

На правах рукописи

Зуев Иван Владимирович

**ГОЛЬЯНЫ РОДА *RHOXINUS* (сем. CYPRINIDAE) БАССЕЙНОВ
РЕК ЕНИСЕЯ И ПЯСИНЫ**

03.00.08 – Зоология

АВТОРЕФЕРАТ
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Томск 2007

Работа выполнена на кафедре гидробиологии и ихтиологии
Института естественных и гуманитарных наук ФГОУ ВПО
"Сибирский федеральный университет"

Научный руководитель:

кандидат биологических наук,
профессор А.А. Вышегородцев

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук,
В.И. Романов
кандидат биологических наук,
В.А. Заделёнов

Ведущая организация:

Институт общей и экспериментальной биологии
СО РАН, г. Улан-Удэ

Защита состоится 22 мая 2007 г. в _____ час.

на заседании диссертационного совета Д.212.267.09 по защите диссертаций на соискание ученой степени доктора биологических наук при Томском государственном университете по адресу: 634050, г. Томск, пр. Ленина 36, ТГУ, диссертационный совет Д.212.267.09 (e-mail: burova@adm.tsu.ru).

С диссертацией можно ознакомиться в Научной библиотеке
Томского государственного университета

Автореферат разослан « 12 » апреля 2007 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета
доктор биологических наук



Середина В.П.

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность исследования. Гольяны рода *Phoxinus* (Agassiz, 1835) семейства *Cyprinidae* являются типичными представителями фауны мелких непромысловых рыб Евразии, играющими существенную роль в биоценозах как объекты питания и конкуренты за пищевые ресурсы ценных промысловых рыб (Андрианов, Савваитова, 1981; Черешнев, 1996 и др.). Благодаря небольшим размерам, короткому жизненному циклу и высокой относительной плодовитости гольяны с большой скоростью трансформируют органическое вещество (Слоним, 1971; Задорин и др., 2004; Зув, Вышегородцев, 2004). Высокая морфологическая и экологическая пластичность позволяют им осваивать самые разнообразные местообитания, в том числе водоемы Палеарктики, где другие карповые рыбы не встречаются (Мина, 1986).

Гольяны, не подвергающиеся воздействию промысла, являются удобными модельными объектами для изучения внутривидовых отношений у рыб, и служат эффективными биогеографическими индикаторами генетических связей между речными бассейнами и их фаунами (Бруснынина, 1974; Черешнев, 1996). Появление новейших методов цитологического и генетического анализа привело к росту интереса в изучении данных видов рыб, позволяя сопоставлять данные по генетической и морфологической изменчивости. Вместе с тем, публикации о генотипической организации отдельных видов (Woron at al., 1997; Ito at al., 2002) появляются на фоне неполных до настоящего времени знаний о распространении, особенностях экологии и морфологии гольянов. На территории Сибири, где происходит перекрывание ареалов евразийских видов рода *Phoxinus*, они остаются одной из наименее изученных групп рыб (Госькова, 1992; Романов, 2004).

Таким образом, научный интерес приобретают планомерные эколого-морфологические исследования гольянов в различных частях их ареала. Это позволяет вскрывать приспособительные возможности гольянов и судить о размахе внутривидовой изменчивости рыб, занимающих столь обширную территорию.

Цель исследования – изучение особенностей распространения и морфо-экологической изменчивости гольянов рода *Phoxinus* в водоемах бассейнов рр. Енисея и Пясины.

Задачи исследования:

- Изучить особенности географического и биотопического распределения гольянов исследованной территории;
- Изучить половозрастную структуру и изменчивость размерно-весовых показателей в популяциях гольянов;
- Исследовать изменчивость пластических и меристических признаков в выборочных популяциях гольянов бассейнов рр. Енисея и Пясины;

- Выявить специфические черты морфологической организации гольянов Чекановского, озерного и речного на основании сравнительных исследований.

Научная новизна работы. Впервые для крупной водной системы Восточной Сибири (рр. Енисей и Пясины) рассмотрены вопросы эколого-географического распределения и фенетического разнообразия представителей рода *Phoxinus*. Получены новые данные о размерной и эколого-географической изменчивости морфологических признаков гольяна Чекановского. Впервые проведены дифференцированные исследования отделов позвоночного столба для озерного, речного гольянов и гольяна Чекановского. Установлено, что соотношение позвонков разных типов видоспецифично, и может быть использовано в качестве одного из диагностических признаков при видовой идентификации гольянов.

Практическая и теоретическая значимость работы. Полученные сведения о морфологических маркерах, четко диагностирующих видовую принадлежность гольянов Чекановского, озерного и речного, могут быть использованы как в теоретической систематике, так и для практического распознавания видов.

Защищаемые положения.

1. Приспособление представителей рода *Phoxinus* к различным типам биотопов обеспечивает их широкое расселение в водоемах и водотоках бассейнов рек Енисея и Пясины.
2. Популяции гольянов из разных широтных зон Енисейского и Пясинского бассейнов различаются по половозрастной структуре и размерно-весовым показателям.
3. Гольянам Восточной Сибири свойственен высокий уровень внутри- и межпопуляционной изменчивости признаков внешней морфологии, и низкий уровень изменчивости меристических признаков.
4. Дифференциальный подход к анализу традиционных меристических признаков позволяет использовать их в качестве надежных таксономических маркеров при идентификации гольянов разных видов.

Апробация работы. Результаты исследований были обсуждены на Межрегиональной научно-практической конференции «Молодежь Сибири - науке России» (Красноярск, 2003), Международной научной школе-конференции «Экология Южной Сибири и сопредельных территорий» (Абакан, 2004), Научном семинаре в Институте Зоологии при Вроцлавском университете (Вроцлав, Польша, 2004), Межрегиональной научно-практической конференции «Объединение субъектов РФ и проблемы природопользования в Приенисейской Сибири» (Красноярск, 2005), Заседании объединенного семинара лаборатории экспериментальной гидроэкологии Института биофизики СО РАН и базовой

кафедры гидробиологии и ихтиологии Красноярского госуниверситета (Красноярск, 2006), Всероссийской конференции «Биологические аспекты рационального использования и охраны водоемов Сибири» (Томск, 2006).

Публикации. По материалам диссертации опубликовано 10 работ, в том числе 1 в рецензируемом издании.

Структура и объем диссертации. Диссертационная работа состоит из введения, шести глав (обзорная часть, характеристика территории, материалы и методы, три главы основной части), выводов, списка литературы из 158 источников, и приложения (19 таблиц). Работа изложена на 155 страницах и содержит 34 рисунка и 37 таблиц.

Глава 1. Обзор литературы

1.1. История исследования и изученность голянов рода *Phoxinus* и близких родов. Описана хронология исследований евразийских и североамериканских видов голянов. Приведены наиболее значимые работы в области систематики и экологии рыб данной группы. Показано, что сведения о голянах из водоемов Приенисейской Сибири представлены преимущественно краткими описаниями, включенными в фаунистические сводки по ихтиофауне региона (Подлесный, 1958; Рузский, 1916; Грезе, 1957; Остроумова, 1937; Логашева, 1940; Ольшанская, 1965, Савваитова, 1994; Запекина-Дулькейт, 1961, 1972; Чупров, Давыдов, 2000; Романов, 2000).

1.2. Таксономическая структура голянов и положение их в семействе карповых рыб. Термин “голяны” или “minnow” (в англоязычной литературе) на сегодняшний момент может считаться сборным. В целом, к голянам относят виды мелких непромысловых рыб Евразии и Северной Америки, входящие в различные рода семейства карповых (*Cyprinidae*), подсемейства ельцовых (*Leuciscinae*): *Phoxinus* Agassiz (1835); *Rhynchocypris* Gunther, 1889; *Eulinneella* Dybowski, 1916, *Czekanowskiella* Dybowski, 1916; *Eupallasella*, Dybowski, 1916; *Moroco* Jordan & Hubbs (Дыбовский, 1916; Chen, 1996; Howes, 1985).

В русскоязычной литературе все видовое разнообразие голянов традиционно включают в единственный род *Phoxinus* (Берг, 1932; Решетников, 2003). Однако большинство зарубежных исследователей считают евразийских голянов неоднородной группой и предполагают выделение для них не менее двух родовых таксонов (Chen, 1996; Howes, 1985). К типичным *Phoxinus* отнесен только речной голян (Simons at al., 2003). Прочие евразийские виды, морфологически и генотипически обособленные от *Phoxinus*, причисляют обычно к *Rhynchocypris* или *Eupallasella* (Gasowska, 1979, Yto at al., 2002).

Глава 2. Физико-географическая характеристика района исследований

Район исследований расположен между 56° и 69° с.ш. в границах бассейновых систем рек Енисей и Пясины. Средний коэффициент речной сети – 0,4 км/км². Значительная часть описываемой территории находится в зоне

многолетней мерзлоты, отсутствующей лишь в левобережье Енисея южнее широты устья р. Подкаменная Тунгуска (Михалев, 1989). Исследованные участки левобережья Енисея расположены на территории Западно-Сибирской равнины, имеющей значительную заболоченность (до 80%) и наличие на ее поверхности большого числа озер различного происхождения и разных по своим размерам (Ресурсы поверхностных вод, 1973).

Правый берег Енисея является западной границей Средне-Сибирского плоскогорья, простирающегося в меридиональном направлении по всей ширине енисейского бассейна. Северная часть плоскогорья, куда также входит бассейновая система р. Пясины, представлена плато Путорана. Для Путорана типичны крупные озера тектонического происхождения и многочисленные мелкие термокарстовые озера. Климат резко континентальный (Пармузин, 1975). В центральной и южной части Средне-Сибирского плоскогорья хорошо развита речная сеть; озера естественного происхождения, напротив, немногочисленны и располагаются преимущественно в долинах рек в виде пойменных озер и стариц (Ресурсы поверхностных вод, 1973). На территории Енисейского кряжа, возвышенности, простирающейся вдоль правобережья Енисея, сформирована обширная сеть искусственных озер, оставшихся после дражной разработки золотоносных месторождений (Заделенов и др., 1989; Дитерле, 2004).

Глава 3. Материалы и методы исследования

Сбор ихтиологического материала осуществляли за время полевых исследований с 1999 по 2005 гг. в водоемах бассейнов рек Енисея и Пясины. Всего были обследованы водоемы и водотоки на 20 участках. На каждом участке проведены исследования ихтиофауны в 1–5 озерах (всего 51 озеро) и 1-2 реках.

Материал по гольяну Чекановского представлен 8 выборками из озер в бассейнах рек: р. Горбиачин – 123 экз., р. Эндэ – 32 экз., р. Большой Пит – 41 экз., р. Тукуланда – 27 экз., р. Удерей – 187 экз., р. Норильская – 36 экз., р. Черная – 61 экз., р. Кетаирбэ – 60 экз. Гольян озерный представлен 7 выборками (басс. рек): р. Норильская – 72 экз., р. Тукуланда – 23 экз., р. Мангутиха – 51 экз., р. Черная (1) – 55 экз., р. Черная (2) – 76 экз., р. Турухан – 66 экз., р. Кемь – 4 экз. Гольян речной собран в реках на 6 участках: р. Чапа – 71 экз., р. Хантайка – 148 экз., р. Черная – 89 экз., р. Эндэ – 73 экз., р. Тукуланда – 76 экз., р. Кача – 103 экз., р. Базаиха – 123 экз. Общий объем собранного и обработанного материала по всем видам составил 1593 экз.

Помимо установления состава ихтиофауны на каждом из озер снимались следующие параметры: площадь, максимальная глубина, температура воды, содержание растворенного кислорода, активная реакция воды (рН). Содержание O₂ определяли кислородомером N5221 (MERA-ELWRO, Польша) или Мо-128

(Mettler Toledo, Швейцария), рН – портативным рН-метром "pHep2" (Hanna Instruments, США).

Ихтиологический материал был подвергнут общебиологическому анализу. Возраст рыб определен по жаберным крышкам. Измерение пластических признаков осуществляли по стандартной для карповых рыб схеме, включавшей в себя 25 промеров (Правдин, 1966). Подсчет меристических признаков проводили на окрашенных ализариновых препаратах. Приготовление остеологической коллекции осуществляли на основании ряда методических рекомендаций (Rosa-Molinar at al., 1999; Song & Parenti, 1995; Vanpeperstraete, 1989). Анализировали следующие признаки: количество жаберных тычинок, жаберных и плавниковых лучей, формулу глоточных зубов. Наиболее детально исследована фенетическая изменчивость позвоночного столба, как признака с ранним проявлением в онтогенезе (Яковлев и др., 1981). Подсчитывали общее количество позвонков без уростиля ($V_{\text{т}}$), количество позвонков в туловищном ($V_{\text{а}}$), переходном ($V_{\text{і}}$) и хвостовом ($V_{\text{с}}$) отделах позвоночного столба. В общее число позвонков включали видоизмененные позвонки Веберова аппарата; переходные позвонки А- и Л-типа учитывали совместно.

При статистической обработке материала рассчитывали среднюю арифметическую, стандартное отклонение, ошибку репрезентативности и коэффициент вариации признаков. Значимость различий средних выборочных значений оценивали по t -критерию Стьюдента и CD – критерию подвидового различия (Майр, 1971; Лакин, 1990). Размерно-возрастную изменчивость пластических признаков выявляли на основании корреляции морфометрических индексов и линейных размеров. При анализе частот встречаемости фенотипов позвоночного столба использовали показатель внутривыборочного разнообразия и показатель сходства популяций по Л.А. Животовскому (1979).

Анализ дифференциации выборок в пространстве комплекса пластических и меристических признаков проводили методами дискриминантного и кластерного анализов. Статистическую обработку данных выполняли с использованием программ Microsoft Excel и STATISTICA v.6 (2001).

Глава 4. Особенности распространения и распределения по биотопам исследуемых видов

Гольян Чекановского (*Phoxinus czekanowskii* Dybowski, 1869). В Пясинской гидросистеме вид встречен в водоемах бассейнов рек Норильская (вблизи г. Норильска, 69°с.ш.) и Кетаирбэ (около 50 км от устья, 68°52'с.ш.). В различных по площади, мелких (1,5-2 м) термокарстовых озерах бассейна р. Рыбная вид отсутствует. Не обнаружен в крупных тектонических озерах Лама, Капчук, Кутарамакан, Глубокое и не встречается в прилегающих к ним мелких озерах различного происхождения (рис. 1).

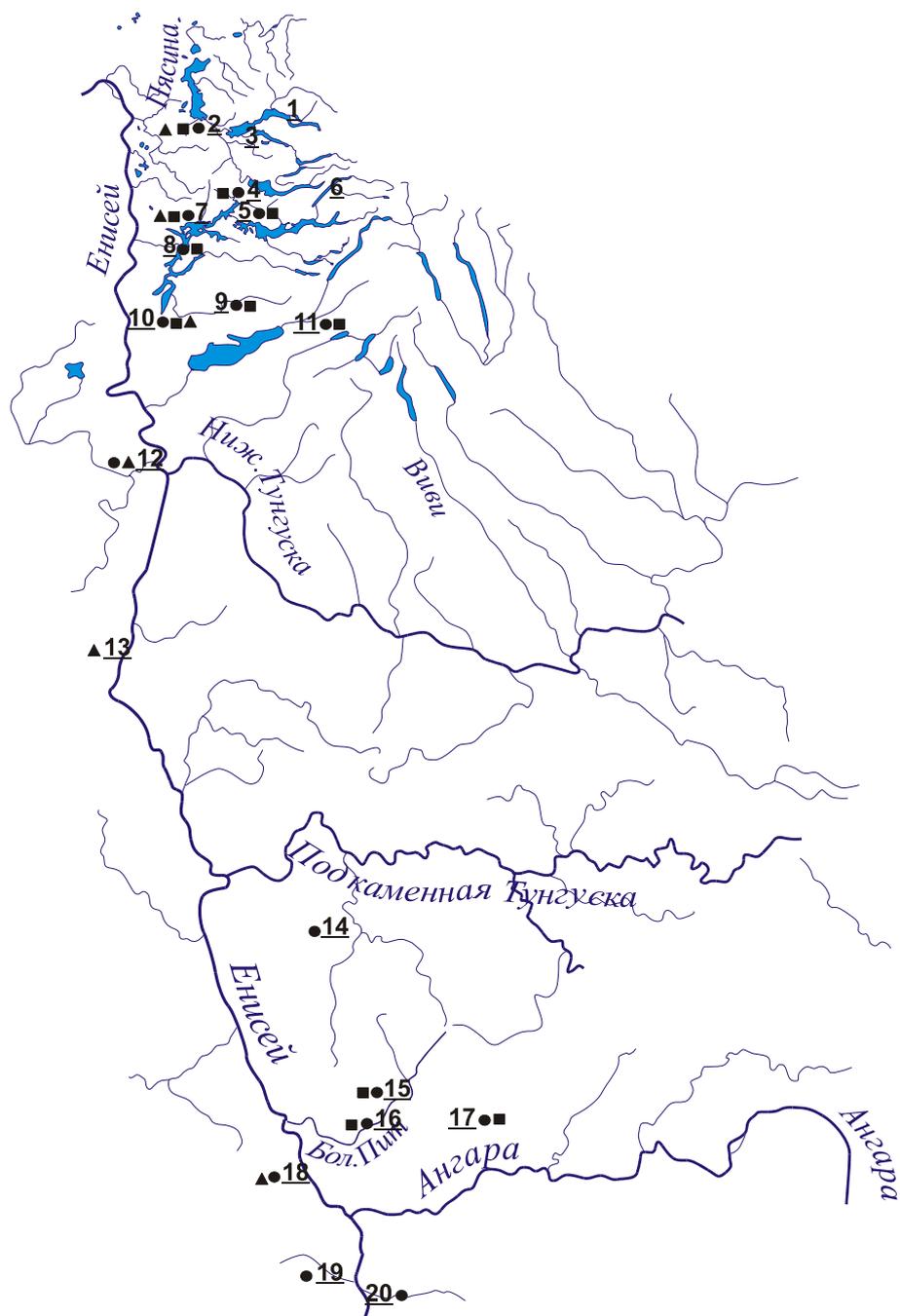


Рис. 1. Станции отбора материала: 1 – оз. Лама и Капчук; 2 - рр. Норильская и Рыбная; 3 – оз. Глубокое; 4 – р. Кетаирбэ; 5 – р. Ирбэ; 6 – оз. Кутарамакан; 7 – р. Тукуланда; 8 – р. Хантайка; 9 – р. Горбиачин; 10 – р. Черная; 11 – р. Эндэ; 12 – р. Турухан; 13 – р. Мангутиха; 14 - р. Чапа; 15, 16 – р. Б.Пит; 17 – р. Удерей; 18 – р. Кемь; 19 – р. Кача; 20 – р. Базаиха.

● - гольян речной; ■ - гольян Чекановского; ▲ - гольян озерный.

На территории Хантайской гидросистемы (басс. р.Енисей) гольян Чекановского отловлен в нижнем течении реки Хантайка ($68^{\circ}03'$ с.ш.) и в водоемах бассейнов рек Ирбэ ($68^{\circ}27'$ с.ш.), Горбиачин ($67^{\circ}32'$ с.ш.) и Тукуланда ($68^{\circ}24'$ с.ш.). В бассейне р. Курейка (правый приток р. Енисей) встречен в

термокарстовых озерах левого притока р. Эндэ ($67^{\circ}27'$). В долине Енисея гольян Чекановского зафиксирован в равнинном водоеме бассейна р. Черная, недалеко от г. Игарка ($67^{\circ}24'$ с.ш.).

В среднем течении Енисея гольян Чекановского обнаружен в бассейнах рек Ангара, Большой Пит, Подкаменная Тунгуска. В водоемах междуречье рек Подкаменная Тунгуска и Ангара вид обитает в системе озер искусственного происхождения, сформированной в бассейнах рек Большой Пит, Панимба и Удерей (приток 2-го порядка р. Ангара) (59° с.ш.).

Гольян озерный (*Phoxinus perenurus* Pallas, 1981). В Пясинском бассейне озерный гольян встречен в водоеме равнинной части бассейна р. Норильская. В пределах Хантайской гидросистемы вид обнаружен только в термокарстовом озере бассейна р. Тукуланда, в районе подпора Усть-Хантайского водохранилища (рис. 1). На остальных участках территории Плато Путорана, в том числе в бассейне реки Эндэ и озерах Лама, Капчук, Кутарамакан, Глубокое вид отсутствовал. Большая часть находок сделана в водоемах левобережья и долины Енисея. Найден в пойменных и термокарстовых водоемах бассейнов рек Турухан, Мангутиха и Кемь. В водоемах Енисейского кряжа вид не обнаружен.

Гольян речной (*Phoxinus phoxinus* Linne, 1758). Повсеместно распространенный вид, встречен на большинстве исследованных участков (рис. 1). В крупных тектонических озерах плато Путорана отсутствовал.

Распределение по биотопам. Речная фауна гольянов представлена только *Phoxinus phoxinus*, предпочитающим малые реки со слабым течением. Гольян Чекановского в речных условиях обнаружен единично на участке р. Хантайка. Гольян озерный является исключительно лимнофильным видом и в реках не встречен.

Вероятность обитания гольянов в озерных условиях определяется глубиной и типом водоема. Предпочтительными местообитаниями видов являются озера пойменного и термокарстового происхождения, имеющие глубину не менее 1,5. Тектонические озера гольянами не заселяются.

Озерными биотопами речного гольяна служат только сточные водоемы, с показателем рН воды выше нейтрального (>7), в то время как гольяны Чекановского и озерный заселяют и водоемы без видимого стока.

Дискриминантный анализ позволил выявить факторы, вносящие основной вклад в дифференциацию близкородственных видов - гольянов озерного и Чекановского по типу биотопа (табл. 1).

Табл. 1. Переменные (факторы) в модели дискриминантного анализа

Фактор	F-критерий включения (2,11)	p-уровень
Площадь, м ²	1,30	0,315
Макс. глубина, м	0,54	0,591
рН	12,65	0,001

Решающим фактором в распределении видов выступает величина рН, которая незначительно дополняется фактором - размеры водоема. Гольян Чекановского предпочитает озера средней и мелкой величины с активной реакцией воды близкой к нейтральной. Гольян озерный - мелкие водоемы со слабокислой водой, по отношению к рН воды является более пластичным видом (табл. 2).

Табл. 2. Характеристика местообитаний гольянов озерного и Чекановского

Параметр водоема	Гольян озерный, (7 водоемов)	Гольян Чекановского, (13 водоемов)
Площадь, м ²	$\frac{1600-20000}{10075 \pm 2006}$	$\frac{1600-600000}{112681 \pm 65869}$
Максимальная глубина, м	$\frac{2,0 - 4,0}{2,9 \pm 0,3}$	$\frac{1,5 - 6,0}{3,1 \pm 0,6}$
рН воды	$\frac{5,4 - 7,5}{6,3 \pm 0,2}$	$\frac{6,5 - 7,6}{7,0 \pm 0,1}$

Таким образом, результаты проведенных исследований свидетельствуют о широком расселении гольянов рода *Phoxinus* в водоемах и водотоках бассейнов рек Енисей и Пясины. Изученные виды формируют экологический ряд от типично речных до типично озерных форм, что позволяет им заселять большинство водных объектов региона.

Phoxinus phoxinus имеет повсеместное распространение в пределах речной сети исследованной территории, отсутствуя только в ряде крупных водоемов и в районах с высокой заболоченностью. *Phoxinus perenurus* и *Phoxinus czekanowskii* в бассейновой системе рек Енисея и Пясины имеют более обширные ареалы, чем предполагалось ранее (Решетников и др., 2000; Павлов и др., 1999).

Область распространения гольяна Чекановского приурочена к правобережной части бассейна р. Енисей. В северной части этого района типичными биотопами вида являются термокарстовые озера, южнее, в водоемах Енисейского края – многочисленные озера искусственного происхождения. Способность вида обитать также в речных условиях (Берг, 1932), способствует его широкому расселению по водным объектам района.

Водоемы левобережья Енисея (Западно-Сибирская равнина) заселены преимущественно озерным гольяном, что связано с высокой заболоченностью территории и наличием на ней большого количества замкнутых озер с активной реакцией воды ниже нейтрального значения. Циклические колебания уровня обводненности Западно-Сибирской равнины создают условия для расселения вида по системам сообщающихся водоемов.

Контактной зоной в распространении двух видов является территория плато Путорана и Северо-Сибирской низменности, где в равной степени представлены биотопы, оптимальные для каждого из видов. Полное перекрытие зон распространения двух видов ограничивается

стенобионтностью видов по отношению к типам водоемов и рН среды, что также отмечает В.И. Здун (1989) для озерного гольяна.

Глава 5. Возрастная структура и изменчивость размерно-весовых показателей гольянов

Возрастная структура гольянов в выборках из разных участков исследованной территории позволила выявить как общие закономерности, так и специфические для каждого из видов черты популяционной организации. Средний возраст преобладающих в уловах рыб для всех видов составил 3-4 года. Наиболее длинный возрастной ряд отмечен в популяциях гольянов речного и Чекановского из холодноводных водоемов высоких широт (плато Путорана), где отдельные особи достигали возраста восьми (7+) лет. В более южных водоемах рыбы этих видов старше шести (5+) лет не зафиксированы. Предельный возраст особей во всех выборках озерного гольяна – пять (4+) лет, единично – шесть (5+) лет. Специфической чертой гольяна Чекановского является различие в продолжительности жизни самцов и самок, что не характерно для других видов. Максимального для популяции возраста достигали только самки, самцы старше пяти (4+) лет в уловах не отмечены.

В выборках озерного гольяна особи обоих полов одинаково представлены во всех возрастных группах, соотношение самцов и самок в целом близко к 1:1; у гольяна речного в старших возрастных группах больше доля самок. Для половозрастной структуры гольяна Чекановского характерно значительное преобладание самок над самцами в средних возрастах, рыбы старших возрастов представлены исключительно самками.

Гольянам исследуемых популяций свойственен половой диморфизм, проявляющийся в большей скорости роста самок. У гольянов Чекановского и озерного расхождения по длине тела ($p < 0,05$) проявляются в двух- трехлетнем возрасте, у старших особей реальные различия между полами проявляются как в линейных размерах, так и в массе ($p < 0,01$). У гольяна речного половой диморфизм в размерно-весовых показателях проявляется лишь в отдельных случаях.

Линейные размеры гольяна Чекановского варьируют в пределах 21,2-130,9 мм, масса – от 1,1 до 21,4 г. Среднегодовые приросты длины тела у самцов составляют около 10 мм, у самок – 15 мм. Рыбы из озер в бассейнах рек Горбиачин и Эндэ, достигающие 110–130 мм, являются наиболее крупными как для Восточной Сибири, так и по всему ареалу вида. В других водоемах региона длина тела гольянов не превышала 85–90 мм (рис. 2).

Достоверные различия ($p < 0,05$; 0,01) между размерно-весовыми показателями прослеживаются при сравнении географически удаленных популяций. Различия средних значений длины тела у одновозрастных рыб могут быть равными их годовым приростам.

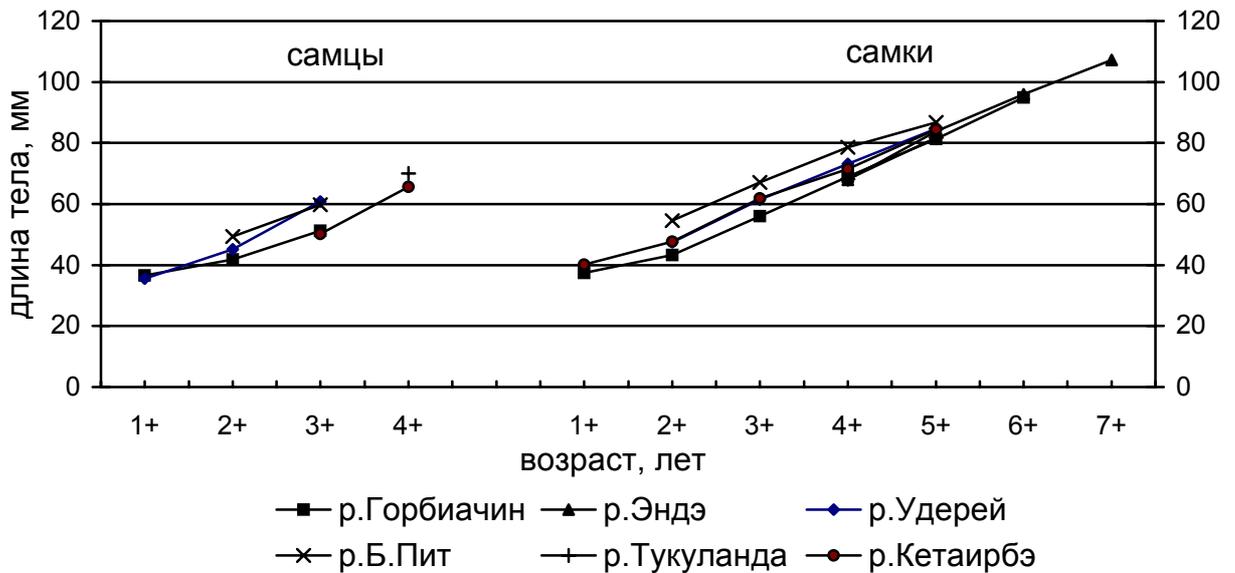


Рис. 2. Линейный рост голяна Чекановского в исследованных водоемах

Размеры голяна озерного варьируют от 9,7 до 150 мм, масса от 1,7 до 65,5 г. Рост рыб из разных водоемов исследуемой территории существенно различается, при этом различия проявляются как между географически удаленными популяциями, так и популяциями одного речного бассейна (рис. 3).

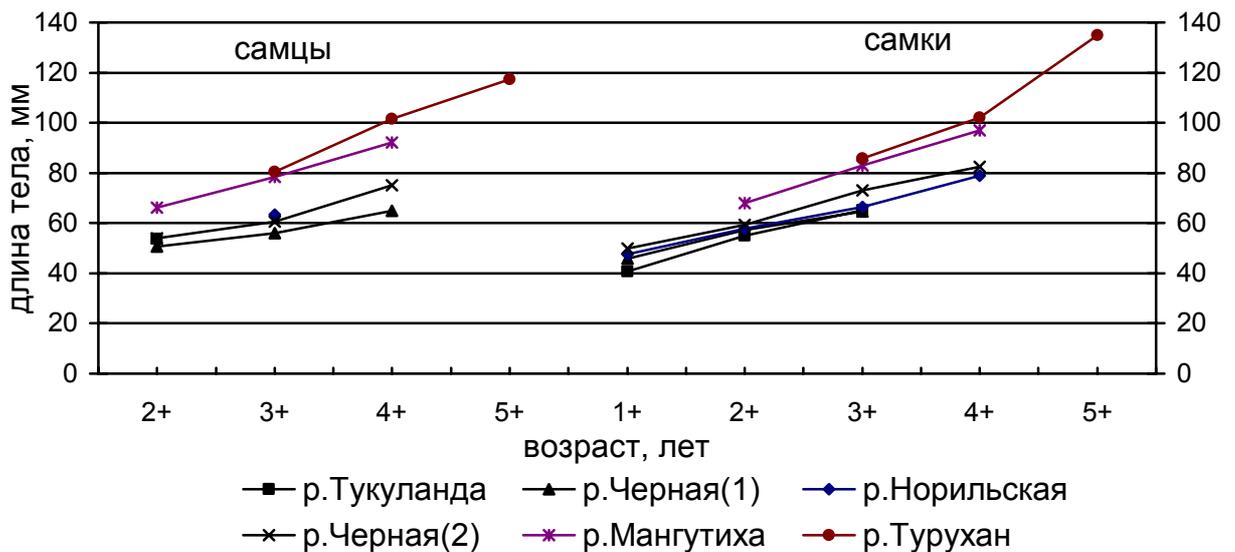


Рис. 3. Линейный рост голяна озерного в исследованных водоемах

Голяны из термокарстовых озер северной части изучаемой территории, с нейтральной рН воды, обладают замедленной скоростью роста. Размерно-весовые показатели рыб этих популяций наименьшие в пределах ареала вида. Однако они достоверно ($p < 0,05$) превосходят в росте одновозрастных особей голяна Чекановского, обитающего симпатрично в тех же водоемах. Размеры озерного голяна из озер в бассейнах рек Турухан и Мангутиха, с показателем рН в пределах 5,3–6,0 типичны для видового ареала. Амплитуда колебаний линейных размеров между популяциями, обладающими разной скоростью

роста в трехлетнем возрасте составляет около 10 мм, в возрасте 3+ – 20 мм, в пятилетнем возрасте – 30–35 мм.

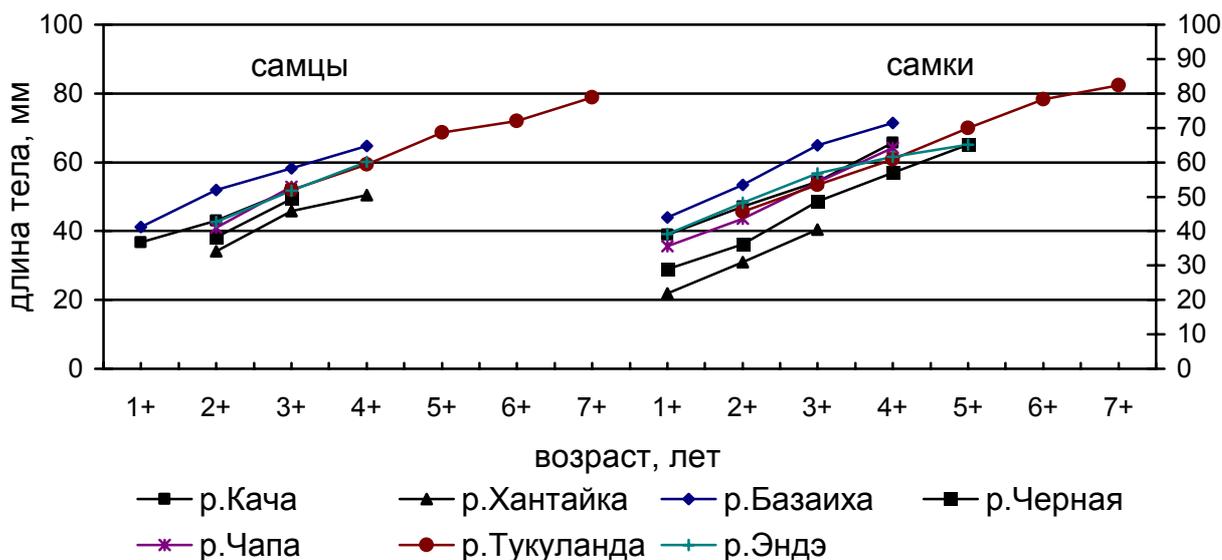


Рис. 4. Линейный рост голяна речного в исследованных водотоках

Диапазон линейных размеров речного голяна составил 9,6–84,8 мм, массы – 0,16–9,32 г. Наибольшими размерами тела и массой обладали голяны из озерно-речной популяции р. Тукуланда за счет более длинного возрастного ряда (рис. 4). Предельные размеры голянов остальных популяций располагаются в области 55–65 мм для самок, и 45–57 мм для самцов.

Закономерности роста и половозрастная структура популяций рыб взаимосвязаны между собой и являются видовым свойством, отражающими характер взаимосвязи вида со средой (Никольский, 1974). Считается, что рыбы, обитающие в водоемах высоких широт, к моменту достижения половой зрелости должны иметь длину тела не менее 5 см, к каким бы таксонам они не относились (Мина, 1986). Рост озерного голяна, наиболее интенсивный среди исследуемых видов, обуславливает и более ранние сроки наступления полового созревания. В водоемах плато Путорана это приводит к различиям в длине возрастного ряда между голянком озерным и голянами речным и Чекановского, продолжительность жизни которых, может увеличиваться на 2-3 года. Усложнение возрастной структуры приводит к нахождению в северных популяциях этих видов нетипично крупных особей, что также отмечает Л. Лиен (1981) для голянов из глубоководных водоемов Норвегии, живущих до 13 лет.

Размерно-весовые показатели голянов трех видов, из популяций, располагающихся в разных широтных зонах, снижаются в направлении с юга на север. Причиной различия в интенсивности роста голянов отдельных популяций выступает, прежде всего, градиент климатических факторов в границах исследованной территории. Наличие в одной климатической зоне форм озерного голяна с разной интенсивностью роста свидетельствует также и

о дополнительных причинах (факторах), которыми могут выступать тип и гидрохимические показатели водоемов.

Глава 6. Морфологическая изменчивость

6.1. Гольян Чекановского. D III–IV 7–9; A III–IV 7–8; P I 12–16; V II 7–9; жаберных тычинок на наружном ряду первой жаберной дуги 6–10, в среднем 8,44; на внутреннем ряду – 10–15, в среднем 12,85; жаберных лучей 3; глоточные зубы двурядные 2.5. –4.2., позвонков 36–40, в среднем 38,34. Половой диморфизм проявляется по 20–50% признаков. Общей тенденцией является удлинение рыла и смещение назад спинного плавника у самок. Самцы в свою очередь характеризуются более высоким хвостовым стеблем и развитыми парными и непарными плавниками. Наиболее явным диагностическим признаком половозрелых самцов является наличие уrogenитального сосочка (рис. 5).



Рис. 5. Типы полового сосочка у гольяна Чекановского.

Размерная изменчивость пластических признаков значимо ($p < 0,05$) проявляется в уменьшении с возрастом относительных размеров головы, парных и непарных плавников.

Анализ межпопуляционной изменчивости пластических признаков показал значительную обособленность каждой из популяций. Доля различающихся ($p < 0,05; 0,01$) признаков между исследуемыми популяциями составила 32–76%. Наиболее вариабельными признаками, вносящими основной вклад с дифференциацию выборок являются: высота и толщина тела, длина головы, антевентральное и пектроанальное расстояния, высота хвостового стебля, длина рыла, длина спинного и брюшного плавников. Различия по ним во многих случаях превышают подвидовой *CD*-критерий Майра ($CD > 1,28$).

В пространстве канонических переменных, полученных методом дискриминантного анализа, популяции дифференцированы на две основные группы, различающиеся по степени прогонистости (рис. 6). Высокотелые, с коротким рылом морфы обитают в мелких водоемах, размером до 1 га; в крупных озерах бассейнов рек Горбиачин и Эндэ формируется низкотелая, прогонистая морфа.

Изменчивость меристических признаков сравнительно с признаками внешней морфологии невысока. Межпопуляционные различия проявляется по

15–61% меристических признаков ($p < 0,05$), исключая число позвонков в переходном отделе.

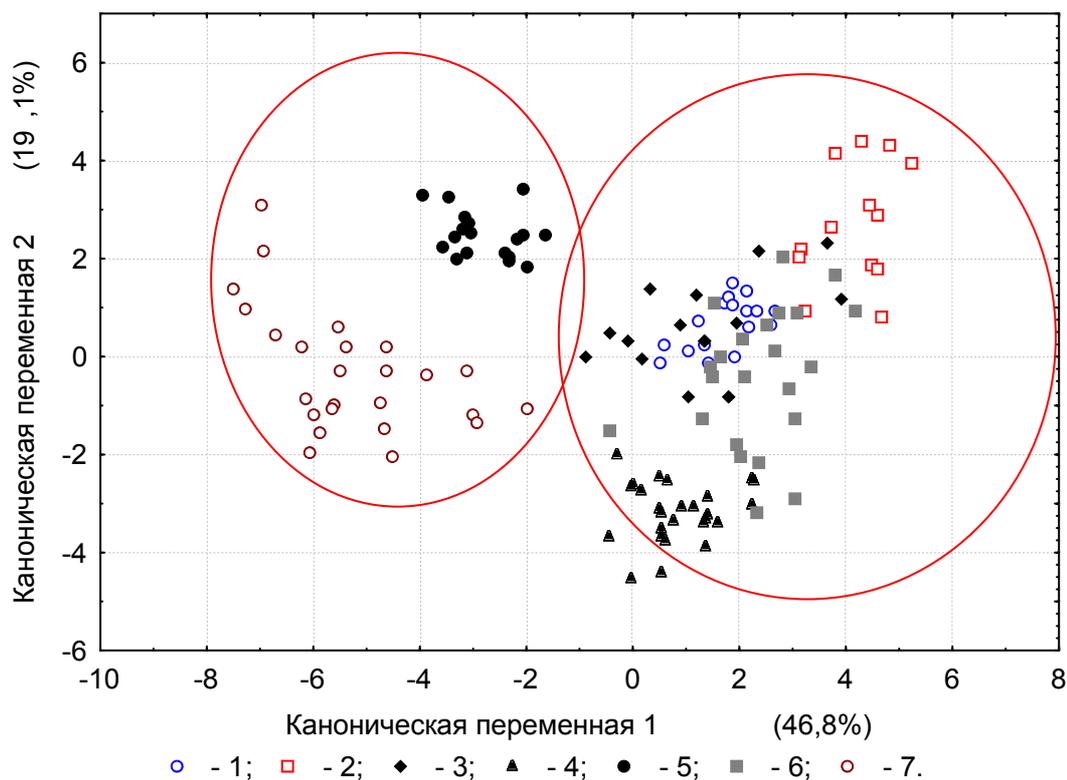


Рис. 6. Дифференциация в пространстве первой и второй канонических переменных выборок гольяна Чекановского из водоемов бассейнов рек:

1 – р. Норильская; 2 – р. Черная; 3 – р. Кетаирбэ; 4 – р. Тукуланда; 5 – р. Эндэ; 6 – р. Б. Пит; 7 – р. Горбиачин.

Различие подвидового уровня ($CD=1,39$) выявлено только между рыбами из озер в бассейнах Горбиачин и Тукуланда по общему количеству позвонков. Показатель внутривыборочного разнообразия наиболее высок для комплекса признаков, связанных с позвоночным столбом. Однородность и информативность данной структуры позволяет использовать ее в качестве альтернативного признака для оценки межпопуляционного сходства-различия.

Расчет таксономической дистанции между сравниваемыми выборками по совокупности пластических признаков показывает близость популяций, населяющих небольшие водоемы (менее 1 га). Морфологически обособлены от них популяции из крупных озер, мало схожие между собой. При построении дендрограммы, основанной на фенотипах позвоночного столба, формируются две группы популяций, населяющих водоемы с разным составом ихтиофауны. Первую группу составляют популяции из водоемов, населенных только гольяном Чекановского (басс. Кетаирбэ, Горбиачин, Эндэ, Б.Пит); вторую – популяции, обитающие симпатрично с озерным гольяном (басс. рр. Черная, Норильская и Тукуланда).

6.2. Гольян озерный. D II–III 7-9; A II–III 7-9; P I 12–16; V II 7–8; жаберных тычинок на наружном ряду первой жаберной дуги 8-12, в среднем 9,81; на внутреннем 12–17, в среднем 14,41; глоточные зубы двурядные 2.5.-4.2., позвонков 37–40, в среднем 38,42. Половой диморфизм в каждой из популяций озерного гольяна проявляется по уникальному, не схожему с другими набору признаков (20–45%). К качественным различиям между самцами и самками необходимо отнести присутствие уrogenитального сосочка у самцов, и наличия у них половых бугорков на голове, которые ранее считались нетипичными для озерного гольяна. Направленность размерной изменчивости проявляется в аллометрии роста органов зрения и системы плавников.

При парном сравнении выборок различия ($p < 0,05$; $0,01$) проявляются по 32-80% признаков. Различия подвидового уровня ($CD > 1,28$) определены по 11 из 25 сравниваемых признаков. Дифференциация выборок происходит по высоте тела и хвостового стебля, толщине тела, длине головы и рыла, ширине лба, вентроанальному расстоянию, высоте спинного и длине брюшного плавников. Расхождение популяций по первой канонической переменной, вносящей основной вклад в дифференциацию (40,8%) связано, прежде всего, с признаками высоты тела и длины головы (рис. 7). Таким образом, исследуемому виду, как и гольяну Чекановского свойственно выделение «реофильных» форм и форм, обитающих в полностью стоячих водоемах.

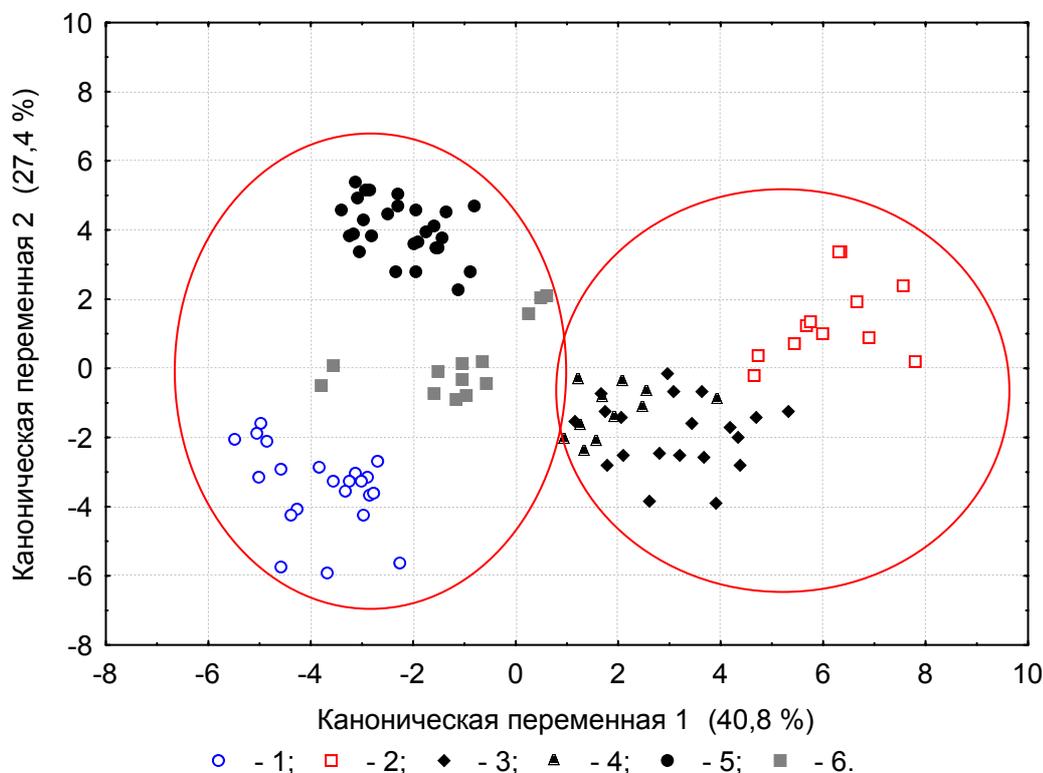


Рис. 7. Дифференциация в пространстве первой и второй канонических переменных выборок гольяна озерного из водоемов бассейнов рек:

1 – р. Турухан; 2 – р. Тукуланда; 3 – р. Черная 2; 4 – р. Черная 1; 5 – р. Норильская; 6 – Мангутиха.

Изменчивость счетных признаков гольяна озерного незначительна, различия между сравниваемыми выборками проявляются по 1-4 признакам, либо полностью отсутствуют. Подвидовой критерий ни в одном случае не был превышен.

Оценки сходства-различия популяций озерного гольяна, основанные на совокупности пластических признаков и особенностях строения позвоночного столба, дают схожие результаты. Полученные кластеры объединяют популяции, связанные географической близостью и сходными параметрами роста. Обособленное положение по комплексу пластических признаков занимает тукуландская популяция, обитающая в воде с нетипично высоким для вида показателем рН (7,5).

6.3. Гольян речной. D III 7–9; A III–IV 7–9; P I 13–16; V II 7–9; жаберных тычинок на наружном ряду первой жаберной дуги 6–12, в среднем 8,37; на внутреннем 10–14, в среднем 12,15; жаберных лучей 3; глоточные зубы двурядные 2.5.–4.2., позвонков 36–40, в среднем 39,75. Половой диморфизм у исследуемых популяций речного гольяна проявляется по значительному количеству признаков (52–84%). Относительно сходны между полами лишь пропорции головы.

Различия между популяциями из разных водотоков проявляются по 40–80% признаков, набор которых специфичен для каждой из сравниваемых пар выборок. Подвидового уровня достигают различия по высоте головы и хвостового стебля, длине рыла, толщине тела, антевентральному и антеанальному расстояниям, длине хвостового стебля и размерам спинного, анального и грудного плавников.

Основными признаками, позволяющими классифицировать выборки, являются размеры плавников (hA, lD, lP), пропорции головы (Ch₁, Ch₂, aO, i.o.), высота хвостового стебля и антевентральное расстояние. Распределение выборок в координатах первой канонической переменной в целом соответствует их широтному положению (рис. 8). Изменчивость меристических признаков речного гольяна невысока. Диапазоны колебания признаков перекрываются или полностью совпадают ($CD < 1,28$). Различия в числе неветвистых лучей в спинном плавнике, ветвистых лучей в анальном плавнике, жаберных лучей и количестве хвостовых позвонков между выборками отсутствуют ($p > 0,05$).

Оценка сходства по комплексу пластических признаков позволяет противопоставить речные популяции вида - озерной популяции из бассейна р. Тукуланда. Кластеризация по структуре позвоночного столба приводит к выделению только выборки из р. Черная, характеризующейся высокой частотой особей с переходным позвонком в осевом скелете. Остальные популяции по данному признаку не дифференцируются.

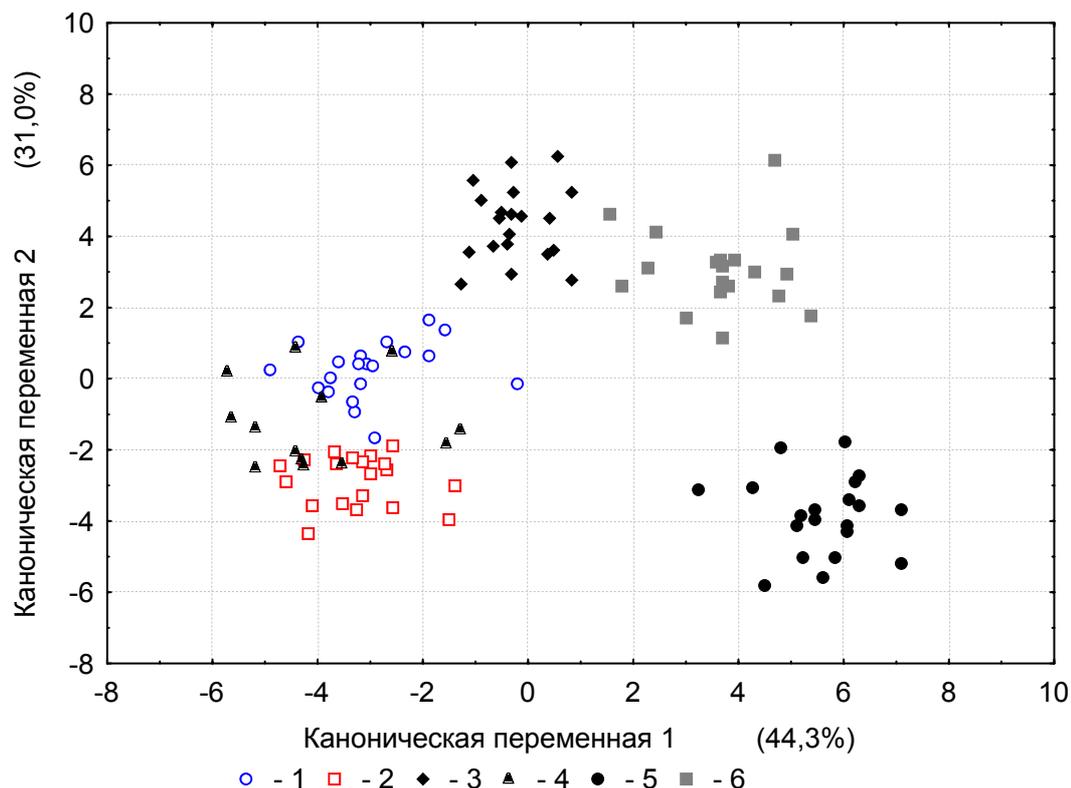


Рис. 8. Дифференциация в пространстве первой и второй канонических переменных выборок голяна речного: 1 – р. Черная; 2 – р. Эндэ; 3 – р. Чапа; 4 – р. Тукуланда; 5 – р. Базаиха; 6 – р. Кача.

Таким образом, результаты исследований показывают различия в закономерностях изменчивости меристических и пластических признаков у голянов населяющих водоемы Приенисейской Сибири. Пластическим признакам голянов свойственен высокий полиморфизм, связанный как с размерно-половым составом выборок, так и экологическими условиями биотопа. Рыбы, обитающие в сходных местообитаниях, оказываются близкими и по параметрам внешней морфологии. Среди меристических признаков наиболее вариабельно строение позвоночного столба, при этом результаты оценки сходства популяций по фенотипам позвоночника и по внешней морфологии могут не соответствовать. Очевидно, на строение позвоночного столба, наряду с экологическими условиями биотопа могут оказывать влияние и иные факторы.

6.4. Сравнительная морфологическая характеристика голянов Чекановского, озерного и речного. Евразийским видам голянов, имеющим значительные по площади ареалы, свойственна высокая вариабельность внешней морфологии на фоне низкой изменчивости традиционных меристических признаков (Мовчан, 1976; Зуев и др., 2006; Gasowska, Rembiszewski, 1967; Gasowska, 1969). Это повышает сложность видовой идентификации ряда видов, поскольку рекомендованные для диагностики признаки зачастую зависимы от размеров и пола исследуемых рыб. Поиск

морфологических маркеров, позволяющих идентифицировать близкородственные виды, предпочтителен среди меристических признаков, обладающих высокой наследственной обусловленностью (Яковлев и др., 1981).

Число плавниковых лучей исследованных гольянов варьирует незначительно, межвидовые различия отсутствуют или сравнимы с межпопуляционными. Анализ жаберной системы на окрашенных препаратах показал наличие на 1-ой жаберной дуге двух рядов жаберных тычинок, наружного и внутреннего. При этом количество тычинок в наружном ряду во всех случаях достоверно меньше (на 2–5) чем во внутреннем ($p < 0,001$). Дифференцированные сравнения числа тычинок каждого ряда позволяет выявить принципиальные особенности видов (табл. 3).

Таблица 3. Количество позвонков и жаберных тычинок у гольянов озерного, Чекановского и речного бассейнов рек Енисея и Пясины

Отдел	Гольян озерный, n = 193	Гольян Чекановского, n = 315	Гольян речной, n = 263	Уровень значимости (p) CD-критерий Майра		
	1	2	3	1:2	1:3	2:3
Vert	$\frac{37-40}{38,42 \pm 0,15}$	$\frac{37-41}{38,34 \pm 0,28}$	$\frac{38-41}{39,75 \pm 0,13}$	$\frac{p > 0,05}{0,08}$	$\frac{p < 0,01}{1,94^*}$	$\frac{p < 0,01}{1,43^*}$
V _a	$\frac{15-19}{16,48 \pm 0,06}$	$\frac{16-20}{18,31 \pm 0,19}$	$\frac{15-19}{17,27 \pm 0,19}$	$\frac{p < 0,01}{2,96^*}$	$\frac{p < 0,01}{1,29^*}$	$\frac{p < 0,01}{1,12}$
V _i	$\frac{0-3}{1,68 \pm 0,07}$	$\frac{0-2}{0,56 \pm 0,01}$	$\frac{0-2}{0,30 \pm 0,09}$	$\frac{p < 0,01}{5,29^*}$	$\frac{p < 0,01}{3,36^*}$	$\frac{p < 0,05}{1,04}$
V _c	$\frac{14-18}{16,27 \pm 0,14}$	$\frac{13-17}{15,46 \pm 0,17}$	$\frac{16-20}{18,19 \pm 0,05}$	$\frac{p < 0,01}{1,10}$	$\frac{p < 0,01}{4,33^*}$	$\frac{p < 0,01}{5,23^*}$
Sp.br. _{ext}	$\frac{8-12}{9,81 \pm 0,04}$	$\frac{8-12}{8,44 \pm 0,20}$	$\frac{7-11}{8,37 \pm 0,20}$	$\frac{p < 0,01}{2,35^*}$	$\frac{p < 0,01}{2,43^*}$	$\frac{p > 0,05}{0,07}$
Sp.br. _{int}	$\frac{12-16}{14,41 \pm 0,03}$	$\frac{10-14}{12,85 \pm 0,16}$	$\frac{10-14}{12,15 \pm 0,12}$	$\frac{p < 0,01}{3,32^*}$	$\frac{p < 0,01}{6,02^*}$	$\frac{p < 0,01}{1,03}$

Уровень различия между числом жаберных тычинок гольяна озерного сравнительно с гольянами речным и Чекановского превышает подвидовой критерий Майра (CD). Повышенное число жаберных тычинок в обоих рядах жаберной дуги озерного гольяна хорошо объясняет смешанный (планктон-бентос) тип питания, отмеченный для данного вида Ю.Ф. Малышевым (1976, 1982).

Сравнение видов по общему количеству позвонков и соотношению позвонков в разных отделах выявило различия по всем признакам при высоком уровне значимости ($p < 0,01$; $CD > 1,28$) (табл. 3). Результаты анализа позвоночного столба позволили составить схему, иллюстрирующую типичный для каждого из видов план строения осевого скелета (рис. 9).

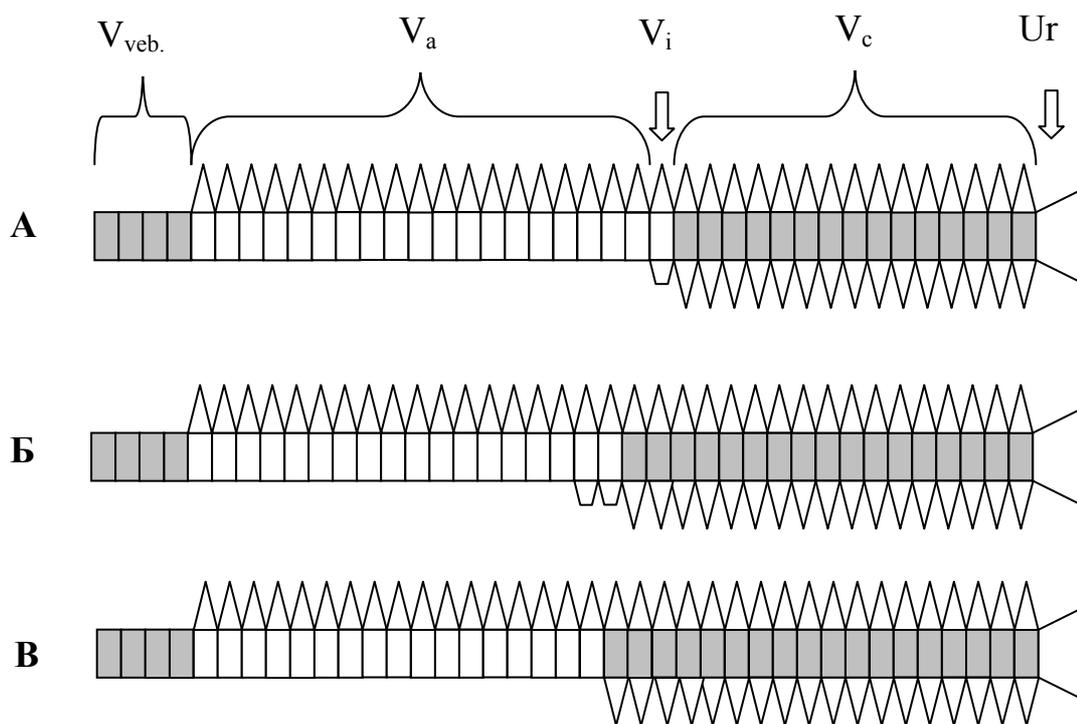


Рис. 9. Типичное строение позвоночного столба голянов: **А** – Чекановского; **Б** – озерного; **В** – речного. Примечание. $V_{\text{veb.}}$ – позвонки Веберова аппарата; V_a – грудные позвонки; V_i – переходные позвонки; V_c – хвостовые позвонки; Ur – уростиль.

При дифференциации голянов Чекановского и озерного по пластическим признакам наиболее существенные и стабильные различия получены по комплексу признаков, связанных с пропорциями головы (Ch_1 Ch_2 aO , $i.o.$), которые мало зависят от размерного состава выборки и физиологического состояния рыбы. Голян озерный обладает высокой головой, ширина лба больше или равна длине рыла (рис. 10). Голян Чекановского имеет низкую голову, рыло обычно длиннее ширины лба.

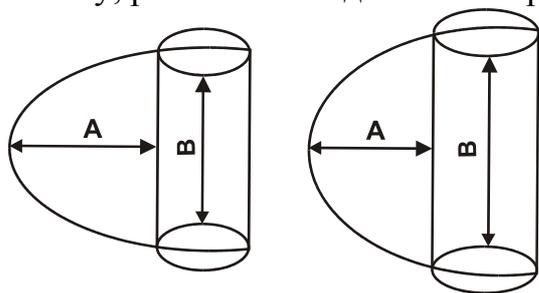


Рис. 10. Схема пропорций головы голяна Чекановского и озерного (справа). Вид сверху. Обозначения: A – длина рыла; B – ширина лба.

ВЫВОДЫ

1. Голян речной имеет повсеместное распространение в пределах исследованной территории. Голян Чекановского встречается в водоемах с нейтральной водой ($pH\ 7,0\pm 0,1$), расположенных в правобережной части бассейна р. Енисей и верхнего течением р. Пясины, между 59° – 69° с.ш.

Гольян озерный распространен в слабокислых ($\text{pH } 6,3 \pm 0,2$) водоемах бассейна р. Пясины, левобережной части и пойме р. Енисей между 58° – 69° с.ш. Контактной зоной совместного обитания гольянов Чекановского и озерного является правобережье нижнего течения р. Енисей и водоемы в бассейне р. Пясины.

2. Гольяны речной и Чекановского в водоемах исследованной территории достигают возраста 7+ лет, гольян озерный – 5+ лет. Максимальные размеры гольянов речного (до 100 мм) и Чекановского (до 130 мм) за счет увеличения продолжительности жизни отмечены в водоемах высоких широт. Для исследуемых гольянов характерно снижение размерно-весовых показателей в широтном градиенте с юга на север.
3. Гольянам бассейнов Енисея и Пясины свойственен половой диморфизм и размерно-возрастная изменчивость пластических признаков. Каждая из популяций исследуемых видов обладает собственной комбинацией пластических признаков, различия между которыми во многих случаях превышают подвидовой уровень (*CD*). Межпопуляционная вариабельность меристических признаков незначительна.
4. Популяции гольянов Чекановского и озерного из водоемов в бассейнах рек Енисей и Пясины дифференцированы преимущественно по пластическим признакам, связанным с пропорциями тела; популяции гольяна речного – по пропорциям головы, размерам и положению плавников.
5. Впервые на примере гольянов Восточной Сибири показано, что соотношения позвонков разных типов и количество жаберных тычинок являются видоспецифичными признаками, которые наряду с пропорциями головы могут служить четкими диагностическими маркерами для идентификации гольянов.

Список работ опубликованных по теме диссертации

1. Зуев И.В. Гольян Чекановского (*Phoxinus czekanowskii*) водоемов Хантайской речной системы / И.В. Зуев // Молодежь Сибири – науке России: Сб. материалов межрегион. научно-практической конф. - Красноярск: Изд-во СИБУП, КРО НС “Интеграция”, 2003. - С. 229-231.
2. Зуев И.В. К вопросу о морфологической дифференциации между гольянами видов *Phoxinus czekanowskii* и *Phoxinus phoxinus* / И.В. Зуев // Экология Южной Сибири и сопредельных территорий: Материалы VII Междунар. науч. школы конф. студентов и молодых ученых: Т.1. - Красноярск, 2003. - С. 190-191.

3. Зуев И.В. Систематика и экология некоторых редких и малочисленных видов рыб бассейна Енисея / А.А. Вышегородцев, И.В. Зуев, Е.Г. Мартынюк // Вестник Красноярского государственного университета Естественные науки, № 5. Красноярск: Изд-во КрасГУ, 2003. - С.85-92.
4. Зуев И.В. Гольяны рода *Phoxinus* Курейской, Хантайской и Норило-Пясинской озерно-речных систем / И.В. Зуев // Сибирская зоологическая конференция: Тез. докл. всероссийской конф., посвященной 60-летию Института систематики и экологии животных СО РАН. - Новосибирск, 2004. - С. 258-259.
5. Зуев И.В. Новые находки озерного гольяна (*Phoxinus phoxinus*, Pallas, 1814) в водоемах северной территории Енисейской и Пясинской гидросистем / И.В. Зуев // Экология Южной Сибири и сопредельных территорий: Материалы VIII Международной научной школы конференции студентов и молодых ученых: Т. 1, 2 / Отв. ред. В.В. Анюшин. - Абакан: Изд-во Хакасского гос. ун-та, 2004 - С. 80.
6. Зуев И.В. Гольяны рода *Phoxinus* (Cyprinidae) Восточной Сибири: распространение, морфология / И.В. Зуев, А.А. Вышегородцев // Вестник Красноярского государственного университета, Естественные науки, №7. Красноярск: Изд-во КрасГУ, 2004. - С.82-88.
7. Зуев И.В. Морфо-экологическая характеристика гольяна Чекановского *Phoxinus czekanowskii*, Dybowski (Cyprinidae: Cypriniformes) водоемов бассейнов рр. Енисей и Пясины (Восточная Сибирь) / И.В. Зуев, А.А. Вышегородцев, А.В. Дитерле // Сиб. экол. журн., 2006. –Т. 4. -С. 511-520.
8. Зуев И.В. Биоценотическая роль непромысловых рыб восточной Сибири / И.В. Зуев, А.А. Вышегородцев // Объединение субъектов РФ и проблемы природопользования в Приенисейской Сибири: Материалы межрегион. научно-практическая конф. (11-13 апреля 2005 г), 2005. - С. 192-193.
9. Зуев И.В. Морфологические особенности гольянов речного *Phoxinus phoxinus* (Linnaeus, 1758), Чекановского *Phoxinus czekanowskii* Dybowski, 1869 и озерного *Phoxinus phoxinus* (Pallas, 1814) Приенисейской Сибири / И.В. Зуев, А.А. Вышегородцев // Вестник Красноярского государственного университета, Естественные науки, №5. Красноярск: Изд-во КрасГУ, 2006. - С.106-110.
10. Зуев И.В. Особенности строения позвоночного столба и жаберного аппарата гольянов Приенисейской Сибири // Биологические аспекты рационального использования и охраны водоемов Сибири: Материалы всероссийской конференции (14-16 ноября 2006 г., Томск), (в печати).