

УДК 597.552.511:574.2(282.256.3+282.256.5)

МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ РЕЧНЫХ И ОЗЕРНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ РЯПУШЕК (*P. COREGONUS*) БАССЕЙНОВ МОРЕЙ КАРСКОГО И ЛАПТЕВЫХ

Ю.С. Никулина¹, Е.А. Боровикова², Ю.В. Будин^{3,4}

¹ Национальный исследовательский Томский государственный университет

² Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, elena.ibiw@gmail.com

³ Научно-исследовательский институт экологии рыбохозяйственных водоемов

⁴ Красноярский государственный аграрный университет

Представлены результаты исследования морфологических признаков озерных и речных форм ряпушки (*Coregonus* sp.), обитающих в бассейнах рек Енисея, Хатанги и озерах Лама и Собачье (Норило-Пясинская гидросистема). Изучена изменчивость 28 пластических и девяти меристических признаков. В результате с высокой степенью достоверности были выявлены различия сравниваемых форм более чем по 20 признакам. Средние значения шести признаков (антедорсальное, антевентральное и вентроанальное расстояния, высота анального плавника, наименьшая высота тела в долях (%) длины по Смитту и вентроанальное расстояние в долях (%) антедорсального) оказались значимо различными у всех сравниваемых пар озерных и речных популяций, что отражает разную способность их к совершению длительных миграций. Анализ полученных данных показал, что морфологические признаки ряпушки могут существенно изменяться со временем и, по-видимому, взаимосвязаны не только с особенностями их экологии, но и с происхождением, что справедливо в отношении ряпушек рек Енисея и Хатанги.

Ключевые слова: ряпушка, морфологические признаки, экологические формы, таксономический статус.

MORPHOLOGICAL DIFFERENTIATION OF RIVER AND LAKE POPULATIONS OF CISCO (*COREGONUS* SP.) FROM THE BASINS OF THE KARA AND LAPTEV SEAS

Y.S. Nikulina¹, E.A. Borovikova², Y.V. Budin^{3,4}

¹ National Research Tomsk State University

² Papanin Institute for Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences

³ Federal state budgetary scientific establishment Scientific Research Institute of Ecology of Fishery Reservoirs

⁴ Krasnoyarsk State Agrarian University

The article presents the results of a study of morphological features of lacustrine and riverine forms of the Siberian cisco (*Coregonus* sp.), inhabiting the basins of the Yenisei and Khatanga rivers and lakes Lama and Sobach'ye (the Norilo-Pjasinskaja hydrosystem). The variability of 28 plastic and nine meristic parameters was studied. As a result of the research between the compared forms differences for more than 20 features were revealed with a high degree of significance. The mean values of six features (antedorsal, anteventral and ventroanal distances, anal fin depth, minimum body depth in % of fork length, and ventroanal distance in % of antedorsal distance) were significantly different in all compared pairs of lacustrine and riverine populations. These features can be reflect the different ability of fish to long migrations. The analysis revealed the morphological features of cisco can significantly change over time and are associated

with their ecology and life history as well as with their origin, which is true for least cisco of the Yenisei and Khatanga rivers.

Keywords: cisco, morphological features, ecological forms, taxonomical status.

Введение

Ряпушка (р. *Coregonus*) — широко распространенный и многочисленный представитель семейства сиговые (Coregonidae) — издавна привлекала исследователей способностью адаптироваться к условиям водоема, в значительной степени изменяя свои морфологические признаки [28]. В реках и озерах Красноярского края сибирская ряпушка *C. sardinella* Valenciennes, 1848 образует ряд локальных стад, которые существенно различаются морфологически и экологически.

Значительное морфо-экологическое разнообразие ряпушки, с одной стороны, может быть результатом сложной истории формирования ее популяций в пределах рассматриваемого региона: расселение вида, как и других сиговых, тесно связано с событиями оледенений плейстоцена [8, 18, 32]. Наступление ледников разрушало экосистемы, где обитала эта группа рыб, и фрагментировало популяции, а отступление, наоборот, создавало новые водоемы, которые служили в том числе путями расселения [37].

Кроме того, причиной разнообразия группы, несомненно, является и разнообразие экосистем, которые она населяет. Действительно, условия жизни, представляющие собой совокупность большого числа факторов, в различной степени оказывают влияние на организм, что, в свою очередь, сказывается на морфо-экологической изменчивости внутри вида [27].

Ярким примером внутривидового разнообразия *C. sardinella* в бассейне р. Енисея служит наличие двух форм, ранее названных исследователями «карской ряпушкой» и «туруханской сельдью» [3]. Ф.В. Лукьянчиков [14] обращает внимание на два обособленных стада ряпушки в системе р. Хатанги — хетское и балахнинское, которые имеют общие площади нагула, но разные места нереста. Ряпушку р. Пясины О.Л. Ольшанская [16] рассматривала как типично проходную форму, в то время как в озерах пясинского бассейна обитает жилая форма, редко выходящая в другие водоемы, вероятно, из-за непроходимых для нее речек, связывающих озера между собой.

Есть примеры, когда морфологические различия популяций ряпушки, обитающих в разных водоемах, выходят за пределы изменчивости, характерные для *C. sardinella* [28]. Например, у ряпушки оз. Собачье (плато Путорана) число позвонков не превышает 59 и в среднем равно 56 [23]. Малопозвонковая ряпушка отмечена в р. Енисее (туруханская форма) [3, 28], Хантайском водохранилище [22], озерах Забайкалья [24]. Для типичной же сибирской ряпушки число позвонков изменяется от 57 до 64 (чаще превышает 60) [2].

Экологическая разнокачественность форм сибирской ряпушки выражается в различном времени нереста, разных местах зимовки и нагула, в расположении и характере нерестилищ. Помимо этого, формы дифференцируются по времени наступления половой зрелости, продолжительности жизненного цикла, скорости роста, возрастному составу популяции [27, 28].

Приведенные факты стали поводом для обсуждения таксономического статуса ряпушки ряда сибирских водоемов, поскольку особи, которые в них обитают, обладают набором морфологических признаков, сближающих их с европейской ряпушкой *C. albula* (Linnaeus, 1758). Отсутствие четкого хиатуса по видовым признакам привело к формированию в прошлом столетии представления о едином виде ряпушки, включающем европейский и сибирский подвиды [8, 19, 26]. В ряде работ обосновывается адаптивная природа развития не только морфологических, но и генетических особенностей ряпушки; предполагается, что для популяций, живущих в озерах, характерны признаки европейской ряпушки, а для проходных и полупроходных форм — сибирской [4—6, 33]. Ряпушка Сибири изучена хуже, чем ряпушка европейских водоемов. Однако именно исследование разнообразия многочисленных сибирских популяций, озерных и речных, актуально в решении вопросов таксономии группы и рассмотрении причин и закономерностей формообразования не только ряпушки, но и сиговых рыб в целом.

Цель настоящей работы — исследование морфологического разнообразия речных и озерных популяций ряпушки плато Путорана и сопредельных территорий.

Материалы и методы

Сбор материала по ряпушке производился на р. Енисее (Левинские пески) в 2016 г. и на оз. Лама (мыс Урванцева) в 2017 г. (рис. 1). В работе также использованы данные по морфологии ряпушки из р. Хатанги за 2013—2015 гг. Всего в указанных водоемах было собрано 302 экземпляра этого вида.

Полевые сборы и лабораторная обработка рыб проводились по общепринятым в ихтиологии методикам [20, 31]. В полевых условиях были исследованы следующие показатели: длина тела по Смитту (Sm), длина тела от вершины рыла до конца чешуйного покрова (l), масса тела рыбы (Q), масса тела рыбы без внутренних органов (q), а также определены пол и стадия зрелости половых желез у каждого экземпляра.

В рамках полного морфометрического анализа использовались девять меристических и 28 пластических признаков (рис. 2). Для корректного сравнения рыб из разных популяций, разного возраста и пола использовали индексы — отношения (%) линейных промеров участков тела, плавников и т.д. к длине тела по Смитту. В случае промеров, относящихся к голове, длину выражали в долях (%) длины головы от конца рыла до заднего края жаберной крышки [20]. Морфометрический анализ выполнен для 175 рыб.

На основе данных морфологического анализа каждая исследованная выборка была охарактеризована с помощью основных описательных статистик: были вычислены среднее значение со стандартной ошибкой ($\bar{x} \pm m$), стандартное отклонение ($\pm\delta$), определены пределы варьирования признаков (Lim). Перечисленные показатели рассчитывали с помощью программы Excel пакета программ Microsoft®Office 2007. Значимость различий средних значений каждого из морфологических признаков оценивали с помощью t -критерия Стьюдента (t_{st}), расчеты

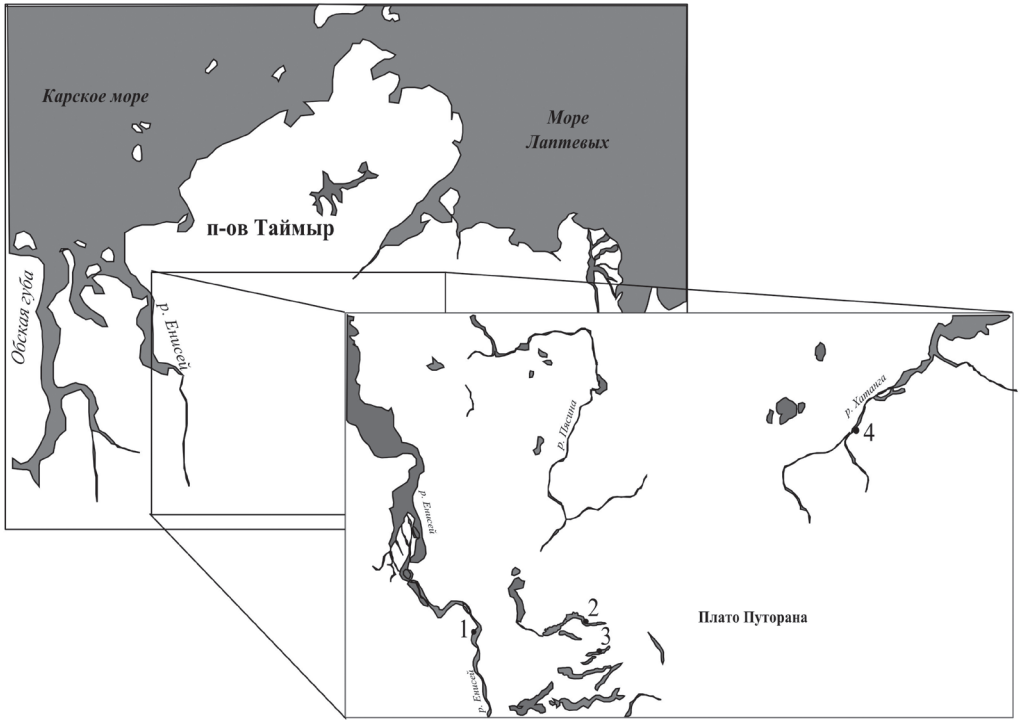


Рис. 1. Схема района исследования.

1 — Левинские пески (придельтовый район р. Енисея),
 2 — оз. Лама, 3 — оз. Собачье, 4 — р. Хатанга.

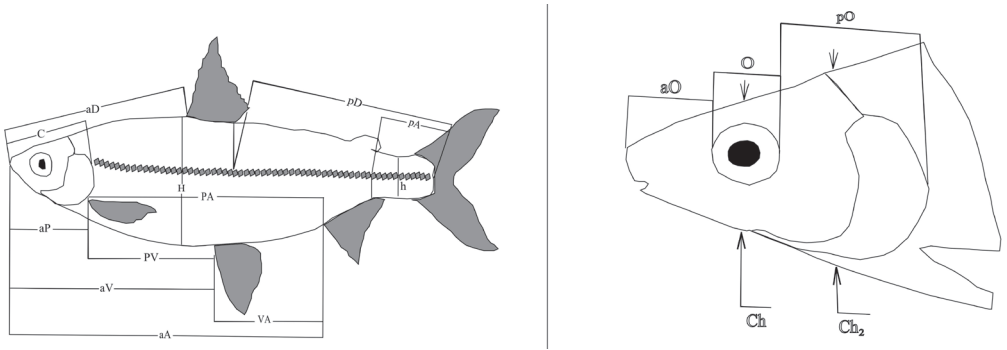


Рис. 2. Схема промеров рыб отряда лососеобразных по Смитту, с изменениями [20].

C — длина головы; H — наибольшая высота тела; h — наименьшая высота тела;
 aD — антедорсальное расстояние; aV — антевентральное расстояние; aA — антеанальное
 расстояние; aP — антепектральное расстояние; VA — вентроанальное расстояние;
 PV — пектروventральное расстояние; pD — постдорсальное расстояние; pA — длина хвостового
 стебля; aO — длина рыла; O — диаметр глаза; pO — заглазничное расстояние;
 Ch — высота головы на уровне глаза; Ch_2 — высота головы у затылка.

проводили с помощью программы STATISTICA 10.0. При статистической обработке данных использовали руководство Г.Ф. Лакина [13].

Для классификации популяций использованы канонический дискриминантный анализ и кластерный иерархический анализ, которые проводили с использованием программы STATISTICA 10.0. Набор признаков для проведения того или иного анализа определялся наличием соответствующих измерений для всех рыб из всех популяций, взятых в анализ. Так, при проведении дискриминантного анализа использовался 31 морфологический признак. Не включены в этот вид анализа пять признаков из общего числа меристических и пластических показателей, анализируемых в работе: число неветвистых лучей в спинном и анальном плавниках (D_n , A_n), антепектральное расстояние (aP), толщина головы (bC) и высота головы на уровне глаза (Ch).

При проведении кластерного анализа использованы 17 признаков: 12 пластических — длина головы (C), длина и высота спинного и анального плавников (ID , IA , hD , hA), длина грудного и брюшного плавников (IP , IV), наибольшая и наименьшая высоты тела (H , h), антедорсальное, антеанальное, антевентральное расстояния (aD , aA , aV), а также пять меристических — число позвонков (vt), число прободенных чешуй в боковой линии ($L.l.$), число жаберных тычинок на первой жаберной дуге слева ($Sp.br.$), число ветвистых лучей в спинном и анальном плавниках (D_e , A_e). Набор признаков определяли исходя из наличия сведений о них в литературных источниках, поскольку при проведении анализа использовались данные других авторов.

Обсуждение результатов

Анализ размерно-весовых характеристик половозрелых особей ряпушки показал, что максимальными размерами характеризуется ряпушка из р. Хатанги, а минимальными — из р. Енисея (табл. 1). Вероятно, данный факт связан с тем, что в выборке из р. Хатанги преобладали особи в возрасте 6+ и 7+. Результаты анализа пластических и меристических признаков ряпушки исследованных популяций приведены в табл. 1 и 2.

Из 28 пластических признаков достоверные различия выявлены более чем по 20 признакам, причем как при сравнении речных и озерных популяций между собой, так и при сравнении речных популяций с озерными (табл. 3). Наибольшая доля достоверно различающихся признаков отмечена для выборок из р. Енисея и оз. Собачье (24 признака, или 86,5 % числа сравниваемых показателей), наименьшая — для ряпушки озер Лама и Собачье (17 признаков, или 62,2 %). У ряпушки всех сравниваемых водоемов достоверно различающимся оказался индекс «наименьшая высота тела (h) в долях (%) длины по Смитту». В то же время индекс «антеанальное расстояние (aA) в долях (%) длины по Смитту» различался у всех сравниваемых выборок не значимо; слабая дифференциация отмечена по признаку «заглазничное расстояние (pO) в долях (%) длины головы».

Таблица 1

Пластические признаки сибирской ряпушки из исследованных популяций

| Признаки | р. Енисей <i>n</i> = 86 | р. Хатанга <i>n</i> = 28 | оз. Лама <i>n</i> = 56 | оз. Собачье [23] <i>n</i> = 60 |
|---|----------------------------|-----------------------------|---------------------------|-----------------------------------|
| <i>Sm</i> , мм | 189,5±0,94 | 249,0±0,40 | 211,2±0,32 | 242,2±1,04 |
| <i>L</i> , мм | 176,1±0,90 | 236,0±3,70 | 199,4±0,31 | 230,4±1,00 |
| <i>Q</i> , г | 60,3±1,04 | 130,3±12,1 | 87,5±4,10 | 165,3±0,71 |
| <i>В долях (%) длины тела по Смитту</i> | | | | |
| <i>C</i> | 18,4±0,08 | 17,3±0,18 | 18,5±0,17 | 18,5±0,08 |
| <i>CC</i> | 75,8±0,12 | 78,3±0,29 | 77,5±0,31 | 78,7±0,10 |
| <i>H</i> | 18,1±0,10 | 17,1±0,22 | 17,7±0,18 | 16,5±0,13 |
| <i>B</i> | 8,9±0,06 | — | 9,8±0,09 | 9,2±0,07 |
| <i>pA</i> | 12,0±0,10 | 15,0±0,14 | 14,7±0,15 | 15,4±0,10 |
| <i>h</i> | 6,4±0,04 | 4,2±0,07 | 6,6±0,06 | 6,3±0,05 |
| <i>aA</i> | 67,9±0,12 | 69,4±0,75 | 68,2±0,32 | 68,3±0,14 |
| <i>aV</i> | 42,9±0,13 | 42,3±0,21 | 44,5±0,26 | 44,6±0,14 |
| <i>aD</i> | 40,7±0,11 | 39,5±0,16 | 41,8±0,21 | 41,8±0,10 |
| <i>aP</i> | 17,7±0,09 | — | 18,5±0,16 | 18,8±0,09 |
| <i>PA</i> | 51,6±0,14 | 48,3±0,45 | 51,8±0,31 | 51,2±0,17 |
| <i>PV</i> | 25,7±0,14 | 26,5±0,20 | 27,4±0,21 | 27,0±0,14 |
| <i>VA</i> | 26,1±0,15 | 27,4±0,24 | 24,8±0,27 | 24,9±0,13 |
| <i>ID</i> | 9,9±0,08 | 10,3±0,16 | 9,4±0,24 | 8,9±0,07 |
| <i>hD</i> | 15,1±0,09 | 17,7±0,24 | 14,9±0,15 | 14,1±0,11 |
| <i>LA</i> | 12,0±0,08 | 12,8±0,25 | 12,3±0,14 | 11,2±0,11 |
| <i>hA</i> | 11,1±0,10 | 11,1±0,23 | 10,2±0,12 | 9,8±0,09 |
| <i>IP</i> | 15,9±0,09 | 16,1±0,17 | 17,4±0,15 | 16,3±0,11 |
| <i>IV</i> | 16,9±0,11 | 16,3±0,19 | 17,0±0,13 | 15,3±0,11 |
| <i>В долях (%) длины головы</i> | | | | |
| <i>aO</i> | 21,0±0,20 | 24,1±0,50 | 21,8±0,30 | 24,4±0,21 |
| <i>O</i> | 28,5±0,21 | 26,7±0,31 | 26,6±0,29 | 24,8±0,18 |
| <i>pO</i> | 49,9±0,30 | 50,4±0,34 | 51,2±0,49 | 50,7±0,31 |
| <i>bC</i> | 39,3±0,23 | — | 40,9±0,62 | 38,8±0,27 |
| <i>Ch</i> | 49,7±0,28 | — | 50,1±0,43 | 45,7±0,37 |
| <i>Ch₂</i> | 65,4±0,38 | 60,8±0,55 | 65,6±0,66 | 60,7±0,36 |
| <i>f</i> | 23,4±0,21 | 22,7±0,36 | 22,3±0,28 | 21,9±0,22 |

Примечание. *CC* — длина туловища от конца головы до конца чешуйного покрова; *B* — наибольшая толщина тела; *ID* — длина основания спинного плавника; *hD* — наибольшая высота спинного плавника; *LA* — длина основания анального плавника; *hA* — наибольшая высота анального плавника; *IP* — длина грудного плавника; *IV* — длина брюшного плавника; *f* — ширина лба; *вC* — толщина головы; *n* — объем выборки. Остальные обозначения см. рис. 1.

Таблица 2

Меристические признаки сибирской ряпушки из исследованных популяций

| Признак | р. Енисей $n = 86$ | р. Хатанга $n = 33$ | оз. Лама $n = 56$ | оз. Собачье [7] $n = 60$ |
|---------------|-----------------------|------------------------|----------------------|-----------------------------|
| <i>vt</i> | 58,1±0,11 | 60,4±0,24 | 57,5±0,11 | 56,4±0,14 |
| <i>L.l.</i> | 69,3±0,63 | 84,3±0,61 | 75,4±0,83 | 79,5±0,38 |
| <i>Sp.br.</i> | 44,2±0,28 | 42,8±0,37 | 49,0±0,50 | 48,8±0,23 |
| D_n | 3,0±0,05 | 3,2±0,07 | 3,3±0,06 | 4,0±0,02 |
| D_a | 9,2±0,07 | 9,5±0,10 | 8,9±0,09 | 8,7±0,07 |
| A_n | 3,1±0,05 | 3,1±0,06 | 3,0±0,04 | 4,0±0,02 |
| A_a | 12,3±0,08 | 12,7±0,16 | 12,0±0,12 | 11,6±0,11 |
| <i>P</i> | 13,7±0,10 | 14,1±0,16 | 13,5±0,11 | 13,7±0,09 |
| <i>V</i> | 9,9±0,07 | 10,1±0,07 | 10,2±0,06 | 10,2±0,06 |

Примечание. *vt* — число позвонков; *L.l.* — число прободенных чешуй в боковой линии; *Sp.br.* — число жаберных тычинок на первой жаберной дуге слева; D_n — число неветвистых лучей в спинном плавнике; D_a — число ветвистых лучей в спинном плавнике; A_n — число неветвистых лучей в анальном плавнике; A_a — число ветвистых лучей в анальном плавнике; *P* — число лучей в грудном плавнике; *V* — число лучей в брюшном плавнике; *n* — объем выборки.

В случае меристических показателей для енисейской и хатангской ряпушки выявлены значимые различия по всем признакам ($P \leq 0,01$). У ряпушки из озер по сравнению с речными популяциями отмечено большее число жаберных тычинок, в то время как число ветвистых лучей в анальном и брюшном плавниках меньше. Число позвонков больше у речных ряпушек (табл. 3). В соответствии с этим признаком ряпушка, отловленная нами в р. Енисее, может быть отнесена к туруханской форме. Признаками, по которым при попарных сравнениях популяций выявлено наибольшее число значимых различий, являются число ветвистых лучей в спинном плавнике (D_n), число прободенных чешуй в боковой линии (*L.l.*) и число позвонков (*vt*).

Таблица 3

Результаты сравнения морфологических признаков речных и озерных популяций сибирской ряпушки из исследованных водоемов

| Признак | Сравниваемые водоемы | | | | | |
|-----------|----------------------|--------------------|-----------------|---------------------|------------------|------------------|
| | Енисей/ Хатанга | Енисей/ Собачье | Енисей/ Лама | Хатанга/ Собачье | Хатанга/ Лама | Собачье/ Лама |
| <i>l</i> | *** | *** | *** | *** | <i>ns</i> | *** |
| <i>C</i> | *** | <i>ns</i> | <i>ns</i> | *** | *** | <i>ns</i> |
| <i>CC</i> | *** | *** | *** | <i>ns</i> | <i>ns</i> | *** |
| <i>H</i> | *** | *** | <i>ns</i> | * | * | *** |
| <i>B</i> | — | ** | *** | — | — | *** |
| <i>pA</i> | *** | *** | *** | * | <i>ns</i> | *** |
| <i>h</i> | *** | * | * | *** | *** | *** |
| <i>aA</i> | <i>ns</i> | <i>ns</i> | <i>ns</i> | <i>ns</i> | <i>ns</i> | <i>ns</i> |
| <i>aV</i> | * | *** | *** | *** | *** | <i>ns</i> |

| Признак | Сравниваемые водоемы | | | | | |
|-----------------------|----------------------|--------------------|-----------------|---------------------|------------------|------------------|
| | Енисей/ Хатанга | Енисей/ Собачье | Енисей/ Лама | Хатанга/ Собачье | Хатанга/ Лама | Собачье/ Лама |
| <i>aD</i> | *** | *** | *** | *** | *** | <i>ns</i> |
| <i>aP</i> | — | *** | *** | <i>ns</i> | — | <i>ns</i> |
| <i>PA</i> | *** | <i>ns</i> | <i>ns</i> | *** | *** | <i>ns</i> |
| <i>PV</i> | ** | *** | *** | <i>ns</i> | ** | <i>ns</i> |
| <i>VA</i> | *** | *** | *** | *** | *** | <i>ns</i> |
| <i>VA % aD</i> | *** | *** | *** | *** | *** | <i>ns</i> |
| <i>lD</i> | <i>ns</i> | *** | <i>ns</i> | *** | ** | * |
| <i>hD</i> | *** | *** | <i>ns</i> | *** | *** | *** |
| <i>lA</i> | ** | *** | <i>ns</i> | *** | <i>ns</i> | *** |
| <i>hA</i> | <i>ns</i> | *** | *** | *** | ** | ** |
| <i>lP</i> | <i>ns</i> | * | *** | <i>ns</i> | *** | *** |
| <i>lV</i> | * | *** | <i>ns</i> | *** | ** | *** |
| <i>aO</i> | *** | *** | * | <i>ns</i> | *** | *** |
| <i>O</i> | *** | *** | *** | *** | <i>ns</i> | *** |
| <i>pO</i> | <i>ns</i> | * | * | <i>ns</i> | <i>ns</i> | <i>ns</i> |
| <i>bC</i> | — | <i>ns</i> | * | — | — | ** |
| <i>Ch</i> | — | *** | <i>ns</i> | — | — | *** |
| <i>Ch₂</i> | *** | *** | <i>ns</i> | <i>ns</i> | *** | *** |
| <i>f</i> | <i>ns</i> | *** | ** | <i>ns</i> | <i>ns</i> | <i>ns</i> |
| <i>Dн</i> | * | *** | *** | *** | <i>ns</i> | *** |
| <i>Dб</i> | * | *** | * | *** | *** | * |
| <i>P</i> | * | <i>ns</i> | <i>ns</i> | *** | ** | <i>ns</i> |
| <i>V</i> | * | *** | ** | *** | <i>ns</i> | <i>ns</i> |
| <i>Ан</i> | ** | *** | ** | *** | <i>ns</i> | *** |
| <i>Аб</i> | * | *** | <i>ns</i> | *** | ** | * |
| <i>Ll</i> | *** | *** | *** | *** | *** | *** |
| <i>Sp.br.</i> | ** | *** | *** | *** | *** | <i>ns</i> |
| <i>vt</i> | *** | *** | *** | *** | *** | *** |
| | 81,8 | 86,5 | 67,6 | 75,7 | 66,7 | 62,2 |

Примечание. Одна звездочка — различия на уровне значимости $P \leq 0,05$; две звездочки — на уровне значимости $P \leq 0,01$; три звездочки — на уровне значимости $P \leq 0,001$; *ns* — различия статистически незначимы; прочерк — сравнение не проводилось. В последней строке таблицы приведена доля (%) признаков, по которым различается конкретная пара популяций, от числа сравниваемых параметров. Обозначения признаков см. рис. 2 и табл. 1 и 2.

Канонический линейный дискриминантный анализ с использованием 31 морфологического признака показал обособленность ряпушки из р. Хатанга от других выборок ряпушки из озер и р. Енисей. Все признаки, используемые в анализе, вносили достоверно значимый вклад в наблюдаемую дифференциацию популяций, что не позволило нам выявить конкретные дискриминирующие признаки.

При выполнении кластерного иерархического анализа, помимо собственных данных, авторами настоящей работы были использованы данные литературных источников для популяций из озер Кета и Глубокого (плато Путорана) и рек Оби, Пясины, Лены [9, 10, 16]. По результатам кластеризации можно выделить две группы популяций: в первую входит ряпушка из р. Енисея и озер Собачье, Лама, Кета и Глубокого, а во вторую — из рек Оби, Пясины, Лены и Хатанги.

Проведенный авторами анализ морфологической дифференциации популяций ряпушки из водоемов бассейнов морей Карского и Лаптевых подтвердил тезис о том, что эти различия в значительной степени отражают приспособленность организма к условиям обитания [28]. Действительно, есть немало работ, где обсуждаются следующие зависимости: формы и пропорций тела, положения плавников от способности к активному движению в воде [1, 36]; числа жаберных тычинок, пропорций головы от питания и способности ориентации в пространстве [11, 21, 34, 35]; численных значений меристических признаков от температуры воды во время эмбриогенеза [30, 34].

Тем не менее полученные авторами результаты подтверждают вышесказанное лишь отчасти. Так, при попарном сравнении значений морфологических признаков анализируемых выборок следует ожидать наименьших различий между популяциями со сходной экологией, т.е. между только речными и только озерными. Однако менее всего (62,2 %) достоверно различающихся признаков отмечено лишь при сравнении двух озерных популяций (см. табл. 3). Сравнение популяций из рек показало высокую степень дифференциации особей по морфологическим показателям: 81,8 % признаков, взятых в анализ, оказались достоверно различными.

Можно предполагать, таким образом, что не только сходные экологические условия обитания, но и иные факторы могут оказывать влияние на морфологические особенности конкретной популяции. Среди таких факторов в случае ряпушки из рек Енисея и Хатанги, по-видимому, их происхождение, о чем говорилось еще в работах А.Ф. Устюгова [28]. В целом же внутривидовая изменчивость ряпушки как представителей такой морфологически пластичной группы, как сиговые, велика, что можно видеть из многочисленных работ, где анализируются морфологические признаки ряпушки из водоемов разных географических регионов [5, 14—16, 25].

Возвращаясь к результатам сравнения озерной и речной ряпушки, отметим, что значимыми для них были различия по 27 пластическим и девяти меристическим показателям. Шесть признаков были значимо разными при сравнении всех пар озерной и речной ряпушки (Енисей — Собачье, Енисей — Лама, Хатанга — Собачье, Хатанга — Лама): наименьшая высота тела (h); расстояния антевентральное (aV), антедорсальное (aD), вентроанальное (VA); высота анального плавника (hA) (все показатели в виде индексов от длины по Смитту) и индекс «вентроанальное расстояние в долях (%) антедорсального ($VA \% aD$)» (см. табл. 1, 3). Согласно полученным данным, озерная ряпушка характеризуется низким анальным плавником и большими расстояниями aV , aD и VA , что свидетельствует о сдвинутых назад брюшных и спинном плавниках. Эти признаки характеризуют озерную популяцию ряпушки как менее способную к длительным миграциям. Речные

проходные формы ряпушки, совершающие такие миграции, в отличие от озерных (жилых) характеризуются длинными спинным и анальным плавниками; при этом плавники сдвинуты к переднему краю тела [1, 19].

Связь изменчивости наименьшей высоты тела со способностью к миграции не очевидна: этот показатель у озерной ряпушки может быть как больше, так и меньше, чем у речной. Этот вывод следует из данных, полученных авторами (см. табл. 1), и из литературных источников [16].

Особого внимания заслуживают меристические признаки, в частности тот из них, который используется для идентификации двух видов ряпушки — европейской *C. albula* и сибирской *C. sardinella*. Так, видоспецифичным считается число позвонков, которое у *C. albula* в среднем обычно меньше 58, а у *C. sardinella* больше 60 [2]. Полученные нами данные позволяют отнести к виду *C. sardinella* лишь ряпушку из рек Енисея и Хатанги. Средние значения этого признака для ряпушки из озер Собачье и Лама сближают их с *C. albula* (см. табл. 2).

Следует отметить, что многопозвонковые популяции ряпушки («типично сибирские») — это, прежде всего, полупроходные формы. В бассейнах рек Пясины, Хатанги и Хантайки многопозвонковые ряпушки обитают совместно с малопозвонковыми, которых характеризует промежуточное между европейской и «типичной сибирской» ряпушкой число позвонков [29]. Контакт озерной и полупроходной форм ряпушки возможен в озерах Мелком, Лама и Глубоком [23]. Действительно, ряпушка из оз. Лама имеет в среднем большее число позвонков по сравнению с ряпушкой из оз. Собачье.

Как говорилось выше, число позвонков зависит от температуры воды, в которой происходит эмбриогенез, и может увеличиваться в пределах ареала с юга на север, что отмечено для многих пресноводных видов рыб [12, 30, 33, 34]. Отсутствие четкого хиатуса по этому признаку между *C. albula* и *C. sardinella* ставит под сомнение возможность его использования как видоспецифичного, что обсуждалось в более ранних работах [6, 8, 17, 33].

В отношении числа прободенных чешуй в боковой линии наши данные подтверждают результаты исследований, опубликованных в прошлом веке [25]: ряпушка р. Хатанги характеризуется наибольшими значениями этого признака. В то же время, нельзя утверждать, что существует определенная тенденция в сторону уменьшения или увеличения числа чешуй в зависимости от принадлежности ряпушки к озерной или речной форме. Число ветвистых лучей в спинном и анальном плавниках в большинстве случаев достоверно меньше у озерной ряпушки (см. табл. 2, 3), что можно объяснить увеличением площади плавников у мигрирующих форм [1].

С использованием литературных источников нами проведено сравнение морфологических показателей современных популяций ряпушки с показателями для ряпушки из тех же водоемов, полученными в 50—60-х годах прошлого столетия (табл. 4). Оказалось, что за последние 60—70 лет произошли существенные изменения в морфологии рыб. Так, туруханская форма ряпушки, собранная нами в р. Енисее, отличается от особей, анализированных в работе А.Ф. Устюгова [28] по 14 признакам из 28 сравниваемых на уровне значимости $P \leq 0,01$. Для ряпушки

из р. Хатанги сравнение с данными Ф.В. Лукьянчикова [14] выявило дифференциацию по 15 параметрам из 19, большая часть которых различалась на уровне $P \leq 0,01$ и $P \leq 0,001$. Ряпушка из оз. Собачье характеризуется достоверными изменениями 20 признаков из 29 сравниваемых [16], причем по 14 признакам сравниваемые выборки разных лет различаются на самом высоком уровне значимости $P \leq 0,001$.

Таблица 4

Морфологические признаки современных популяций сибирской ряпушки из исследованных водоемов в сравнении с данными за 60—70-е годы XX века

| Признак | р. Хатанга (данные авт.) | р. Хатанга [14] | оз. Собачье [23] | оз. Собачье [16] | р. Енисей (данные авт.) | р. Енисей [28] |
|-------------------------|-----------------------------|--------------------|---------------------|---------------------|----------------------------|-------------------|
| <i>l</i> | — | — | 95,2±0,09*** | 94,6±0,09*** | — | — |
| <i>C</i> | 17,3±0,18 | 16,8±0,50 | 18,5±0,08* | 18,2±0,08* | 18,4±0,08 | 18,5±0,08 |
| <i>lD</i> | 10,3±0,16** | 10,8±0,06** | 8,9±0,07*** | 9,4±0,10*** | 9,9±0,08 | 10,1±0,08 |
| <i>hD</i> | 17,7±0,24 | 17,8±0,11 | 14,1±0,11*** | 15,8±0,20*** | 15,1±0,09*** | 17,3±0,11*** |
| <i>lA</i> | 12,8±0,25* | 13,5±0,07* | 11,2±0,11 | 11,5±0,15 | 12,0±0,08 | 12,2±0,08 |
| <i>hA</i> | 11,1±0,23** | 10,2±0,07** | 9,8±0,09*** | 11,1±0,15*** | 11,1±0,10 | 10,9±0,07 |
| <i>lP</i> | — | — | 16,3±0,11 | 16,4±0,14 | 15,9±0,09*** | 15,3±0,09*** |
| <i>lV</i> | — | — | 15,3±0,11 | 15,5±0,14 | 16,9±0,11*** | 15,3±0,08*** |
| <i>H</i> | 17,1±0,22 | 17,3±0,07 | 16,5±0,13*** | 22,4±0,20*** | 18,1±0,10* | 18,5±0,14* |
| <i>h</i> | 4,2±0,07*** | 7,7±0,09*** | 6,3±0,05*** | 6,8±0,05*** | 6,4±0,04 | 6,3±0,06 |
| <i>aD</i> | 39,5±0,16** | 38,7±0,13** | 41,8±0,10** | 42,4±0,16** | 40,7±0,11 | 41,0±0,12 |
| <i>aA</i> | 69,4±0,75*** | 65,5±0,27*** | 68,3±0,14 | 69,7±1,21 | 67,9±0,12*** | 69,3±0,10*** |
| <i>aV</i> | 42,3±0,21*** | 44,7±0,14*** | 44,6±0,14* | 45,1±0,15* | 42,9±0,13*** | 43,7±0,09*** |
| <i>PV</i> | 26,5±0,20*** | 28,3±0,14*** | 27,0±0,14*** | 29,0±0,17*** | 25,7±0,14* | 26,1±0,11* |
| <i>VA</i> | 27,4±0,24** | 28,4±0,09** | 24,9±0,13*** | 26,9±0,15*** | 26,1±0,15*** | 27,3±0,10*** |
| <i>VA</i> в % <i>aD</i> | — | — | — | — | 64,2±0,41 | 63,3±0,27 |
| <i>pA</i> | — | 14,26±0,12*** | 15,42±0,10*** | — | — | — |
| <i>aO</i> | 24,1±0,50*** | 17,9±0,09*** | 24,4±0,21*** | 26,4±0,14*** | 21,0±0,20*** | 25,9±0,14*** |
| <i>O</i> | 26,7±0,31 | 26,7±0,11 | 24,8±0,18*** | 19,4±0,26*** | 28,5±0,21*** | 26,8±0,16*** |
| <i>Ch</i> | — | — | 45,7±0,37** | 44,1±0,36** | — | — |
| <i>Ch₂</i> | — | — | 60,7±0,36*** | 64,0±0,56*** | 65,4±0,38 | 64,5±0,16 |
| <i>f</i> | 22,7±0,36* | 23,6±0,14* | 21,9±0,22 | 21,5±0,24 | 23,4±0,21*** | 20,0±0,15*** |
| <i>vt</i> | — | — | — | — | 58,1±0,11 | 58,0±0,11 |
| <i>L.l.</i> | 84,3±0,61** | 85,9±0,13** | 79,5±0,38 | 79,9±0,68 | 69,3±0,63*** | 75,8±0,23*** |
| <i>Sp.br.</i> | 42,8±0,37** | 44,3±0,15** | 48,8±0,23* | 48,1±0,26* | 44,2±0,28 | 44,5±0,17 |
| <i>D_n</i> | — | — | 4,0±0,02*** | 3,0±0,07*** | 3,0±0,05*** | 3,6±0,05*** |
| <i>D_e</i> | 9,5±0,10* | 9,8±0,08* | 8,7±0,07 | 8,6±0,09 | 9,2±0,07 | 9,2±0,05 |
| <i>A_n</i> | — | — | 4,0±0,02*** | 2,8±0,09*** | 2,8±0,04*** | 3,2±0,05*** |
| <i>A_e</i> | 12,7±0,16*** | 13,6±0,03*** | 11,6±0,11 | 11,8±0,24 | 12,3±0,08 | 12,4±0,08 |
| <i>P</i> | — | — | 13,7±0,09** | 13,3±0,13** | 13,7±0,10 | 13,8±0,06 |
| <i>V</i> | — | — | 10,2±0,06 | 10,3±0,81 | 9,9±0,07 | 10,0±0,04 |

* Различия на уровне значимости $P \leq 0,05$.

** Различия на уровне значимости $P \leq 0,01$.

*** Различия на уровне значимости $P \leq 0,001$.

Таким образом, результаты ретроспективного анализа данных по морфологии для рассматриваемых популяций показали, что за период с последних исследований по настоящее время произошли изменения более чем половины анализируемых авторами характеристик. Так, для ряпушки из р. Енисея в сравнении с данными по туруханской ряпушке А.Ф. Устюгова [28] отмечено увеличение длины грудного и брюшного плавников и уменьшение высоты спинного плавника. Эти изменения облегчают движение рыбы в потоке воды, повышают способность к совершению длительных миграций [1].

Напротив, сравнение с результатами Ф.В. Лукьянчикова [14] данных для ряпушки р. Хатанги показало, что за десятки лет у нее уменьшились длина и размеры плавников, а также расстояние между плавниками. Кроме того, отмечены изменения признаков головы, в частности увеличение длины рыла и диаметра глаза, а также уменьшение ширины лба, что может быть связано с изменением спектра питания. Так, согласно данным, приведенным в литературных источниках середины прошлого столетия, ряпушка р. Хатанга питалась преимущественно бентосными организмами [14]. Возможно, в спектре питания современной популяции увеличилась доля воздушных насекомых, что и привело к сдвигу глаз назад и вверх. Переход на энергетически менее ценные пищевые объекты мог стать одной из причин уменьшения размеров рыбы: современная популяция и популяция 70-х годов XX века значительно различаются по длине тела до конца чешуйного покрова.

Тенденции в изменении внешней морфологии, подобные отмеченным для популяции р. Хатанги, прослеживаются и для ряпушки оз. Собачье: при сравнении данных, полученных авторами [23], с данными О.Л. Ольшанской [16] из 29 признаков 20 оказались достоверно различными. Как и в случае хатангской ряпушки, сходным образом изменились размеры и положение плавников, параметры головы.

Анализ результатов классификации исследованных популяций с привлечением данных, представленных в работах других авторов, показали обособленность ряпушки р. Хатанги от других популяций сибирской ряпушки. Данный факт подтверждает гипотезу А.Ф. Устюгова [28] относительно происхождения этой популяции: автор предполагал существование двух древних очагов формообразования сибирской ряпушки в современном ареале. Одним из них был бассейн р. Лены, откуда шло вторичное проникновение восточно-сибирской ряпушки в бассейн моря Лаптевых и затем в реки Хатангу, Енисей (карская форма) и Обь (до р. Щучьей), в Тазовскую губу (р. Мессо) и Гыданский залив (р. Юрибей). Второй очаг — бассейн р. Енисея — место формирования туруханской ряпушки, которая по долине Енисея отступала к югу [28] и могла заселять озера в пределах бассейна этой реки. Возможно, с этой формой связаны в своем происхождении и популяции исследованных авторами озер плато Путорана.

Заключение

Проведенное авторами настоящей работы исследование морфологических признаков ряпушки плато Путорана и сопредельных территорий показало высокую степень изменчивости этих характеристик в зависимости от экологии и образа жизни рыб (полупроходная и жилая формы). Среди параметров, значительно различающихся

у разных популяций ряпушки, оказался и такой показатель, как число позвонков, используемый для идентификации двух видов ряпушки — европейской *C. albula* и сибирской *C. sardinella*. Полученные данные, таким образом, свидетельствуют о том, что даже видоспецифичный признак, видимо, в значительной мере связан с особенностями экологии ряпушки, что позволяет усомниться в возможности использования его для диагностики видов. Отмеченный авторами факт подтверждает гипотезу о существовании одного вида ряпушки на территории России, высказанную еще в середине прошлого столетия рядом исследователей [8]. Однако для однозначных выводов по этому вопросу необходимо проведение дополнительных исследований.

Важно отметить, что морфологические признаки разных экологических форм ряпушки могут существенно изменяться со временем и, видимо, взаимосвязаны не только с условиями их обитания и образом жизни, но и с происхождением, что справедливо в отношении туруханской ряпушки р. Енисея и ряпушки р. Хатанги. Прояснить вопрос о формообразовании ряпушки и истории заселения ею исследуемого региона поможет изучение карской формы ряпушки р. Енисея, которая считается «типично сибирской».

Авторы выражают благодарность сотрудникам ФГБНУ «НИИЭРВ» (г. Красноярск) за помощь в сборе материала.

Работа выполнена в рамках государственного задания ФАНО России (тема № АААА-А18-118012690102-9), при финансовой поддержке гранта РФФИ № 17-304-50012 мол_нр.

Список литературы

1. Алев Ю.Г. Характеристика и топография функций плавников рыб // Вопросы ихтиологии. 1957. Вып. 8. С. 55—76.
2. Атлас пресноводных рыб России. В двух томах / Под ред. Ю.С. Решетникова. М.: Наука, 2003.
3. Боброва Н.Н. Сибирская ряпушка *Coregonus sardinella* Valenciennes // Известия ВНИОРХ. 1958. Т. 44. С. 179—189.
4. Боровикова Е.А., Махров А.А. Систематическое положение и происхождение сигов (*Coregonus*, *Coregonidae*, *Osteichthyes*) Европы. Генетический подход // Успехи современной биологии. 2009. Т. 129. № 1. С. 58—66.
5. Боровикова Е.А., Махров А.А. Изучение популяций переходной зоны между европейской и сибирской ряпушками (*Coregonus*): роль среды обитания в видообразовании // Принципы экологии. 2012. Т. 1, № 4. С. 5—20.
6. Боровикова Е.А., Махров А.А. Систематическое положение и происхождение сигов (*Coregonus*) Европы: морфоэкологический подход // Труды Карельского научного центра РАН. 2013. № 6. С. 105—115.
7. Боровикова Е.А., Романов В.И., Никулина Ю.С. Морфологические и генетические особенности ряпушки (*Coregonidae*: *Coregonus* sp.) оз. Собачье (плато Путорана) // Экологическая генетика. 2016. Т. XVI, № 3. С. 47—55.
8. Дрягин П.А., Пирожников П.Л., Покровский В.В. Полиморфизм сиговых рыб (*Coregoninae*) и его биологическое и рыбохозяйственное значение // Вопросы ихтиологии. 1969. Т. 9. Вып. 1. С. 14—25.
9. Есинов В.К. Ряпушка северной части Обской губы и Гыданского залива // Труды Ин-та поляр. земледелия, животноводства и промыс. хоз-ва. 1941. Вып. 15. С. 7—36.
10. Кириллов Ф.Н. Рыбы Якутии. М.: Наука, 1972. 360 с.
11. Кодухова Ю.В., Карабанов Д.П. Морфологические изменения в популяции плотвы (*Rutilus rutilus*, *Cyprinidae*) озера Плещеево в результате вселения моллюска *Dreissena polymorpha* (*Bivalvia*) // Зоологический журнал. 2017. Т. 96, № 9. С. 1069—1077.

12. Кожара А.В., Изюмов Ю.Г., Касьянов А.Н. Общая и географическая изменчивость числа позвонков у некоторых пресноводных рыб // Вопросы ихтиологии. 1996. Т. 36., № 2. С. 179—194.
13. Лакин Г.Ф. Биометрия: Учебное пособие для биологических специальностей вузов. 3-е изд. перераб. и доп. М.: Высшая школа, 1980. 293 с.
14. Лукьянчиков Ф.В. Рыбы системы реки Хатанги // Труды Красноярского отд. ВНИОРХ. 1967. Т. 9. С. 11—93.
15. Ольшанская О.Л. Ряпушка бассейна реки Пясины // Труды Сибирского отд. ГосНИОРХ. 1964. Т. 8. С. 157—159.
16. Ольшанская О.Л. Ряпушка системы реки Пясины // Труды Красноярского отд. СибНИИРХ. 1967. Т. 9. С. 94—213.
17. Пирожников П.Л., Дрягин П.А., Покровский В.В. О таксономическом ранге и филогении сиговых (Coregonidae, Pisces) // Известия ГосНИОРХ. 1975. Т. 104. С. 5—17.
18. Подлесный А.В. Рыбы Енисея, условия их обитания и использования // Известия ВНИОРХ. 1958. Т. 44. С. 97—178.
19. Покровский В.В. О морфологических особенностях, происхождении и географическом распространении беломорской ряпушки *Coregonus sardinella maris-albi* Berg // Известия ГосНИОРХ. 1967. Т. 62. С. 100—114.
20. Правдин И.Ф. Руководство по изучению рыб. М.: Пищепромиздат, 1966. 376 с.
21. Решетников Ю.С. Экология и систематика сиговых рыб. М.: Наука, 1980. 300 с.
22. Романов В.И. Морфоэкологическая характеристика ряпушки из оз. Томмот (бассейн р. Хатанги) и некоторые дискуссионные вопросы систематики евразийских ряпушек // Сибирский экологический журнал. 2000. № 3. С. 293—303.
23. Романов В.И., Заделёнов В.А., Никулина Ю.С., Поляева К.В. Морфология и паразитология ряпушки озера Собачьего (плато Путорана) // Вестник НГАУ. 2016. № 1 (38). С. 69—77.
24. Скрябин А.Г. Рыбы Баунтовских озер Забайкалья. Новосибирск: Наука, 1977. 232 с.
25. Скрябин А.Г. Сиговые рыбы юга Сибири. Новосибирск: Наука, 1979. 229 с.
26. Соловкина Л.Н. Ряпушка *Coregonus albula sardinella* (Val.) бассейна Печоры // Вопросы ихтиологии. 1974. Т. 14. Вып. 5. С. 769—781.
27. Устюгов А.Ф. Эколого-морфологическая характеристика сибирской ряпушки *Coregonus albula sardinella* (Valenciennes) бассейна реки Енисей // Вопросы ихтиологии. 1972. Т. 12. Вып. 5 (76). С. 811—825.
28. Устюгов А.Ф. О происхождении двух экологических форм сибирской ряпушки *Coregonus albula sardinella* (Val.) бассейна реки Енисей // Вопросы ихтиологии. 1976. Т. 16. Вып. 5 (100). С. 773—783.
29. Фауна позвоночных животных плато Путорана / Под ред. А.А. Романова. — М., 2004. 471 с.
30. Черняев Ж.А. Факторы и возможные механизмы, вызывающие изменения темпа эмбрионального развития костистых рыб (на примере сиговых Coregonidae) // Вопросы ихтиологии. 2007. Т. 47. № 4. С. 475—485.
31. Чугунова Н.И. Руководство по изучению возраста и роста рыб. М.: Изд-во АН СССР, 1959. 162 с.
32. Behnke R.J. The systematic of salmonid fishes of recently deglaciated lakes // J. Fisheries Research Board of Canada. 1972. V. 29 (6). P. 639—671.
33. Borovikova E.A., Alekseeva Ya.I., Schreider M.J., Artamonova V.S., Makhrov A.A. Morphology and genetics of the ciscoes (Actinopterygii: Salmoniformes: Salmonidae: Coregoninae: *Coregonus*) from the Solovetsky Archipelago (White Sea) as key to determination of the taxonomic position of ciscoes in Northeastern Europe // Acta Ichthyologica et Piscatoria. 2013. V. 43 (3). P. 183—194.
34. Etheridge E.C., Adams C.E., Bean C.W., Durie N.C., Gowans A.R.D., Harrod C., Lyle C.W., Maitland P.S., Winfield I.J. Are phenotypic traits useful for differentiating among *a priori* *Coregonus* taxa? // J. Fish Biology. 2012. V. 80. P. 387—407.
35. Lazzaro X. A review of planktivorous fishes: Their evolution, feeding behaviours, selectivities, and impacts // Hydrobiologia. 1987. V. 146 (2). P. 97—167.
36. Pakkasmaa S., Piironen J. Water velocity shapes juvenile salmonids. Evolutionary Ecology. 2000. 14 (8). P. 721—730.
37. Pielou E.C. After the ice age: the return of life to glaciated North America. Chicago: University of Chicago Press, 1991. 376 p.