

5

ВСЕСОЮЗНЫЙ ОРДЕНА ТРУДОВОГО КРАСНОГО ЗНАМЕНИ
НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ ИНСТИТУТ МОРСКОГО РЫБНОГО
ХОЗЯЙСТВА И ОКЕАНОГРАФИИ (ВНИРО)

УДК

На правах рукописи

Шнуди Ануар БАХУМ

УДК 597.553.2 : 576.312.35

ИЗУЧЕНИЕ ГЕТЕРОГЕННОСТИ СЕВАНСКИХ СИГОВ МЕТОДАМИ
МОРФОБИОЛОГИЧЕСКОГО И КАРИОЛОГИЧЕСКОГО АНАЛИЗОВ

(03 00 10 - ихтиология)

А в т о р е ф е р а т
диссертации на соискание ученой
степени кандидата биологических
наук

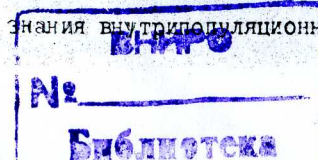
Москва - 1989

к

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы. Озеро Севан, как замкнутый водоем с эндемичной ихтиофауной, представляет своеобразную модель для исследования биоценотических связей в экосистеме, процессов микроэволюции и реакции популяций на те глубокие изменения, которые произошли под влиянием ширококомасштабного антропогенного воздействия на природные факторы. Особенно большой интерес может иметь изучение акклиматизированных в озере сигов, поскольку с одной стороны они, будучи весьма пластичными объектами (Правдин, 1954), чутко реагируют на изменения окружающей среды, а с другой - после их адаптации к новым, севанским условиям, в самом Севане произошли глубокие экологические изменения, которые не могли не повлиять на сигов. Процессы интродукции и натурализации сигов в Севане в свое время были подробно изучены М.А.Фортунатовым (1925), П.И.Павловым (1947), Р.А.Маилян (1957), М.Г.Дадикяном (1964), А.И.Смолей (1964) Э.А.Тигрянном (1965), Г.Г.Новиковым и Ю.С.Решетниковым (1969), Г.Х.Шапошниковой (1971), Г.Г.Южиковой (1974), Р.Г.Рухкяном и Г.Л.Аракелян (1979, 1980) и другими. Но все эти исследования были выполнены либо до сработки уровня оз.Севан на 18.5 м, либо в период сработки. Поэтому возникла настоятельная необходимость осуществить комплексное изучение севанских сигов после прекращения сработки и стабилизации уровня озера на низкой отметке.

В настоящее время сиги являются основным промышленным объектом озера, обеспечивая ежегодную добычу в размере 1.1-1.3 тыс. тонн. Все это вызывает повышенный интерес к морфоэкологическим исследованиям севанских сигов в современных условиях, так как без детального знания внутривидовой структуры нельзя разра-



Работа выполнена на кафедре зоологии биологического факультета Ереванского ордена Трудового Красного Знамени государственного университета

Научный руководитель: д.б.н., профессор Р.А.Маилян

Научный консультант: к.б.н. Р.Г.Рухкян

Официальные оппоненты: д.б.н. В.П.Васильев

к.б.н. В.А.Арефьев

Ведущая организация: ГосНИОРХ

Защита диссертации состоится " " 1989г
на заседании специализированного совета Д 117.01.02 при Всесоюзном научно-исследовательском институте морского рыбного хозяйства и океанографии (ВНИРО) Москва, Верхняя

Красносел

С дисс

Автор

Учен
специал

1

ВНИРО

ботать научные основы рационального использования и воспроизводства запасов этих ценных промысловых рыб.

Цель и задачи исследования. Изложенные выше положения определяют главную цель исследования – выявление закономерностей формирования популяций севанских сигагов. Для её реализации были поставлены следующие задачи.

1. Морфоэкологический анализ севанских сигагов в новых, существенно измененных условиях. А именно: проведение подробного морфометрического анализа отдельных популяций сигагов и на этой основе установление их изменчивости под влиянием акклиматизации и последующего антропогенного воздействия.

2. Выявление структур и биологических особенностей отдельных популяций.

3. Попытка генетической расфировки гетерогенности популяций путем кариологического анализа.

4. Разработка научно обоснованных мероприятий по регулированию численности сигагов и определение их роли в ихтиоценозе озера.

Научная новизна исследования. После сработки уровня оз. Севан на 18,5 м и последующей его стабилизации впервые осуществлены морфоэкологический и кариологический анализы популяций сигагов, установлена их гетерогенность. Впервые исследованы морфофизиологические индексы.

Практическая значимость. Морфоэкологический, морфофизиологический и кариологический анализы севанских сигагов позволяют уточнить их токсинический статус и наметить пути дальнейшего развития микроэволюционных процессов у этих рыб.

Полученные данные по структуре популяций могут быть положены в основу общей схемы охраны и рационального использования запасов

сигагов в настоящее время и в перспективе. Отдельные положения диссертации можно включить в программу спецкурса по ихтиологии на IV курсе биофака ЕГУ.

Апробация диссертации. Материалы диссертации докладывались на конференции аспирантов Ереванского госуниверситета в 1987 г., на научном семинаре кафедры зоологии в 1988 г. и на Ученом Совете биофака ЕГУ в 1988 г.

Публикации. По теме диссертации опубликованы и сданы в печать 4 работы.

Структура и объем диссертации. Диссертация изложена на 112 страницах машинописного текста. Включает 26 таблиц, иллюстрирована 10 рисунками. Состоит из введения, обзора литературы (I глава), материала и методики исследования (II глава), собственных исследований (III-VI главы), обсуждения результатов (VII глава), общих выводов и практических предложений. Список литературы включает 199 наименований, из которых 11 иностранных авторов.

I. Материал и методика исследований.

При сборе и обработке материалов использованы стандартные методы исследования, принятые в ихтиологии (Правдин, 1966; Чугунова, 1959 и др.)

Материал собран в 1986-1988 гг. в различных районах оз. Севан, преимущественно в Мартуни и Норадузе (из закидных и ставных неводо- в), а также в открытой части озера из кошельковых неводо- в.

Всего на полный биологический анализ взято 189 экз. сига, из них 96 экз. малотычинковые и 93 экз. многотычинковые. Были исследованы некоторые морфофизиологические параметры - индекс сердца, печени и гонад. Кроме того 50 экз. (по 25 особей каждой формы) подвергнуты сокращенному морфометрическому анализу по схеме "Вид и его продуктивность в ареале", выполненному по Международной программе ЮНЕСКО с целью создания Банка научных данных пресноводных рыб СССР. У 54 особей (27 малотычинковых и 27 многотычинковых) исследованы абсолютная и относительная плодовитость. Кариологическому анализу подвергнуты 46 особей.

В зависимости от выясняемого вопроса использовались различные методики. Обработка материала - вариационно-статистическая (Урбах, 1964; Плохинский, 1967).

Анализ меристических и пластических признаков выполнен по схеме, предложенной И.Ф.Правдиным (1966) с некоторыми изменениями. У всех рыб определялись пол, стадия зрелости, возраст, плодовитость, упитанность.

Плодовитость устанавливалась весовым методом (Маилян, 1961; Анохина, 1969; Иванков, 1985). Упитанность вычислялась по Фультону и Кларк. Динамика изменчивости относительного веса внутренних органов исследовалась методом морфоэкологических индикаторов (Шварц, 1969; Смирнов и др., 1972). Формулы, по которым выполнены расчеты,

приведены в соответствующих разделах.

Для выявления сходства и различия между отдельными популяциями сига, а также между ними и исходными формами использованы вариационно-статистические данные Р.А.Маиляна (1954, 1957).

Кариологические исследования проведены на половозрелых особях, отловленных в осенне-зимний период в Норадузском и Мартуни- нском участках озера.

При приготовлении препаратов использовали метод, основанный на высушивании мазка с фиксатором (Рухкян, Аракелян, 1979). Для кариограммного анализа выбирали метафазы с хорошим разбросом хромосом. Гомологичные хромосомы идентифицировали визуально с учетом их относительной длины и центромерного индекса (Павулсоне, Иорданский, 1971).

РЕЗУЛЬТАТЫ СОБСТВЕННЫХ ИССЛЕДОВАНИЙ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

I. Морфологические особенности севанских сига в новых измененных экологических условиях.

Поскольку при классификации сига основным признаком является число тычинок на I-ой жаберной дуге (Правдин, 1954 и др.) и всех сига условно делят на две большие группы, не имеющие таксономического статуса, а именно, на "малотычинковых" и "многотычинковых", то мы также придерживались этого положения.

Поэтому при обработке материала сига были разбиты на две группы. В "малотычинковую" группу включены особи с числом жаберных тычинок до 30, в "многотычинковую" - свыше 31 тычинки. Конечно, следует оговорить, что эти группы неоднородны, но в принципе их смешанность должна быть одинаковой. Отсюда, наше сравнение вполне правомочно.

Сравнение натуральных счетных признаков севанского сига лудоги с таковыми севанского чудского сига, с одной стороны и с исходными формами сига лудоги из Ладожского озера и чудского сига из Псковско-Чудского водоема показало на наличие существенных различий между сравниваемыми популяциями (табл. I).

Аналогичные изменения обнаружены и в других меристических и пластических признаках. Для всех пластических признаков севанских сигов характерны те или иные изменения как в сторону увеличения индекса признака, так и в сторону его уменьшения. Лишь в отдельных случаях наблюдается тенденция к стабилизации признака.

При сравнении сига лудоги и чудского сига из родных водоемов с сигами из оз. Севан в начале 50-х годов и в начале второй половины 80-х годов получено следующее.

Различия между подвидами носили статистически достоверный характер более чем по 20 меристическим и пластическим признакам. В 50-х годах имела место отчетливо выраженная конвергенция, и достоверные различия отмечались по 16 признакам. Однако по отдельным меристическим и пластическим признакам различия были более сглаженными. В 80-е годы этот процесс стал еще более глубоким и достоверные различия обнаружены лишь в жаберном аппарате (число тычинок) и в форме головы, в частности, в длине рыла (рис. I).

Из всего изложенного следует, что изменчивость двух подвидов сигов - лудоги и чудского, акклиматизированных в оз. Севан, в сходных условиях носила направленный конвергентный характер. И за 50-летний период, прошедший после их успешной акклиматизации, изменения в морфологии сигов определили тот факт, что различия по большинству из исследованных признаков стали менее отчетливыми.

581

Таблица I.
Вариационно-статистическое сравнение некоторых меристических признаков у исходных форм и севанских сигов

П р и з н а к	Лудога из Ладожского озера I 1954 г.	Лудога из озера Севан 2 1954 г.	Малотычинковый сиг из озера Севан 3 1986 г.	Чудской сиг из Псковско-Чудского водоема 4	Чудской сиг из оз. Севан 1954 5	Чудской сиг из оз. Севан 1986 6
Число тычинок на I жаберной дуге	23,47±0,17	26,58±0,25	27,69±0,21	39,09±0,32	36,21±0,30	33,14±0,20
Чешуй в боковой линии	94,14±0,49	83,30±0,59	89,28±0,65	93,65±0,78	92,45±0,72	89,91±0,42
Количество ветвей тмх лучей в D	10,02±0,09	11,08±0,07	11,74±0,09	-	-	11,41±0,09
Количество ветвей тмх лучей в A	11,24±0,69	12,49±0,09	12,60±0,09	-	-	12,57±0,08

Таблица I
(продолжение)

Признаки	$T_d \geq T_{st}$					
	I : 2	2 : 3	3 : 4	I 4 : 5	5 : 6	6 : 4
1. Число тычинок на I жаберной дуге	10,20	3,40	15,62	6,56	8,52	15,76
2. Чешуй в боковой линии	14,30	6,81	5,97	1,13	3,05	4,22
3. Количество ветвистых лучей в Д	9,66	1,40	9,59	-	-	-
4. Количество ветвистых лучей в А	9,35	1,35	10,68	-	-	-

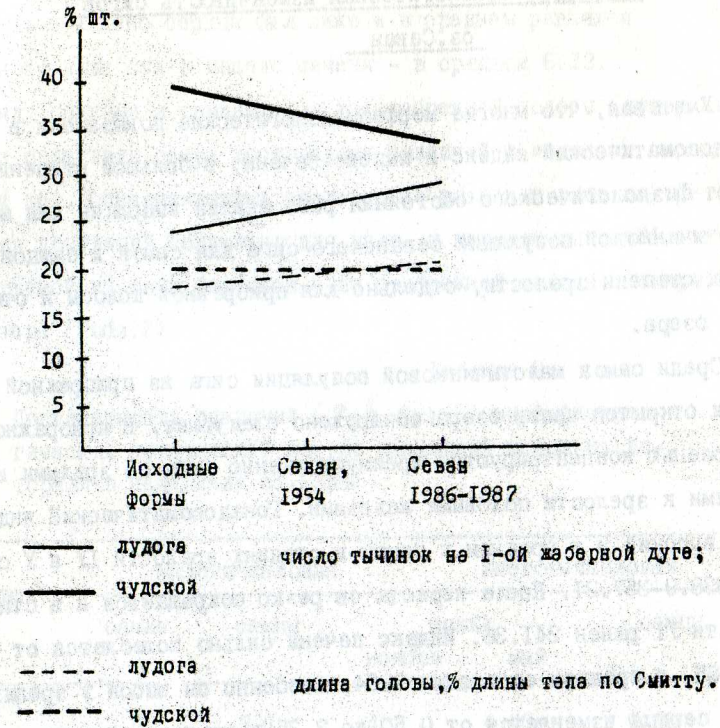


Рис. 1. Конвергентные изменения признаков

у много- и мелотычиновых сигов.

2. Морфофизиологическая изменчивость сига

оз. Севан

Учитывая, что многие морфофизиологические показатели, в их числе гонадосоматический индекс и индекс печени, в большой степени зависят от физиологического состояния рыб, анализ выполнен для мало- и многотычинковой популяций севанского сига для самок и самцов с учетом их степени зрелости, отдельно для прибрежной полосы и открытой части озера.

Среди самок малотычинковой популяции сига из прибрежной полосы и открытой части озера обнаружено следующее. В прибрежной полосе осенью концентрируются преимущественно рыбы со зрелыми или близкими к зрелости половыми железами. Гонадосоматический индекс очень высокий и в среднем у самок в стадиях зрелости IV и V составляет 338.9-357.21. После нереста он резко сокращается и в стадии зрелости VI равен 241.36. Индекс печени сильно колеблется от 5.31 до 17.85, в среднем составляя 9.54. Особенно он высок у зрелых рыб. Индекс сердца изменяется от 0.50 до 2.35, в среднем равнялся 1.50.

Анализ морфофизиологических признаков у многотычинковой популяции сига показал, что гонадосоматический индекс преимущественно у половозрелых или только что отнерестившихся самок в среднем равнялся 254.90, что ниже такового малотычинковой популяции. Индекс печени, наоборот, был выше и в среднем составлял 11.17; индекс сердца в среднем был 1.52, что примерно соответствовало данному показателю у самок малотычинковой популяции.

У самцов многотычинковой популяции в прибрежной полосе в период нереста гонадосоматический индекс в среднем равнялся 246.92 и был близок к таковому у самок этой популяции. Индекс печени в среднем составлял 7.50, а индекс сердца - 1.88. В пелагиали в период

нагула, в мае индекс сердца был ниже и в среднем равнялся 1.09, также ниже был и индекс печени - в среднем 6.12.

Между самками и самцами как из прибрежной полосы (литораль), так и из пелагиали озера достоверных различий в индексах сердца и печени нет. Обнаруживаются достоверные различия лишь внутри каждой из популяций (отдельно для мало- и многотычинковой), но анализируемой из двух биотопов - из прибрежной полосы и открытой части озера (табл.2).

Таблица 2.

Достоверность различий ($T_d \geq T_{st}$) морфофизиологических показателей внутри популяций сига из литорали в пелагиали оз. Севан

Индекс	Малотычинковая		Многотычинковая		самцы
	самки	самцы	самки ноябрь	самцы май	
сердца	2.0	3.6	4.2	4.45	0.89
печени	4.9	5.38	2.23	0.91	4.74

Выявленная закономерность изменчивости морфофизиологических особенностей севанских сига указывает на тенденцию дивергенции по условиям обитания. Такая дивергенция может привести к репродуктивной изоляции, а, следовательно, к образованию локальных внутривидовых структур.

3. Кариологический анализ севанских сига

Севанский сиг и его исходные формы (сиг-лудога и чудской сиг) кариологически изучались неоднократно (Кокина, 1966; Кайданова, Ефанов, 1976; Рухьян, Аракелян, 1979, 1980; Кайданова,

1980, 1981; Рухкян, Бахум, Григорян, 1988). Результаты этих исследований в основном совпадают. На эмбриональном материале было установлено диплоидное число хромосом чудского сига, равное 80 (Кокина, 1966). Это подтвердилось в последующих исследованиях, выполненных с помощью современных методов. При этом выяснилось, что 22 хромосомы этого набора являются мета- и субметацентрическими. Наряду с чудским и севанским ситами изучен также кариотип сига-лудоги и проведен сравнительный кариологический анализ этих трех форм с целью выяснения таксономической принадлежности сигов, обитающих в оз. Севан (Рухкян, Аракелян, 1979, 1980). Выяснено, что кариотипы всех трех форм при одинаковом диплоидном числе ($2n=80$) различаются по числу мета- и субметацентрических хромосом: у чудского сига их 22, у сига-лудоги - 18, у севанского сига - 20. Метацентрический ряд хромосом в приведенных авторами кариограммах севанского сига содержит 9 пар гомологичных и две непарные метацентрические хромосомы, унаследованные от чудского сига. Наличие непарных хромосом в кариотипе севанского сига привело к образованию гамет двух видов - с большой (X) и малой (x) метацентрическими хромосомами. Этим обусловлен хромосомный полиморфизм севанского сига, кариотип которого был представлен тремя хромосомными морфами - XX, Xx и xx.

Позже это положение было подтверждено и дополнено новыми данными (Рухкян, Бахум, Григорян, 1988). Кариотип более половины особей исследованной выборки содержит две негомолгичные метацентрические хромосомы, значительно различающиеся по величине. Путем морфометрического анализа выявлена их идентичность метацентрическим хромосомам первой и последней пар кариотипа чудского сига (рис. 2). В то же время хромосомы с таким морфологи-

ческими параметрами не обнаруживаются в кариотипе сига-лудоги. Остальные метацентрические хромосомы севанского сига составляют гомологичные пары. Следует отметить, что сходная картина наблюдается и с акроцентрическими хромосомами, число которых у сига-лудоги на 2 пары больше, чем у чудского сига. У севанского же сига обнаруживается как и в случае с метацентрическими хромосомами, одна гетероморфная пара акроцентрических хромосом. В связи с тем, что идентификация гомологичных пар акроцентрических хромосом представляет определенные трудности из-за их большого числа и схожести по величине, мы ограничились детальным рассмотрением полиморфизма по метацентрическим хромосомам. В частности были исследованы распределение трех хромосомных морф в популяции, а также степень проявления некоторых морфометрических признаков в зависимости от генотипа. Выяснено, что частота встречаемости трех хромосомных морф исследованной выборки соответствует теоретически ожидаемой частоте по Харди-Вайнбергу, что свидетельствует об адаптации особей, представляющих эти морфы, к условиям обитания.

Различия в кариотипах между особями отражаются на одном из фенотипических признаков - числе жаберных тычинок, который, согласно нашим данным, зависит от наличия крупных метацентрических хромосом. Так, у гомозиготной морфы XX - 29.9; у морфы xх - 29.2. Можно думать, что многотычинковость представляет собой рецессивный признак, проявляющийся только у гомозиготных особей - XX. Не исключено также, что проявление этого признака связано с дозой генов, локализованных в крупных метацентрических хромосомах, поскольку число жаберных тычинок у гомозиготной морфы (XX) существенно выше, чем у двух других морф.

Таким образом, можно заключить, что ген (гены), контролирующей признак многотычинковости, находится, согласно нашим

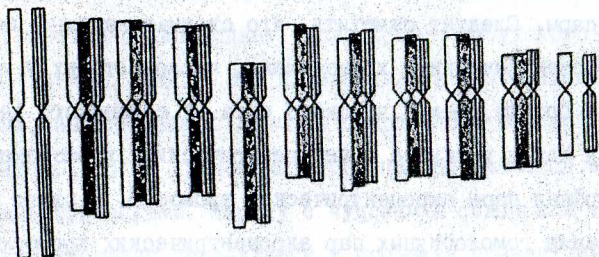


Рис. 2. Идиограмма мета- и субметацентрических хромосом чудского сига (светлые), сига-лудуги (темные) и севанского сига (заштрихованные).

результатам, в группе сцеплений крупной метацентрической хромосомы. Из этого следует, что в ряде случаев сравнительно-кариологические исследования исходных и их гибридных форм позволяют определить локализацию генов, контролирующих фенотипически проявляющиеся признаки, что открывает дополнительные возможности исследований в области картирования хромосом.

4. Некоторые особенности биологии севанских сигов.

Размеры, возраст и рост.

Особенности линейного роста севанских сигов исследованы П.И.Павловым (1947), Р.А.Маилянном (1957), А.Н.Смолей и др. (1985). Все исследователи отмечали интенсивный рост сигов и его изменчивость по годам.

Мы не ставили перед собой задачу разбора влияния объективных и субъективных факторов на показатели линейного роста сигов по возрастным группам, а стремились проследить за изменениями размерного состава в различных частях озера и в различных орудиях лова (табл.3).

Таблица 3.

Г о д ы	Длина, см.							М	Авторы
	до 25	- 30	- 35	- 40	- 45	- 50	- 55		
1961-1965	18,1	46,1	6,0	14,7	9,4	4,9	0,8	30,8	Смолей и др.
1966-1970	34,1	27,7	9,4	18,8	8,8	1,2	-	22,7	1985
1972-1975	2,1	18,7	13,0	34,0	43,8	4,9	0,2	39,1	"-
1986	-	-	27,7	68,0	4,3	-	-	37,8	Наши данные

Из данных таблицы видно, что если в 1961-1970 гг. более половины улова составляли сига размерами менее 30 см, то в 1972-1975 гг. их доля сократилась более, чем в 2 раза, а в 1986 г. они вообще отсутствовали. В 1986 г. основная масса улова представлена группой размерами от 35 до 40 см. В то же время резко сократилась доля рыб размерами более 40 см. В 1986 г., по сравнению с 1972-1975 гг., средние размеры сигов несколько понизились, хотя и оставались более высокими, чем в 1961-1970 гг.

Произошли некоторые изменения также и в размерном составе сигов, выловленных в Малом и Большом Севане различными орудиями лова.

В Малом Севане, где лов осуществляют кошельковыми неводами, наблюдаются некоторые сдвиги в сторону старших возрастных групп. Аналогичные сдвиги, но еще более существенные, имеют место в Большом Севане, где лов ведется закидными неводами.

При подходе в прибрежную полосу в период нереста в Большом Севане самки многотычинковой популяции имели большие размерные и весовые показатели (в среднем 371,1 мм против 351,2 мм и 515,6 против 468,7 г). При этом хотя основу у обеих популяций составляли рыбы в возрасте 5-7 лет, но у самок многотычинкового сига встречены более старые особи, 8-и и 9-и летние. Эта же закономерность обнаружена и у самцов обеих популяций в данном регионе.

В пелагиали Малого Севана для самок и самцов констатирована эта же закономерность, но в целом в этой части озера в данном биотопе и навески, и размеры у мало- и многотычинковых сигов более низкие, чем у рыб в нерестовом состоянии в литорали обеих частей озера.

Плодовитость севанских сигов была исследована П.И.Павловым (1947), позже в 1956-1957 гг. Р.А.Маилян (1957). Было установлено, что абсолютная индивидуальная плодовитость севанского сига

лудоги намного выше плодовитости исходной формы сига - лудоги из Ладожского озера. В 1957 г. абсолютная плодовитость /АП/ севанской лудоги варьировала от 15,6 до 61,5 тыс., составив в среднем 29,7 тыс. икринок.

С тех пор в оз. Севан и в структуре самих сигов произошли большие изменения, которые не могли не повлиять на закономерности формирования плодовитости.

В 1987 г. абсолютная плодовитость малотычинковой популяции севанских сигов, которую можно рассматривать как потомков севанского сига - лудоги, варьировала от 4,8 до 14,0 тыс. икринок, составляя в среднем 8,2 тыс., что в 3,6 раз меньше плодовитости севанского сига лудоги и почти во столько же раз ниже по сравнению с исходной формой лудоги из Ладожского озера.

Аналогичные изменения произошли и в плодовитости и другой формы сига. Если плодовитость чудского сига в Псковско-Чудском водоеме изменялась в пределах 16,4 - 82,0 тыс. икринок, то у севанского чудского сига в 1957 г. она колебалась от 14,5 до 59,0 т., составляя в среднем 35,4 тыс. икринок. В 1987 г. АП многотычинковой популяции севанских сигов, являющейся потомками севанского чудского сига, варьировала от 6,3 до 17,2 тыс. икринок, составляя в среднем 10,6 тыс. То есть она в 3,3 меньше таковой у севанского чудского сига и уступает плодовитости исходной формы чудского сига из Псковско-Чудского водоема.

Следовательно, падение АП у обеих популяций севанских сигов в последние годы происходило почти с одинаковой интенсивностью. АП у севанских сигов за последние 20 лет резко понизилась во всех размерных группах.

Из изложенного следует, что хотя за последние два десятилетия плодовитость севанских сигов уменьшилась в 2-3 раза, но

она не вышла за пределы видовой плодовитости, что обусловлено как внешними, так и внутренними (генетическими) факторами. Вместе с тем следует подчеркнуть, что резкое сокращение плодовитости севанских сига не привело к уменьшению их воспроизводительного потенциала. Наоборот, в настоящее время он у севанских сига намного выше, чем в период, когда плодовитость была наибольшей. И об этом свидетельствуют ежегодные стабильно высокие уловы сига в озере Госагропромом (II-III тыс. п.). Это обусловлено, с одной стороны, высокой численностью сига в современных условиях, а с другой сокращением гибели икры и личинок, ввиду ослабления пресса хищника.

Упитанность.

Определение коэффициента упитанности выполнено по Фультону и по Кларк. Для 50-х годов коэффициент упитанности у сига оз. Севан определялся Р.А.Маляном (1957). Для весеннего периода для самок севанских сига-лудоги и чудского сига указывались средние величины по Фультону соответственно 1,65 и 1,71, достигая максимальных пределов 2,02 и 2,10; у самок в среднем 1,70 и 1,81 при максимуме в 2,68 и 2,54. По Кларк этот показатель был естественно ниже.

Наиболее высокие показатели упитанности наблюдались у самок в 1986 г. в Большом Севане. Но в 1987 г. она была ниже. В целом же упитанность сига ниже, чем указывали предшествующие исследователи. Но упитанность малотычинковой популяции в Малом Севане выше, чем в Большом. У многотычинковой популяции таких различий не обнаружено. Но по всей вероятности, условия нагула для малотычинковых сига в Малом Севане более благоприятны.

Таким образом и по биологическим особенностям существуют различия между отдельными популяциями, что дает основание утверждать о разнокачественности "единого стада" севанских сига.

5. Обсуждение результатов

Большинство исследователей севанских сига (Смолей, 1964; Новиков, Решетников, 1969); Шапошникова, 1971 и др.) считают, что в настоящее время в Севане образовалось единое (однородное) стадо севанских сига, заслуживающее таксономического статуса. Разногласия возникают лишь в генезисе нового, севанского подвида. Эти авторы склонны считать, что новая форма возникла в результате скрещивания двух исходных форм - лудоги и чудского сига.

Оспаривая эту точку зрения, М.Г.Дадикян (1986) считает, что новая форма возникла не путем слияния двух форм, а путем "вытеснения первоначально акклиматизированных в озере Севан форм, новой, более приспособленной к новым условиям существования формой, возникшей из лудоги" (стр.137).

Но какова природа этих приспособлений к новым условиям, благодаря которым новая форма смогла вытеснить исходные? Указывается - это стойкость икры к высокой щелочности воды. То есть выдвигалась гипотеза, которая была опровергнута А.И.Смолей (1979) и Р.А.Маляном (1983) с разных позиций.

Конечно, в условиях замкнутого водоема, каковым является оз. Севан, связь между отдельными популяциями севанских сига теоретически и практически вполне возможна. Поэтому, если речь идет о гибридизации (на её существование в той или иной степени указывают все без исключения исследователи севанских сига), следует допустить скрещивание не только между двумя исходными формами, но и между исходными формами и их гибридным потомством.

Нам представляется, что формирование сига в оз. Севан идет по типу симпатрического видообразования, когда новое возникает в недрах старого и остается в пределах того же пространства,

которые занимают исходные формы (Тимофеев-Ресовский, Воронцов, Яблоков, 1969).

Говоря об однородности новой формы севанского сига, М.Г. Дадьян (1969) в то же время отмечал, что "В настоящее время внешне похожие на чудского сига особи в уловах встречаются весьма редко... и только единицами. Похожие на лудогу сига составляют 98-99% всего улова и лишь 1-2% сигов внешне похожи на гибридов этих форм" (с. 136). На самом же деле в зависимости от места, орудия и сезона лова эти соотношения резко меняются, что уже является доказательством разнородности популяций севанских сигов.

Под популяцией мы понимаем элементарную структуру, возникшую под влиянием внутренних и внешних факторов, стремящуюся занять определенную экологическую нишу, отличную от подобных ниш других популяций. Именно через такие популяции вид осуществляет свою эволюцию, свое существование, свое постоянство.

Территориальная общность отдельных популяций севанских сигов заставляет их к взаимодействию как в генетическом, так и экологическом плане. Динамичность их во многом определяется лабильностью окружающей среды. А при столь глубоких изменениях в экологии оз. Севан не может быть и речи об однородности севанских сигов.

Если в 1954 г. севанский сиг - лудога в той или иной степени отличался от исходной формы лудоги по 16 морфологическим и пластическим признакам, то в 1986 г. малотычинковая популяция севанского сига от севанского сига-лудоги - уже по 20 признакам. Севанский чудской сиг в 1954 г. отличался от исходного чудского сига по 19 признакам, а многотычинковая популяция севанского сига в 1986 г. отличается от севанского чудского сига по 21 признаку. Столь же велики различия между мало- и многотычинковыми популяциями севанских сигов и исходными формами северных сородичей.

Известно, что чем выше численность вида, тем разнокачественнее его структура. Оно и понятно, поскольку именно разнокачественность обеспечивает процветание вида, более полное освоение экологических ниш ареала. Суть процесса эволюции заключается именно в полиморфизме, а не в однообразии.

Ухудшение условий существования вида неизбежно приводит к исчезновению отдельных популяций, а через них и к сокращению общей численности вида, его ареала.

В таком замкнутом водоёме, как оз. Севан, где отдельные популяции по существу обитают совместно в одном и том же ареале, хотя и в разных экологических нишах, трудно дифференцировать и устанавливать границы между ними, тем более, что в ряде случаев эти границы открыты и для других популяций, не говоря уже о субпопуляциях.

Поэтому мы исходим из фенотипической характеристики этих популяций с попыткой выявления их экологической сущности.

Озеро Севан стало своеобразной моделью, на которой можно проследить не только формирование и процветание видов, но и их увядание и вымирание. Это обстоятельство позволяет нам правильно понять эволюционные процессы, протекающие у севанских сигов.

Для ясности картины проиллюстрируем микроэволюционные процессы, которые имели место в эволюции исконной эндемичной ихтиофауны оз. Севан, представленной полиморфным видом *Salmo ischchan* Kessler и двумя подвидами севанская хрямуля *Varicorhinus capoeta sevangi* (Filippi) и севанский усач *Barbus lacerta goktschaicus* Kessler. Эволюция каждого из них шла по разным направлениям, но у каждого из них в пору процветания имела место внутривидовая дифференциация. Так, например, у ишкана дифференциация шла по пути наи более ра-

ационального использования нерестовых угодий, поскольку именно они лимитировали численность форелей. Возникли как сезонные расы, размножающиеся в разные сезоны года, так и генеративно речные и озерные формы, нерестящиеся в речках и в самом озере (Дадикян, 1986). Это привело к репродуктивной изоляции каждой из этих популяций.

Исследования В.М.Чиковой (1955) показали, что другой абориген-севанский усач также имел озерные и озерно-речные популяции. Даже севанская храмуля, которая располагала в озере практически неисчерпаемыми кормовыми ресурсами и обширными нерестилищами, также имела озерную и озерно-речную формы. Поэтому теоретически трудно допустить, что сига в Севане не будут иметь внутривидовую дифференциацию, учитывая, что они располагают не слишком большими кормовыми ресурсами и нерестовыми угодьями.

Если в 50-х годах, когда уловы сигов достигали всего нескольких десятков центнеров, в озере существовали две "чистые" и одна "гибридная" популяция, то в современных условиях, когда уловы достигают нескольких десятков тысяч центнеров, трудно утверждать, что это достигнуто путем слияния отдельных популяций и образования единой, и то гибридного происхождения. Это противоречит общей теории эволюции животного мира.

Процесс формирования севанских сигов находится в динамичном состоянии, и потребуются еще немало времени для окончательного суждения об итогах микроэволюции сигов в новых условиях. Однако выявленные морфо-физиологические, кариологические и биологические особенности этих рыб позволяют нам, вслед за М.Г.Дадикяном (1986), утверждать о правильности выделения севанских сигов в новый подвид - *Coregonus lavaretus sevanicus* Dadikyan, subsp. nov. (1972) В то же время, вопреки утверждению "образования единого стада се-

ванских сигов", мы указываем на их гетерогенность, то есть на наличие внутри подвида дифференциации, находящейся в динамике. С другой стороны нет никакого научного основания для поддержания заключения М.Г.Дадикяна о том, что "единое стадо" севанских сигов "возникло из лудоги" (с.137). В процессе формирования различных популяций севанских сигов, по всей вероятности, участвовали генетические факторы как сига лудоги, так и чудского сига под воздействием стабилизирующего естественного отбора.

Таковы в общих чертах основные положения нашей диссертации. Мы понимаем, что далеко не на все поставленные задачи даны исчерпывающие ответы и, что имеется еще немало дискуссионных вопросов. Вместе с тем, можно сказать, что сделан еще один шаг на пути познания микроэволюции сигов в новых экологических условиях.

ВЫВОДЫ И ПРАКТИЧЕСКИЕ ПРЕДЛОЖЕНИЯ

I. Первоначальная изменчивость сигов (лудоги и чудского), акклиматизированных в оз. Севан, произошла под влиянием экологических условий водоема и в 50-х годах были зафиксированы две четко очерченные формы, получившие таксономический статус " *natio sevani* ". Наблюдалось также зарождение новой гибридной популяции.

В последующие годы, в результате гибридизации и коренных изменений в экологических условиях водоема, произошло сглаживание границ между этими формами. Это позволило утверждать об образовании единого стада севанского сига и признать его самостоятельным подвидом.

I. Современный анализ морфологических и кариологических особенностей сигов оз. Севан указывает на правильность установления нового подвида "севанский сиг". В то же время новый подвид не является однородным, так как ему свойственна внутривидовая дифференциация по некоторым меристическим и пластическим признакам, а также биологическим особенностям.

2. Результаты анализа хромосом по относительной длине и центромерному индексу указывают на гибридное происхождение нового подвида "севанский сиг". Его кариотип содержит по одной гетероморфной паре метацентрических и акроцентрических хромосом, унаследованных соответственно от чудского сига и сига-лудоги, вследствие чего в популяции обнаруживается полиморфизм, проявляющийся в существовании гомо- и гетероморфных хромосомных морф.

3. Выявлены две популяции севанского сига "малотычинковая" и "многотычинковая".

Сиги мало- и многотычинковой популяций из разных биотопов озера (литораль, пелагиаль) характеризуются достоверными различия-

ми по некоторым морфофизиологическим показателям (индексы сердца, печени). Особи этих популяций различаются также по структуре кариотипов: хромосомный набор многотычинковых сигов отличается от других наличием пары крупных метацентрических хромосом.

4. Севанские сиги мало- и многотычинковой популяций различаются рядом биологических особенностей между собой, а также и внутри каждой из них.

Многотычинковая популяция сигов в Большом и Малом Севане имеет более высокие линейные и весовые показатели.

Средняя абсолютная плодовитость многотычинковой популяции выше таковой малотычинковой, хотя и произошло снижение плодовитости в каждой из них, по сравнению с периодом 50-х годов более чем в 2-3 раза. Но в целом её величина не вышла за пределы видовой плодовитости. Это сокращение плодовитости не привело и к уменьшению воспроизводительного потенциала сигов ввиду их высокой численности и сокращения гибели икры и личинок, что обусловлено ослаблением пресса хищника-(гаммаруса).

Упитанность по сравнению с периодом 50-х и 70-х годов несколько понизилась. У обеих популяций коэффициент упитанности нарастает до возраста 6+, затем он начинает снижаться, что обусловлено характером кормовой обеспеченности младших и старших возрастных групп. В обеих частях озера имеют место различия в величине коэффициента упитанности малотычинковой популяции.

5. Морфологические, морфофизиологические, кариологические и биологические данные показали, что у севанских сигов происходит сложный микровольционный процесс внутривидовой дифференциации, находящейся в динамике. Изменения происходят как под влиянием генетических факторов (гибридизация), так и под

влиянием лабильных экологических условий окружающей среды (естественного отбора).

6. Выявлена тенденция внутрипопуляционной дифференциации. Субпопуляция мало- и многотычинковых популяций сигов образуют глубоководные формы, характеризующиеся достоверными морфофизиологическими различиями. Это явление можно рассматривать как начало территориальной изоляции нерестовой части популяции, что повидимому направлено на более рациональное использование прибрежных и глубоководных нерестовых угодий.

7. Озеро Севан является уникальной моделью для изучения сложных экологических процессов, процессов микроэволюции, протекающих у отдельных видов, популяций рыб и других живых сообществ, обитающих в нем, а также влияния антропогенных факторов на них.

Поэтому оно заслуживает стать научным заповедником для экспериментального исследования гидробиологических и эволюционных процессов, протекающих в нем.

Реализация этой рекомендации возможна лишь в условиях создания единого научно-производственного центра, ответственного за разработку научных основ рационального и комплексного использования и охраны всех природных ресурсов этого уникального водоема и их внедрение в собственное производство.

8. Поскольку стадо сигов в оз.Севан далеко неоднородно, то вряд ли разумно сосредоточивать их добычу в локальных зонах, как это имеет место в настоящее время.

Желательно расширить как географию рыбопромысловых районов, так и сроки добычи. В частности, можно организовать летний глубинный лов сигов, когда они более упитаны и обособлены от других видов рыб. Разумеется, при этом рыбоприемные суда должны быть оснащены рефрижераторными установками.

Список работ, опубликованных по материалам диссертации:

1. Маилян Р.А., Бахум Ш.А. Изучение гетерогенности популяций севанских сигов. Ученые записки ЕГУ (естественные науки), Ереван, 1987, № 9, с.113-118.

2. Рухкян Р.Г., Бахум Ш.А., Григорян Л.В. Хромосомный полиморфизм у севанских сигов. Биол.журн.Армении, т.41, № 9, Ереван, 1968, с.735-741.

Объем - 1,75 п.л. Подписано к печати 21/III-89 Заказ 185
Формат 60x84 1/16 Тираж 100
Ротапринт ВНИРО
107140, Москва, Верхняя Красносельская, 17-а