

На правах рукописи

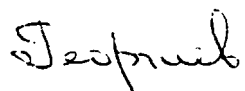
Георгиев Андрей Павлович

**Аллопатрические и симпатрические
популяции ряпушки
бассейнов Онежского и Ладожского озер**

03.00.10 - ихтиология

Автореферат диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Петрозаводск
2004



Работа, выполнена в Институте Водных Проблем Севера КарНЦ РАН.

Научный руководитель доктор биол. наук, профессор
Лукин Анатолий Александрович

Официальные оппоненты доктор биологических наук
Китаев Станислав Петрович
доктор биологических наук
Новоселов Александр Павлович

Ведущая организация Государственный научно-исследовательский институт озерного и речного рыбного хозяйства (ГосНИОРХ) Санкт - Петербург

Защита состоится 12 мая 2004 года на заседании диссертационного совета Д 212.190.01 при Петрозаводском государственном университете в 14⁰⁰ по адресу: 185640, Республика Карелия, г. Петрозаводск, пр. Ленина, д. 33. Эколого-биологический факультет, ауд. 326 теоретического корпуса.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Петрозаводского государственного университета

Автореферат разослан "9 апреля 2004 г."

Ученый секретарь
диссертационного совета

Узенбаев С.Д.

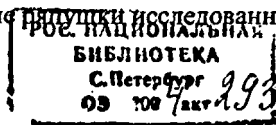
ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность проблемы. В XX веке биологическое разнообразие пресных вод в условиях высокой антропогенной нагрузки находилось под угрозой, а порой и неуклонно > сокращалось. За последнее столетие ряд живых организмов, в том числе и рыб, или / полностью исчезли, или их численность заметно снизилась. Знания о происхождении видов, их систематическом положении, установление родственных связей между популяциями имеют огромное научно-практическое значение для сохранения разнообразия видов. Систематике сиговых рыб, их возникновению и распространению посвящено множество исследований, но до сих имеются трудно разрешимые вопросы относительно их таксономического ранга (Пирожников, 1975; Медников, и др., 1977; Решетников, 1980; 1995, 1998; Китаев, 1983, 1993). В семействе сиговых рыб проблема таксономического статуса различных форм ряпушки остается одной, из наименее изученных вопросов. Внутривидовая структура ряпушек изучена слабо. Многие аллопатрические популяции не изучены вообще, о биологии крупных форм - кильца, рипуса, обитающих в Онежском и Ладожском озерах известно не достаточно (Стерлигова, 1972; Федорова, 1982; Дятлов, 1985, 2002; Решетников, 1980; Титенков, 1969; Перелыгин, 1988 Sendek, 1999; Бабий, 2002). Поэтому исследование ряпушки до сих пор остается интересным, актуальным и полезным в теоретическом и практическом аспекте.

Цель работы: Исследовать особенности морфологии и популяционно-биологических показателей аллопатрических и симпатрических популяций ряпушки крупных и малых озер Карелии

В рамках поставленной проблемы решались следующие задачи:

1. Изучить и провести сравнительный анализ особенностей линейно-весового роста некоторых популяций ряпушки крупных и малых озер юга Карелии
2. Дать сравнительное морфометрическое описание симпатрических и аллопатрических популяций ряпушки озер бассейнов Ладожского и Онежского озер.
3. Выявить популяционные особенности каждой из форм.
4. Классифицировать некоторые популяции ряпушки Карелии по морфометрическим показателям.
5. Изучить внутривидовую изменчивость морфобиологических признаков у ряпушки.
6. Оценить систематическое положение ряпушки исследованных озер.



Научная новизна. Впервые на основе морфологического и биологического анализа дается сравнительная характеристика симпатрических (оз. Ладожское, оз. Онежское) и аллопатрических (Урос, Вендерское, Риндозеро Топозеро, Валкеалампи, Вахваярви) популяций ряпушки разнотипных озер Карелии. Приводится степень сходства и различия крупных и мелких форм ряпушки на основе кластерного и дискриминантного анализа. Установлено, что крупные формы (килец, рипус) достоверно отличаются по ряду морфологических признаков от мелких форм ряпушки. Подразделение ряпушек на аллопатрические и симпатрические популяции (или формы) достоверно выявляется на основе показателя отношения максимального числа счетных признаков (жаберных тычинок; чешуи в боковой линии) к его минимальному числу.

Практическая значимость. Полученные данные могут быть использованы при регулировании промысловых объемов лова с учетом особенностей жизненного цикла ряпушки разных форм. Новые знания по биологии и экологии этих форм являются основой для повышения рыбопродуктивности технологии выращивания ряпушки в искусственных условиях.

Апробация работы. Материалы диссертации докладывались на Международной конференции: "Биология внутренних вод: проблемы экологии и биоразнообразия." (Борок 2002), на Международной конференции: "Разнообразие и управление ресурсами животного мира в условиях хозяйственного освоения Европейского Севера" (Сыктывкар 2002.), на Международной конференции "Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Севера, 2003 (г. Сыктывкар), на Международной конференции: "Актуальные вопросы биологии и экологии". (Сыктывкар, 2003), на 7-й Путинской. школе-конференции молодых ученых. "Биология - Наука XXI века» (Пушино 2003), на Международной конференции: "Экология. 2003."(Архангельск 2003), на Международной конференции "Озерные: экосистемы: Биологические процессы, антропогенная трансформация, качество воды» (Минск-Нарочь 2003), на V Международной научной конференции «Наука и образование» г. Белово; на XI Коми республиканской молодежной научной конференции "Актуальные проблемы биологии и экологии. Сыктывкар, 2004 г

Публикации. По материалам диссертации опубликовано 23 научные работы.

Благодарности. Автор благодарит д.б.н. профессора Решетникова Ю.С., сотрудника СеврыбНИРХ ПетроГУ к.б.н. Бабия А.А. за консультации и ценные замечания по некоторым вопросам, изложен-

ных в диссертационной работе, за помощь во время экспедиционных работ. [Чупкову А.Л.] который являлся руководителем дипломной работы и заложил интерес к изучаемой проблеме.

Огромная благодарность сотрудникам лаборатории гидробиологии ИВПС КарНЦ РАН: Шаровой Ю.Н., Шарову А.Н., Рябинкину А.В., Хазову А.Р., Фрейндлингу А.В. за внимание и заботу в период написания диссертации. В работах на Ладожском озере большую помощь оказали Алексеев Е.А., Георгиев П.С, Клименко Д.А., на озерах Вендерской группы (оз. Урос, оз. Вендерское, оз. Риндозеро), кроме автора, участвовал Белый В.В.

Структура и объем работы. Диссертация состоит из введения, 6 глав, заключения, выводов и списка цитируемой литературы. Работа изложена на 162 страницах основного машинописного текста. Содержит 21 таблицу и 25 рисунков. Список цитируемой литературы включает 198 источника, в том числе 36 на иностранном языке.

ГЛАВА 1. ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЯ И ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ ВОПРОСА

Дается краткая физико-географическая характеристика Ладожского и Онежского озер и разнотипных водоемов и бассейнов (рис 1). Приводятся данные о гидрологии, гидрохимии, гидробиологии и ихтиологии исследуемых водоемов. Особое внимание уделяется истории изучения вопроса видообразования сиговых рыб.

Последние десятилетия отмечены растущим интересом к эволюционному феномену интенсивного видообразования во многих озерах, приведшего к возникновению групп организмов, характеризующихся (а) происхождением от общего предка, (б) повышенным фенотипическим и, достаточно часто, систематическим разнообразием, (в) четко выраженной адаптивной радиацией (Мина, 1986; Голубцов, 2003). При рассмотрении фенотипического разнообразия организмов в эволюционном аспекте сиговые виды представляют особый интерес, потому что именно межвидовые различия между ними воспринимаются, как наиболее очевидные проявления фенотипического разнообразия. В центре внимания оказывается вопрос о происхождении фенотипических разрывов между - таксономическими видами.

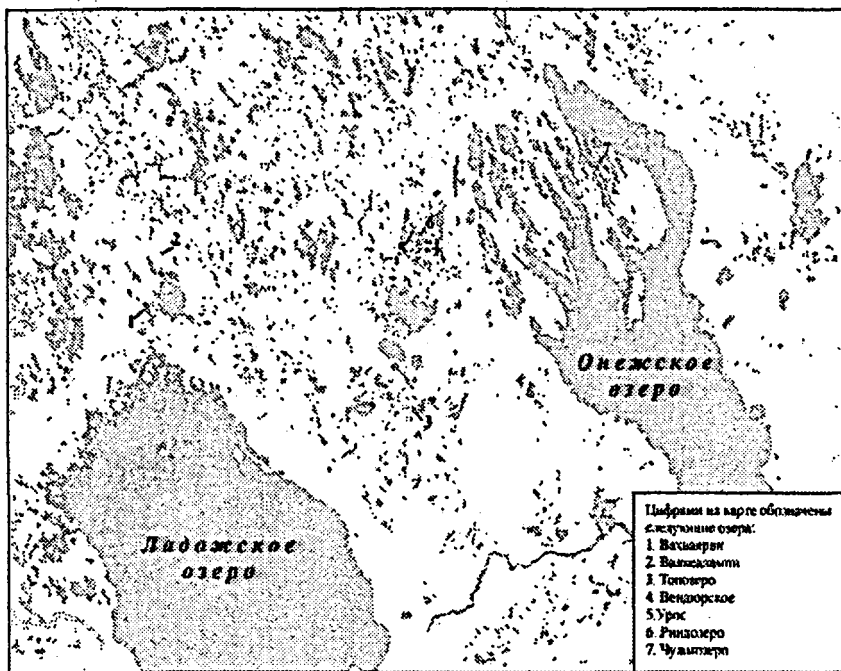


Рис 1. Карта-схема исследованных водоемов.

Основные направления расселения сиговых рыб шли с востока на запад и с юга на север. Ю.С. Решетников (1980) полагает, что эволюция ряпушки и вальков в Европе шла по пути создания множества форм от двух вселенцев: *C. lavaretus* Б.и *C. albula* L. или *C. sardinella* Var. и *C. pidschian* (Gmelin), распространившихся циркумполярно. В Северной Америке эволюция шла по пути образования "букета видов". Однако существует и другая точка зрения, согласно которой, древний предок *C. pidschian* (Gmelin) в Европе эволюционировал по пути создания нескольких видов (Китаев, 1993).

История расселения сиговых рыб в Карелии также тесно связана с историей четвертичного периода (Q), а именно с эпохой последних оледенений. Имеются доказательства связи Белого и Балтийского морей в позднеледниковый период, определившей распространение ихтиофауны в этом регионе (Берг, 1948). Тем не менее, некоторые исследователи подвергают сомнению факт

существования послеледниковых соединений, что изменяет представления о генезисе ихтиофауны Карелии, Кольского полуострова и Скандинавии (Казаков, 1998).

Таким образом, опираясь на литературные данные, можно предположить, что образование локально изолированных популяций крупных ряпушек могло произойти в одну из эпох межледникового потепления климата. Холодолюбивые виды были вынуждены уйти на глубину, осваивая новые экологические ниши, образовав такие глубоководные формы, как килец Онежского или рипус Ладожского озер. Подобного рода экологическая изоляция и обусловила независимое существование мелких и крупных форм ряпушки в одном водоеме.

ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Объектом исследования являлись различные экологические формы ряпушки (*Coregonus albula* L.), обитающие в крупных и малых водоемах юга Карелии. Выбор объектов был обусловлен:

- высокой чувствительностью к изменяющимся условиям среды обитания, что позволяет представить степень изменения морфологических характеристик в зависимости от среды обитания
- широким распространением в водоемах Северо-запада России
- способностью образовывать локальные стада, не совершающие больших миграций, что позволяет получать массовый материал по изменению морфологических характеристик в конкретных озерах
- высокой экологической пластичностью вида, способного образовывать множество форм.

В основу диссертации положены материалы экспедиционных исследований, собранные в период с 1997 по 2003 гг. на озерах Урос, Вендерское, Риндозеро, Онежское и Ладожское в различные сезоны года. Сбор и обработка ихтиологического материала проводилась по общепринятым методикам (Правдина, 1966; Решетников 1980). Всего на основе морфобиологического анализа было обработано более 2000 экземпляров. Кроме того, популяций ряпушки оз. Чужмозеро, оз. Топозеро, оз. Валкеалампи и оз. Вахварви, изучалась по литературным данным (Беляева, 1953; Дятлов, 1983; 1993). Так же морфобиологический анализ был проведен у для сигов Онежского (289 экз.) и Ладожского озер (194 экз.).

ГЛАВА 3. БИОЛОГИЯ ЕВРОПЕЙСКОЙ РЯПУШКИ В ИССЛЕДОВАННЫХ ОЗЕРАХ

Ряпушка имеет обширный ареал - от Британских островов до Европейского Севера России, населяя водоемы Англии, Швеции, Финляндии, Норвегии, Дании и других стран бассейна Балтийского моря. В Онежском и Ладожском озерах наряду с мелкой европейской ряпушкой обитают и ее крупные формы: рипус (*Coregonus albula ladogenus Pravdiri*) и - килец (*Coregonus albula kiletz Michajlowsky*). Подобные популяции называются симпатрическими, в отличие от аллопатрических популяций, где выделяют лишь одну популяцию, обитающих, к примеру, в озерах Урос, Вендерское, Риндозеро, Чужмозеро; Валкиелампи, Вахварви, Топозеро. Основные отличия у различных экологических форм ряпушки лежат в их биологических показателях. Особенно ярко подобные отличия выражены у крупных и мелких форм (Табл. 1).

Таблица. 1. Сравнительная характеристика биологических показателей ряпушки.

Показатели (сред- ние)	Симпатрическая популяция		Аллопатрическая популяция	
	Рипус Ладож- ского озера	Ряпушка Ла- дожского озера	Ряпушка оз. Урос	Ряпушка оз. Топозеро
Длина (АС) мм	320	175	210	155
Масса г.	500	85	120	40
Возраст	15+	6+	5+	4+
Возраст полового созревания	2+ - 3+	1-2+	1+ - 2+	1+ - 2+
Абс. плод-сть тыс.икр	35400	7450	16500	7500
Отн. плод-сть	65	69	76	108
Автор	Наши данные			Беляева, 1951

В отличие от мелких - крупные формы обитают на больших глубинах, в половозрелом состоянии являются эврифагами. В их питании, наряду с зоопланктоном, нектобентосом (мизиды), встречается молодь корюшки и ряпушки. Так же они отличаются сроками и местами нереста и более поздним созреванием. По опросным данным, нерест кильца и рипуса совпадает с нерестом сига и проходит в более поздние сроки, в отличие от мелкой формы ряпушки.

Как известно, ряпушка является видом чувствительным к изменениям среды обитания. Ретроспективный анализ размерно-возрастной струк-

туры популяций ряпушки Онежского озера показал, что в настоящее время наблюдается увеличение размерно-возрастных показателей, по сравнению с периодами предыдущих исследований как у крупных - килец, так и у мелких форм (рис. 2; 3).

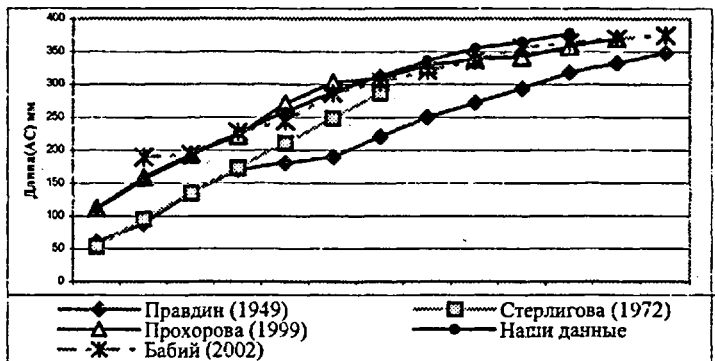


Рис. 2. Характеристика размерно-возрастных показателей кильца в ретроспективном аспекте.

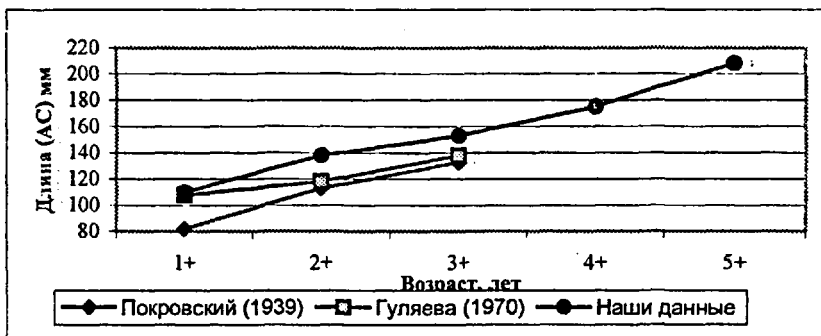


Рис. 3. Характеристика размерно-возрастных показателей онежской ряпушки в ретроспективном аспекте.

Это может быть связано с рядом причин: естественное колебание численности самих планктофагов (ряпушка, корюшка); некоторое потепление климата за последние 50 лет (Филатов, 1999), что могло привести к увеличению кормовых ресурсов.

В озерах бассейна Онежского озера, таких изменений практически не наблюдается. Так, например, в озере Урос эти показатели на протяжении ряда лет остаются достаточно стабильными.

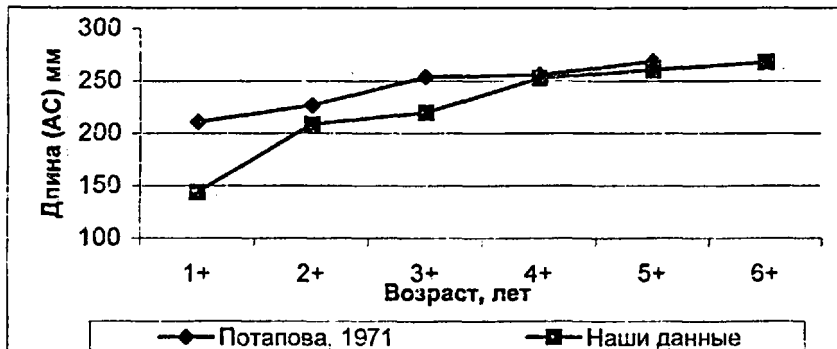


Рис. 4. Характеристика размерно-возрастных показателей ряпушки оз. Урос в ретроспективном аспекте.

Ряпушка этого озера отличается высокими темпами роста: на втором году жизни имеет длину 210 мм и массу более 100 г. Возможно, это связано с хорошей кормовой базой озера (рис. 4).

ГЛАВА 4. НЕКОТОРЫЕ АСПЕКТЫ ПРОИСХОЖДЕНИЯ КИЛЬЦА И РИПУСА

Возможность симпатрии, его распространение у различных групп рыб и возможные механизмы видообразования находились и находятся в центре внимания ученых (Мина, 1986; Голубцов, 2003; Sakai Nurumi et al., 2002). Особенность симпатрического видообразования в том, что оно приводит к возникновению новых видов, которые всегда по началу морфофизиологически близки к исходному виду. Как бы ни был силен инстинкт дома (хоминг) у особей конкретной популяции, часть из них до того, как придти на родное нерестилище, может посещать места более или менее от него далекие (явление стрейнга) и в этих местах при определенных условиях может образовать брачные пары. Район стрейнга представляет собой потенциальную область расселения данной популяции, а места, где особи этой популяции фактически формируют брачные пары, реальную область расселения. Конкуренция, хищничество и другие

экологические взаимодействия могут быть в новой среде совершенно иными. Так, по мнению Б.М. Медникова (1963), подобные внутрипопуляционные группировки, различающиеся по темпу роста, являются материалом для симпатрического видообразования. Далее, данная популяция наряду с биологическими различиями, свойственным и типичным формам, возможно, приобретет ряд морфологических отличий. При этом выпадение промежуточных стадий (форм), вследствие их вымирания или фенотипической дивергенции, приводит к увеличению числа таксономических видов. Еще Свэрдсон (Svardson, 1949), отрицая возможность симпатрического видообразования, тем не менее, высказывал мысль, что части популяции с обособленным нерестом могут дивергировать до полного видообразования. При этом пищевая специализация - необходимое условие для того, чтобы экологические (сезонные) расы могли обособиться до степени самостоятельных видов. В ходе пищевых миграций, возможно, одна или несколько популяций могли отделиться, и изменить спектр своего питания на энергетически более выгодный. Например, перейти от питания планктоном к питанию нектсбентосом (мизиды) или к хищническому образу жизни. Эти изменения могут привести к расширению ареала, смене сроков и мест нереста и типу питания. Переход на новые объекты питания, сопровождающийся последующей сменой стратегий жизненных циклов и экологических ниш, наблюдается только при достижении особями определенных размеров. Для определения степени сходства и различия между симпатрическими популяциями Онежского и Ладожского озер, на современном этапе, нами был проведен дискриминантный анализ кильца, ряпушки Онежского озера и рипуса, ряпушки Ладожского озера.

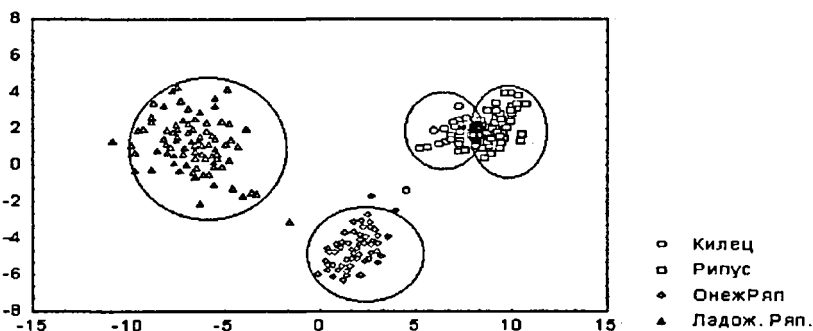


Рис 5. Характеристика различных популяций (форм) ряпушки Ладожского и Онежского озер на основе дискриминантного анализа.

Было выявлено значительное сходство морфологических признаков кильца и рипуса (расстояние Махаланобиса 26) и их различия с мелкими формами ряпушки (расстояние Махаланобиса 335 в Ладожском и 349 Онежском озерах). Установлено, что крупные формы имеют большее сходство между собой по биологическим показателям, чем мелкие (рис. 5). Путь преобразования крупных форм ряпушки, возможно, шел параллельно в Онежском и Ладожском озерах. В результате у крупных форм в настоящее время наблюдается сходство в морфологических признаках. Не исключено, что у кильца и рипуса в дальнейшем будет углубляться процесс дивергенции. По данным М.А. Дятлова (2002), в Ладожском озере уже существуют две формы рипуса, которые обитают на удалении друг от друга (северный и юго-восточный ареалы) и отличаются по ряду морфологических и биологических признаков.

Расхождение по морфологическим показателям (расстояние Махаланобиса 583) между мелкими формами ряпушки Онежского и Ладожского озер обусловлено тем, что данные озера имеют несколько крупных популяций, которые отличаются по морфобиологическим показателям. По меристическим и пластическим параметрам между различными популяциями (стадами) мелкой формы ряпушки Ладожского озера достоверные отличия выявлены по 15 - 23 признакам (Дятлов, 2002). Наибольший темп роста отмечен у мантинсарской ряпушки (малочисленная), наименьшая у восточной (многочисленная), то есть между величиной особи и численностью популяций наблюдается обратная зависимость. Предельный возраст мантинсарской ряпушки 11+, длина 350 мм, масса 371 г; шхерной 10+, длина 280 мм и масса 195 г; восточной 8+ 220 мм 91г. Согласно теории географического видообразования у животных с половым размножением новый вид развивается в том случае, если "популяция, изолированная географически от родительского вида, приобретает в течение этого периода признаки изоляции, способствующие репродуктивной изоляции или гарантирующие ее после разрушения внешних преград". Возникшие путем изоляции географические расы, сначала неустойчивые, далее могут становиться более постоянными. Есть мнение, что крупные формы ряпушки образовались в не крупных бассейнах Ладожского и Онежского озер (Тюрин, 1958). В Онежском и Ладожском озерах процесс дальнейшего преобразования ряпушки шел по пути увеличения размерно-возрастных показателей, так как ни одна из аллопатрических популяций ряпушки, по литературным и по нашим данным, не достигает размерно-возрастных показателей кильца или рипуса. Таким образом, крупные формы ряпушки, спустя определенный этап, далее шли по пути симпатрического видообразования в условиях, соответственно Ладожского и Онежского озер.

Для определения степени сходства и различия между симпатрическими популяциями Онежского и Ладожского озер был проведен кластерный анализ.

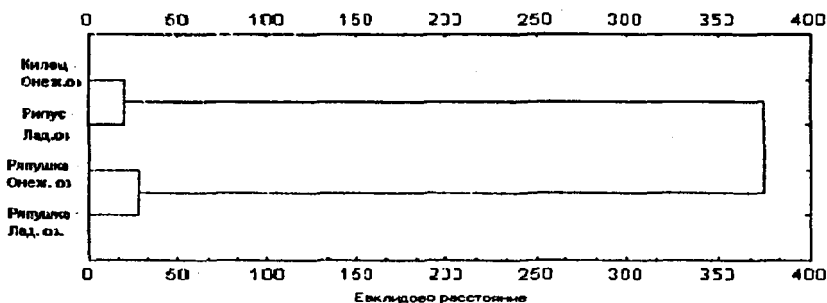


Рис. 6. Характеристика сходств и различий морфометрических показателей различных форм ряпушки Онежского и Ладожского озер на основе кластерного анализа.

Степень расхождения морфологических признаков кильца и рипуса, относительно невелика (евклидово расстояние 27), как и в случае с онежской и ладожской ряпушки (30). Однако степень расхождения морфологических показателей крупных форм и типичных мелких достаточно велика (более 350), что еще раз свидетельствует о том, что между крупными и мелкими формами существуют различия по морфологическим показателям. Степень сходства морфологических показателей кильца и рипуса между собой значительно выше, чем у мелких форм Ладожского и Онежского озер (рис.6).

В условиях сосуществования близкородственных видов, тем более форм, часто наблюдается их спаривание, то есть возникают межпопуляционные и даже межвидовые генетические контакты. При этом контакт между ними может быть дисперсным (когда особи контактирующих групп окружены особями другой группы и спариваются только с ними) или фронтальным (контактируют лишь часть особей из каждой группировки). Следовательно, между ними возникают, так называемые, гибридные зоны, которые, как правило, весьма ограничены. Крупные формы ряпушки, по своим биологическим показателям отличны от типичных форм ряпушки и больше напоминают сига. Межвидовые гибриды сиговых рыб отличаются мощным гетерозисом. Если первое поколение гибридов (F1) было крупным и жизнеспособным (плодовито и обладает гибридной мощностью), т.е. сохра-

няет черты обоих родителей. Именно здесь происходит обмен генами между видами. Однако у их потомков появлялись многочисленные уродства: сросшиеся или искривленные позвонки, мопсовидные челюсти, один глаз или две головы и т.д. Второе поколение (F2), как правило, нежизнеспособно и не воспроизводит себя в потомстве. Обеспечить их размножение удалось только скрещиванием гибридов первого поколения (F1) с одним из родительских видов, т.е. возвратным (поглотительным) скрещиванием. Этот механизм распространен в природе достаточно часто. Г.Свердсон (Svardson, 1949) называл это явление генетическим паразитизмом.

Совмещение двух многомерных (кластерного и дискриминантного) анализов дает представление о характере экологической изменчивости, формируя популяции по принципу сходства или различия изучаемых признаков у сиговых рыб соответственно Онежского и Ладожского озер и озер их бассейнов.

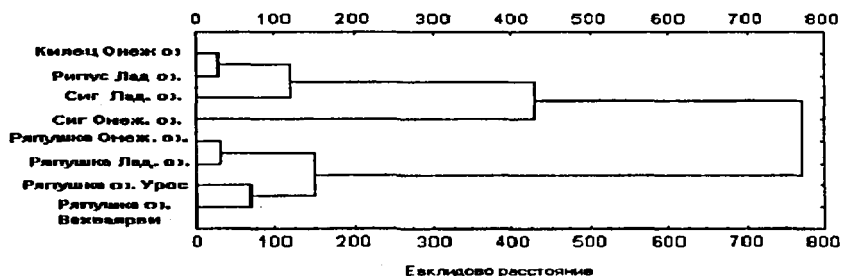


Рис 7. Характеристика сходства и различия морфометрических показателей сиговых рыб бассейнов Онежского и Ладожского озер на основе кластерного анализа.

Килец и рипус по морфологическим показателям, стоят обособленно от ряпушек и приближаются к сигам (евклидово расстояние 364 против 250). Аллопатрические популяции ряпушки расположены отдельно от сиговых рыб Онежского и Ладожского озер, что может быть связано с совместным существованием последних в одном водоеме. Это косвенно подтверждает, что между ними происходил или происходит, некоторый обмен генов (рис. 7). При этом аллопатрические популяциям ряпушки не крупных озер бассейнов Онежского и Ладожского озер занимают более близкую позицию к мелким формам ряпушки (евклидово расстояние 116 против 336), хотя изначально, как известно, они относятся к «быстрорастущей форме», т.е. средние размерно-весовые характеристики превышают подобные показатели для мелкой ряпушки. Возможной причиной расхождения (евклидово расстояние 313) сигов Онежского и Ладожского

озер, но нашему мнению, является то, что сиги данных озер имеют несколько форм, отличаются между собой по ряду морфологических и биологических признаков.

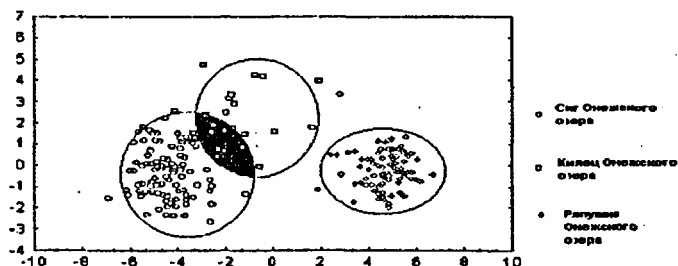


Рис. 8. Характеристика сходства и различия морфометрических показателей сиговых рыб Онежского озера на основе дискриминантного анализа.

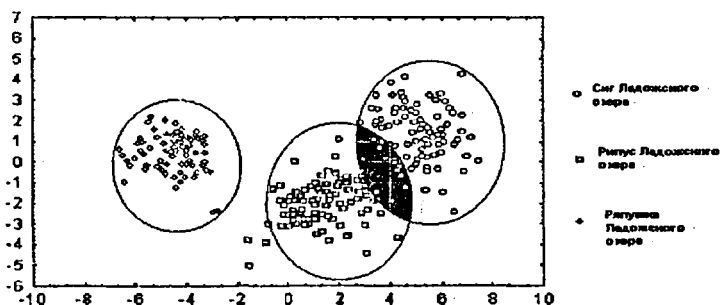


Рис 9. Характеристика сходства и различия морфометрических показателей сиговых рыб Ладожского озера на основе дискриминантного анализа.

Морфологические характеристики кильца и рипуса частично совпадают с таковыми у сига Онежского и Ладожского озер (расстояние Махаланобиса 31 (оз. Ладожское) и 23 (оз. Онежское)) и достоверно отличаются от мелких форм ряпушек (расстояние Махаланобиса 254 (оз. Ладожское) и 96 (оз. Онежское)) (рис. 8 и 9). Следовательно, подобную схожесть по морфологическим показателям между крупными формами ряпушки (килец, рипус) и сигами соответственно Онежского и Ладожского озер, следует признать не случайным (рис. 7, 8 и 9). Таким образом, крупные формы ряпушки (килец, рипус) по своим морфобиологическим показателям более схожи с сигами, нежели со своими мелкими формами.

ГЛАВА 5. СРАВНЕНИЕ СИМПАТРИЧЕСКИХ И АЛЛОПАТРИЧЕСКИХ ПОПУЛЯЦИЙ РЯПУШКИ БАССЕЙНОВ ОНЕЖСКОГО И ЛАДОЖСКОГО ОЗЕР

Анализ 13 различных популяций ряпушки водоёмов бассейнов Онежского и Ладожского озер по большому количеству морфологических признаков показал, что крупные формы ряпушки (килец и рипус) располагаются обособленно, на большом евклидовом расстоянии от мелких форм Онежского и Ладожского озер и от всех аллопатрических популяций их бассейнов (рис.9).

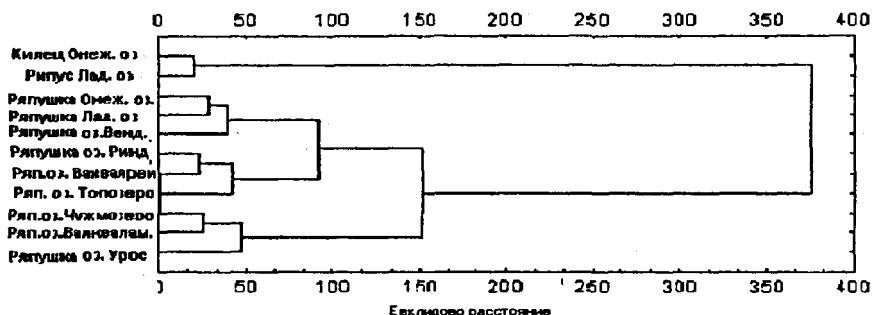


Рис. 10. Характеристика анализ сходства и различия морфометрических показателей различных популяций ряпушки бассейнов Онежского и Ладожского озер на основе кластерного анализа.

По своим морфологическим признакам килец и рипус, обособлены от всех остальных популяций ряпушки. Различия в биологии между мелкими формами ряпушки в бассейнах Онежского и Ладожского озер не выражены (рис. 10). Однако выявлено, сходство морфологических признаков (образование групп) мелких форм ряпушки в зависимости от величины водоёма. То есть разграничение различных популяций ряпушки по морфологическим признакам в бассейнах исследованных озер не выявлено. Таким образом, все популяции ряпушки характеризуются основными морфологическими сходствами и принадлежат к одному виду, но каждая популяция в отдельности обладает свойственной только ей комбинацией различных признаков, но это обусловлено уже другой формой изменчивости - экологической.

По пластическим признакам изучаемые популяции ряпушки в той или иной форме отличаются. Наибольшие различия обнаруживаются в экстерьерных признаках: общая длина, масса, длина верхнечелюстной

кости, длина головы, заглазничный отдел головы, наибольшая и наименьшая длина тела, расстояние P-V, высота D и A. Пластические признаки ряпушки в большой степени зависят от экологических условий, темпа роста, возраста, средних размеров рыбы. Следовательно, чем более нестабильны условия обитания, приспособлением к которым является какой-либо признак, тем больше изменчивость признака, и наоборот, чем стабильнее условия жизни, тем меньше изменчивость признака.

Сформировавшиеся группы ряпушек наряду с отличиями по морфологическим показателям имеют различия и по биологическим показателям.

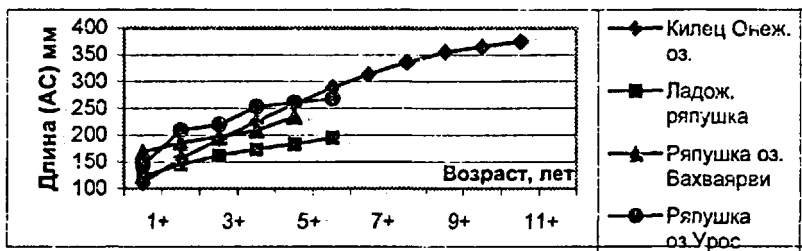


Рис. 11. Сравнительный анализ размерно-возрастных характеристик ряпушки различных водоемов.

Линейный и весовой рост кильца отличается от остальных популяций ряпушки более высокими темпами, что наряду с более длинным жизненным циклом дает наиболее высокие средние размерно-возрастные характеристики (рис. 11). Наиболее близка к кильцу ряпушка озера Урос. Кроме того, килец и рипус от всех остальных популяций ряпушки, существенно отличаются большей абсолютной плодовитостью, достигающей 80 тыс. икр. и выше. Наиболее близкие показатели отмечены у ряпушки оз. Урос (до 25 тыс. икр). Остальные имеют значительно меньшую абсолютную плодовитость (в среднем до 9-10 тыс. икр.). Опосредственная плодовитость кильца (75) и рипуса (69) немного уступают только популяциям ряпушки оз. Вахваярви (95) и Топозеро (108). Средние диаметры икринок не отличаются большими колебаниями (1.1-1.4) между представленными группами. В данном случае особняком стоит только ряпушка озера Чужмозеро (1.5). Эти различия могут быть обусловлены особенностями среды обитания. Новые условия (более низкая температура воды, освещенность и ряд гидрохимических параметры) могут повлечь за собой увеличение сроков полового созревания, расширение спектра питания (к примеру, смена на более энергоемкий), увеличение размерно-возрастных показателей.

ГЛАВА 6. ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ПОКАЗАТЕЛЯ ОТНОШЕНИЯ МАКСИМАЛЬНОГО ЧИСЛА СЧЕТНЫХ ПРИЗНАКОВ К ЕГО МИНИМАЛЬНОМУ ЧИСЛУ

Как способ разграничения симпатрических и алопатрических популяций ряпушки нами был использован показатель отношения максимального количества счетных признаков (жаберных тычинок на первой жаберной дуге; количество позвонков; количество чешуи в боковой линии) к минимальному числу. Мы провели сравнение представителей трех больших ареалов ряпушки: 1. ряпушка Сибири, ряпушки Европы и Североамериканского континента. Было исследовано шесть группировок: 1. Алопатрические популяции ряпушки *{Coregonus cdbula L.}* - некрупные озера; 2. Симпатрические популяции ряпушки *{Coregonus albula L. + Coregonus albula (infraspedes) kiletz Michaiiowsky}* Онежского озера; *Coregonus albula L + Coregonus albula (infraspedes) ladogenis Pravdin* Ладожское озеро; 3. Сибирская ряпушка (речная) (*Coregoras sardinella Valenciennes*); 4. Сибирская ряпушка (озерная) (*Coregonus sardinella Valenciennes*). 5. Ряпушка озер Канады и штата Аляска (США); 6. Ряпушка Великих Американских озер (США)

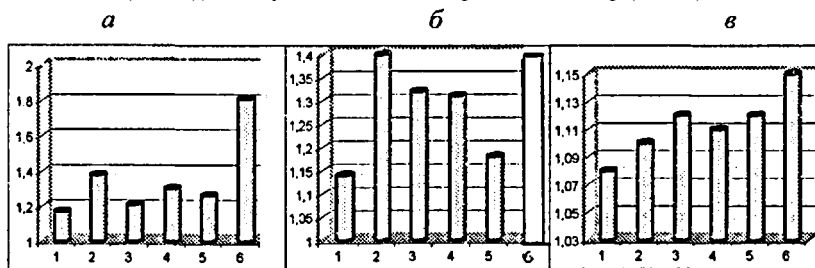


Рис. 12. Сравнение отношения максимального счетных признаков (а - числа жаберных тычинок; б - чешуи в боковой линии; в - число позвонков) к его минимальному числу.

У алопатрических популяций ряпушки отношение максимального числа жаберных тычинок к минимальному изменяется в узких пределах у европейской ряпушки *{Coregonus albula L.}* 1.07-1.2 (в среднем 1.12); у сибирской *{Coregonus sardinella Valenciennes}* 1.2-1.37 (в среднем 1.28) в то время как в озерах, где обитают 2 формы одного вида (кроме *Coregonus albula L.* существуют *Coregonus albula (infraspedes) kiletz Michaiiowsky* для Онежского озера и *Coregonus albula (infraspedes) ladogenis Pravdin* для Ладожского озера,) - 1.26-1.48 (в среднем 1.37), а в озерах, где обитают 2 и более видов (озера Северной Америки)- 1.5-2.12 (в среднем 1.81) (рис. 12 а). Следует отметить, что по мере продвижения с юга на север от Великих

американских озер показатель отношения максимального *числа жаберных тычинок* снижается, и сопоставим с ряпушками Евразии. Ряпушка оз. Барроу (Канада) имеет показатель отношения максимального *числа жаберных тычинок* к минимальному 1.36; в оз. Виннипег (Канада) 1.31; в оз. Атлин (Канада) и озера штата Аляска (США) 1.26; Большое Медвежье озеро (Канада) 1.21, что свидетельствует, что здесь обитают лишь 1-2 формы ряпушки.

Менее показательным в данном случае является отношение максимального *числа чешуй в боковой линии* к минимальному, хотя и его можно рекомендовать для оценки количества сосуществующих близких форм в одном водоеме (рис. 126). В отличие от двух ранее упомянутых показателей - *число позвонков* менее эффективно для определения сосуществующих форм ряпушки в данном водоеме. Тем не менее, закономерность характерная для первых двух случаев наблюдается, хотя и не так отчетливо (рис. 12в).

Наиболее вероятной причиной дифференциации ряпушки на отдельные популяционные группировки является влияние факторов окружающей среды, дополняющимся географической структурой самих озер, способствующие специализации ряпушки в жизненном цикле, физиологии, поведении и морфологии. Они лежат в основе симпатрической дивергенции группы американо-азиатских ряпушек ("cisco") в Великих озерах

Следовательно, от Сибири по направлению к Европе степень вариации счетных признаков снижается, тогда, как на Североамериканском континенте где, как известно, в озерах обитают несколько видов ряпушек, она увеличивается (Todd, Smith, 1992). На основании этого можно предположить, что ряпушка в ряде водоемов Сибири имеет как минимум две формы. В основном это относится к ряпушкам сибирских озер, хотя есть мнение (Голубцов, 2003), что симпатрическое видообразование может происходить не только в озерах, но и в реках.

Таким образом, данный показатель подтверждает, что в Онежском и Ладожском озерах обитают, как минимум, по две формы (вида). Используемый нами показатель отношения максимального числа жаберных тычинок к минимальному является наиболее достоверным для определения количества сосуществующих форм в одном водоеме.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Высокая степень полиморфизма ряпушек в природных водоемах обеспечивает увеличение внутренних взаимосвязей, стабильность и био-разнообразие, что позволяет ей быть наиболее распространенным представителем ихтиофауны в северных водоемах.

Среда обитания оказывает огромное влияние на структуру популяций ряпушки. Некрупные озера представлены, как правило, лишь одной мелкой формой ряпушки. Данные популяции ряпушки обладают высоким темпом роста, по сравнению с мелкой формой крупных водоемов (Онежское и Ладожское озера), однако, не превышают по размерам крупные формы, что косвенно доказывает наличие симпатрического видообразования. Крупные формы ряпушки обладают наиболее высокими показателями абсолютной плодовитости, в отличие от мелких форм.

Кроме того, крупные формы ряпушки являются ярко выраженными эврифагами, и имеют высокую пищевую пластичность, оптимально используя занимаемую ей экологическую нишу и потребляя практически все доступные ей пищевые компоненты. Следовательно, килец и рипус по своим биологическим характеристикам достоверно отличаются от остальных популяций ряпушки.

На основе полученных данных установлено, что относительные морфологические показатели крупных форм (рипус, килец) отличаются от мелких форм ряпушки. При сравнении различных форм ряпушки с ситами последние заняла промежуточное положение между крупными формами ряпушки (килец, рипус) и мелкими формами, т.е. не сита, а крупные формы ряпушки заняли отдельную от всех позицию. Таким образом, можно предположить, что килец и рипус могут занимать иное систематическое положение, отличное от вида *Coregonus albula* L. Наиболее вероятным является преобразование предковой мелкой формы ряпушки в крупные формы (килец, рипус) по пути симпатрического видообразования в условиях Онежского и Ладожского озер.

На наш взгляд, процесс видообразования у рыб в частности у ряпушки, состоит из сменяющих друг друга трех составляющих (основ).

1. *Экологическая основа*, заключается в расхождении ранее однородных популяций по пищевой специализации, темпе роста, времени полового созревания, по местам и времени нереста и т.п.

2. *Морфологическая основа*, базируется на дифференциации, которая в дальнейшем приводит к различиям и в ряде морфологических показателей.

3. *Генетическая основа*, связана с тем, что наряду с изменениями в морфологии могут произойти изменения и в генетике.

Таксономический статус крупных форм ряпушки по-прежнему остается спорным, так как трудно определить под какое же понятие на современном этапе больше всего подходят эти ряпушки: форма, биологическая раса, подвид или настоящий вид. Наличие крупных форм ряпушки в Онежском и Ладожском озерах, на наш взгляд, есть результат эволюции северных экосистем по пути увеличения внутренних связей. Эта

внутривидовая форма ряпушки способствует более полному использованию кормовых ресурсов пелагиали озера. Наиболее вероятным, на наш взгляд, является преобразование предковой мелкой формы ряпушки в крупные формы (килец, рипус) по пути симпатрического видообразования в условиях соответственно Онежского и Ладожского озер. Распространенность озерных пучков видов определяется тем, что соответствующие условия среды возникают чаще, чем в водоемах других типов.

ВЫВОДЫ

1. Установлено, что размерно-возрастные показатели ряпушек исследованных озер достоверно отличаются; Наибольшие отличия крупных форм ряпушки (кильца и рипуса) по сравнению с мелкими формами Онежского и Ладожского озер, а также ряпушками озер Топозеро, Вендерское, Валкеалаампи, Риндозеро (бассейн Онежского и Ладожского озера) наблюдаются по темпам роста, возрасту, абсолютной плодовитости.
2. Визуально, и на основе морфобиологического анализа показано, что крупные формы ряпушки (килец и рипус) отличаются от обыкновенной европейской ряпушки по следующим показателям: размер, масса, окраска, размер икринок, плодовитость.
3. Аллопатрические популяции ряпушки по морфологическим показателям более схожи с мелкими формами ряпушки Онежского и Ладожского озер, хотя изначально, как известно, они относятся к «быстрорастущей форме», т.е. средние размерно-весовые характеристики превышают подобные показатели для мелкой ряпушки и более схожи с кильцом и рипусом.
4. Доказано, что морфометрические характеристики кильца и рипуса имеют существенные отличия от ряда исследованных мелких форм европейской ряпушки. Наиболее выраженными отличиями являются: общая длина, масса; в % от длины тела: заглазничный отдел, высота головы у затылка, наибольшая и наименьшая длина тела, расстояние P-V, высота D и A; в % от длины головы: высота головы у затылка.
5. Различия по морфологическим показателям являются основанием для предположения о специфическом систематическом положении кильца и рипуса в рамках вида *Coregonus albula* L. и свидетельствует о возможном видообразовании по типу симпатрии.
6. Доказано, что экологическая изменчивость между различными популяциями ряпушек, обитающих в разных водоемах, хорошо выражена, в то время как морфометрические показатели могут отличаться незначительно.
7. Метод отношения максимального числа счетных признаков к его минимальному числу является наиболее показательными для определения количества сосуществующих близких форм в одном водоеме

Список опубликованных работ.

1. Георгиев А.П. Состояние популяции ряпушки (*Coregonus albula L.*) Онежского озера как индикатор качества среды обитания // Тез. докладов Международной конференции: "Биология внутренних вод: проблемы экологии и биоразнообразия." Борок 2002. С. 118-119.
2. Георгиев А.П. Состояние популяции кильца (*Coregonus albula kiletz Michajlowsky*) Онежского озера // Тез. докладов Международной конференции: "Разнообразие и управление ресурсами животного мира в условиях хозяйственного освоения Европейского Севера". Сыктывкар 2002. С.14-15
3. Георгиев А.П. Состояние популяции рипуса (*Coregonus albula ladogenus Pravdin*) Ладожского озера. // Тез. докладов Международной конференции: "Разнообразие и управление ресурсами животного мира в условиях хозяйственного освоения Европейского Севера". Сыктывкар 2002. С.15-16
4. Георгиев А.П. Сравнительная характеристика различных форм ряпушки Онежского озера // Тез. докладов Международной конференции: "Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера". Сыктывкар 2003. С.22-23
5. Георгиев А.П. Современное состояние популяции ряпушки (*Coregonus albula L.*) Ладожского озера // Тез. докладов Международной конференции: "Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера". Сыктывкар 2003. С.23-24.
6. Георгиев А.П., Баженова О.С. Аккумуляция металлов у сигов в зоне влияния сточных вод целлюлозно-бумажного комбината // Тез. докладов Международной конференции: "Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера. Сыктывкар 2003. С. 11-12
7. Георгиев А.П. Характеристика симпатрических популяций ряпушки крупных озер Северо-Запада России // Тез. докладов Международной конференции: "Актуальные вопросы биологии и экологии". Сыктывкар, 2003. г. С. 57-59.
8. Георгиев А.П., Баженова О.С. Содержание некоторых микроэлементов в организме сига (*Coregonus lavaretus L.*) и кильца (*Coregonus albula kiletz Michajlowsky*) Иерусалимской Банки Онежского озера // Тез. докладов Международной конференции: "Актуальные вопросы биологии и экологии". Сыктывкар, 2003. г. С. 18-19.
9. Георгиев А.П., Баженова О.С, Горьковец О.В. Комплексное исследование популяции сига (*Coregonus lavaretus L.*) Онежского озера // Тез. докладов Международной конференции: "Актуальные вопросы биологии и экологии". Сыктывкар, 2003. г. С. 62-63.

10. Георгиев А.П., Горьковец О.В. Состояния популяции сига (*Coregonus lavaretus* L.) Онежского озера // 7-я Пушкинская школа-конференция молодых ученых. "Биология - Наука XXI века". Пушкино 2003. С. 163-164.
11. Георгиев Л.П. Характеристика крупных форм ряпушки в озерах Северо-Запада России. // Тез. докладов Международной конференции: "Экология 2003.". Архангельск 2003. С. 153-154.
12. Георгиев А.П., Баженова О.С. Аккумуляция металлов в организме сиговых рыб в северо-восточной части Онежского озера // Тез. докладов Международной конференции: "Экология 2003.". Архангельск 2003. С.15-16.
13. Георгиев А.П., Горьковец О.В. Гистологическое исследование состояния популяции кильца (*Coregonus albula kiletz Michajlowsky*) Онежского озера. // Тез. докладов Международной конференции: "Экология 2003." Архангельск 2003. С.160-161.
14. Георгиев А.П. Симпатрическая популяция ряпушки Ладожского озера. // Тез. докладов Международной конференции: "Озерные экосистемы: Биологические процессы, антропогенная трансформация, качество воды". Минск-Нарочь 2003. С. 570-572.
15. Георгиев А.П., Баженова О.С. Особенности накопления и распределения тяжелых металлов в организме (*Coregonus albula kiletz Michajlowsky*) Онежского озера // Тез. докладов Международной конференции: "Озерные экосистемы: Биологические процессы, антропогенная трансформация, качество воды". Минск-Нарочь 2003. С. 572-575.
16. Георгиев А.П., Баженова О.С., Горьковец О.В. Комплексное исследование состояния популяций сиговых рыб Онежского озера // Тез. докладов Международной конференции: "Озерные экосистемы: Биологические процессы, антропогенная трансформация, качество воды". Минск-Нарочь 2003. С. 575-577.
17. Георгиев А.П. Состояние популяций ряпушки некоторых озер Вендерской группы // Тез. докладов Международной конференции: "Инновации в науке и образовании -2003". Калининград 2003. С- 24-25
18. Георгиев А.П. Симпатрическая популяция ряпушки Онежского озера.// Труды 4-й Международной конференции молодых ученых и студентов. Самара 2003. С.89-91.
19. Георгиев А.П. Аллопатрические и симпатрические популяции ряпушки в озерах бассейна Онежского озера // Материалы II Международной научной конференции "Биоразнообразие и роль зооценоза в естественных и антропогенных экосистемах". Днепропетровск 28-31 октября 2003 г. Днепропетровск:ДНУ. - 2003. С. 32-33.
20. Георгиев А.П., Горьковец О.В. Сравнительная характеристика гистопатологий сиговых рыб Онежского озера // Материалы II Международной

научной конференции "Биоразнообразии и роль зооценоза в естественных и антропогенных экосистемах". Днепропетровск 28-31 октября 2003 г. Днепропетровск: ДНУ. - 2003. - С. 33-34.

21. Георгиев А.П. Различные формы (или виды) ряпушки Онежского озера // Тез. докладов Международной научной конференции: "Актуальные проблемы экологии". Караганда, 2003.г. С. 359-360

22. Георгиев А.П. Использование счетных признаков у различных ряпушек в определении количества сосуществующих близких форм (или видов) в одном водоеме // Тезисы докладов V Международной научной конференции «Наука и образование» г. Белове 2004 г. 254 с.

23. Георгиев А.П. К вопросу о систематическом положении, кильца Онежского и рипуса Ладожского озера // на XI молодежной научной конференции "Актуальные проблемы биологии и экологии". Сыктывкар, 2004 г. в печати.

Изд. лиц. № 00041 от 30.08.99. Подписано в печать 30.03.04. Формат 60x84¹/₁₆.
Бумага офсетная. Гарнитура «Times». Печать офсетная.
Уч.-изд. л. 1,5. Усл. печ. л. 1,4. Тираж 100 экз. Изд. № 23. Заказ № 413

Карельский научный центр РАН
185003, Петрозаводск, пр. А. Невского, 50
Редакционно-издательский отдел

42 - 73 16