

*Александр Германович СЕЛЮКОВ,  
Галина Николаевна БЕСПОМЕСТНЫХ —  
биологический факультет,  
Тюменский государственный  
университет, Тюмень, Россия*

*Галина Петровна СЕЛЮКОВА —  
Тюменская государственная  
сельскохозяйственная академия,  
Тюмень, Россия*

УДК 597.5:57.017.64:57.045:591.525

### **ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ПЛАСТИЧНОСТЬ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ В РАННЕМ ОНТОГЕНЕЗЕ СИГОВЫХ РЫБ (COREGONIDAE) ОБЬ-ИРТЫШСКОГО БАССЕЙНА**

*АННОТАЦИЯ. Проведены морфометрические исследования личинок сиговых рыб бассейна Оби с интервалом в 2-4 поколения. Показана низкая взаимосвязь пластических признаков на этапе вылупления и ее медленное (пелядь) или быстрое (муксун) возрастание по мере роста молоди. Обсуждается высокая изменчивость некоторых параметров в разные годы.*

*The larvae of Coregonid fish of the Ob river basin with an interval to 2-4 generations has been studied by morphometrical methods. The low interrelation of plastic attributes at the stage of eclosion and its slow (*Coregonus peled*) or fast (*Coregonus muksun*) increase is shown in a process of larvae growth. The high yearly variability of some parameters is discussed.*

В последние десятилетия сиговые рыбы, относящиеся к арктобореальному пресноводному комплексу [1], вследствие нарастающей антропогенной нагрузки, замещаются более толерантными видами бореального равнинного комплекса (щука, плотва, ерш, окунь) [2]. Этому способствует высокий уровень загрязнения Обь-Иртышского бассейна, вызывающий у сиговых патоморфологические изменения в репродуктивной системе [3-6], а массовый вылов наиболее полноценных генеративных группировок на путях нерестовых миграций и в зимовальный период, разрушение нерестилищ ведут к снижению численности, популяционного и видового разнообразия. Наиболее подверженными воздействию внешних факторов являются ранние стадии развития, когда закладываются основы толерантности организма, его репродукционный потенциал.

Критическими этапами в раннем онтогенезе, в течение которых происходит качественное изменение отношений организма с окружающей средой, являются вылупление и переход молоди на экзогенное питание. В эти моменты возможно как по отдельным морфологическим параметрам, так и по их совокупности количественно оценить размеры и диапазон реакции разных видов и внутривидовых форм на внешние воздействия.

Исследования раннего онтогенеза, его отдельных этапов у сиговых бассейна Оби проводили на пеляди, муксуне, чире, сиге-пыжьяне, тугуне [7-12]. Представляется актуальным рассмотреть характер проявления экологической пластичности морфологических параметров у разных экологических групп сиговых рыб на ранних этапах постэмбрионального онтогенеза.

В настоящей работе предпринято исследование морфодинамических преобразований в раннем постэмбриональном развитии сиговых рыб с предпочтительным рассмотрением степени связи между признаками у сигов-планктофагов (пелядь) и бентофагов (муксун) с 14-17-летним интервалом.

### Материал и методика

Для сравнительного морфометрического анализа сиговых рыб на этапе вылупления были проведены фиксации предличинок озерной и речной форм пеляди *Coregonus peled* (Gmelin) (1987, 2000-2001 и 2004), тугуна *C. tugin* (Pallas) (2004), муксуна *C. muksun* (Pallas) (1987, 2000-2001, 2004), сига-пыжьяна *C. lavaretus pidschian* (Gmelin) (1987, 2004) и чира *C. nasus* (Pallas) (1987). В возрасте 14 суток для морфометрического анализа были отобраны личинки пеляди и муксуна (2001). Сбор предличинок проводили в инкубационном цехе Тобольского рыбопроизводного завода, куда в октябре-ноябре предыдущего года доставлялись партии икры этих видов из реки Рахтынья бассейна Северной Сосьвы, муксуна из р. Большой Послон (бассейн Нижней Оби) и озерной пеляди из оз. Ендырь (бассейн Иртыша). Температуры воды из вариантов разных лет оставались постоянными, снижаясь с  $+1,0 \dots +1,2^\circ\text{C}$  в конце октября до  $+0,5 \dots +0,6^\circ\text{C}$  в течение декабря-апреля и вновь повышаясь до  $+0,8 \dots +1,0^\circ\text{C}$  к концу апреля. Личинок пеляди и муксуна содержали в термостатированной камере ( $+4,0 \dots +5,5^\circ\text{C}$ ) Центра экологических исследований и реконструкции биосистем биологического факультета.

На этапе вылупления и в личиночный период (14 суток) молодь фиксировали в 4% нейтральном формалине. В 1987 г. предличинок измеряли по 8, в 2000-2001 и 2004 гг. — по 15 морфометрическим параметрам (рис. 1). Молодь взвешивали и подсчитывали число меланофоров на голове (mfc), спинной (mfd), брюшной (mfv) сторонах тела и на желточном мешке (mfs). Для статистических сравнений использовали t-критерий Стьюдента.

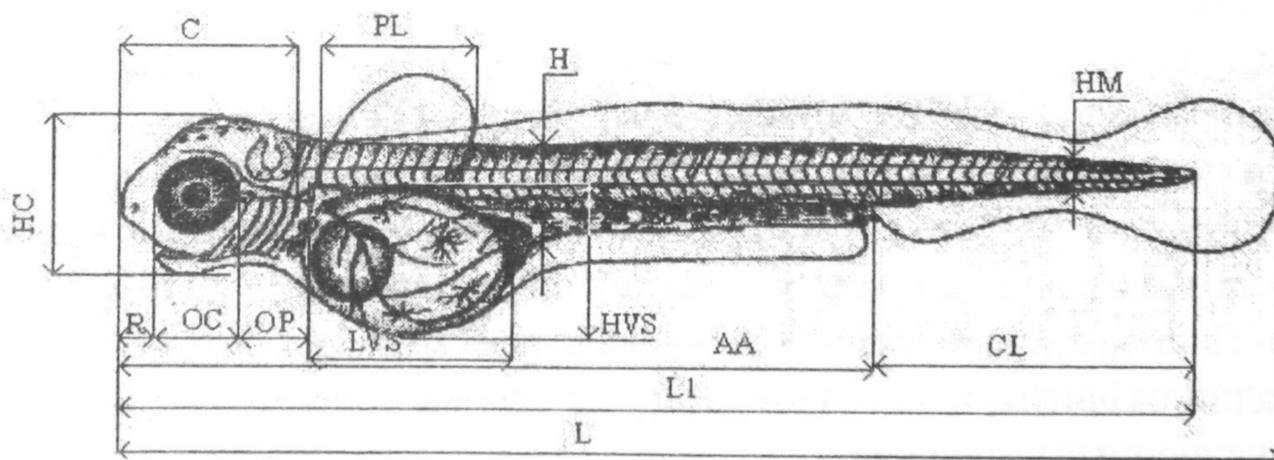


Рис. 1. Схема промеров предличинок сиговых рыб

L — общая длина тела. L1 — длина без хвостового плавника. AA — антеанальное расстояние. H — наибольшая высота тела. HM — наименьшая высота тела. CL — длина хвостового стебля. BS — наибольшая толщина тела. C — длина головы. R — длина рыла. OC — горизонтальный диаметр глаза. OP — заглазничное расстояние. OO — межглазничное расстояние. HC — наибольшая высота головы. PL — длина грудного плавника. LVS — длина желточного мешка. HVS — высота желточного мешка.

Дистанцию расстояний между признаками у молоди сиговых оценивали с помощью кластерного анализа. В метрике «1-г» (коэффициент корреляции Брауэ-Пирсона) использовали взвешенный метод «средней связи» (weighted pair group average) пакета Statistica (StatSoft, Inc.) [13].

Общее количество предличинок и личинок пеляди речной формы в разные годы исследований составило 166, озерной — 50, тугуна — 45, муксуна — 108, чира — 50 и сига-пыжьяна — 95 экземпляров.

### Результаты и обсуждение

Предличинки внутривидовых форм пеляди — речной и озерной — на этапе вылупления несколько различались: у речной пеляди были меньшие значения массы, длины тела, головы и желточного мешка (табл. 1). Меланиновая пигментация у обеих форм выражена слабо. У половины особей речной пеляди меланофоры были звездчатой формы, и только у 10% они имели точечный вид; у остальных личинок присутствовали меланофоры обоих типов. Пигментация озерной пеляди имела иной характер: у 30% особей меланофоры представлены точками, у 10% — звездчатого типа, у остальных — смешанного.

Таблица 1

Морфометрические параметры сиговых рыб на этапе вылупления (апрель 1987 г.)

Показатели	Вид				
	Пелядь речная (n=50)	Пелядь озерная (n=50)	Сиг-пыжьян (n=50)	Муксун (n=50)	Чир (n=50)
	$\bar{X} \pm S_{\bar{x}}$ min – max				
Пластические признаки, мм					
L1	$8,2 \pm 0,05$ 7,2 – 9,4	$8,8 \pm 0,04$ 8,2 – 9,8	$9,6 \pm 0,09$ 8,4 – 10,7	$10,1 \pm 0,05$ 9,3 – 11	$11,7 \pm 0,07$ 10,0 – 12,5
H	$0,5 \pm 0,01$ 0,4 – 0,7	$0,6 \pm 0,01$ 0,5 – 0,7	$0,8 \pm 0,02$ 0,6 – 1,0	$1,0 \pm 0,02$ 0,8 – 1,2	$0,8 \pm 0,02$ 0,6 – 1,1
C	$1,5 \pm 0,02$ 1,2 – 1,7	$1,5 \pm 0,01$ 1,2 – 1,7	$1,8 \pm 0,03$ 1,1 – 2,1	$1,9 \pm 0,02$ 1,5 – 2,1	$2,3 \pm 0,02$ 2,0 – 2,5
HC	$1,0 \pm 0,01$ 0,9 – 1,3	$1,1 \pm 0,01$ 0,6 – 1,2	$1,2 \pm 0,02$ 1,0 – 1,8	$1,3 \pm 0,01$ 1,1 – 1,5	$1,5 \pm 0,01$ 1,3 – 1,6
OC	$0,6 \pm 0,01$ 0,5 – 0,7	$0,7 \pm 0,01$ 0,6 – 0,7	$0,7 \pm 0,01$ 0,7 – 0,8	$0, \pm 0,01$ 0,7 – 0,9	$0,9 \pm 0,01$ 0,8 – 1
LVS	$1,1 \pm 0,01$ 0,9 – 1,3	$1,3 \pm 0,02$ 1,0 – 1,5	$1,2 \pm 0,03$ 0,9 – 1,6	$1,6 \pm 0,02$ 1,3 – 1,9	$2 \pm 0,03$ 1,5 – 2,3
HVS	$0,7 \pm 0,01$ 0,5 – 0,8	$0,8 \pm 0,01$ 0,6 – 0,9	$0,7 \pm 0,02$ 0,3 – 1,0	$1,3 \pm 0,01$ 1,1 – 1,5	$0,9 \pm 0,01$ 0,7 – 1,2
PL	$1,0 \pm 0,01$ 0,8 – 1,1	$1,1 \pm 0,01$ 0,9 – 1,3	$1,3 \pm 0,01$ 1,1 – 1,4	$1,3 \pm 0,02$ 0,9 – 1,6	$1,5 \pm 0,01$ 1,2 – 1,7
P, мг	$3,3 \pm 0,15$ 2 – 4	$4,0 \pm 0,08$ 3 – 5	$4,7 \pm 0,12$ 4 – 6	$7,9 \pm 0,15$ 6 – 11	$10,2 \pm 0,14$ 8 – 12
Число меланофоров					
mfc	$6,4 \pm 0,63$ 0 – 17	$5,3 \pm 0,58$ 0 – 22	$15,1 \pm 1,23$ 0 – 35	$21,4 \pm 1,38$ 6 – 39	$23,9 \pm 1,34$ 10 – 50
mfd	$26,9 \pm 1,69$ 4 – 49	$21,7 \pm 1,21$ 0 – 49	$67,4 \pm 2,82$ 33 – 99	$56,5 \pm 2,98$ 0 – 125	$86,7 \pm 2,67$ 52 – 134
mfv	$53,3 \pm 1,65$ 27 – 87	$51,0 \pm 1,62$ 19 – 81	$86,2 \pm 3,27$ 49 – 121	$79,0 \pm 2,49$ 49 – 125	$103,8 \pm 2,96$ 79 – 148
mfs	$13,1 \pm 0,76$ 6 – 30	$13,4 \pm 0,71$ 4 – 27	$33,7 \pm 1,65$ 15 – 68	$35,7 \pm 1,43$ 11 – 56	$61,3 \pm 3,15$ 28 – 95

Молодь сига-пыжьяна крупнее пеляди, она имела и значительно большее число меланофоров на голове, желточном мешке, спинной и брюшной сторонах тела. По соотношению меланофоров различной формы предличинки пыжьяна почти не отличались от озерной пеляди.

У муксуна при вылуплении масса тела и все пластические признаки были существенно выше, чем у пеляди и сига-пыжьяна. Однако число меланофоров ниже ( $p < 0,1$ ), чем у пыжьяна. 50% особей имели меланофоры разветвленной формы, остальные — точечную или обоих типов.

Среди предличинок сиговых молодь чира по большинству анализируемых признаков, за исключением высоты тела и желточного мешка, характеризовалась наибольшими показателями ( $p < 0,001$ ). Только по числу меланофоров на голове чир уступал пыжьяну. Звездчатые меланофоры у чира обычно встречаются вместе с точечными, густо покрывая верх головы, спинную и брюшную стороны тела.

Кластерный анализ молодежи сиговых на этапе вылупления (рис. 2) выявил низкую корреляцию морфологических признаков.

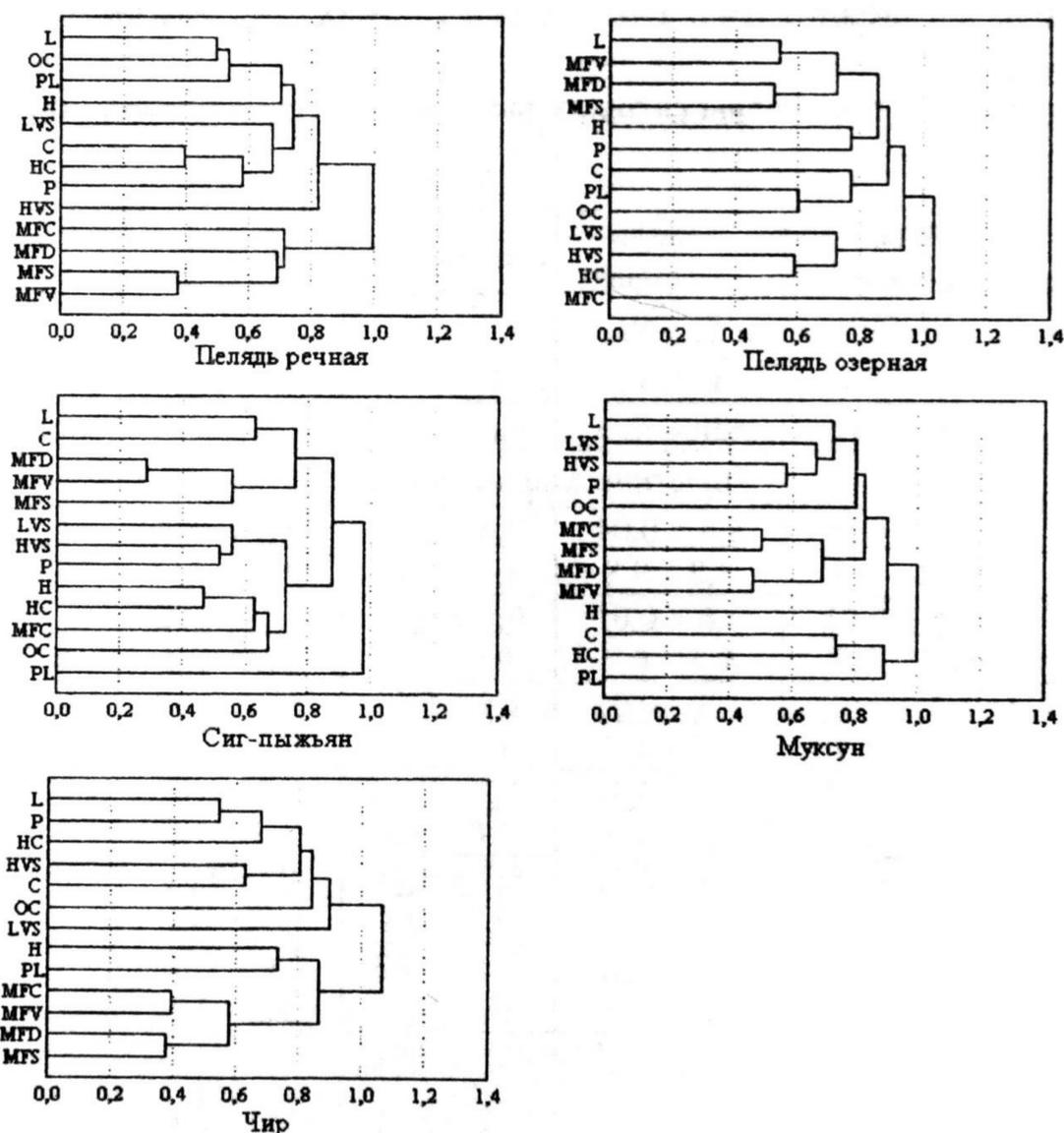


Рис. 2. Дендрограммы сходства морфологических признаков сиговых рыб на этапе вылупления (апрель, 1987 г.)

У пеляди и муксуна, представляющих разные экологические группы, находившиеся на сходном этапе онтогенеза, но с 14-17-летним интервалом, были установлены некоторые морфологические особенности. Молодь пеляди варианта 1987 г. и 2000-2004 гг. по большинству признаков достоверно ( $p < 0,01-0,001$ ) различалась (табл. 2). По данным ряда авторов [7, 9, 14, 15], большая часть параметров сигов на этапе вылупления совпадает с нашими данными 1987 г. Однако такие расхождения в морфологии почти не проявляются на дендрограммах (рис. 3), что косвенно свидетельствует о преобладании формообразо-

вательных процессов в эмбриогенезе, нежели ростовых, сопровождающихся высокой корреляцией.

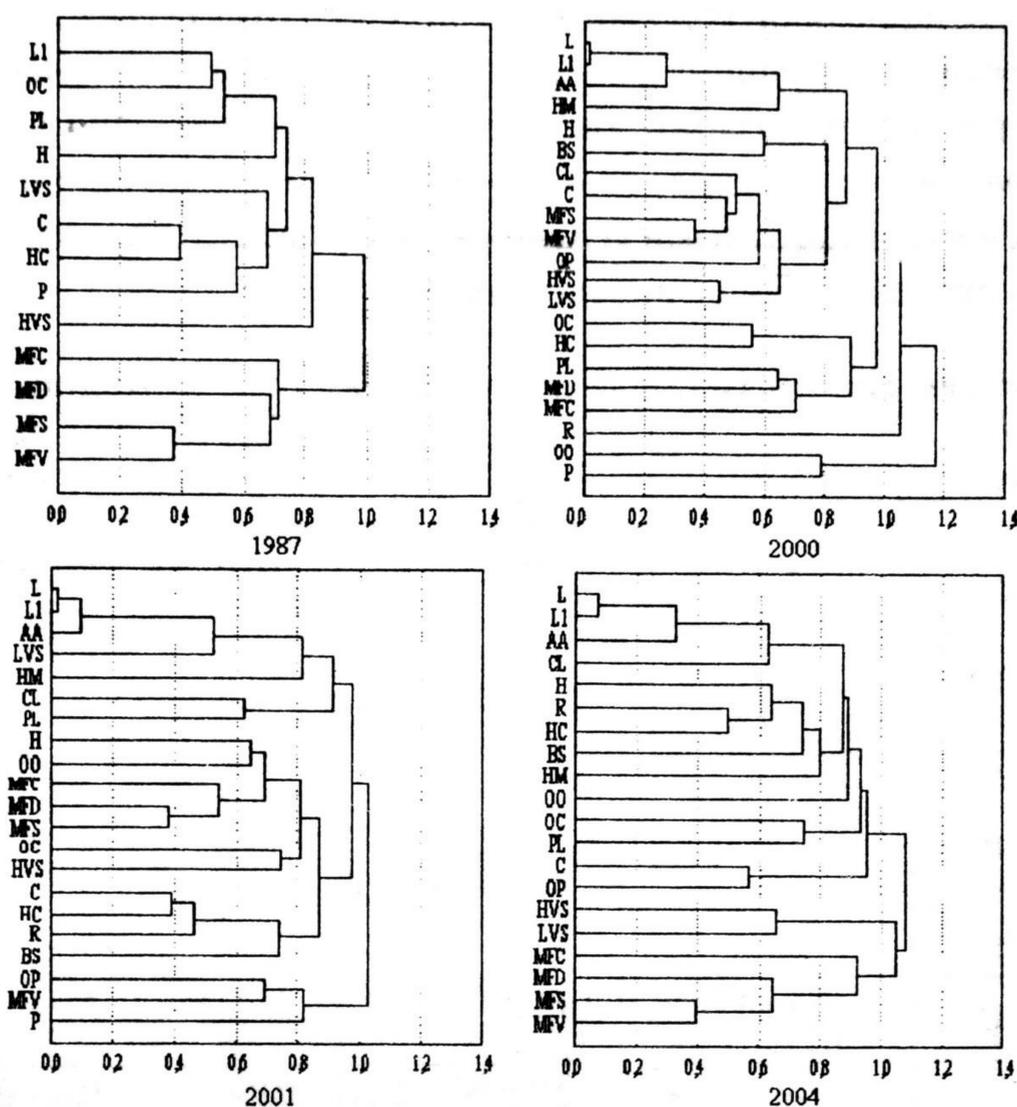


Рис. 3. Дендрограммы сходства морфологических признаков речной пеляди на этапе вылупления в разные годы (апрель)

У предличинок муксуна последних лет в наибольшей степени, по сравнению с 1987 г., превышены размеры тела, параметры головного отдела и желточного мешка (2000-2001 гг.) А между последними наибольшими значениями, как и у пеляди, характеризуется молодь 2000 г. (табл. 1; 3, а).

Можно предположить, что увеличение морфологических параметров пеляди и муксуна в последние годы вызвано более благоприятными условиями нагула производителей в период активного накопления трофических ресурсов в год нереста. Достоверно большие размеры желточного мешка у молоди этих видов на этапе вылупления не опровергают такое предположение.

Результаты сравнения предличинок пеляди и муксуна разных лет сбора (табл. 2 и табл. 3, а), различающихся соответственно на полных 3-4 и 1-2 поколения (1987 и 2000-2001, 2004), с одной стороны, и молоди смежных лет — с другой, позволяют предполагать, что не только лишь генетическая гетерогенность популяций являлась причиной таких расхождений. Скорее всего, именно условия нагула производителей и ход эмбриогенеза в конкретном году определяют характер формирования зародышей и степень развития их признаков. Так, наиболее отчетливые различия у пеляди и муксуна в сравниваемые годы отмечены по числу меланофоров. У предличинок пеляди в 1987 г. их количество на спине и голове 2-3-кратно превосходило таковое у молоди 2000-х, но было достоверно меньше ( $p < 0,05-0,001$ ) на желточном мешке. Напротив, у муксуна количество пигментных клеток на спине и брюшке в 1987 г. было достоверно ниже варианта 2001 г. (табл. 3, а), тогда как на голове и желточном мешке —

выше ( $p < 0,001$ ). Согласно данным вышеприведенных авторов, меланиновая пигментация у предличинок пеляди слабая, наименьшая среди всех сиговых; на голове число меланофоров колеблется от полного отсутствия до 7-10, на спинной стороне тела 0-10, брюшной — до 24-26, и на желточном мешке 6-14. Причиной такого расхождения может быть повышенная освещенность в инкубационном цехе, различная в разные годы, при которой, в противоположность природным водоемам с их афотными условиями в подледный период, формирование меланофоров протекает более интенсивно.

Таблица 2

## Морфометрические показатели речной пеляди на этапе вылупления (апрель)

Показатели	1987 (n=50)	2000 (n=16)	2001 (n=30)	2004 (n=55)
Пластические признаки, мм				
L1	$8,2 \pm 0,05$ 7,2 – 9,4	$9,2 \pm 0,08^{***}$ 8,6 – 9,8	$8,8 \pm 0,07^{***}$ 7,9 – 9,7	$8,8 \pm 0,10^{***}$ 8,3 – 9,4
AA	–	$5,9 \pm 0,05$ 5,6 – 6,4	$5,7 \pm 0,05$ 5,2 – 6,5	$5,7 \pm 0,06$ 5,3 – 6,1
H	$0,5 \pm 0,01$ 0,4 – 0,7	$0,8 \pm 0,01^{***}$ 0,7 – 0,9	$0,7 \pm 0,01^{***}$ 0,7 – 0,8	$0,8 \pm 0,02^{***}$ 0,7 – 0,9
HM	–	$0,4 \pm 0,01$ 0,3 – 0,4	$0,3 \pm 0,01$ 0,2 – 0,4	$0,4 \pm 0,01$ 0,3 – 0,4
CL	–	$3,2 \pm 0,05$ 2,9 – 3,7	$3,1 \pm 0,03$ 2,8 – 3,6	$3,1 \pm 0,06$ 2,5 – 3,5
C	$1,5 \pm 0,02$ 1,2 – 1,7	$1,7 \pm 0,02^{***}$ 1,5 – 1,8	$1,6 \pm 0,02^{***}$ 1,4 – 1,9	$1,6 \pm 0,03$ 1,2 – 1,7
R	–	$0,3 \pm 0,02$ 0,2 – 0,4	$0,3 \pm 0,02^{***}$ 0,2 – 0,5	$0,2 \pm 0,02$ 0,1 – 0,3
OC	$0,6 \pm 0,01$ 0,5 – 0,7	$0,7 \pm 0,01^{***}$ 0,7 – 0,8	$0,7 \pm 0,01^{***}$ 0,6 – 0,7	$0,6 \pm 0,01^{**}$ 0,5 – 0,7
OP	–	$0,7 \pm 0,02$ 0,6 – 0,9	$0,7 \pm 0,01$ 0,6 – 0,9	$0,8 \pm 0,03$ 0,6 – 1,0
HC	$1,0 \pm 0,01$ 0,9 – 1,3	$1,4 \pm 0,03^{***}$ 1,1 – 1,5	$1,2 \pm 0,02^{***}$ 1,0 – 1,4	$1,2 \pm 0,02^{***}$ 1,1 – 1,3
HVS	$0,7 \pm 0,01$ 0,5 – 0,8	$0,9 \pm 0,02^{***}$ 0,7 – 1,1	$0,9 \pm 0,02^{***}$ 0,6 – 1,1	$0,9 \pm 0,03^{***}$ 0,7 – 1,1
LVS	$1,1 \pm 0,01$ 0,9 – 1,3	$1,4 \pm 0,02^{***}$ 1,3 – 1,6	$1,4 \pm 0,02^{***}$ 1,2 – 1,6	$1,4 \pm 0,04^{***}$ 1,1 – 1,7
OO	–	$0,7 \pm 0,02$ 0,5 – 0,8	$0,6 \pm 0,01$ 0,5 – 0,8	$0,8 \pm 0,03$ 0,6 – 1,0
BS	–	$0,5 \pm 0,01$ 0,4 – 0,6	$0,4 \pm 0,01$ 0,3 – 0,5	$0,5 \pm 0,02$ 0,4 – 0,6
PL	$1,0 \pm 0,01$ 0,8 – 1,1	$1,4 \pm 0,04^{***}$ 1,1 – 1,6	$1,3 \pm 0,02^{***}$ 1,1 – 1,6	$1,2 \pm 0,03^{***}$ 1,1 – 1,5
P, мг	$3,3 \pm 0,15$ 2 – 4	$3,6 \pm 0,11$ 3 – 4	$2,2 \pm 0,06^{***}$ 2 – 3	–
Число меланофоров				
mfc	$6,4 \pm 0,63$ 0 – 17	$2,3 \pm 0,73^{***}$ 0 – 9	$3,9 \pm 0,67^{***}$ 0 – 12	$2,6 \pm 1,20^{**}$ 0 – 14
mfd	$26,9 \pm 1,69$ 4 – 49	$9,6 \pm 1,31^{***}$ 4 – 22	$8,5 \pm 0,70^{***}$ 1 – 16	$9,8 \pm 2,05^{***}$ 3 – 38
mfv	$53,3 \pm 1,65$ 27 – 87	$46,9 \pm 3,72$ 29 – 75	$52,3 \pm 1,68$ 39 – 68	$51,9 \pm 4,36$ 22 – 87
mfs	$13,1 \pm 0,76$ 6 – 30	$13,4 \pm 1,77$ 3 – 30	$17,0 \pm 1,16^{***}$ 9 – 36	$21,0 \pm 3,20^*$ 6 – 46

Примечание: Парно сравнивали молодь варианта 1987г. с 2000, 2001 и 2004 гг.

\* –  $p < 0,05$ ; \*\* –  $p < 0,01$ ; \*\*\* –  $p < 0,001$

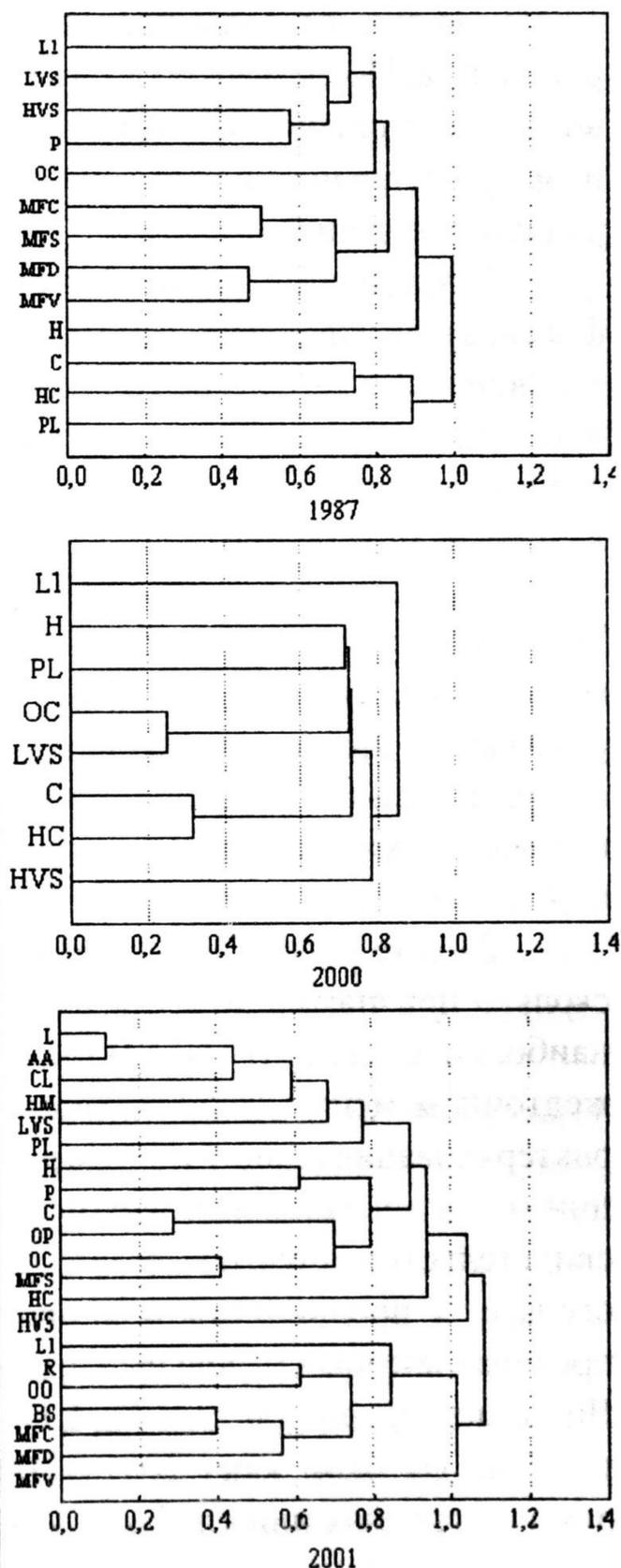
Таблица 3

Морфологические признаки (а) и их соотношение (б) у муксуна на этапе вылупления в разные годы (апрель)

а

Показатели	1987 (n=50)	2000 (n=20)	2001 (n=23)
<b>Пластические признаки, мм</b>			
L1	$10,1 \pm 0,05$ 9,3 – 11,0	$12,1 \pm 0,16^{***}$ 11,0 – 12,9	$11,4 \pm 0,06$ 10,7 – 12,0
AA	–	$8,2 \pm 0,12$ 7,7 – 8,8	$7,6 \pm 0,05$ 7,3 – 8,2
H	$1,0 \pm 0,02$ 0,8 – 1,2	$1,1 \pm 0,03$ 1,0 – 1,4	$1,1 \pm 0,02^{***}$ 0,9 – 1,2
HM	–	$0,4 \pm 0,02$ 0,4 – 0,5	$0,45 \pm 0,01$ 0,4 – 0,5
CL	–	$3,6 \pm 0,10$ 3,0 – 3,9	$3,6 \pm 0,03$ 3,4 – 3,9
C	$1,9 \pm 0,02$ 1,5 – 2,1	$2,1 \pm 0,07$ 1,7 – 2,4	$2,2 \pm 0,02^{***}$ 2,0 – 2,3
R	–	$0,3 \pm 0,03$ 0,1 – 0,4	$0,4 \pm 0,02$ 0,2 – 0,5
OC	$0,79 \pm 0,01$ 0,7 – 0,9	$1,0 \pm 0,03$ 0,9 – 1,1	$0,8 \pm 0,01^{***}$ 0,6 – 0,9
OP	–	$1,2 \pm 0,05$ 0,9 – 1,4	$1,0 \pm 0,02$ 0,8 – 1,2
HC	$1,3 \pm 0,01$ 1,1 – 1,5	$1,7 \pm 0,03$ 1,6 – 1,9	$1,6 \pm 0,01^{***}$ 1,5 – 1,7
HVS	$1,0 \pm 0,02$ 0,6 – 1,5	$1,2 \pm 0,04$ 1,0 – 1,4	$1,1 \pm 0,02^{***}$ 0,9 – 1,2
LVS	$1,6 \pm 0,02$ 1,3 – 1,9	$2,2 \pm 0,05^*$ 1,9 – 2,4	$2,0 \pm 0,03^{***}$ 1,8 – 2,3
PL	$1,3 \pm 0,02$ 0,9-1,6	$1,5 \pm 0,07$ 1,1 – 1,8	$1,7 \pm 0,02^{***}$ 1,5 – 1,9
P, мг	$7,9 \pm 0,15$ 6-11	$8,3 \pm 0,23$ 7,5 – 10,0	$7,3 \pm 0,13^{***}$ 6 – 8
<b>Число меланофоров</b>			
mfc	$21,4 \pm 1,38$ 6 – 39	–	$12,6 \pm 1,18^{***}$ 5 – 27
mfd	$56,5 \pm 2,98$ 0 – 125	–	$57,5 \pm 3,78^{***}$ 29 – 96
mfv	$35,7 \pm 1,43$ 11 – 56	–	$41,3 \pm 1,86^{***}$ 20 – 55
mfs	$79,0 \pm 2,49$ 49 – 125	–	$71,3 \pm 4,55^{***}$ 9 – 112

б



Высокая межгодовая вариабельность морфометрических параметров молоди сиговых рыб является реакцией популяции на комплекс экологических усло-

вий. Экосистемы Обь-Иртышского бассейна находятся под влиянием мощного техногенного пресса, и пока еще относительно благополучное состояние некоторых нерестилищ в целом неспособно компенсировать токсичность среды, в которой производители находятся продолжительное время. Цитогенетические исследования, проведенные на эмбрионах сиговых рыб [16], продемонстрировали значительные отклонения в их хромосомном аппарате. Автором было показано, что частота клеток с хромосомными нарушениями у эмбрионов пеляди из оз. Ендырь к 1996 г. по сравнению с 1989 г. повысилась на 157%, а к 2001 г. — еще на 14,3%. В эти же годы частота аберрантных клеток у эмбрионов муксуна из р. Большой Послон возросла на 138,6%, и 42,5%, соответственно. Причины автор видит в интенсивном загрязнении Обского бассейна, повышающем естественный мутагенный фон и приводящий к снижению генетической стабильности природных популяций.

Предполагается, что по степени взаимной согласованности в ходе морфогенеза, оцениваемой величиной коэффициента корреляции, возможно делать заключения о характере групповой реакции на внешние воздействия. Исследователями [17] показано: система непосредственно измеряемых значений настолько жестко связана, что представлена единой группировкой со слабо выраженными подгруппами, тогда как система индексов состоит из множества отдельных кластеров, содержащих внутри себя слабо сцепленные подгруппы. Проведенное сравнение степени связи между отдельными морфометрическими параметрами у предличинок каждого вида сиговых с использованием дендрограмм сходства продемонстрировало низкую степень их взаимной согласованности (рис. 2). Анализ взаимосвязи признаков у предличинок одного вида (пелядь и муксун) за ряд лет также показал низкую скоррелированность, слабо варьирующую в разные годы (рис. 2, 3; табл. 3, б).

Вместе с тем, для предличинок пеляди разных лет можно выделить несколько признаков, по которым установлена средняя корреляция. Так, в 1987 г. наибольшая связь ( $r=+0,64$ ) была установлена между числом меланофоров на желточном мешке (mfs) и брюшном отделе (mfv), меньшей связью (+0,61) характеризовались длина (С) и высота (НС) головы. Коэффициент парной корреляции между остальными параметрами отражал слабую, реже — среднюю связь, свидетельствующую о высокой асинхронности формирования признаков в эмбриогенезе. У предличинок в варианте 2000 г. выделялось несколько кластеров, в пределах которых отдельные признаки характеризовались средней корреляцией. Лишь между длиной тела (L, L1) и антеанальным расстоянием (АА) связь была такой же высокой, как в 2001 и 2004 гг. Корреляция между остальными параметрами — средняя или слабая. Количество признаков со средней связью в варианте 2000 г. несколько превышало их число в 2001 г. и в еще большей степени — у предличинок в 2004 г. (рис. 2, 3).

У предличинок муксуна в разные годы также отмечается слабая корреляция между признаками (рис. 2, табл. 3, б). Наибольшая связь (+0,50 ... +0,55) в 1987 году отмечалась между числом меланофоров на разных участках тела. Между остальными параметрами коэффициент корреляции не превышал +0,32. Молодь из вариантов 2000 г. и, в особенности, 2001 г. отличалась не только более высокими значениями, но и большей скоррелированностью признаков.

Такими же низкими показателями связи на данном этапе раннего онтогенеза характеризовались и другие виды сиговых рыб: озерная пелядь, сиг-пыжьян, чир, тугун (2004).

Низкая взаимная корреляция большинства морфологических признаков, на наш взгляд, отражает формационные процессы в эмбриогенезе. Линейный рост молоди начинается в постэмбриональный период, и с возрастанием его интенсивности отмечается преобладание изометрического роста (пропорциональное увеличение параметров) над аллометрическим, сопровождаемое увеличением связи между признаками.

Предпринятое исследование раннего онтогенеза планктофага-пеляди и бентофага-муксуна при переходе личинок на активное питание продемонстрировало видовую специфику смены аллометрического роста изометрическим (табл. 4).

Эмбрионы сиговых рыб на этапе вылупления характеризуются различными запасами трофических веществ. У чира желток составляет 13,9% от массы тела в начале и 8,7% в конце периода вылупления; у муксуна снижается от 7,8 до 4,6%; у речной пеляди — от 2,6 до 1,9%. Муксун при +0,7 ... +0,8°C расходует желток за 24-30 суток, речная пелядь — за 10-18 суток. При +4,0°C эти показатели составляют у муксуна 13-17, у речной пеляди — 7-10 суток [18]. С данного момента молодь переходит на активное питание. В этот период исследовались морфометрические параметры пеляди и муксуна.

Показано, что у пеляди заметно увеличивались длина тела (L1) и антеанальное расстояние (AA), а высота тела (H) и длина хвостового стебля (CL) возрастали незначительно (табл. 4). Несколько увеличивались длина (C) и высота (HC) головы, тогда как остальные параметры головного отдела не изменялись. По причине утилизации желтка на пластический обмен размеры желточного мешка снижались (табл. 4, а).

У личинок муксуна возрастали антеанальное расстояние (AA) и длина хвостового стебля (CL), в меньшей степени — длина (C) и высота (HC) головы, длина грудного (PL) плавника (табл. 4, а).

При переходе молоди на внешнее питание значительно возрастала и связь между морфометрическими параметрами. Построение дендрограмм связи пластических признаков показало, что у двухнедельной пеляди в 2001 г. были высокоррелированными ( $r > +0,8$ ) 4 параметра (L1, AA, HVS, LVS). Между остальными связь оставалась средней и слабой. У личинок муксуна в данном возрасте корреляция между 4 признаками (L1, AA, H, C) превышала +0,8, а в целом высокая связь ( $r > +0,7$ ) отмечалась между 8 признаками из 15. Параметры желточного мешка у пеляди (HVS, LVS) и муксуна (LVS) обладали слабой обратной связью с остальными признаками (табл. 4, б), что свидетельствует об интенсивной утилизации трофических запасов. Из этих данных видно, что молодь муксуна характеризовалась интенсивным развитием и более быстрым вступлением на путь изометрического роста, хотя на этапе вылупления несколько большей скоррелированностью признаков отличалась пелядь.

Таким образом, разный темп зародышевого развития и, соответственно, различный уровень эмбрионизации сиговых рыб подвергается коррекции экологическими условиями водоемов Обь-Иртышского бассейна, в которых проходит их развитие, и проявляется как в повышенной изменчивости молоди в раз-

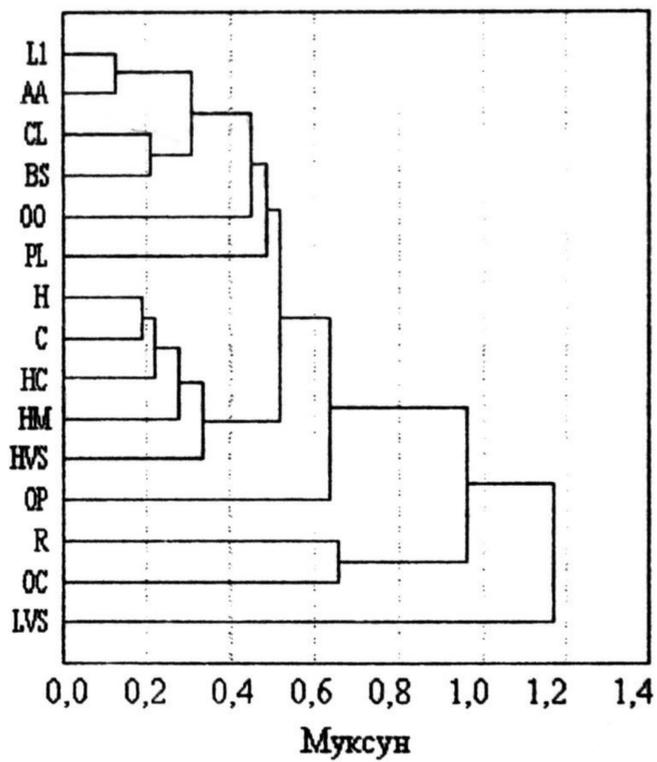
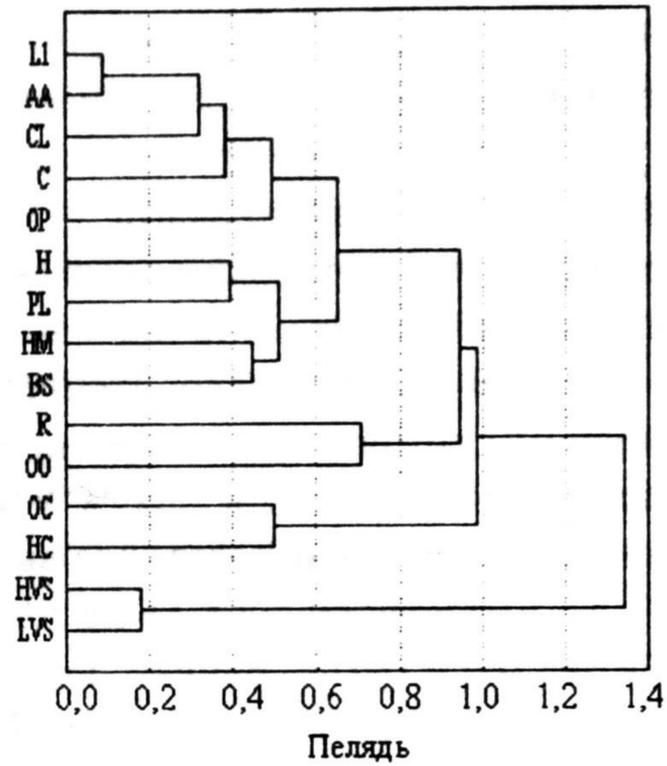
ные годы, так и в темпах постэмбрионального онтогенеза, вступления на путь изометрического роста.

Таблица 4

Морфологические признаки (а) и их соотношение (б) у личинок пеляди и муксуна в возрасте 14 суток (май 2001 г.)

Показатели	Пелядь (n=15)	Муксун (n=15)
L	$9,9 \pm 0,14$ 9,0 – 10,5	$12,8 \pm 0,12$ 12,1 – 13,8
L1	$9,4 \pm 0,13$ 8,5 – 10,0	$12,2 \pm 0,13$ 11,5 – 13,3
LVS	$1,0 \pm 0,04$ 0,7 – 1,1	$1,3 \pm 0,05$ 1,0 – 1,6
HVS	$0,6 \pm 0,02$ 0,5 – 0,7	$0,9 \pm 0,03$ 0,6 – 1,0
AA	$6,1 \pm 0,08$ 5,5 – 6,5	$9,1 \pm 0,08$ 8,6 – 9,6
H	$0,8 \pm 0,01$ 0,7 – 0,9	$1,2 \pm 0,03$ 1,0 – 1,4
HM	$0,4 \pm 0,01$ 0,4 – 0,5	$0,5 \pm 0,01$ 0,4 – 0,7
CL	$3,2 \pm 0,05$ 2,7 – 3,5	$3,9 \pm 0,04$ 3,5 – 4,1
C	$1,7 \pm 0,02$ 1,5 – 1,8	$2,5 \pm 0,03$ 2,2 – 2,7
R	$0,3 \pm 0,02$ 0,2 – 0,4	$0,5 \pm 0,03$ 0,2 – 0,7
OC	$0,7 \pm 0,01$ 0,6 – 0,8	$1,0 \pm 0,02$ 0,7 – 1,0
OP	$0,7 \pm 0,01$ 0,6 – 0,8	$1,1 \pm 0,02$ 1,0 – 1,2
HC	$1,3 \pm 0,02$ 1,2 – 1,5	$1,9 \pm 0,02$ 1,7 – 2,1
OO	$0,6 \pm 0,02$ 0,4 – 0,7	$0,8 \pm 0,02$ 0,7 – 0,9
BS	$0,4 \pm 0,01$ 0,38 – 0,43	$0,7 \pm 0,01$ 0,5 – 0,7
PL	$1,5 \pm 0,03$ 1,3 – 1,6	$2,0 \pm 0,03$ 1,8 – 2,3
P, мг	$3,4 \pm 0,12$ 3,0 – 4,0	$8,9 \pm 0,04$ 6,2 – 12,0

а



б

## ЛИТЕРАТУРА

1. Никольский Г. В. Структура вида и закономерности изменчивости рыб. М.: Пищ. пром-сть. 1980. 184 с.
2. Решетников Ю. С., Попова О. А., Стерлигова О. П. и др. Изменение структуры рыбного населения эвтрофируемого озера. М.: Наука, 1982. 248 с.
3. Савваитова К. А., Чеботарева Ю. В., Пичугин М. Ю., Максимов С. В. Аномалии в строении рыб как показатели состояния природной среды // Вопр. ихтиологии. 1995. Т. 35. Вып. 2. С. 182-188.
4. Шарова Ю. Н., Лукин А. А. Система воспроизводства сига *Coregonus lavaretus* в условиях многофакторного загрязнения // Вопр. ихтиологии. 2000. Т. 40. Вып. 3. С. 425-428.
5. Селюков А. Г. Репродуктивная система сиговых рыб (*Coregonidae*, *Salmoniformes*) как индикатор состояния экосистемы Оби. I. Половые циклы пеляди *Coregonus peled* // Вопр. ихтиологии. 2002. Т. 42. № 1. С. 85-92.

6. Селюков А. Г. Репродуктивная система сиговых рыб (Coregonidae, Salmoniformes) как индикатор состояния экосистемы Оби. II. Половые циклы муксуна *Coregonus muksun* // *Вопр. ихтиологии*. 2002. Т. 42. № 2. С. 225-235.
7. Юхнева В. С. Наблюдения за нерестом и развитием икры сиговых рыб на р. Сыня // *Озерное и прудовое хоз-во в Сибири и на Урале*. Тюмень, 1967. 190-199 с.
8. Малышев В. И. Эмбриональное развитие тугуна // *Изв. ГосНИОРХ*. 1974. Т. 92. С. 98-101.
9. Богданов В. Д. Видовые особенности личинок некоторых сиговых (Coregoninae) рыб на этапе вылупления // *Вопр. ихтиологии*. 1983. Т. 23. Вып. 3. С. 449-459.
10. Богданов В. Д. Экология молоди и воспроизводство сиговых рыб Нижней Оби. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М.: ИПЭЭ РАН, 1997. 38 с.
11. Селюков А. Г., Степанов А. М., Васильева Л. В. Состояние воспроизводительной системы сиговых рыб на этапе вылупления // *IV Всес. конф. по раннему онтогенезу рыб*. М., 1988. С. 88-89.
12. Бондаренко О. М. Формирование генеративной системы и ее модификация экологическими факторами в раннем онтогенезе сиговых и осетровых рыб. Автореф. дисс. ... к. б. н. Тюмень: Изд-во ТюмГУ, 2003. 22 с.
13. Боровиков В. П. Популярное введение в программу STATISTICA. М.: Компьютер-пресс. 1998. 267.
14. Кузьмин А. Н. Эмбриональное развитие пеляди // *Тр. Обь-Тазовск. отд. ГосНИОРХ. Нов. серия*. 1963. Т. 3. С. 148-164.
15. Лебедева О. А. Развитие икры и личинок // *Пелядь. Систематика, морфология, экология, продуктивность*. М.: Наука. 1989. С. 211-228.
16. Пак И. В. Комплексная морфогенетическая оценка состояния природных популяций рыб (на примере сиговых Обь-Тазовского бассейна): Автореф. дисс. ... д. б. н. Тюмень: Изд-во ТюмГУ, 2004. 39 с.
17. Андреев В. Л., Решетников Ю. С. Исследование внутривидовой морфологической изменчивости сига *Coregonus lavaretus* (L.) методами многомерного статистического анализа // *Вопр. ихтиологии*. 1977. Т. 17. Вып. 5 (106). С. 862-878.
18. Сергиенко Л. Л. Биологические основы совершенствования заводского воспроизводства сиговых рыб. Автореф. дисс. ... к. б. н. СПб.: ГосНИОРХ, 1995. 19 с.

**Галина Александровна ПЕТУХОВА** —  
биологический факультет,  
Тюменский государственный  
университет, Тюмень, Россия

УДК 681.3.574.3.575.224

## **ИЗМЕНЕНИЕ ОСНОВНЫХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ ЖИЗНЕДЕЯТЕЛЬНОСТИ ДРОЗОФИЛ ПРИ ХРОНИЧЕСКОМ НЕФТЯНОМ ЗАГРЯЗНЕНИИ СРЕДЫ**

**АННОТАЦИЯ.** В ходе длительного (около 400 поколений) развития мух на питательной среде, содержащей нефть, показана стабилизация основных показателей жизнедеятельности на уровне контроля. Выявлен высокий уровень морфологического и генетического полиморфизма в популяциях нефтеустойчивых мух. Установлено наследование нефтеустойчивости и изучена локализация генов нефтеустойчивости, исследованы пределы возможной устойчивости дрозофил к нефтяному загрязнению среды.

*The author demonstrates stabilization of basic biological control indices during long-term (about 400 generations) rearing of Drosophila flies in cultural habitat*