

На правах рукописи  
УДК 597.5:591.151./158

Алехин Илья Евгеньевич

Морфоэкологические особенности внутривидовой подразделенности  
байкальского омуля.

03.00.16 – экология

Автореферат  
диссертации на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук



Тюмень 2005

Работа выполнена на кафедре экологии и генетики Тюменского государственного университета

Научный руководитель:

доктор биологических наук, профессор Цой Р. М.

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук, профессор, Мухачев Игорь Семенович

кандидат биологических наук, Третьякова Татьяна Владиленовна

Ведущая организация: Тюменская сельскохозяйственная академия

Защита диссертации состоится 3 июня 2005 года в \_\_\_\_ часов на заседании диссертационного совета Д.212.274.08 при Тюменском государственном университете по адресу: 625043 г. Тюмень, ул. Пирогова, 3, ТюмГУ, биофак.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Тюменского государственного университета.

Автореферат разослан « \_\_\_\_ » \_\_\_\_\_ 2005 года.

Ученый секретарь  
диссертационного совета  
доктор биологических наук



С. Н. Гашев

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

**Актуальность работы.** Омуль байкальский представлен несколькими симпатрическими, репродуктивно изолированными расами. Однако таксономическая принадлежность омуля байкальского и его внутривидовая подразделенность не находят единства среди различных авторов. Широкие морфологические исследования, проведенные рядом ученых, показали, что в Байкале обитают различающиеся по морфологии и биологии расы, формы, стада или популяции (Березовский, 1927; Елизова и др., 1958; Краснощеков, 1962; Мишарин, 1953, 1958; Мухомедеяров, 1942; Нейман, 1955; Талиев, 1941; Смирнов, Шумилов, 1974; Хохлова, 1958).

Определение таксономического статуса и внутривидовой структуры омуля байкальского помимо этого важного общебиологического аспекта, существенно и с точки зрения оценки и сохранения биологического разнообразия. Поскольку омуль байкальский является эндемиком озера Байкал, то сделанные выводы могут быть использованы в природоохранных мероприятиях и позволят наиболее эффективно регулировать антропогенную деятельность.

Исходя из этого, большую актуальность приобретает изучение закономерностей меж- и внутривидовой изменчивости омуля байкальского, которая, обеспечивая существование и сохранение целостности вида, является основным условием существования популяций и внутривидовых группировок. Исследование размерно-возрастной изменчивости морфологических признаков позволяет выделять популяции или любые другие группировки, изучать влияние экологических, антропогенных факторов, и отслеживать происходящие в популяциях изменения. Поэтому одна из основных задач при изучении вида – анализ его популяционной структуры. Факторы относительной изоляции популяций на

ограниченной акватории способствуют возникновению и накоплению у особей комплекса признаков, отличающих данную популяцию от соседней. На основании величины этих различий можно представить структуру вида.

Настоящая работа посвящена изучению особенностей внутривидовой дифференциации байкальского омуля, сложившейся к настоящему времени. Для достижения решались следующие задачи:

1. Определить уровень различий современных экологических форм байкальского омуля.
2. Оценить внутривидовую изменчивость морфологических признаков омуля.
3. Изучить особенности корреляционных систем различных экологических форм байкальского омуля.
4. Определить влияние условий воспроизводства байкальского омуля на формирование его популяционной структуры.

**Научная новизна.** Доказана обоснованность подразделения байкальского омуля на четыре самостоятельные расы, определяющаяся уровнем морфологической дивергенции в течение всего онтогенеза рыб. Существование четырех рас омуля байкальского: селенгинской, северобайкальской, посольской, чивыркуйской определяет специфичность популяционной структуры вида в оз. Байкал. Показано, что дифференциация на расы омуля байкальского в большей мере обусловлена влиянием на чувствительных стадиях онтогенеза различий в условиях нерестовых рек в период инкубации.

**Теоретическая и практическая значимость.** Результаты работы дают основания для изменения приоритетов природоохранных мер в отношении посольской расы байкальского омуля, а так же организации промысла и искусственного воспроизводства омуля с

учетом его внутривидовой структуры и особенностями нереста. Данные об основных нерестилищах различных рас омуля байкальского могут быть использованы для разработки конкретных мер по их эффективной охране.

#### **Положения, выносимые на защиту.**

1. Популяционная структура байкальского омуля в озере характеризуется внутривидовой дивергенцией на четыре самостоятельные расы, имеющие устойчивые морфологические различия в течение всего онтогенеза.

2. Внутривидовая дифференциация омуля байкальского обусловлена гетерогенностью среды в период эмбрионального и раннего постэмбрионального развития.

**Апробация работы.** Опубликовано 10 работ из них по теме диссертации 6. Материалы диссертации обсуждались на всероссийской конференции молодых ученых посвященной экологическим механизмам динамики и устойчивости биоты 2004; XI Всероссийской студенческой научной конференции «Экология и проблемы защиты окружающей среды» 2002.

**Содержание, объем работы.** Диссертация изложена на 143 стр. машинописного текста включает: введение, 4 главы, выводы, список литературы. В составе работы 20 таблиц, 6 рисунков.

#### **Содержание работы**

##### **1. Обзор литературы**

Рассмотрена история котловины, происхождение и генезис фауны Байкала. Приводятся предполагаемые филогенетические связи сиговых рыб. Дана общая характеристика байкальского омуля *Coregonus autumnalis migratorius*, а так же приведены данные по распространению омуля *Coregonus autumnalis autumnalis* в других водоемах.

Рассматриваются некоторые гипотезы определения таксономического статуса омуля байкальского, а так же особенностей его структуры. Так Ф. Б. Мухомедияров (1942), Г. Х. Шапошникова (1968, 1973, 1976) и М. Газовска (1960, 1967, 1970) полагают, что в Байкале имеется другой вид омуля, в то время как Г. В. Никольский и Ю. С. Решетников (1970, 1975) считают, что нецелесообразно обособлять этих рыб в отдельный вид.

## **2. Материалы и методика исследований**

В работе приводится материал, собранный в период с 2002 по 2005 года по четырем расам омуля байкальского. Отлов производился жаберными сетями. В морфологическом анализе использовано в общей сложности 1800 экземпляров омуля байкальского. Приведена карта оз. Байкал и рисунки представителей исследуемых рас.

Измерения и подсчет меристических признаков проводили на свежем материале согласно общепринятым методикам (Правдин, 1966). Измерения пластических признаков произведены штангельциркулем с точностью до 0,1 мм, масса определялась при помощи электронных весов с точностью до 0,01 гр. Анализ величин пластических признаков выполнен в системе абсолютных значений и в системе индексов (в процентах от длины тела по Смиуту и в процентах от длины головы). Подсчитывали все прободенные чешуи в боковой линии.

Математическая обработка полученных данных осуществлялась по общепринятым методикам (Плохинский, 1970; Лакин, 1980; Тереньтьев, Ростова, 1977). При анализе изменчивости пластических и меристических признаков мы рассматривали среднюю величину ( $\bar{X}$ ), ошибку средней величины ( $S\bar{X}$ ), величину коэффициента вариации (CV), ошибку значения коэффициента вариации ( $Scv$ ).

Исследование внутривидовой морфологической изменчивости проводили на одновозрастных группах. Для анализа использовали северобайкальскую, селенгинскую, посольскую, чивыркуйскую расы омуля байкальского в возрасте сеголетков, трехгодовиков, шестигодовиков.

Достоверность различий выборок оценивалась по критерию Стьюдента ( $t_{st}$ ) при уровне значимости  $P = 0,99$ .

Оценка силы связи пластических признаков была вычислена с применением коэффициента корреляции Бравэ – Пирсона ( $r$ ). При подсчете коэффициента корреляции учитывались 26 пластических признаков, причем подсчет коэффициентов парной корреляции проводился только в системе абсолютных значений, так как в системе индексов корреляции имеют сравнительно низкие показатели, поскольку индексы обладают меньшей чувствительностью к воздействию внешних условий, а каждый признак при этом имеет вполне самостоятельное значение (Андреев, Решетников, 1977).

Система корреляций рассматривается с помощью корреляционных плеяд (Тереньев, Ростова 1977; Носов 1990). Графическое изображение плеяд представлено в виде окружности, сечения корреляционного цилиндра, разные уровни которого (снизу вверх) отградуированы значениями связи нарастающей силы. Сечения делаются на разных уровнях; точки расположенные на равных расстояниях по окружности, изображают признаки, а линии, соединяющие их, - корреляции. Для характеристики плеяд использованы следующие показатели:  $G$  – мощность плеяды (число признаков – членов плеяды);  $M$  – сумма внутрплеядных парных корреляций.

Были собраны данные, по искусственному разведению всех четырех рас байкальского омуля на рыбопроизводных заводах Байкала, а также по особенностям мест естественного воспроизводства.

Оценена выживаемость эмбрионов в условиях искусственного разведения до момента выклева личинок.

Сравнение рас байкальского омуля по многим признакам осуществлялось при помощи дивергенции. Таким путем оказалось возможным всю цифровую информацию, содержащуюся в измерениях многих признаков, без особых потерь свести к нескольким числовым значениям, представленным в виде матрицы (Андреев, Решетников, 1977).

Для оценки условности внутривидового разделения омуля байкальского на несколько форм было вычислено соотношение межгрупповых и внутригрупповых компонент фенотипической изменчивости.

Все расчеты выполнены на ПЭВМ с помощью пакета программ Microsoft Office (Excel).

### **3. Результаты исследований**

В главе приведены особенности условий мест нереста характерных каждой расе (табл. 1). Рассмотрена эффективность искусственного воспроизводства, проанализирована выживаемость эмбрионов четырех рас омуля байкальского на разных стадиях развития.

Произведено сравнение четырех исследуемых рас по морфологическим показателям в системе абсолютных значений, которое показало наличие достоверных отличий по всем пластическим признакам каждой расы от каждой расы.



Таблица 1. Некоторые особенности нерестовых участков внутривидовых подразделенностей байкальского омуля.

Характеристика мест нереста	Формы байкальского омуля			
	Селенгинская	Северобайкальская	Чивыркуйская	Посольская
Реки	Селенга	Кичера, В.Ангара, Баргузин	Безымянка, Халури, Сарма, Баргузин, Б. и М. Чивыркуй	Большая, Култучная, Абрамиха, Толобозиха
Расстояния от устья (км)	От 250 до 500	От 60 до 250	От 2 до 12	От 20 до 45
Скорость течения (см/сек)	50 – 60	80		30 – 35
Температура воды в период инкубации В °С	(IX)- 10 <sup>0</sup> (X)- 4 <sup>0</sup> (XI)- 0,4 <sup>0</sup>	(IX)- 7-6 <sup>0</sup> (X)- 3,6 <sup>0</sup> (XI)- 0,26 <sup>0</sup> (XII)- 0,25 <sup>0</sup> (I)- 0,17 <sup>0</sup> (II)- 0,10 <sup>0</sup> (III)- 0,10 <sup>0</sup> (IV)- 0,44 <sup>0</sup>	(IX)- 7-6 <sup>0</sup> (X)- 3,6 <sup>0</sup> (XI)- 0,26 <sup>0</sup> (XII)- 0,25 <sup>0</sup>	(X)- 3,2 <sup>0</sup> (XI)- 0,34 <sup>0</sup> (XII)- 0,09 <sup>0</sup> (I)- 0,04 <sup>0</sup> (II)- 0,08 <sup>0</sup> (III)- 0,25 <sup>0</sup> (IV)- 0,20 <sup>0</sup> (V)- 4,20 <sup>0</sup>

Сравнение морфологических показателей сеголеток четырех рас омуля байкальского в системе индексов, так же как и в системе абсолютных значений показало наличие большого количества достоверных отличий (табл. 2). Так сеголетки омуля байкальского одной расы достоверно отличаются по всем признакам с представителями хоть одной из других рас. Исключением являются следующие признаки: длина грудного плавника, антедорсальное расстояние, антевентральное расстояние, антеанальное расстояние,

а так же все исследованные счетные признаки, а именно: число чешуй боковой линии, число ребер, число позвонков.

Таблица 2. Морфологическая характеристика сеголетков четырех форм омуля байкальского в системе индексов

Признак	Селенгинская	Северобайкальская	Чивыркуйская	Посольская
в % Длины головы				
о	24,02±0,31 <sup>*</sup>	23,69±0,37 <sup>+</sup>	26,66±0,49 <sup>*#</sup>	23,05±0,38 <sup>#</sup>
г	26,74±0,38 <sup>*</sup>	29,34±0,43 <sup>*+</sup>	28,72±0,43	26,58±0,48 <sup>+</sup>
ро	50,76±1,00 <sup>*</sup>	48,80±0,92	45,61±0,81 <sup>#</sup>	50,65±0,67 <sup>#</sup>
Сг	62,24±0,87 <sup>*</sup>	49,12±0,72 <sup>*+</sup>	65,28±0,90 <sup>+</sup>	61,45±0,92 <sup>+</sup>
hC	65,41±0,77 <sup>*</sup>	64,59±0,78 <sup>+</sup>	70,52±1,16 <sup>*#</sup>	65,53±0,92 <sup>#</sup>
ho	52,13±0,54 <sup>*</sup>	47,40±0,65 <sup>*+</sup>	43,51±0,53 <sup>*+</sup>	42,86±0,55 <sup>*+</sup>
в % Длины тела по Смиту				
С	21,62±0,30 <sup>*</sup>	20,60±0,26	20,05±0,30 <sup>#</sup>	21,52±0,26 <sup>#</sup>
Н	19,25±0,22 <sup>*</sup>	18,71±0,22 <sup>+</sup>	18,52±0,25 <sup>#</sup>	17,24±0,22 <sup>*#</sup>
h	5,22±0,09 <sup>*</sup>	6,25±0,12 <sup>*+</sup>	5,76±0,08 <sup>*</sup>	5,32±0,09 <sup>+</sup>
PL	8,13±0,15 <sup>*</sup>	5,97±0,12 <sup>*+</sup>	7,05±0,12 <sup>*#</sup>	10,72±0,21 <sup>*#</sup>
LD	10,23±0,23 <sup>*</sup>	11,35±0,22 <sup>*+</sup>	10,44±0,20	9,82±0,18 <sup>+</sup>
LA	11,31±0,20 <sup>*</sup>	11,80±0,19 <sup>+</sup>	11,49±0,16 <sup>#</sup>	8,64±0,14 <sup>*#</sup>
LP	12,65±0,18	13,35±0,20	13,11±0,21	12,66±0,26
LV	10,92±0,20 <sup>*</sup>	13,19±0,27 <sup>*</sup>	12,16±0,22 <sup>*</sup>	12,59±0,27 <sup>*</sup>
P-V	30,39±0,34 <sup>*</sup>	28,52±0,36 <sup>*</sup>	26,83±0,37 <sup>#</sup>	29,43±0,37 <sup>#</sup>
aD	47,26±0,71	46,67±0,77	45,38±0,65	46,16±0,80
pD	41,63±0,63 <sup>*</sup>	41,62±0,59 <sup>+</sup>	36,64±0,52 <sup>*+</sup>	37,54±0,57 <sup>*+</sup>
aV	53,45±0,91	52,96±0,84	50,61±0,76	51,85±0,73
aA	76,91±1,06	77,04±0,82	72,43±1,00	74,92±1,23
V-A	26,90±0,32 <sup>*</sup>	26,52±0,40 <sup>+</sup>	24,43±0,43 <sup>*+</sup>	25,15±0,40

Примечание: \* - признаки, имеющие достоверные отличия с селенгинской формой, + - с северобайкальской формой, # - с чивыркуйской формой.

Сравнение морфологических показателей в системе индексов представителей четырех рас байкальского омуля в возрасте 3 лет так же выявило наличие достоверных отличий (табл. 3).

Таблица 3. Морфологическая характеристика четырех форм омуля байкальского в возрасте 3+ в системе индексов

Признак	Селенгинская	Северобайкальс кая	Чивыркуйская	Посольская
в % Длины головы				
о	24,07±0,10 <sup>*</sup>	23,71±0,12 <sup>+</sup>	26,76±0,15 <sup>*+#</sup>	22,85±0,12 <sup>*+#</sup>
г	26,90±0,12 <sup>*</sup>	29,25±0,15 <sup>*+</sup>	28,63±0,13 <sup>*#</sup>	26,60±0,15 <sup>*#</sup>
ро	50,77±0,37 <sup>*</sup>	48,75±0,31 <sup>*+</sup>	45,74±0,23 <sup>*+#</sup>	50,53±0,19 <sup>*#</sup>
Сг	62,51±0,27 <sup>*</sup>	48,25±0,18 <sup>*+</sup>	65,44±0,24 <sup>*+#</sup>	61,57±0,26 <sup>*#</sup>
hC	65,58±0,23 <sup>*</sup>	64,35±0,23 <sup>*+</sup>	70,42±0,36 <sup>*+#</sup>	65,54±0,27 <sup>*#</sup>
ho	52,38±0,11 <sup>*</sup>	47,41±0,17 <sup>*+</sup>	43,64±0,14 <sup>*+#</sup>	42,96±0,15 <sup>*+#</sup>
в % Длины тела по Смиту				
С	21,52±0,09 <sup>*</sup>	20,61±0,09 <sup>*+</sup>	19,98±0,08 <sup>*+#</sup>	21,48±0,06 <sup>*#</sup>
Н	19,19±0,06 <sup>*</sup>	18,71±0,07 <sup>*+</sup>	18,46±0,07 <sup>*#</sup>	17,16±0,05 <sup>*+#</sup>
h	5,21±0,03 <sup>*</sup>	6,23±0,04 <sup>*+</sup>	5,73±0,03 <sup>*+#</sup>	5,30±0,03 <sup>*#</sup>
PL	8,11±0,06 <sup>*</sup>	5,94±0,04 <sup>*+</sup>	7,04±0,04 <sup>*+#</sup>	11,41±0,07 <sup>*+#</sup>
LD	10,20±0,07 <sup>*</sup>	11,33±0,07 <sup>*+</sup>	10,40±0,07 <sup>*#</sup>	9,77±0,06 <sup>*+#</sup>
LA	11,25±0,08 <sup>*</sup>	11,78±0,07 <sup>*+</sup>	11,48±0,04 <sup>*#</sup>	8,60±0,04 <sup>*+#</sup>
LP	12,60±0,07 <sup>*</sup>	13,36±0,07 <sup>*+</sup>	13,06±0,07 <sup>*#</sup>	12,64±0,09 <sup>*#</sup>
LV	10,91±0,07 <sup>*</sup>	13,18±0,10 <sup>*+</sup>	12,14±0,07 <sup>*+#</sup>	12,57±0,09 <sup>*+#</sup>
P-V	30,31±0,07 <sup>*</sup>	28,46±0,08 <sup>*+</sup>	26,77±0,10 <sup>*+#</sup>	29,45±0,09 <sup>*+#</sup>
aD	47,27±0,23 <sup>*</sup>	46,69±0,24 <sup>+</sup>	45,34±0,21 <sup>*+</sup>	46,15±0,21 <sup>*</sup>
pD	40,73±0,17 <sup>*</sup>	41,72±0,21 <sup>*+</sup>	36,62±0,15 <sup>*+#</sup>	38,31±0,17 <sup>*+#</sup>
aV	53,46±0,26 <sup>*</sup>	52,80±0,24 <sup>+</sup>	50,57±0,25 <sup>*+#</sup>	51,85±0,22 <sup>*#</sup>
aA	76,91±0,23 <sup>*</sup>	77,06±0,23 <sup>+</sup>	72,37±0,31 <sup>*+#</sup>	74,92±0,32 <sup>*+#</sup>
V-A	26,91±0,08 <sup>*</sup>	26,53±0,12 <sup>+</sup>	24,41±0,11 <sup>*+#</sup>	25,15±0,12 <sup>*+#</sup>

Примечание: \* - признаки, имеющие достоверные отличия с селенгинской формой, + - с северобайкальской формой, # - с чивыркуйской формой.

Тот же анализ в системе индексов был проведен на представителях четырех рас в возрасте шести лет (табл. 4).

Таблица 4. Морфологическая характеристика четырех форм омуля байкальского в возрасте 6+ в системе индексов.

Признак	Селенгинская	Северобайкальская	Чивыркуйская	Посольская
в % Длины головы				
o	24,01±0,12 <sup>*</sup>	23,69±0,06 <sup>+</sup>	26,65±0,12 <sup>*+##</sup>	23,04±0,13 <sup>*+##</sup>
r	26,75±0,08 <sup>*</sup>	29,34±0,11 <sup>*+</sup>	35,94±0,21 <sup>*+##</sup>	26,60±0,08 <sup>*+##</sup>
po	50,76±0,29 <sup>*</sup>	48,82±0,15 <sup>*+</sup>	45,60±0,17 <sup>*+##</sup>	50,64±0,10 <sup>*+##</sup>
Cr	62,23±0,27 <sup>*</sup>	49,13±0,10 <sup>*+</sup>	65,28±0,24 <sup>*+##</sup>	61,45±0,27 <sup>*+##</sup>
hC	65,40±0,29 <sup>*</sup>	64,59±0,19 <sup>+</sup>	70,53±0,11 <sup>*+##</sup>	65,52±0,15 <sup>*+##</sup>
ho	52,14±0,04 <sup>*</sup>	47,43±0,17 <sup>*+</sup>	43,51±0,09 <sup>*+##</sup>	42,87±0,12 <sup>*+##</sup>
в % Длины тела по Смиуту				
C	21,61±0,12 <sup>*</sup>	20,60±0,02 <sup>*+</sup>	20,04±0,06 <sup>*+##</sup>	21,53±0,02 <sup>*+##</sup>
H	19,25±0,02 <sup>*</sup>	18,71±0,02 <sup>*+</sup>	18,52±0,02 <sup>*+##</sup>	17,24±0,04 <sup>*+##</sup>
h	5,22±0,02 <sup>*</sup>	6,25±0,03 <sup>*+</sup>	5,77±0,02 <sup>*+##</sup>	5,33±0,03 <sup>*+##</sup>
PL	8,13±0,02 <sup>*</sup>	5,96±0,03 <sup>*+</sup>	7,04±0,02 <sup>*+##</sup>	11,42±0,04 <sup>*+##</sup>
LD	13,54±0,06 <sup>*</sup>	11,35±0,03 <sup>*+</sup>	10,45±0,05 <sup>*+##</sup>	9,82±0,05 <sup>*+##</sup>
LA	11,31±0,03 <sup>*</sup>	11,80±0,04 <sup>*+</sup>	11,50±0,03 <sup>*+##</sup>	8,64±0,04 <sup>*+##</sup>
LP	12,65±0,04 <sup>*</sup>	13,35±0,02 <sup>*+</sup>	13,11±0,05 <sup>*+##</sup>	12,66±0,06 <sup>*+##</sup>
LV	10,91±0,04 <sup>*</sup>	13,19±0,06 <sup>*+</sup>	12,19±0,04 <sup>*+##</sup>	12,59±0,07 <sup>*+##</sup>
P-V	30,39±0,03 <sup>*</sup>	28,52±0,07 <sup>*+</sup>	26,83±0,03 <sup>*+##</sup>	29,54±0,13 <sup>*+##</sup>
aD	47,27±0,21 <sup>*</sup>	46,68±0,18 <sup>+</sup>	45,37±0,21 <sup>*+</sup>	46,15±0,13 <sup>*</sup>
pD	41,63±0,08 <sup>*</sup>	41,62±0,21 <sup>+</sup>	36,65±0,08 <sup>*+##</sup>	37,54±0,06 <sup>*+##</sup>
aV	53,45±0,20 <sup>*</sup>	52,96±0,23 <sup>+</sup>	50,61±0,16 <sup>*+##</sup>	51,85±0,15 <sup>*+##</sup>
aA	76,91±0,17 <sup>*</sup>	77,04±0,17 <sup>+</sup>	72,42±0,25 <sup>*+##</sup>	74,92±0,17 <sup>*+##</sup>
V-A	26,91±0,12 <sup>*</sup>	26,52±0,09 <sup>+</sup>	24,43±0,09 <sup>*+##</sup>	25,16±0,07 <sup>*+##</sup>

Примечание: \* - признаки, имеющие достоверные отличия с селенгинской формой, + - с северобайкальской формой, # - с чивыркуйской формой.

Как видно из таблиц сохранение достоверных различий в пластических признаках исследуемых рас в трех возрастах свидетельствует о генетической дивергенции селенгинской, северобайкальской, чивыркуйской и посольской рас, что в свою очередь может свидетельствовать о влиянии различающихся факторов в условиях существования ставших причиной подразделения омуля байкальского на несколько рас.

Оценка уровня разнообразия признака по величине коэффициента вариации проведена по шкале, предложенной Е. С. Слуцким для ихтиологических исследований (при CV меньше 5 уровень изменчивости считается низким; 5 – 10 – слабый; 10 – 20 – средний; 20 – 40 – сильный; 40 и более – высокий) (Слуцкий, 1978).

В соответствие с этой шкалой для абсолютных значений уровень изменчивости у сеголеток не превышал средних показателей (табл. 5). Самый высокий уровень изменчивости соответствует массе тела посольской формы – 27,03. Аналогичное исследование уровня изменчивости абсолютных признаков проведено в возрастных группах три и шесть лет. В результате чего обнаружено постепенное уменьшение коэффициентов вариации с возрастом (табл. 6, 7). Изменчивость морфологических признаков в системе индексов (в %C и %L<sub>s</sub>) характеризуется более выровненными значениями по сравнению с изменчивостью непосредственно измеряемых.

В целом можно отметить, что характер изменчивости признаков в системе индексов достаточно схож с изменчивостью в системе абсолютных значений. Сопоставление величин коэффициентов вариации исследуемых признаков у четырех рас байкальского омуля разных возрастов показывает, что различия в изменчивости признаков у представителей этих рас колеблются в пределах пяти, что соответствует области низкой изменчивости в градации, предложенной Е. С. Слуцким (1978; 1987).

Таблица 5. Изменчивость ( $CV \pm Scv$ ) морфометрических признаков сеголетков четырех форм омуля байкальского

Признак	Формы			
	Селенгинская	Северобайкальская	Чивыркуйская	Посольская
$L_s$	3,71±0,37	5,12±0,51	4,10±0,41	3,22±0,32
$L$	3,30±0,33	7,20±0,72	4,08±0,41	3,03±0,30
$L_b$	2,98±0,30	5,22±0,52	4,19±0,42	5,17±0,52
$C$	8,75±0,88	7,02±0,70	9,27±0,93	6,21±0,62
$r$	9,31±0,93	8,73±0,87	8,99±0,90	9,75±0,98
$o$	8,11±0,81	9,94±0,99	8,37±0,84	10,20±1,02
$po$	15,73±1,57	10,90±1,09	9,54±0,95	8,71±0,87
$hC$	7,33±0,73	8,03±0,80	9,11±0,91	6,39±0,64
$H$	6,72±0,67	6,00±0,60	8,37±0,84	7,01±0,70
$h$	9,95±0,99	10,07±1,01	8,22±0,82	10,11±1,01
$PL$	16,34±1,63	14,27±1,43	15,00±1,50	15,97±1,60
$LD$	20,12±2,01	17,31±1,73	19,26±1,93	19,19±1,92
$hD$	8,49±0,85	10,73±1,07	10,00±1,00	11,16±1,12
$LA$	16,95±1,70	14,33±1,43	8,71±0,87	11,74±1,17
$hA$	10,14±1,01	12,37±1,24	10,91±1,09	16,30±1,63
$LP$	9,97±1,00	11,33±1,13	16,51±1,65	27,31±2,73
$LV$	12,10±1,21	14,39±1,44	11,99±1,20	16,21±1,62
$P-V$	6,71±0,67	8,13±0,81	13,18±1,32	8,42±0,84
$l.l.$	8,00±0,80	1,07±0,11	2,11±0,21	1,12±0,11
$v.t.$	0,10±0,01	0,11±0,01	0,09±0,01	0,16±0,02
$c.t.$	0,14±0,01	0,16±0,02	0,12±0,01	0,16±0,02
$Q$	23,11±2,31	20,34±2,03	22,84±2,28	27,03±2,70
$Cr$	8,32±0,83	7,58±0,76	8,07±0,81	8,90±0,89
$aD$	8,38±0,84	11,61±1,16	14,81±1,48	13,09±1,31
$pD$	8,20±0,82	9,41±0,94	9,00±0,90	11,31±1,13
$aV$	16,28±1,63	14,73±1,47	15,98±1,60	14,18±1,42
$aA$	10,24±1,02	10,00±1,00	12,18±1,22	11,95±1,20
$ho$	6,10±0,61	9,72±0,97	7,01±0,70	8,34±0,83
$V-A$	8,16±0,82	9,43±0,94	10,07±1,01	12,45±1,25

Таблица 6. Изменчивость ( $CV \pm Scv$ ) морфометрических признаков четырех форм омуля байкальского в возрасте 3+

Признак	Формы			
	Селенгинская	Северобайкальская	Чивыркуйская	Посольская
$L_s$	1,47±0,07	9,47±0,47	2,34±0,12	2,16±0,11
$L$	1,43±0,07	4,13±0,21	2,35±0,12	2,01±0,10
$L_b$	1,81±0,09	4,99±0,25	3,40±0,17	3,20±0,16
$C$	6,10±0,31	4,15±0,21	7,64±0,38	2,11±0,11
$r$	7,12±0,35	6,10±0,31	5,97±0,30	7,21±0,36
$o$	6,30±0,31	7,81±0,39	6,93±0,35	8,11±0,41
$po$	13,20±0,66	8,41±0,42	6,01±0,30	4,01±0,20
$hC$	4,31±0,21	4,21±0,21	9,78±0,49	3,18±0,16
$H$	3,94±0,19	3,20±0,16	5,01±0,25	3,11±0,16
$h$	7,92±0,39	7,01±0,35	3,41±0,17	6,12±0,31
$PL$	10,10±0,51	8,19±0,41	7,16±0,36	8,00±0,40
$LD$	10,18±0,51	6,81±0,34	8,18±0,41	8,29±0,41
$hD$	5,52±0,27	7,43±0,37	6,29±0,31	7,21±0,36
$LA$	8,42±0,42	6,78±0,33	3,72±0,19	7,21±0,36
$hA$	6,21±0,31	7,40±0,37	5,30±0,27	7,21±0,36
$LP$	6,57±0,33	6,30±0,31	7,07±0,35	16,11±0,81
$LV$	6,61±0,33	11,47±0,57	6,98±0,35	10,11±0,51
$P-V$	2,30±0,12	3,93±0,20	6,67±0,33	3,01±0,15
$l.l.$	7,01±0,350	0,11±0,005	1,73±0,090	0,30±0,020
$v.t.$	0,12±0,006	0,07±0,003	0,12±0,006	0,28±0,01
$c.t.$	0,42±0,020	0,14±0,007	0,10±0,005	0,13±0,007
$Q$	11,33±0,57	13,36±0,66	11,01±0,55	14,00±0,70
$Cr$	6,11±0,31	4,17±0,21	4,15±0,21	5,14±0,26
$aD$	6,24±0,31	7,12±0,36	6,21±0,31	6,78±0,34
$pD$	5,33±0,27	6,55±0,33	5,93±0,30	6,21±0,31
$aV$	7,01±0,35	5,37±0,27	7,11±0,36	5,94±0,30
$aA$	4,97±0,25	4,36±0,22	6,15±0,31	5,33±0,30
$ho$	2,12±0,11	5,01±0,25	3,14±0,16	4,13±0,21
$V-A$	4,32±0,22	6,27±0,31	6,20±0,31	7,22±0,36

Таблица 7. Изменчивость ( $CV \pm Scv$ ) морфометрических признаков четырех форм омуля байкальского в возрасте 6+

Признак	Формы			
	Селенгинская раса	Северобайкаль ская раса	Чивыркуйская раса	Посольская раса
$L_s$	1,51±0,07	5,71±0,28	2,03±0,10	2,58±0,13
$L$	1,20±0,06	6,14±0,31	1,94±0,10	2,12±0,11
$L_b$	1,28±0,06	7,11±0,36	2,93±0,15	2,91±0,15
$C$	9,20±0,46	4,10±0,21	7,10±0,36	2,16±0,11
$r$	5,00±0,25	6,12±0,31	8,16±0,41	4,12±0,21
$o$	8,72±0,43	4,97±0,25	6,71±0,34	8,12±0,41
$po$	17,80±0,89	5,01±0,25	8,78±0,44	2,21±0,11
$hC$	4,88±0,24	1,49±0,07	4,11±0,21	2,18±0,11
$H$	3,27±0,16	2,94±0,15	3,64±0,18	4,01±0,22
$h$	8,09±0,40	7,01±0,35	7,94±0,40	8,17±0,41
$PL$	6,31±0,32	9,00±0,45	6,27±0,31	6,24±0,31
$LD$	7,93±0,39	4,01±0,20	7,01±0,35	8,18±0,41
$hD$	4,31±0,22	5,78±0,28	5,73±0,29	8,00±0,40
$LA$	4,88±0,24	5,97±0,30	4,27±0,21	9,21±0,46
$hA$	7,81±0,39	7,00±0,35	5,98±0,30	8,71±0,44
$LP$	5,73±0,28	5,01±0,25	5,78±0,29	14,00±0,70
$LV$	7,48±0,37	13,97±0,70	6,39±0,32	14,03±0,70
$P-V$	3,11±0,15	4,04±0,20	2,79±0,14	4,07±0,20
$l.l.$	9,12±0,460	0,16±0,008	1,24±0,060	0,28±0,010
$v.t.$	0,09±0,005	0,10±0,005	0,11±0,006	0,14±0,007
$c.t.$	0,39±0,020	0,16±0,008	0,10±0,005	0,10±0,005
$Q$	14,21±0,71	14,19±0,71	10,71±0,54	16,27±0,81
$Cr$	5,99±0,30	5,09±0,25	5,07±0,25	6,12±0,31
$aD$	7,09±0,35	7,96±0,40	7,22±0,36	7,03±0,35
$pD$	4,99±0,25	7,23±0,36	6,27±0,31	6,97±0,35
$aV$	6,85±0,34	6,09±0,30	7,64±0,38	6,07±0,30
$aA$	5,33±0,27	5,97±0,30	7,00±0,35	5,27±0,26
$ho$	3,01±0,15	6,00±0,30	3,27±0,16	5,00±0,25
$V-A$	6,01±0,30	7,12±0,36	6,09±0,30	6,97±0,35



Анализ индексов интерьерных признаков всех форм выявил следующее: наибольшими индексами сердца, печени и селезенки обладает чивыркуйская форма, наименьшим – посольская. Наибольшие индексы глаза и почек характерны посольской форме, наименьшие – чивыркуйской. Коэффициенты селенгинской и северобайкальской форм располагаются между вышеназванными значениями. Данное распределение справедливо для всех трех изучаемых возрастов. Также отмечено, что с возрастом индекс печени несколько увеличивается. Индексы сердца, селезенки и почек с возрастом практически не меняются. Индекс глаза уменьшается с возрастом и увеличением размера рыб.

Подсчет коэффициентов парной корреляции признаков проводился в системе абсолютных значений для каждой из исследуемых форм в трех возрастах.

Установлено, что все значения непосредственно измеряемых признаков характеризуются достаточно высокой положительной взаимосвязью, не было зафиксировано ни одной пары признаков, ни у одной из рас с отрицательным значением коэффициента корреляции.

Наиболее множественные корреляции отмечаются у представителей посольской расы на уровне  $r > 0,8$  и у представителей северобайкальской расы на уровне  $r > 0,7$ . Рассмотрение корреляций на уровнях  $r < 0,7$  становится крайне сложным, из-за большого количества пар коррелирующих признаков.

Была произведена оценка расстояний между исследуемыми расами омуля байкальского во всех трех возрастах при помощи показателя дивергенции.

Анализ полученных данных выявил следующее: сеголетки селенгинской расы находятся на большем расстоянии с представителями чивыркуйской расы и примерно на равноудаленном от северобайкальской и посольской. Сеголетки северобайкальской

расы отошли дальше всех от сеголетков чивыркуйской расы (которая в свою очередь имеет примерно равное значение дивергенции с селенгинской и посольской) и равноудалены от северобайкальской и посольской.

В возрасте трех лет картина меняется: северобайкальская раса удаляется от посольской, а чивыркуйская от селенгинской и посольской. В возрасте шести лет происходит скачек показателя дивергенции между чивыркуйской и посольской расами, а так же в паре северобайкальская – чивыркуйская расы. Эти изменения расстояний между изучаемыми расами проходят на фоне постепенного увеличения значений дивергенции, что свидетельствует о постепенном отдалении рас друг от друга с возрастом.

Это свидетельство подтверждается так же отношением межгрупповой к внутригрупповой компоненте и позволяет сказать, что найденные различия являются генотипическими, а дальнейшее увеличение межгрупповой компоненты с возрастом связано с дальнейшим расхождением рас байкальского омуля по экологическим нишам.

#### **4. Обсуждение**

Анализ данных, полученных в результате изучения морфологических признаков четырех рас омуля байкальского, показывает, что омули различных рас значительно отличаются друг от друга. При этом наибольший интерес представляет сравнение величин пластических признаков в системе индексов. Так в возрасте сеголетков в системе индексов представители: селенгинской расы имеют 16 достоверных отличий, северобайкальской – 14, чивыркуйской – 14 и посольской – 15. В возрасте 3 и 6 лет представители одной расы достоверно отличаются по всем 20 исследуемым индексам с представителями хоть одной из других рас, что может говорить о влиянии различий в условиях существования.

Известно, что в наибольшей степени внешнее строение рыбы обусловлено, как правило, развитием приспособлений, связанных с движением, отчасти с маскировкой и захватом пищи, в меньшей степени – с обеспечением функций рецепторов органов чувств. Все остальные приспособления большей частью оказывают на внешнее строение лишь совершенно несущественное влияние или вообще не влияют на него (Алеев, 1963). В соответствие с этой концепцией, отмеченные у исследованных рас различия в морфологии позволяют оценить различия в условиях обитания и адаптивную реакцию рыб на эти условия. Вместе с тем, объяснение особенностей морфологии рыб влиянием отдельно взятых экологических факторов затрудняется сложностью (а зачастую невозможностью) оценки этих факторов в естественных экосистемах.

Учитывая географические особенности озера Байкал, а именно большую площадь поверхности и четко выраженную горизонтальную стратификацию можно сделать вывод, что различия условий мест обитания четырех рас омуля байкальского в пределах акватории Байкала могут способствовать дальнейшей их дивергенции, что подтверждается постепенным увеличением значения отношения межгрупповой к внутригрупповой дисперсии, но причиной такого расхождения, возможно, стало наличие значительных отличий в условиях эмбрионального развития. Известно, что представители различных рас омуля байкальского заходят на нерест в различные притоки озера Байкал отличающиеся по скорости течения, полноводности, насыщенности воды кислородом в период эмбрионального развития, а так же температурным режимом. Так же наблюдаются различия в удаленности нерестилищ от устья рек у разных рас омуля байкальского от 2 – 3 км у чивыркуйского омуля до 250 – 500 км у селенгинского омуля, что оказывает влияние на длительность пребывания молоди в реках. Что по Свердсону (1949)

могло поспособствовать первичному расхождению, а в последствие дальнейшему разделению на четко выраженные расы.

В целом, очевидно, что с учетом большого количества различий нерестовых рек, попытки объяснить изменения пластических признаков действием какого – либо одного фактора могут оказаться недостаточно корректными. Каждый признак формируется под воздействием комплекса факторов, оказывающих на признак сложное сочетанное влияние, кроме того, сами признаки взаимосвязаны, образуя плеяды признаков. Эти корреляционные связи приводят к тому, что изменение одного признака неизбежно приводит к изменению других (Андреев, Решетников, 1977). Понятно, что различия условий нерестовых участков, а так же время нахождения покатного омуля в реках определяющееся удаленностью нерестилищ от Байкала, могут сказаться на первичном определении морфологических признаков.

Таким образом, очевидно, что для понимания особенностей формирования морфометрических признаков, необходимо рассматривать их развитие во взаимосвязи. Одним из методов, позволяющих провести такой анализ, является построение корреляционных плеяд признаков.

При  $R > 0,8$  в системе абсолютных значений обязательными членами плеяд всех исследованных рас во всех возрастах являются 3 признака: масса тела, промысловая длина, длина рыбы по Смиуту.

Однако плеяда каждой расы имеет и свои характерные особенности, что проявляется как за счет включения в плеяду неких новых признаков, так и путем изменения характера связей между постоянными членами. Так, в плеяду сеголетков селенгинской расы входят 4 признака при сумме парных корреляций (M) равной 5; в плеяду сеголетков северобайкальской расы – 3 признака (M = 3); у сеголетков чивыркуйской расы выделяется две плеяды по 3 признака

в каждой ( $M = 3$ ); в плеяду сеголетков посольской расы – 5 признаков ( $M = 7$ ).

Логично предположить, что такие изменения в плеядах связаны с особенностями условий, в которых происходит развитие омуля. Так в плеяды к постоянным членам добавляются и несколько индивидуальных для каждой расы. При чем с возрастом количество признаков в плеяде свойственных конкретной расе уменьшается, что может еще раз свидетельствовать о сходных условиях обитания различных рас в пределах Байкала и коренным образом различающихся условиях эмбрионального развития ставших причиной первоначального разделения на расы.

Результаты изучения морфологических особенностей четырех внутривидовых совокупностей байкальского омуля в возрасте сеголетков, трехгодовиков и шестигодовиков указывают на корректность подразделения этого вида, обитающего в озере Байкал, на четыре расы.

Очевидно, благодаря различиям в условиях эмбрионального развития в нерестовых реках началась первичная дифференциация единой популяции байкальского омуля, закрепляемая различающимися условиями обитания в отдельных районах самого озера Байкал. Это находит подтверждение в наличие достоверных отличий по многим признакам у сеголетков исследуемых рас, которые с возрастом увеличиваются. Так же с возрастом увеличивается значение межгрупповой дисперсии, что свидетельствует о дальнейшей спецификации по питанию и распределению по экологическим нишам.

По данным многолетних наблюдений, численность рас омуля байкальского в процентном выражении представлена в озере Байкал в следующем соотношении: северобайкальская – 54%, селенгинская – 25%, чивыркуйская – 13%, посольская – 8% (Афанасьев, 1981; 1984).

Однако по ростовым показателям преимущество имеет самая малочисленная, посольская раса. В связи с этим посольская раса имеет более привлекательные товарные качества и испытывает наиболее сильное давление регулируемого и особенно нерегулируемого промысла, что в конечном итоге ведет к сужению генофонда и возможности безвозвратной утраты этой быстрорастущей формы.

Следует отметить, что если на озере Байкал сохранятся те же тенденции загрязнения акватории и прибрежных участков, продолжится неослабевающий антропогенный прессинг на водные экосистемы, то очень скоро, в реальном масштабе времени, большая часть байкальских рыб перейдет в разряд исчезающих, вновь появится необходимость во введении запрета на лов байкальского омуля.

Уже сейчас отмечается тенденция к ухудшению природных ресурсов в бассейне озера Байкал. Более острой становится проблема воспроизводства омуля. В настоящее время численность посольского омуля полностью поддерживается за счет Большереченского рыбоводного завода. Численность других рас поддерживаются мощностями: Чивыркуйского, Селенгинского, Баргузинского рыбоводных заводов. Однако одного набора рыбоводных операций и биологически правильного их применения оказывается недостаточным для длительного поддержания в равновесии сложной, исторически сложившейся структуры популяций и сохранения их генофонда.

Наиболее желательным является полное сохранение уровня естественного воспроизводства, где это возможно. Однако там, где природные нерестилища вышли из строя, и естественное воспроизводство стало невозможным, единственным способом сохранения популяции является заводское разведение с учетом

особенностей каждой из них и как следствие этого необходимы меры по повышению эффективности искусственного производства омуля байкальского.

### **Выводы**

1. Омуль, населяющий оз. Байкал представлен популяционной системой включающей четыре основные внутривидовые группировки (расы).

Корректность подразделения байкальского омуля на самостоятельные расы определяются уровнем морфологической дивергенции выявленной в течение всего онтогенеза рыб

2. Наиболее убедительным является сравнение величин пластических признаков в системе индексов, которое показывает, что представители одной расы достоверно отличаются по всем исследованным признакам с представителями хоть одной из других рас.

3. Различия в пластических признаках сеголетков омуля различных рас показывает, что становление признаков происходит на чувствительных стадиях онтогенеза и зависит от условий нерестовых рек. Вместе с тем, достоверных различий в меристических признаках не отмечено, что полностью согласовывается с общепринятым представлением о меньшей изменчивости счетных признаков по сравнению с пластическими.

4. Особенности формирования пластических признаков омуля байкальского различных рас определяется воздействием ряда факторов. При этом основными факторами, формирующими признаки расы на ранних стадиях онтогенеза, являются особенности мест нереста как: скорость течения, насыщенность воды кислородом, удаленность от устья, температурный режим в эмбриональный период.

5. Анализ системы корреляций признаков путем построения корреляционных плеяд позволяет выделить группу признаков, входящую в плеяды высокого уровня у всех исследованных рас. В системе абсолютных значений постоянными членами плеяд являются длина рыбы по Смиуту, промысловая длина, масса тела, к постоянным членам добавляются и несколько индивидуальных для каждой расы. С возрастом количество признаков в плеяде свойственных конкретной расе уменьшается, что может свидетельствовать о сходстве условий обитания различных рас в оз. Байкал в период роста и созревания рыб.

6. Сопоставление показателей изменчивости морфологических признаков байкальского омуля указывает на относительную стабильность условий обитания вида в целом и определенные различия между условиями обитания отдельных рас. Так наибольшая изменчивость признаков характерна для посольской и северобайкальской рас, наименьшая вариабельность свойственна чивыркуйской расе, селенгинская раса занимает промежуточное положение.

7. В связи с тем, что наилучшими ростовыми показателями характеризуется посольская раса, она испытывает наибольшее давление промысла, что ведет к ухудшению генофонда и возможности утраты этой быстро растущей формы.



### Список публикаций автора по теме диссертации

1. Генетическая изменчивость тугуна (*Coregonus tugun* Pallas), обитающего в р. Северная Сосьва // Студент и научно-технический прогресс: Тез. докл. – Новосибирск, 2001. – С. 40.
2. Морфогенетическая изменчивость редких видов сибирских рыб // Экология и проблемы защиты окружающей среды: Тез. докл. – Красноярск, 2002. – С. 54.
3. Морфологическая изменчивость тугуна // Северный регион: наука и социокультурная динамика: Тез. докл. – Сургут, 2002. – С. 38-39. Соавтор: Пак И. В.
4. Морфогенетическая характеристика двух рас байкальского омуля (*Coregonus autumnalis migratorius*) // Вестник Тюменского Государственного Университета. 2'2003. Тюмень ТюмГУ. С. 33-40. Соавтор: Пак И. В.
5. Внутривидовая дивергенция омуля байкальского // Экологические механизмы динамики и устойчивости биоты: Тез. докл. – Екатеринбург, 2004.
6. Методы анализа, основанные на полимеразной цепной реакции (Методическое указание по проведению БСП для студентов 5 курсов, обучающихся по специальностям 011600 «Биология» и 013500 «Биоэкология») // Тюмень: ТюмГУ, 2005. 19 с.