

МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ РЯПУШКИ *COREGONUS ALBULA* ОЗЕРА ВИШТЫНЕЦКОЕ (КАЛИНИНГРАДСКАЯ ОБЛАСТЬ)

Озеро Виштынецкое – уникальный водоем Калининградской области не только по своим основным характеристикам (глубина, площадь водного зеркала и проч.), но и геологической истории. Расположенное в пределах Виштынецкой возвышенности, которая входит в состав Балтийской моренной гряды, это озеро имеет древнее ледниковое происхождение (Орленок и др., 2000; Шибаяев, Соколов, 2014). Еще одной особенностью озера является обитающая в нем, единственная в Калининградской области, нативная жилая популяция ряпушки (*Coregonus albula*) (Шибаяев и др., 2012).

Ряпушка как представитель семейства сиговых Coregonidae, в северных водоемах является одним из основных и наиболее ценных компонентов холодноводных экосистем. Кроме того, ряпушки, несомненно, интересны тем, что для них характерна значительная морфологическая и экологическая пластичность (Решетников, 1980; Боровикова, Махров, 2013). В предыдущих публикациях показано, что ряпушка озера Виштынецкое значительно дифференцирована по морфологическим признакам от популяций ряпушки ряда литовских озер (Kaupinis, Bukelskis, 2010; Umbrasaite et al., 2012). Сравнения же виштынецкой ряпушки с ряпушкой из водоемов Европейской территории России не проводилось; отсутствует в свободном доступе и информация о средних значениях, пределах варьирования морфологических характеристик. Поэтому целью настоящей работы стало восполнить данных пробел.

Материалы и методы

Выборка ряпушки из оз. Виштынецкое численностью 75 особей была собрана летом 2014 года (рис. 1). Морфологический анализ проводили согласно общепринятой схеме измерений сиговых рыб, модифицированной И.Ф. Правдиным (1966) из первоначальной системы измерений Смитта (Smitt, 1886) (рис. 2). Использовали как счетные, меристические (число позвонков, число простых и ветвистых лучей в плавниках), так и пластические (промеры длин тела, головы, расстояний между плавниками и т.п.) признаки. Кроме абсолютных значений каждого признака использовали индексы — процентные отношения линейных промеров участков тела, плавников и т.д. к длине, измеренной по Смитту. В случае промеров, относящихся к голове, длины выражали в процентах длины головы от конца рыла до заднего края жаберной крышки (Правдин, 1966). Следует отметить, что ряд морфологических признаков был проанализирован не для всех рыб в связи с повреждениями тела (см. табл. 1).

Статистическую обработку первичных результатов морфологического анализа проводили согласно рекомендациям работ (Ивантер, Коросов, 2003; Давиденко и др., 2006). Для сравнения средних значений признаков использовали *t*-критерий Стьюдента (Ивантер, Коросов, 2003). Обработку данных с использованием кластерного анализа выполняли в программном пакете STATISTICA 10.0 (StatSoft, Inc., 2011).

Результаты и обсуждение

Всего для выборки ряпушки из оз. Виштынецкое проанализировано 40 морфологических характеристик (табл. 1). Средние показатели признаков, используемых в систематике ряпушек, не выходят за границы, типичные для европейской ряпушки. В то

* © 2015 Боровикова Елена Александровна; elena.ibiw@gmail.com

же время, в исследованной выборке отмечены особи, максимальное число позвонков у которых равно 59, что, согласно работе (Атлас..., 2003), соответствует как ряпушке европейской, так и сибирской. По всей вероятности отмеченная особенность связана с закономерностью, согласно которой у ряда рыб, в том числе и сиговых, число позвонков в пределах ареала увеличивается с юга на север, что связано с влиянием температурного фактора на скорость эмбриогенеза (Eckmann, 1987; Черняев, 2007; Боровикова, Махров, 2012). В то же время в выборке присутствуют особи с малым числом позвонков - от 53 до 55. Следует отметить, однако, что для таких рыб характерны аномалии позвоночника, а именно – сращения и укорочения позвонков. В целом согласно показателям общей длины тела и веса ряпушка оз. Виштынецкого – широко распространенная мелкая форма европейской ряпушки: размеры тела ее не превышают 20 см, а вес – 50 г.

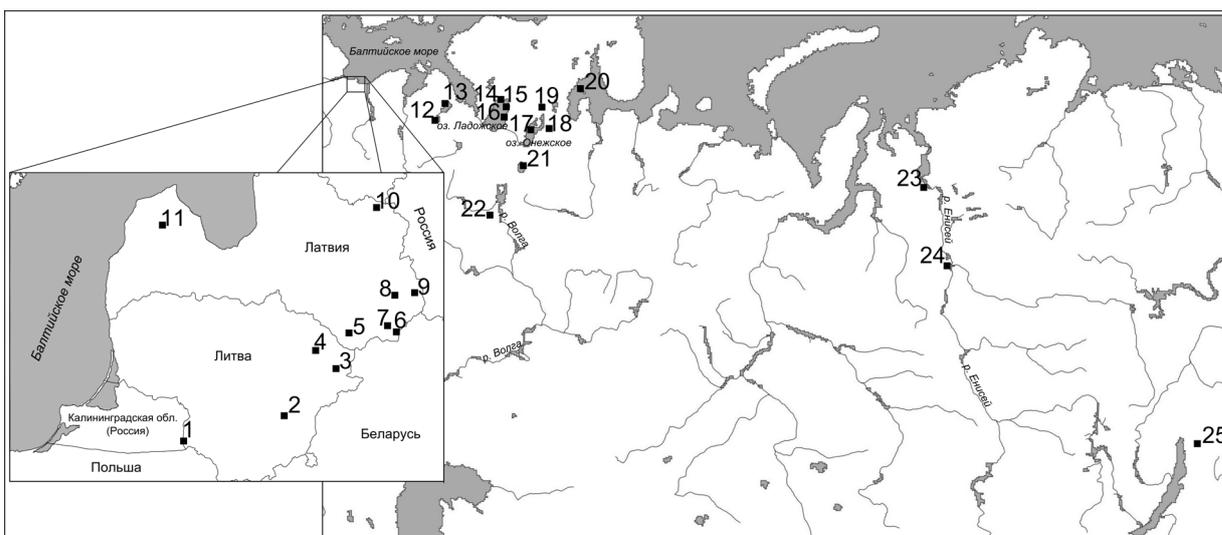


Рис. 1. Карта-схема с указанием водоемов, упоминаемых в работе. Озера: 1 – Виштынецкое; 2 – Вевис (Vievis); 3 – Балуошас (Baluošas); 4 – Алаушас (Alaušas); 5 – Свента (Šventes); 6 – Стирна (Stirms); 7 – Дридза (Dīdzis); 8 – Разна (Rāznas); 9 – Нерза (Nirzas); 10 – Алуксне (Alūksnes); 11 – Усма (Usmas); 12 – Псковское; 13 – Чудское; 17 – Онежское (мелкая форма); 18 – Водлозеро; 19 – Сегозеро; 20 – Горелое (Большой Соловецкий о-в); 21 – Белое; 22 – Плещеево; 25 – Баунт. Стада ряпушки оз. Ладожское: 14 – шхерное; 15 – мантсинсарское; 16 – восточное. Формы ряпушки р. Енисей: 23 – карская (устье р. Танама); туруханская (в районе впадения р. Турухан).

Изменчивость меристических и пластических признаков низкая (CV менее 10%) за исключением числа неветвистых лучей в анальном и спинном плавниках.

Результаты кластерного анализа с использованием литературных данных об особенностях морфологии ряпушки ряда популяций Европейской территории России, а также стран Прибалтики, выявили наибольшее сходство исследуемой популяции с мелкой ряпушкой шхерного стада Ладожского озера, населяющего северо-западную часть последнего (рис. 3). Поскольку в оз. Виштынецком были обнаружены особи с числом позвонков, в том числе характерном и для сибирской ряпушки, в анализ включены также данные о ряпушке сибирских водоемов. Однако, как видно из рисунка 3, сходство с ряпушкой Сибири по комплексу морфологических признаков оказалось невелико.

Сравнение средних значений 22 признаков ряпушки шхерного стада Ладожского озера и ряпушки оз. Виштынецкое, которые использовали для кластеризации, показало, что различия между этими популяциями несущественны по таким характеристикам, как постдорсальное расстояние, длина основания спинного плавника, наименьшая высота тела, длина хвостового стебля, высота головы у затылка, длина рыла и длина верхнечелюстной кости ($P < 0.095$). Такие признаки, как длина хвоста, форма и размеры спинного плавника связаны с подвижностью рыб: длинный хвостовой стебель и низкие

плавники позволяют рыбе быстрее передвигаться в толще воды (Дрягин и др., 1969), а особенности параметров головы могут быть обусловлены питанием.

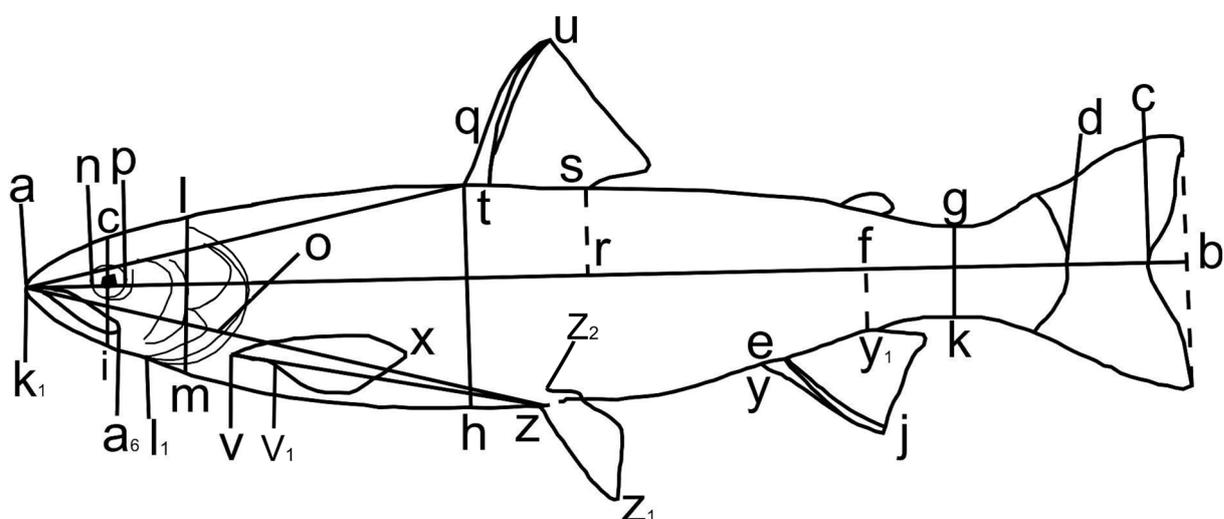


Рис. 2. Схема промеров рыб отряда лососеобразных по Смитту (по Правдину (1966), с изменениями). Обозначения: *ab* – длина тела общая; *ac* – длина по Смитту; *qh* – наибольшая высота тела; *gk* – наименьшая высота тела; *aq* – антедорсальное расстояние; *rd* – постдорсальное расстояние; *av* – антепектральное расстояние; *az* – антевентральное расстояние; *ay* – антеанальное расстояние; *vz* – пектروventральное расстояние; *zy* – вентроанальное расстояние; *fd* – длина хвостового стебля; *gs* – длина основания спинного плавника; *tu* – наибольшая высота спинного плавника; *uy₁* – длина основания анального плавника; *ej* – наибольшая высота анального плавника; *vx* – длина грудного плавника; *vv₁* – длина основания грудного плавника; *zz₁* – длина брюшного плавника; *zz₂* – длина основания брюшного плавника; *an* – длина рыла; *np* – диаметр глаза (горизонтальный); *ao* – длина головы; *po* – заглазничный отдел головы; *lm* – высота головы у затылка; *ci* – высота головы через середину глаза; *a₆* – длина верхнечелюстной кости; *k₁l₁* – длина нижней челюсти; ширина лба, или межглазничное пространство (ширина черепа между глазами).

Таким образом, ряпушка озера Виштынецкое является типичной мелкой формой ряпушки. В то же время, для популяции характерны морфологические особенности, сближающие ее с популяцией ряпушки более крупного водоема – Ладожского озера. По всей видимости, несмотря на различия в размерах и глубинах указанных водоемов, определенные экологические условия обитания оказались сходными, что в свою очередь обусловило сходство в морфологии населяющих их популяций ряпушки. Следует отметить, однако, что в силу своей пластичности выборки ряпушки разных лет из одного водоема могут быть ближе по морфологии разным популяциям (Umbrasaitė et al., 2012).

Таблица 1. Морфологические признаки ряпушки оз. Виштынецкое

Признаки	lim	M±m	σ	CV%
меристические признаки				
Число позвонков (75)*	53-59	56.3±0.10	0.85	1.52
Число неветвистых лучей в D (75)	3-5	3.5±0.06	0.53	14.96
Число ветвистых лучей в D (75)	8-11	9.2±0.08	0.69	7.47
Число неветвистых лучей в A (74)	3-5	3.9±0.06	0.55	13.84
Число ветвистых лучей в A (72)	10-15	11.8±0.12	0.90	7.62
Число неветвистых лучей в P (75)	-	1	-	-
Число ветвистых лучей в P (75)	12-15	13.6±0.09	0.77	5.63
Число неветвистых лучей в V (75)	-	2	-	-
Число ветвистых лучей в V (75)	9-10	9.7±0.05	0.45	4.57
пластические признаки				
Длина тела общая, см (66)	12.1-19.2	15.8±0.17	1.35	8.54
Длина по Смитту, см	10.4-17.5	14.2±0.16	1.37	9.63

Вес, г (66)	10.0-49.0	28.7±0.98	7.93	27.61
Вентроанальное расстояние в % антедорсального	41.9-57.7	51.3±0.36	3.03	5.91
в % длины по Смитту				
Антедорсальное расстояние	42.9-47.7	45.8±0.13	1.12	2.44
Антевентральное расстояние	45.3-50.5	48.0±0.15	1.31	2.73
Антеанальное расстояние	66.0-72.5	70.0±0.16	1.40	2.01
Пектровентральное расстояние	24.9-31.1	28.5±0.17	1.44	5.05
Вентроанальное расстояние	20.0-26.1	23.5±0.15	1.27	5.40
Постдорсальное расстояние	36.6-42.4	40.3±0.14	1.15	2.86
Антепектральное расстояние	18.7-22.4	20.8±0.10	0.81	3.88
Наибольшая высота тела	18.1-26.0	20.9±0.14	1.18	5.66
Наименьшая высота тела	5.6-7.0	6.3±0.04	0.33	5.28
Длина хвостового стебля	12.0-15.8	13.8±0.10	0.88	6.43
Длина головы	19.3-23.8	21.5±0.11	0.90	4.18
Длина основания спинного плавника	8.2-12.5	9.7±0.09	0.73	7.51
Высота спинного плавника	13.3-18.8	16.4±0.13	1.08	6.61
Длина основания анального плавника	6.5-14.2	11.9±0.13	1.07	8.99
Высота анального плавника	8.7-12.7	11.1±0.08	0.70	6.31
Длина грудного плавника	13.9-18.1	15.9±0.09	0.79	4.98
Основание грудного плавника	2.8-4.1	3.5±0.03	0.28	8.19
Длина брюшного плавника	13.0-17.2	14.9±0.12	0.93	6.22
Основание брюшного плавника	2.8-4.6	3.7±0.04	0.33	9.04
в % длины головы				
Высота головы у затылка	57.6-71.4	63.4±0.34	2.90	4.58
Высота головы через середину глаза	42.4-52.4	46.6±0.23	1.99	4.27
Заглазничное расстояние	40.9-63.8	47.7±0.36	3.05	6.39
Длина рыла	22.2-30.3	27.4±0.18	1.54	5.62
Горизонтальный диаметр глаза	25.5-32.3	29.2±0.17	1.45	4.97
Ширина лба	18.2-26.7	22.7±0.18	1.56	6.88
Длина верхней челюсти	30.8-47.3	35.1±0.28	2.38	6.77
Длина нижней челюсти	45.2-55.7	48.6±0.25	2.15	4.42

Обозначения: lim – пределы варьирования признака; $M \pm m$ – среднее значение признака и его ошибка; σ – стандартное отклонение; CV% - коэффициент вариации признака, в %. **Жирным шрифтом** выделены признаки, используемые для классификации ряпушек Европы и Сибири.

*- в скобках указано число рыб, у которых данный признак был проанализирован; если объем проанализированной выборки не указан, он равен 73 особям.

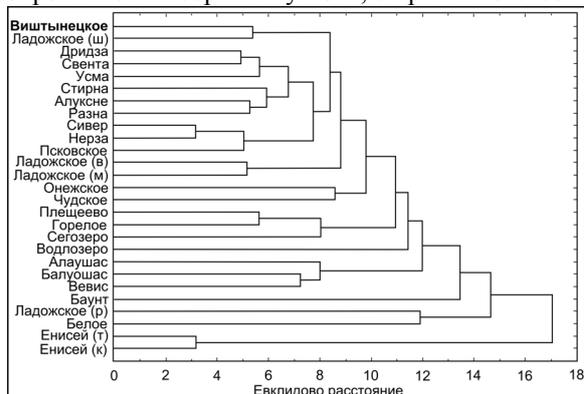


Рис. 3. Кластерная диаграмма, построенная с использованием данных о 22 морфологических признаках 27 популяций ряпушки Европейской территории России, Сибири, Литвы и Латвии. Метод кластеризации: невзвешенное попарное среднее (UPGMA). Сведения о морфологии ряпушки для построения диаграммы взяты из следующих источников: оз. Белое (Дрягин, 1933); крупная форма ряпушки Ладожского озера, рипус (р) (Правдин и др., 1937); озера Алуksне, Дридза, Свента, Стирна, Разна, Усма (Лагановская-Селке-

ре, 1957); озера Нерза и Сивер (Никаноров, 1964); карской (к) и туруханской (т) формах р. Енисей (Устюгов, 1972); озера Алаушас, Балуошас и Вевис (Скорупкас, 1974); оз. Баунт (Скрябин, 1977); оз. Онежское (Покровский, 1963, цит. по: Скорупкас, 1974); озера Псковское и Чудское (Лебедева, Гальцова, 1987); стада озера Ладожское восточное (в), мантсинсарское (м), шхерное (ш) (Дятлов, 2002); озера Волдозеро, Сегозеро (Боровикова, 2009); оз. Горелое (Borovikova et al., 2013; Боровикова и др., неопубл. данные); оз. Плещеево (Боровикова и др., неопубл. данные).

Автор глубоко признателен за помощь в сборе материала для исследования Ежовой Е.Е., Полуниной Ю.Ю. (АО ИО РАН), Шибаеву С.В. (КГТУ), а также рыболовецкой артели, ведущей лов рыбы на оз. Виштынецкое. Работа выполнена при финансовой поддержке грантов РФФИ № 14-04-00213_а и № 14-04-31112_мол-а.

Список литературы

- Атлас пресноводных рыб России / Под ред. Ю.С. Решетникова. В 2-х тт. Т. 1. М.: Наука, 2003. 379 с.
- Боровикова Е.А. Филогеография ряпушек *Coregonus albula* (L.) и *C. sardinella* Valenciennes Европейского Севера России: Дисс. ... канд. биол. наук. 2009. 175 с.
- 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. 5-18.
- Боровикова Е.А., Махров А.А. Систематическое положение и происхождение сигов (*Coregonus*) Европы: морфоэкологический подход // Тр. Карельск. НЦ РАН. 2013. № 6. С. 105-115.
- Давиденко Т.Н., Давиденко О.Н., Пискунов В.В., Болдырев В.А. Многомерные методы статистического анализа данных в экологии. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 2006. 56 с.
- Дрягин П.А. Белозерская ряпушка и вопрос акклиматизации сиговых в Белом озере // Известия ВНИОРХ. 1933. Т. 16. С. 22-39.
- Дрягин, П.А., Пирожников П.Л., Покровский В.В. Полиморфизм сиговых рыб (*Coregonidae*) и его биологическое и рыбохозяйственное значение // Вопр. ихтиологии. 1969. Т. 9, вып. 1. С. 14-25.
- Дятлов М.А. Рыбы Ладожского озера. Петрозаводск: Карельск. НЦ РАН, 2002. 281 с.
- Ивантер Э.В., Коросов А.В. Введение в количественную биологию. Петрозаводск: ПетрГУ, 2003. 304 с.
- Лагановская-Селкере Р.Ю. Ряпушка – *Coregonus albula* (L.) – озер Латвийской ССР и ее биология: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Рига, 1957. 20 с.
- Лебедева О.А., Гальцова М.З. О популяционной неоднородности европейской ряпушки Псковско-Чудского озера // Вопр. лососевого хозяйства на Европейском Севере. Петрозаводск, 1987. С. 8-14.
- Никаноров Ю.И. Морфологические особенности локальных стад европейской ряпушки *Coregonus albula* (L.) в зависимости от условий обитания // Вопр. ихтиологии. 1964. Т. 4, вып. 3(32). С. 411-422.
- Орленок В.В., Барина Г.М., Кучерявый П.П., Ульяшев Г.Л. Виштынецкое озеро: природа, история, экология. Калининград: КГТУ, 2000. 185 с.
- Правдин И.Ф. Руководство по изучению рыб. М.: Пищевая промышленность, 1966. 376 с.
- Правдин И.Ф., Голубев Ф.Р., Беляева К.И. Систематическое положение ладожского рипуса (*Coregonus albula* Linné infraspecies *ladogae* nova) // Уч. зап. ЛГУ. Сер. биологич. 1937. Т. III, вып. 5. № 15. С. 216-234.
- Решетников Ю.С. Экология сиговых рыб. М.: Наука, 1980. 300 с.
- Скорупскас Э.Ф. Ряпушка – *Coregonus albula* L. озер Алаушас, Балушас и Вевис Литовской ССР: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Вильнюс, 1974. 20 с.
- Скрябин А.Г. Рыбы Баунтовских озер Забайкалья. Новосибирск: Наука, 1977. 232 с.
- Устюгов А.Ф. Эколого-морфологическая характеристика сибирской ряпушки *Coregonus albula sardinella* (Valenciennes) бассейна реки Енисей // Вопр. ихтиологии. 1972. Т. 12, вып. 5. С. 811-826.
- Черняев Ж.А. Факторы и возможные механизмы, вызывающие изменения темпа эмбрионального развития костистых рыб (на примере сиговых *Coregonidae*) // Вопр. ихтиологии. 2007. Т. 47, № 4. С. 475-485.
- Шибаев С.В., Соколов А.В. Структура донного иктиоценоза озера Виштынецкого Калининградской области // Изв. Калининградск. гос. технич. ун-та. 2014. № 32. С. 11-20.
- Шибаев С.В., Соколов А.В., Алдушин А.В., Шкицкий В.А., Шибаева М.Н. Гидроакустические исследования популяции ряпушки озера Виштынецкого Калининградской области // Рыбное хозяйство. 2012. № 2. С. 73-75.
- 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 a key to determination of the taxonomic position of ciscoes in Northeastern Europe // Acta Ichthyologica et Piscatoria. 2013. Vol. 43(3). P. 183-194.
- Eckmann R. A comparative study on the temperature dependence of embryogenesis in three coregonids (*Coregonus* spp.) from Lake Constance // Schweizerische Zeitschrift für Hydrologie. 1987. Vol. 49(3). P. 353-362.
- Kaupinis A., Bukelskis E. Morphological and genetic variations in vendace (*Coregonus albula* (L.)) in the lakes of Lithuania // Acta Zoologica Lithuanica. 2010. Vol. 20(1). Pp. 51-60.
- Smitt F.A. Kritisk förteckning öfver de i Riksmuseum befintliga salmonider. Kongl. Sv. Vet. Akademiens Handlingar. Stockholm: P.A. Norstedt & Söner, 1886. Band. 21. No. 8. Pp. 1-290.
- StatSoft, Inc. STATISTICA (data analysis software system), version 10. 2011. www.statsoft.com.
- Umbrasaitė V., Bukelskis E., Kaupinis A. Phenotypic changes of vendace (*Coregonus albula* (Linnaeus, 1758)) in the lakes of Lithuania // Acta Biologica Universitatis Daugavpiliensis. 2012. Suppl. 3. Pp. 127-140.