. 8).

Между плотвой из речной и озерной систем по числу позвонков в туловищном отделе позвоночника, числу “А”-позвонков в переходном отделе позвоночника и числу позвон-

ков в хвостовом отделе выявлены статистически достоверные различия (табл. 9). В отличие от яззей, несмотря на многообразие фенотипов переходного отдела осевого скелета (Vi) – 11, у плотвы фенотипические проявления этого признака существенных различий между сравниваемыми группами не отражают.

Результаты кластерного анализа свидетельствуют о разобщении речных и озерных выборок по совокупности фенотипов осевого скелета и глоточных зубов (рис. 6).

ОБСУЖДЕНИЕ И ВЫВОДЫ

Известно, что в крупных водоемах представители родов *Rutilus* и *Leuciscus* под воздействием разнообразных факторов внешней

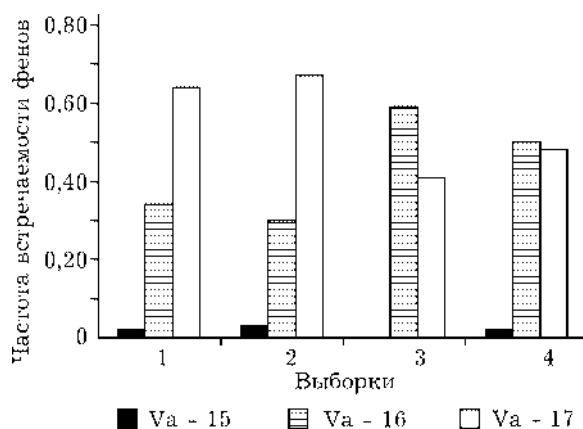


Рис. 4. Встречаемость фенов туловищного отдела позвоночника (Va) в выборках плотвы из бассейна оз. Чаны: 1 – выборка из р. Каргат (июль, 1997 г.), 2 – выборка из р. Каргат (сентябрь, 1999 г.), 3 – выборка из оз. Малые Чаны (сентябрь, 1989 г.), 4 – выборка из оз. Большие Чаны (август, 1990 г.).

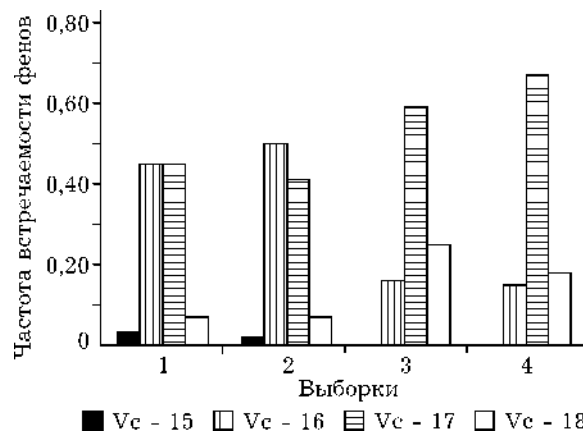


Рис. 5. Встречаемость фенов хвостового отдела осевого скелета (Vc) в выборках плотвы из бассейна оз. Чаны: 1 – выборка из р. Каргат (июль, 1997 г.), 2 – выборка из р. Каргат (сентябрь, 1999 г.), 3 – выборка из оз. Малые Чаны (сентябрь, 1989 г.), 4 – выборка из оз. Большие Чаны (август, 1990 г.).

Т а б л и ц а 6

Частоты встречаемости числа позвонков в разных отделах осевого скелета плотвы бассейна оз. Чаны

Число "А"-позвонков в переходном отделе (Via)				Число позвонков в хвостовом отделе (Vc)				Общее число позвонков (Vo)				
0	1	2	3	15	16	17	18	34	35	36	37	38
0,05	0,50	0,43	0,02	0,03	0,45	0,45	0,07	0,00	0,10	0,52	0,36	0,02
0,03	0,47	0,47	0,03	0,02	0,50	0,41	0,07	0,04	0,04	0,53	0,34	0,05
0,09	0,70	0,21	0,00	0,00	0,16	0,59	0,25	0,00	0,05	0,52	0,36	0,07
0,13	0,45	0,42	0,00	0,00	0,15	0,67	0,18	0,00	0,03	0,45	0,48	0,04

среды осуществляют массовые перемещения [17–23]. В весенне-летний период перемещения рыб направлены вверх по течению рек к местам размножения, в осенний период наблюдается обратный процесс – скатывание в озерную акваторию и затем дальнейшее агрегирование большого числа рыб на определенных участках водоема в зимний период [24–26].

Обобщая эти сведения [24, 27–33], Lucas показал, что на направление, время и интенсивность движения рыб влияют как абиотические факторы среды – температура, характер течения, длина дня, гидрохимические

показатели (рН, содержание кислорода), так и биотические – обеспеченность пищей, конкуренция и пресс хищников [34]. В этой связи закономерно возникают вопросы о внутривидовой организации мигрирующих видов – пространственной и временной.

Результаты исследований, направленных на изучение внутривидовой структуры карповых в условиях крупных водоемов, не однозначны. Так, на примере популяции плотвы из р. Дунай (Австрия) исследованиями Барания [35] показано, что выделение пространственно обособленных групп по морфологическим параметрам не всегда подтвер-

Т а б л и ц а 7

Частоты встречаемости разных типов формулы переходного отдела осевого скелета плотвы бассейна оз. Чаны

Место отбора проб	Формула переходного отдела позвоночника*										
	ЛА	ЛАА	ЛААА	ЛЛ	ЛЛА	ЛЛАА	ЛЛЛ	ЛЛЛА	АА	ААА	ЛЛЛЛ
Верхнее течение р. Каргат	0,10	0,31	0,00	0,00	0,24	0,12	0,04	0,17	0,00	0,02	0,00
Нижнее течение р. Каргат	0,05	0,29	0,03	0,03	0,31	0,16	0,00	0,11	0,02	0,00	0,00
Оз. Малые Чаны	0,13	0,09	0,00	0,05	0,52	0,11	0,05	0,05	0,00	0,00	0,00
Оз. Большие Чаны	0,08	0,32	0,00	0,05	0,31	0,09	0,07	0,06	0,01	0,00	0,01

*Пояснения в тексте.

Т а б л и ц а 8

Частоты встречаемости формулы глоточных зубов в выборках плотвы бассейна оз. Чаны

Место отбора проб	Формула глоточных зубов			
	5–5	6–5	5–6	6–6
Верхнее течение р. Каргат	0,00	0,98	0,00	0,02
Нижнее течение р. Каргат	0,03	0,94	0,00	0,03
Оз. Малые Чаны	0,05	0,77	0,05	0,13
Оз. Большие Чаны	0,05	0,78	0,01	0,16

Среднее значение числа позвонков в разных отделах осевого скелета плотвы бассейна оз. Чаны

Признак	Верхнее течение реки Каргат (1)	Нижнее течение реки Каргат (2)	Оз. Малые Чаны (3)	Оз. Большие Чаны (4)	Величина критерия Стьюдента при попарном сравнении выборок							
					1-2	1-3	1-4	2-3	2-4	3-4		
$M \pm m$												
Va	16,68 ± 0,10	16,64 ± 0,07	16,41 ± 0,08	16,46 ± 0,05	0,232	2,056 *	1,814	2,194 *	1,968	0,551		
Vi	3,07 ± 0,08	3,17 ± 0,08	2,96 ± 0,09	3,04 ± 0,06	0,886	1,002	0,326	1,835	1,341	0,839		
Vл	1,79 ± 0,13	1,69 ± 0,09	1,86 ± 0,08	1,73 ± 0,07	0,609	0,505	0,373	1,423	0,348	1,200		
Via	1,43 ± 0,10	1,50 ± 0,08	1,11 ± 0,08	1,29 ± 0,07	0,560	2,488 *	1,164	3,341 **	1,957	1,661		
Vc	16,57 ± 0,10	16,53 ± 0,09	17,09 ± 0,10	17,03 ± 0,06	0,275	3,679 ***	3,884 ***	4,304 ***	4,787 ***	0,542		
Vo	36,31 ± 0,11	36,35 ± 0,10	36,46 ± 0,11	36,53 ± 0,06	0,240	0,976	1,803	0,745	1,535	0,616		

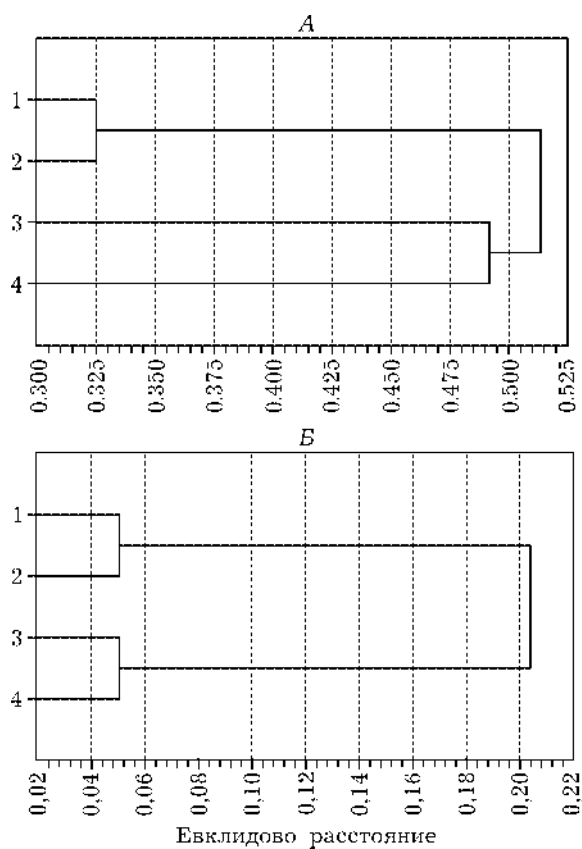
* $P < 0,05$, ** $P < 0,01$, *** $P < 0,001$.

Рис. 6. Кластерное распределение выборок плотвы из речной и озерной систем оз. Чаны по частоте проявления числа позвонков в осевом скелете (А), формулы глоточных зубов (Б): 1 – выборка из р. Каргат (июль, 1997 г.), 2 – выборка из р. Каргат (сентябрь, 1999 г.), 3 – выборка из оз. Малые Чаны (сентябрь, 1989 г.), 4 – выборка из оз. Большие Чаны (август, 1990 г.).

ждается показателями генетического полиморфизма. Wolter [36] провел сравнение внутривидовой генетической вариабельности четырех видов карповых (*Abramis brama*, *Abramis bjoerkna*, *Rutilus rutilus* и *Scardinius erythrophthalmus*) в пределах бассейна р. Одер, между разными равнинными речными системам Германии и небольшими изолированными озерами. Результаты этого исследования также показали низкий уровень генетических различий между субпопуляциями. Однако исследования Brito с соавторами [38] показали, что даже в пределах одной р. Тахо (Пиренейский п-ов) – ее верхнем и нижнем течении – популяция *Leuciscus pyrenaicus* гетерогенна.

Результаты анализа полученных нами данных свидетельствуют о пространственной

неоднородности популяций язя и плотвы бассейна оз. Чаны. Выборки рыб из речной и озерной систем различаются между собой частотами проявления разных фенотипов осевого скелета и глоточных зубов. Озерная группа язя маркируется некоторыми особенностями проявления фенотипических вариантов переходного отдела позвоночника – отсутствием фена, отражающего наличие одного “Л”-позвонка, относительно высокой частотой встречаемости двух “Л”-позвонков, но уступает речной по встречаемости особей с тремя “Л”-позвонками. Речная и озерная группы плотвы различаются частотами встречаемости позвонков в туловищном и хвостовом отделах осевого скелета и по формуле глоточных зубов.

Каковы причины, определяющие различия фенотипов речной и озерной групп чановских популяций язя и плотвы, – вопрос, на современном этапе не решенный. Однако сам факт существования этих различий, равно как и некоторых биологических свойств сравниваемых совокупностей (расхождение сроков и мест размножения) [10, 11], позволяет рассматривать их друг относительно друга с позиции взаимной субизолированности.

Полученные результаты вплотную подводят к вопросу о причинных механизмах пространственно-временного дифференцирования стад язя и плотвы. Чановскую систему озер с момента ее возникновения характеризует чередование “трансгрессивных” периодов, когда система имела сообщения с Обским и Иртышским бассейнами, с “регрессивными” – когда эта связь нарушалась, что в равной мере предполагает возможность как симпатрического, так и аллопатрического путей формирования популяционных групп. Данные о пространственно-временной [37, 38], репродуктивной [10, 11] и фенотипической дифференциации популяций рассматриваемых видов на речную и озерную группы позволяют предположить, что они имеют разную эволюционную судьбу. Однако для решения этого вопроса необходимо привлечь материалы, отражающие генетическое описание и сравнение выявленных групп между собой и с популяциями из других водоемов, прилегающих к области нашего исследования, прежде всего – из Оби и Иртыша.

1. Е. Н. Ядренкина, Видовая структура ихтиофауны речной и озерной систем бассейна озера Чаны на современном этапе, Томск, 1996, 42–43.
2. Ю. Ф. Малышев, Озерный голец *Phoxinus phoxinus* (Pall.) естественных мелководных водоемов лесостепной зоны Западной Сибири, Новосибирск, Наука, Сиб. отд-ние, 1982, 111–116.
3. А. Г. Поддубный, В. В. Халько, Современные представления о локальных стадах (популяциях) у рыб и экологических предпосылках их образования, Рыбинск, 1990, 3–23.
4. А. В. Шнитников, А. М. Сморякова, Л. И. Седова, Изменчивость климатических и гидрологических условий в бассейне озера Чаны в текущем столетии, Л., Наука, Ленингр. отд-ние, 1982, 45–60.
5. Л. Ф. Жехновская, Особенности гидрохимии оз. Чаны, Л., Наука, Ленингр. отд-ние, 1982, 198–215.
6. В. А. Понько, Водохозяйственный очерк озера Чаны, Новосибирск, Наука, Сиб. отд-ние, 1986, 11–28.
7. В. И. Мартынянов, Зоол. журн., 1989, **68**: 5, 72–81.
8. Е. Н. Ядренкина, Сиб. биол. журн., 1992, 2, 55–63.
9. Е. Н. Ядренкина, Там же, 1992, 1, 73–77.
10. Е. Н. Ядренкина, А. В. Ядренкин, Динамика размножения весенне-нерестующих рыб в речной системе озера Чаны. Саморегуляция структуры ихтиоценоза на нерестилищах, Томск, 2000, 226–227.
11. Е. Н. Ядренкина, Вопросы ихтиологии, 2000, **40**: 4, 486–491.
12. В. Н. Жукинский, Влияние абиотических факторов среды на разнокачественность и жизнеспособность рыб в раннем онтогенезе, М., Агропромиздат, 1986.
13. В. С. Кирпичников, Генетика и селекция рыб, Л., Наука, Ленингр. отд-ние, 1987.
14. В. Н. Яковлев, Ю. Г. Изюмов, А. Н. Касьянов, Биол. науки, 1981, 2, 98–101.
15. Ю. А. Песенко, Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях, М., 1982.
16. Г. Ф. Лакин, Биометрия, М., Высш. шк., 1980.
17. Г. Никонов, Язь нижней Оби и Иртыша и пути увеличения его воспроизводства, Тюмень, Тюменское кн. изд-во, 1957.
18. Г. Ф. Зыкова, Б. Ф. Калашников, Изв. ГосНИОРХ, Л., 1978, **133**, 78–82.
19. А. Г. Поддубный, Л. К. Малинин, Миграции рыб во внутренних водоемах, М., 1988.
20. P. Kestemont, L. Rinchar, V. Feys, A. Fostier, *Aquatic Sciences*, 1999, **61**: 2, 111–121.
21. J. Horppila, J. Ruuhijärvi, M. Rask et al., *J. Fish Biol.*, 2000, 56, 51–72.
22. E. Marsh-Matthews, W. J. Matthews, *Ecology of Freshwater Fish*, 2000, 9, 9–21.
23. A. M. Pires, I. G. Cowx, M. M. Coelho, *J. Fish Biol.*, 2000, 54, 235–249.
24. M. C. Lucas and E. Batley, *J. Appl. Ecol.*, 1996, 33, 1345–1358.
25. A. Duncan and J. Kubecka, *J. Mar. Sci.*, 1996, 53, 161–165.
26. M. C. Lucas, T. Mercer, E. Batley, *The Science of the Total Environment*, 1998, 210/211, 437–455.
27. J. F. Downhower, P. Lejeune, P. Gaudin, L. Brown, *Pol. Arch. Hydrobiol.*, 1990, 37, 119–126.

28. E. Baras, *J. Fish Biol.*, 1992, 46, 816–828.
29. G. H. Copp and P. Jurajda, *Ibid.*, 1993, 43, 229–241.
30. C. J. Gagen, W. E. Sharpe, R. F. Carline, *Can. J. Fish Aquat. Sci.*, 1994, 51, 1620–1628.
31. B. C. Knights, B. L. Johnson, M. B. Sandheinrich, *J. Fish Management*, 1995, 15, 390–399.
32. O. Slavic, *Ziva*, 1996, 4, 179–180.
33. A. J. Jensen, N. A. Hvidsten, C. Neal, Effects of Temperature and Flow on the Upstream Migration of Adult Atlantic Salmon in Two Norwegian Rivers, Oxford, Blackwell Science, 1998, 19–32.
34. M. C. Lucas, *The Science of the Total Environment*, 2000, 251/252, 223–232.
35. C. Baranyi, G. Gollmann & M. Bobin, *Hydrobiologia*, 1997, 350, 13–23.
36. C. Wolter, *Ibid.*, 1999, 364, 163–177.
37. Е. Н. Ядренкина, Пространственная структура популяции язя *Leuciscus idus* (L.) бассейна озера Чаны, Автореф. дис. ... канд. биол. наук, 1995.
38. Е. А. Интересова, Морфологическая изменчивость сибирской плотвы *Rutilus rutilus lacustris* (Pall.) водоемов Западной Сибири, Автореф. дис. ...канд. биол. наук, 2002.

To the Question on Spatial Differences of Cyprinoid Populations in Chany Lake (Western Siberia). Peculiarities of Variability of Osteometric Features of Ide *Leuciscus idus* and Roach *Rutilus rutilus* (Cyprinidae Family) from River and Lake Systems

E. N. YADRENKINA, E. A. INTERESOVA, A. V. YADRENKIN, R. M. KHAKIMOV

There was realize a comparison of river and lake groups of ide *Leuciscus idus* and roach *Rutilus rutilus* in Chany Lake basin by applying the complex of osteometric parameters. Statistically significant differences were found between fish groups in the frequency of some phenetics characteristics of axial skeleton and pharyngeal teeth. The lacustrine group of ide is marked by rare phenes of pharyngeal teeth formulas “2.5–.2” and “3.5–5.4” (these variants have not been register in samples from the lake areas) and some phenes of axial skeleton. The river’s and lacustrine groups of roach differ by pharyngeal teeth formula and the number of vertebrae of trunk and caudal parts of the spine. There are discussed the questions of spatial organization of populations.