

УДК: 597.576:591.134

МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ГОЛЬЯНОВ РЕЧНОГО *PHOXINUS PHOXINUS* (LINNAEUS, 1758), ЧЕКАНОВСКОГО *PHOXINUS CZEKANOWSKII* DYBOWSKI, 1869 И ОЗЕРНОГО *PHOXINUS PERENURUS* (PALLAS, 1814) ПРИЕНИСЕЙСКОЙ СИБИРИ

И.В. Зуев, А.А. Вышегородцев*

Получены новые данные о строении позвоночного столба и жаберного аппарата голянов речного, Чекановского и озерного из водоемов Енисейского и Пясинского бассейнов. Различия в числе жаберных тычинок и соотношении отделов позвоночного столба позволяют считать данные признаки диагностическими при определении видов.

Введение

В водоемах Енисейского и Пясинского бассейнов описано три вида голянов: голян речной, озерный и Чекановского [1, 6]. Представители рода *Phoxinus* до настоящего времени остаются одними из наименее изученных видов рыб в Сибири [8]. Отсутствие четких морфологических критериев указанных видов зачастую приводит к тому, что в фаунистических сводках дается только родовое название голяна, без указания его видовой принадлежности. Имеющиеся диагностические признаки основаны, прежде всего, на параметрах внешней морфологии [1], которые в значительной степени подвержены сезонным явлениям, экологической, размерной и половой изменчивости [2, 3, 5]. Таких недостатков лишены фены - генотипически обусловленные признаки с ранней закладкой в онтогенезе [9]. Сравнительные исследования таких признаков у близкородственных видов представляют значительный теоретический и практический интерес.

Материалы и методы

Ихтиологический материал собран в 2000-2005 гг. на разнотипных водоемах в бассейнах рек Енисей и Пясины. В работе использованы данные по голянам трех видов из 15 выборок. Материал по голянцу Чекановского представлен выборками из озер в бассейнах рек: 1 – Горбиачин (86 экз.); 2 – Норильская (36 экз.); 3 – Удереи (87 экз.); 4 – Большой Пит (34 экз.); 5 – Тукуланда (27 экз.); 6 – Кетаирбэ (45 экз.). Голян озер-

* © И.В. Зуев, А.А. Вышегородцев, Красноярский государственный университет, 2006.

ный собран в озерах бассейнов рек: 7 – Тукуланда (23 экз.); 8 – Норильская (41 экз.); 9 – Черная (53 экз.); 10 – Мангутиха (35 экз.); 11 – Турухан (37 экз.). Выборки голяна речного собраны в реках: 12 – Кача (34 экз.); 13 – Черная (39 экз.); 14 – Эндэ (46 экз.); 15 – Чапа (46 экз.); 16 – Тукуланда (38 экз.); 17 – Хантайка (60 экз.).

Собранный ихтиологический материал обработан стандартными биометрическими методами [7]. На окрашенных ализариновых препаратах детально исследованы признаки с высокой генотипической обусловленностью - жаберный аппарат и позвоночный столб [11, 12]. Ввиду отсутствия размерной и половой изменчивости меристических признаков [4, 5], использованы смешанные по полу и размерам выборки голянов. Проводили подсчет глоточных зубов (PhF.), жаберных лучей (Rd.br.), жаберных тычинок на двух сторонах первой жаберной дуги (Sp.br._{ext.}, Sp.br._{int.}). Подсчитывали общее количество позвонков без уростилия (Vert.), куда были включены позвонки Веберова аппарата (V_{web}), количество позвонков в туловищном (V_a), переходном (V_i) и хвостовом (V_c) отделах позвоночного столба. Переходные позвонки А- и Л-типа учитывали совместно [9]. При сравнительной оценке межвидовой изменчивости использованы усредненные значения признаков по всей территории исследования.

Результаты и обсуждение

В бассейнах рек Енисей и Пясины голяны Чекановского и речной доживают до восьми лет, причем рыбы такого возраста встречаются только в озерах высоких широт (бас. рек Тукуланда и Горбиачин). На остальной территории возраст этих видов, как и озерного голяна, не превышает 5+ лет. Максимально отмеченные размеры и масса голяна Чекановского составляет 131 мм и 21,4 г; голяна озерного - 150 мм и 65,0 г; голяна речного - 100 мм и 9,3 г. Для исследуемых видов голянов характерно снижение размерно-весовых показателей в широтном градиенте с юга на север.

Исследование структуры позвоночного столба показывает, что диапазон колебаний общего числа позвонков сходен для голянов трех видов и составляет 37-41 (включая 4 позвонка Веберова аппарата). При этом у голянов Чекановского и озерного доминируют особи с 38 и 39 позвонками, тогда как у голяна речного большинство составляют 40-позвонковые рыбы (рис. 1).

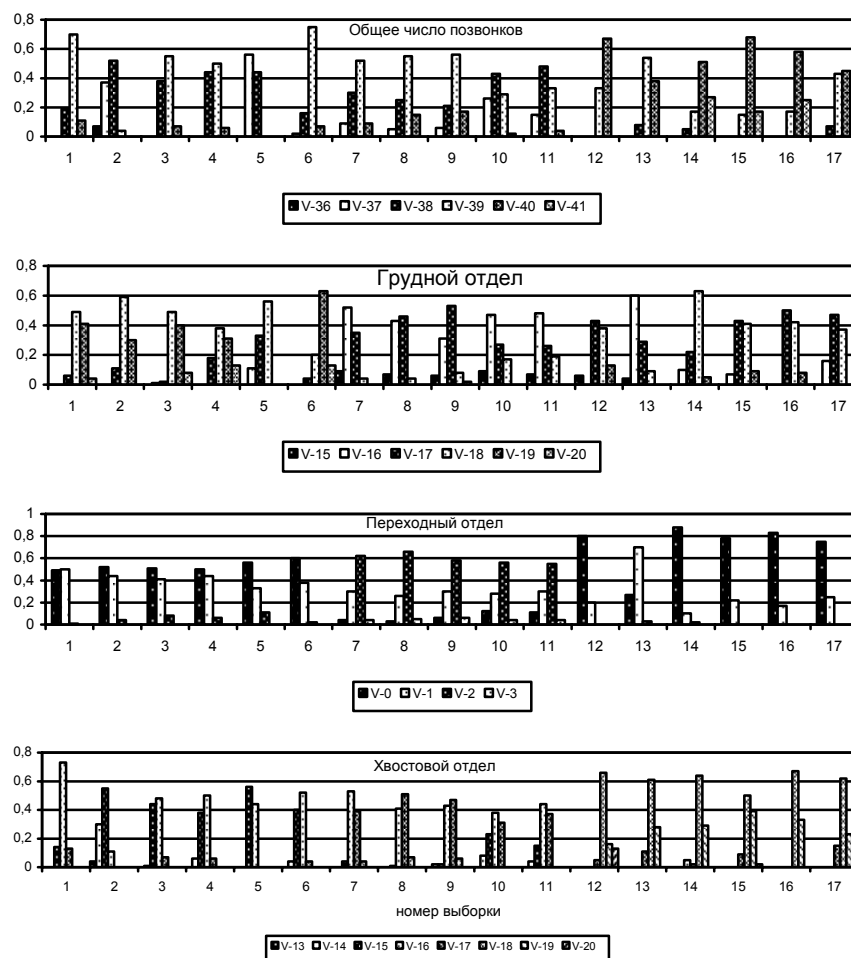


Рис. 1. Частота встречаемости позвонков у голянов в разных отделах позвоночного столба

Соотношение частот фенотипов грудного и хвостового отделов позвоночного столба специфично для каждой из анализируемых выборок одного вида. Вариабельность числа позвонков в переходном отделе не высока. Особенности строения позвоночного столба позволяют разделить выборки одного вида на отдельные группы, причем дифференциация выборок не связана с их географическим распределением. Существующие различия между популяциями одного вида проявляются при $p < 0,05$, однако в редких случаях превышает подвидовой уровень Майра (CD).

Наиболее существенные различия по структуре позвоночного столба проявляются при сравнении популяций разных видов. Сравнение видов по общему количеству позвонков и соотношению позвонков в разных отделах выявило различия по всем признакам при высоком уровне значимости ($p < 0,01$; $CD > 1,28$). По числу позвонков в туловищном отделе в большей степени различаются голяны Чекановского и озерный; по переходному отделу – голяны озерный и речной; по хвостовому отделу – голяны речной и Чекановского (табл. 1).

Таблица 1

Количество позвонков в отделах позвоночного столба у голянов озерного, Чекановского и речного бассейнов рек Енисей и Пясины

Отдел	Голян озерный, n = 193	Голян Чекановского, n = 315	Голян речной, n = 263	Уровень значимости (p) CD-критерий Майра		
	1	2	3	1:2	1:3	2:3
Vert	<u>37-40</u> 38,42±0,15	<u>37-41</u> 38,34±0,28	<u>38-41</u> 39,75±0,13	<u>0,27</u> 0,08	<u>6,33*</u> 1,94*	<u>4,64*</u> 1,43*
V _a	<u>15-19</u> 16,48±0,06	<u>16-20</u> 18,31±0,19	<u>15-19</u> 17,27±0,19	<u>9,00*</u> 2,96*	<u>3,93*</u> 1,29*	<u>3,86*</u> 1,12
V _i	<u>0-3</u> 1,68±0,07	<u>0-2</u> 0,56±0,01	<u>0-2</u> 0,30±0,09	<u>13,47*</u> 5,29*	<u>11,13*</u> 3,36*	<u>2,84*</u> 1,04
V _c	<u>14-18</u> 16,27±0,14	<u>13-17</u> 15,46±0,17	<u>16-20</u> 18,19±0,05	<u>3,63*</u> 1,10	<u>12,40*</u> 4,33*	<u>15,75*</u> 5,23*

Примечание: * - выделены достоверные коэффициенты Стьюдента при $p < 0,05$ и $CD > 1,28$.

На основании полученных данных составлены типичные варианты соотношения позвонков в трех отделах у исследуемых видов. Наглядная схема, иллюстрирующая эти соотношения, приведена на рис. 2:

- У голяна Чекановского наиболее развитым является грудной отдел позвоночного столба, который обычно включает в себя 17-19 позвонков. Хвостовой отдел обычно короче на 3-4 позвонка, в среднем имеет 15-16. Переходный отдел развит слабо (1, редко 2 позвонка) либо совсем отсутствует.
- У голяна озерного примерно равное количество позвонков в грудном и хвостовом отделах, составляющее в среднем 16-17 позвонков. Сравнительно хорошо развит переходный отдел, обычно включающий 1-2, редко 0 или 3 позвонка.
- У голяна речного отсутствует или слабо выражен (редко 1, очень редко 2 позвонка) переходный отдел. Хвостовой и переходный отделы равны по протяженности, сравнительно с голянами озерным и Чекановского имеют повышенное число позвонков 17-19.

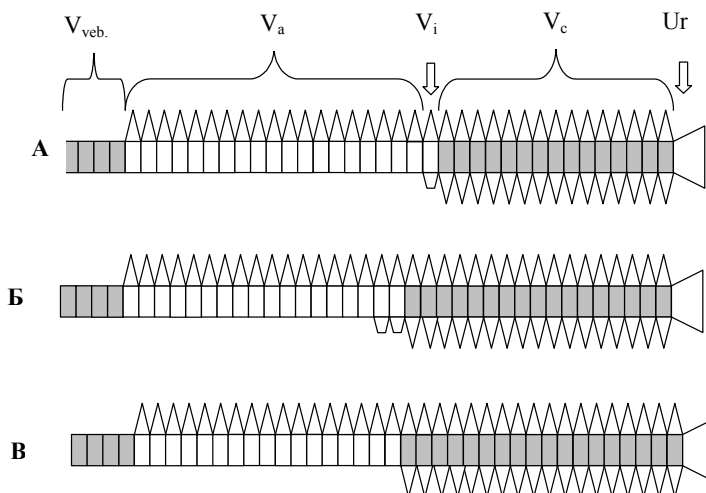


Рис. 2. Типичное строение позвоночного столба голянов:

А - Чекановского; Б - озерного; В - речного. V_{veb.} - позвонки Веберова аппарата; V_a - грудные позвонки; V_i - переходные позвонки; V_c - хвостовые позвонки; Ur – уростиль

Глоточные зубы всех трех видов голянов двурядные, зубы первого ряда обычно оканчиваются крючочками. Типичной формулой является 5.2.-2.4. Изменчивость признака связана с потерей одного или нескольких зубов первого или второго ряда, однако в первом ряду никогда не бывает менее двух зубов. Симметричная формула 5.2.-2.5 наблюдается крайне редко. Различия в формуле глоточных зубов между разными видами нет. При оценке признака существует высокая вероятность методической ошибки, связанная со слабым креплением глоточных зубов (особенно второго ряда) на жаберной дуге. Часто меньшее количество зубов вызвано их поломкой во время извлечения.

Жаберные лучи считаются наиболее стабильным признаком жаберного аппарата. С каждой стороны тела у всех голянов присутствуют три жаберных луча, асимметрия не отмечена.

Количество жаберных тычинок у голянов невелико (до 15-16), в целом соответствуя смешанному типу питания [10]. Тычинки малы в размерах, представляют собой бугорки на жаберных дугах. Визуально наиболее крупные тычинки имеет голян озерный.

Сравнение голянов исследуемой территории по числу тычинок в наружном и внутреннем рядах 1-й жаберной дуги показало, что наибольшее число тычинок в обоих рядах имеет озерный голян ($CD > 1,28$), в районе питания которого, вероятно, значительную долю составляют планктонные организмы (табл. 2). Голяны Чекановского и речной имеют сходное количество тычинок в наружном ряду и слабо отличаются по тычинкам внутреннего ряда ($p < 0,05$).

Таблица 2

Количество жаберных тычинок у голянов озерного, Чекановского и речного бассейнов рек Енисей и Пясины

Отдел	Голян озерный, n = 193	Голян Чекановского, n = 315	Голян речной, n = 263	Уровень значимости (p) CD-критерий Майра		
	1	2	3	1:2	1:3	2:3
Sp.br.ext.	$\frac{8-12}{9,81 \pm 0,04}$	$\frac{8-12}{8,44 \pm 0,20}$	$\frac{7-11}{8,37 \pm 0,20}$	$\frac{6,81^*}{2,35^*}$	$\frac{7,03^*}{2,43^*}$	$\frac{0,26}{0,07}$
Sp.br.int.	$\frac{12-16}{14,41 \pm 0,03}$	$\frac{10-14}{12,85 \pm 0,16}$	$\frac{10-14}{12,15 \pm 0,12}$	$\frac{9,55^*}{3,32^*}$	$\frac{17,95^*}{6,02^*}$	$\frac{3,53^*}{1,03}$

Примечание: * - выделены достоверные коэффициенты Стьюдента при $p < 0,05$ и $CD > 1,28$.

Таким образом, среди анализируемых признаков таксономическую ценность для установления видовой принадлежности имеют количество жаберных тычинок и соотношение отделов позвоночного столба. Совместное их применение позволяет безошибочно разделять особей разных видов, не отличимых по внешне-морфологическим параметрам.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Берг Л.С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран / Л.С. Берг. - Л.: Изд-во ВООиР, 1932. - Ч.1. - 540 с.
2. Госькова О.А. Морфологическая характеристика речного голяна р.Сулем / О.А. Госькова, Ю.Г. Смирнов // Исследования природы в заповедниках Урала. Висимский заповедник: информ. материалы. - Свердловск: УроАН СССР, 1990. - С.11-13.
3. Зуев И.В. Голяны рода *Phoxinus* (Cyprinidae) Восточной Сибири: распространение, морфология / И.В. Зуев, А.А. Вышегородцев // Вестник КрасГУ. - 2004. - № 7. - С. 82-88.
4. Кожара А.В. Зависимость фенетических характеристик леща *Abramis brama* (L.) и *Blicca bjoerkna* (L.) от возрастного и полового состава выборок / А.В. Кожара, А.Н. Мироновский // Вопр. ихтиол. - 1985. - Т.25. - Вып.6. - С.911-916.
5. Мовчан Ю.В. О половом диморфизме и размерно-возрастной изменчивости морфологических признаков голяна речного – *Phoxinus phoxinus* (L.) водоемов Украины / Ю.В. Мовчан // Вестник зоол. - 1976. - №1. - С.46-52.
6. Подлесный А.В. Рыбы Енисея, условия их обитания и использование / А.В. Подлесный // Промысловые рыбы Оби и Енисея и их использование: Известия ВНИОРХ: Т. 44. - М.: Пищепромиздат, 1958. - С. 97-179.
7. Правдин И. Ф. Руководство по изучению рыб / И.Ф. Правдин. - М.: Пищепромиздат, 1966. - 376 с.
8. Фауна позвоночных животных плато Путорана / под общ. ред. А.А. Романова. - М., 2004. - 475 с.
9. Яковлев В.Н. Фенетический метод исследования популяций карповых рыб / В.Н. Яковлев, Ю.Г. Изюмов, А.Н. Касьянов // Биол. науки. - 1981. - №2. - С.38-101.
10. Frost W.E. The natural history of the minnow, *Phoxinus phoxinus* / W.E. Frost // Journal of Animals Ecology, 1943. - V. 12. - N. 2. - P.139-157.
11. Rosa-Molinar E. Whole-mount procedures for simultaneous visualization of nerves, neurons, cartilage and bone / E. Rosa-Molinar, B.J. Proskocil, M. Ettl, B. Fritsch // Brain Research Protocols, 1999. - V.4. - P.115-123.

12. Song J. Clearing and Staining Whole Fish Specimens for Simultaneous Demonstration of Bone, Cartilage, and Nerves / J. Song, R. Parenti // Copeia (1), 1995. - P.114-118.

MORPHOLOGICAL PECULIARITIES OF MINNOWS OF CENTRAL SIBERIA

I.V. Zuyev, A.A. Vyshegorodtsev

There is new information connected with structure of minnows (Phoxinus phoxinus, Phoxinus percnurus, Phoxinus czekanowskii) inhabiting the Yenisey and Pyasin basins. The difference in number of spicula branchialis and correlation of spinal column sections let us consider the given characteristics determinant in varifying species.