



УДК 597.3

ОСОБЕННОСТИ ИЗМЕНЧИВОСТИ МОРФОМЕТРИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ СИГА *COREGONUS LAVARETUS* (LINNAEUS, 1758) (ACTINOPTERYGII: COREGONIDAE) ОЗ. СЕВАН

С.Х. Пипоян^{1*}, Л.А. Киракосян¹ и С.Б. Туниев²

¹Армянский государственный педагогический университет им. Х. Абовяна, ул. Тигран Меци 17, 0010
Ереван, Армения; e-mail: s.pipoyan@gmail.com

²Сочинский национальный парк, ул. Московская 21, 354000 Сочи, Россия; e-mail: tuniev1@mail.ru

РЕЗЮМЕ

На основании анализа изменчивости морфометрических признаков сига *Coregonus lavaretus* оз. Севан выявлено, что здесь к началу XXI столетия образовалась морфометрически сравнительно однородная популяция. Предполагается, что нестабильный гидроэкологический режим озера и антропогенный прессинг на популяцию сига в будущем могут повлиять на формирование новых морфологических и экологических особенностей этой рыбы. В то же время, учитывая эволюционную молодость сига Севана и незавершенность процессов его формообразования, предлагается рассматривать эту рыбу как экологическую форму *Coregonus lavaretus* без определенного таксономического статуса.

Ключевые слова: изменчивость, оз. Севан, сиг, *Coregonus lavaretus*

PECULIARITIES OF MORPHOMETRIC VARIABILITY OF WHITE-FISH *COREGONUS LAVARETUS* (LINNAEUS, 1758) (ACTINOPTERYGII: COREGONIDAE) OF SEVAN LAKE

S.Kh. Pipoyan^{1*}, L.A. Kirakosyan¹ and S.B. Tuniyev²

¹Armenian State Pedagogical University named after Kh. Abovyan, Tigran Metsi 17 Str., 0010 Yerevan, Armenia;
e-mail: s.pipoyan@gmail.com

²Sochi National Park, Moskovskaya Str. 21, 354000 Sochi, Russia; e-mail: tuniev1@mail.ru

ABSTRACT

On the basis of the morphometric analysis of the variability of the white-fish *Coregonus lavaretus* of Sevan Lake, it was revealed that a comparatively homogeneous population of this fish has been formed there by the beginning of the XXI century. It is suggested that the unstable hydroecological regime of the lake and the anthropogenic pressing on the population of the white-fish can influence on the formation of new morphological and ecological features of this fish in the future. At the same time, taking into account the evolutionary youth of the white-fish of Sevan Lake and incompleteness of the processes of its formation, it is suggested to consider this fish as an ecological form of *Coregonus lavaretus* without certain taxonomic status.

Key words: variability, Sevan Lake, white-fish, *Coregonus lavaretus*

*Автор-корреспондент / Corresponding author

ВВЕДЕНИЕ

Сиг *Coregonus lavaretus* (Linnaeus, 1758) является акклиматизированным видом для ихтиофауны Армении. Акклиматизационные работы проводили в 1924–1927 гг. по инициативе А.Н. Державина, когда в оз. Севан и некоторые его притоки были выпущены в общей сложности 10 млн мальков и личинок, а также 2.55 млн икринок сигов из Ладожского и Чудского озер (Барач 1940). В конечном итоге эти работы увенчались успехом, и сиви быстро заняли в озере практически пустующую нишу пелагического планктонофага в гиполимнионе озера, став самым многочисленным видом озера в 1960–1980-е годы (Павлов и др. 2010). Такому эффекту способствовала свойственная сигам изменчивость морфо-экологических показателей в широких пределах под влиянием различных факторов внешней среды (Правдин 1954; Решетников 1980). В результате в 50-х годах прошлого века в оз. Севан сиви уже морфометрически отличались от исходных форм, и было предложено рассматривать их как отдельные, севанские «племена» ладожских и чудских сигов (Маилян 1954). Впоследствии, согласно результатам различных исследований (Новиков и Решетников 1969; Шапошникова 1971; Рухкян и Аракелян 1979; Габриелян 2010), авторы пришли к выводу, что в оз. Севан образовано единое стадо сига. Опираясь на эти и собственные исследования, Смолей с соавторами (Смолей и др. 1985) выделили севанского сига в качестве нового подвида *Coregonus lavaretus sevanicus*, однако не дав его описания и диагноза (*nomen nudum*). Позже Дадибян (1986) привел описание нового таксона на основании своих данных и данных Шапошниковой (1971). При этом Дадибян (1986) выделил следующие основные отличительные морфометрические признаки севанских сигов от исходных форм – сокращенное число чешуй в боковой линии, увеличенная относительная высота тела, уменьшенные диаметр глаза и ширина лба. Здесь же Дадибян (1986) приводит и свою точку зрения о генезисе севанских сигов, полагая, что образование единого стада сигов в оз. Севан является результатом вытеснения двух первоначально акклиматизированных в озере форм новой, более приспособленной к новым условиям существования, возникшей из сига–лудог. Принимая существование нового подвида, Бахум (1989) в то же

время предполагал его гибридное происхождение, основываясь на морфологических и кариологических исследованиях. Он допускал внутривидовую дифференциацию сига оз. Севан, по крайней мере, на «малотычинковую» и «многотычинковую» популяции. Согласно данному автору эти популяции различаются по морфологическим и биологическим особенностям, выражающимся в полиморфизме хромосом, количестве жаберных тычинок, морфофизиологических показателях, по месту обитания, темпу роста, плодовитости и др. (Бахум 1989). Такое положение (вкуче с продолжающимися изменениями экологической ситуации в оз. Севан) не могло и в дальнейшем не влиять на морфометрические показатели сига, изучение особенностей изменения которых и является целью данной работы.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал для данной работы собран в ноябре 1998 г. (19 экз.) и ноябре–декабре 1999 г. (31 экз.) из прибрежных участков г. Мартуни и в марте 2000 г. – у полуострова Артаниш (11 экз.).

Общее число изученных особей – 61 экз., из которых 31 были самцами, остальные – самки. При сборе и обработке материала использованы принятые в ихтиологии методы исследования (Правдин 1966). Статистическую обработку проводили с помощью стандартных методов ($M \pm m$, t_j). Последние два ветвистых луча спинного и анального плавников считали как один. При сравнении морфометрических признаков использовали литературные источники (Маилян 1954; Шапошникова 1971; Дадибян 1986; Маилян и Бахум 1987; Бахум 1989), а также неопубликованные данные Бахума (1989).

В работе использованы следующие обозначения: A – число лучей в анальном плавнике, aA – антеанальное расстояние; aD – антедорсальное расстояние, aP – антепекторальное расстояние, aV – антевентральное расстояние, C_s – длина верхней лопасти хвостового плавника, C_i – длина нижней лопасти хвостового плавника, C_m – длина средних лучей хвостового плавника, D_j – число лучей в спинном плавнике, H – наибольшая высота тела, h – наименьшая высота тела, hA – высота анального плавника, hc – высота головы у затылка, hD_1 – наибольшая высота первого спинного плавника, hD_2 – наибольшая высота жирового плав-

ника, h_{max} – высота верхнечелюстной кости, hr – высота головы на уровне глаза, io – ширина лба (межглазничного промежутка), l – длина тела от вершины рыла до основания хвостового плавника (мм), lA – длина основания анального плавника, lC – длина головы, ID_1 – длина основания первого спинного плавника, ID_2 – длина основания жирового плавника, $ID_1 - ID_2$ – расстояние между спинным и жировым плавниками, ll_1 – число чешуй в боковой линии, ll_2 – число чешуй над боковой линией, ll_3 – число чешуй под боковой линией, ll_4 – число чешуй на хвостовом стебле, l_{max} – длина верхнечелюстной кости, l_{md} – длина нижней челюсти, l_{smi} – длина тела от вершины рыла до конца средних лучей хвостового плавника (мм), lP – длина грудного плавника, lpc_1 – длина хвостового стебля до конца средних лучей хвостового плавника, lpc_2 – длина хвостового стебля до конца чешуйного покрова, lr – ширина рыла у ноздрей, lV – длина брюшного плавника, n – число изученных особей данной выборки, O – горизонтальный диаметр глаза, Oop – заглазничное расстояние головы, pD_1 – постдорсальное расстояние от задней части спинного плавника до конца средних лучей хвостового плавника, pD_2 – постдорсальное расстояние от от задней части жирового плавника до конца средних лучей хвостового плавника, prO – длина рыла, PV – расстояние между основаниями грудного и брюшного плавников, Q – масса тела (г), $sp.br.$ – число тычинок на первой жаберной

дуге, $sp.op.$ – число лучей жаберной перепонки, VA – расстояние между основаниями брюшного и анального плавников.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Морфометрические признаки севанского сига приведены в Таблице 1.

Рот полунижний, его вершина – на уровне нижнего края глаза. Верхняя челюсть длиннее нижней. Радужина глаза серебристая. Профиль спины слабо дугообразный. Начало брюшных плавников под 5–6 – ветвистым лучом спинного плавника. Наружный край спинного плавника прямой, косой, анального – слегка вогнутый (Рис. 1).

Общая окраска серебристая, со слабо голубым отливом. Спина темно-зеленая, темно-серая или почти черная, брюхо – белое. Часто чешуя на спине и выше боковой линии на дистальной части имеет узкую темную окантовку из мелких темных пигментных пятен. Плавники серые или темно-серые. Иногда грудные и брюшные плавники светло-оранжевые.

Достоверных различий морфометрических признаков между выборками сига, выловленных из различных частей акватории оз. Севан (прибрежные участки г. Мартуни и у полуострова Артаниш), не обнаружены. Половой диморфизм в морфометрических признаках севанского сига



Рис. 1. *Coregonus lavaretus* – сиг, оз. Севан, прибрежные районы г. Мартуни, 09.11.1998 г.
Fig. 1. *Coregonus lavaretus* – white-fish, Sevan Lake, off-shore districts of Martuni Town, 09.11.1998.

Таблица 1. Морфометрические признаки и половой диморфизм сига оз. Севан.
Table 1. Morphometric characters and sexual dimorphism of the white-fish of Sevan Lake.

Признак (Character)	Самки (Female)				Самцы (Male)			
	M	m	lim	n	M	m	lim	n
Q_z	268.13	7.98	200.50–350.00	28	264.72	6.16	200.00–305.00	28
l_{smit} , мм	283.4	2.33	264.5–305.0	29	282.5	2.25	241.0–300.0	31
l , мм	268.1	2.48	246.4–291.3	29	265.4	2.15	224.7–282.2	31
ll_1	89.6	1.01	80–84, 87–96(102)	29	85.3	1.69	(53,63,68,79) 81–95(98,101)	31
ll_2	8.9	0.10	8–10	29	9.6	0.13	8–11	31
ll_3	8.5	0.10	8–9	29	8.5	0.09	8–9	31
ll_4	15.2	0.28	12–19	29	15.0	0.29	12–18	31
D_1	10.3	0.12	(III)IV–V(VI) 9–11	29	10.2	0.12	III–V(VI) (8)9–11	31
A	11.7	0.16	III–IV(V) 10–13	29	11.4	0.16	(II) III–V 10–13	31
$sp.op.$	8.2	0.12	7–9	29	8.1	0.18	(5,6)7–9(10)	31
$sp.br.$	32.1	0.48	28–36(38)	29	31.4	0.49	(27)28–36	31
% l_{smit}								
prO	4.9	0.10	4.2–6.3	29	5.0	0.08	4.3–5.8	31
lr	4.2	0.18	1.8–5.7	28	4.4	0.16	1.9–5.6	28
hr	5.5	0.25	4.1–8.5	28	6.9	0.14	5.0–8.4	28
O	4.3	0.05	4.0–5.1	29	4.4	0.06	3.8–4.9	31
Oop	10.3	0.13	8.9–12.0	29	10.5	0.18	9.6–14.0	31
lc	19.2	0.16	18.0–21.4	29	19.3	0.14	17.8–21.2	31
l_{max}	5.7	0.12	4.0–7.1	29	5.5	0.07	4.4–6.3	31
h_{max}	2.0	0.05	1.5–2.8	28	2.0	0.04	1.7–2.5	28
l_{md}	7.5	0.09	6.6–8.3	29	7.6	0.07	7.1–8.4	31
hc	12.1	0.20	9.5–15.0	29	12.4	0.18	10.3–14.5	31
io	4.8	0.08	4.1–5.7	29	4.8	0.09	4.0–6.2	31
H	23.6	0.22	21.5–25.6	29	22.8	0.27	18.5–25.3	31
h	6.7	0.09	5.6–7.4	29	6.7	0.08	5.8–7.8	31
aD	44.2	0.27	39.7–47.0	29	43.8	0.29	38.9–46.1	31
pD_1	47.5	0.16	46.3–49.5	29	47.6	0.27	43.9–51.1	31
pD_2	41.9	0.20	39.6–44.1	29	41.9	0.30	37.2–45.9	31
lpc_1	18.4	0.15	16.9–20.0	29	18.5	0.12	17.1–20.1	31

Таблица 1. (Продолжение)
Table 1. (Continued)

Признак (Character)	Самки (Female)				Самцы (Male)			
	M	m	lim	n	M	m	lim	n
<i>lpc₂</i>	12.8	0.16	11.4–14.1	29	12.4	0.13	10.3–14.0	31
<i>aP</i>	19.4	0.12	18.8–21.2	29	19.4	0.17	18.5–22.4	31
<i>aV</i>	49.4	0.30	46.9–53.1	29	48.6	0.33	42.9–52.2	31
<i>aA</i>	70.8	0.38	67.5–74.8	29	70.6	0.26	67.0–73.8	31
<i>ID₁</i>	11.8	0.15	9.9–13.6	29	11.5	0.17	8.7–13.5	31
<i>hD₁</i>	16.4	0.19	14.5–18.3	29	16.2	0.18	12.4–17.4	31
<i>ID₂</i>	4.2	0.12	3.1–5.4	29	4.1	0.13	2.1–5.5	31
<i>hD₂</i>	3.0	0.09	2.1–4.0	29	3.3	0.10	2.5–4.3	31
<i>lA</i>	11.9	0.21	10.3–15.6	29	11.4	0.18	9.6–13.6	31
<i>hA</i>	10.6	0.17	8.5–12.6	29	10.5	0.17	7.9–12.7	31
<i>lP</i>	15.5	0.14	14.3–17.4	29	15.3	0.25	10.1–16.7	31
<i>lV</i>	15.3	0.18	13.0–16.9	29	15.5	0.16	14.0–17.3	31
<i>PV</i>	30.8	0.31	26.6–33.9	29	30.5	0.23	27.9–33.0	31
<i>VA</i>	25.4	0.28	21.4–29.4	29	25.3	0.39	19.8–32.9	31
<i>ID₁-D₂</i>	25.1	0.30	23.1–30.9	29	24.7	0.36	19.0–29.6	31
<i>Cs</i>	19.0	0.22	16.7–21.0	29	19.0	0.17	17.4–21.1	31
<i>Ci</i>	19.1	0.23	16.7–21.6	29	19.3	0.19	17.5–21.1	31
<i>Cm</i>	5.7	0.15	4.2–7.1	29	6.0	0.09	4.7–6.8	31
% <i>lc</i>								
<i>prO</i>	25.7	0.34	23.1–31.2	29	25.7	0.28	23.1–28.5	31
<i>lr</i>	21.9	0.97	9.1–28.0	28	22.5	0.77	10.2–26.6	28
<i>hr</i>	36.9	0.59	30.0–42.0	28	35.8	0.73	24.5–41.7	28
<i>O</i>	22.5	0.22	20.6–25.2	29	23.0	0.31	19.6–26.5	31
<i>Oop</i>	53.8	0.55	44.0–60.7	29	54.1	0.88	50.1–72.9	31
<i>lmax</i>	29.6	0.56	22.4–38.0	29	28.4	0.39	23.7–32.1	31
<i>hmax</i>	10.5	0.26	8.5–13.6	28	10.5	0.20	8.8–12.9	28
<i>lmd</i>	39.3	0.37	31.6–42.1	29	39.1	0.31	36.4–43.4	31
<i>hc</i>	63.2	0.97	50.5–73.9	29	64.4	0.80	53.4–72.2	31
<i>Io</i>	25.1	0.39	20.9–30.2	29	25.0	0.36	21.3–30.5	31

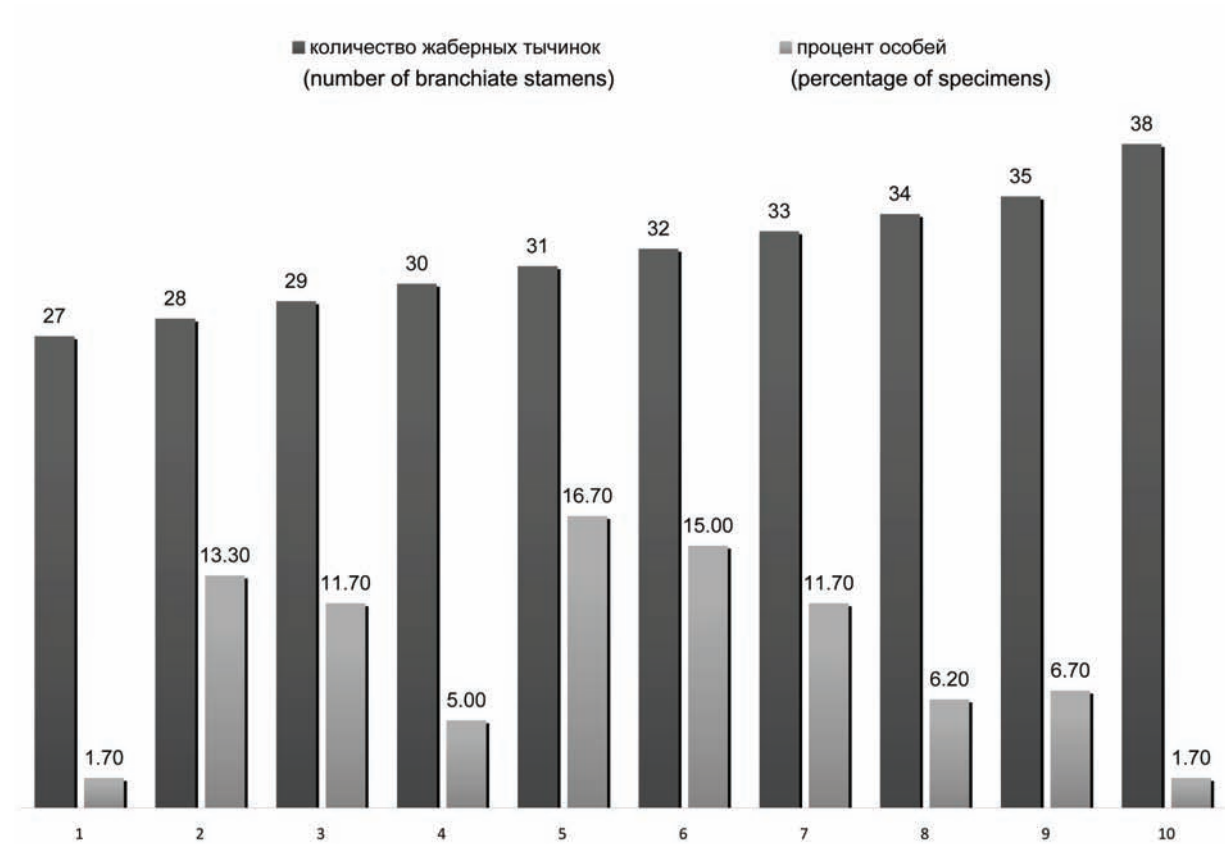


Рис. 2. Количество жаберных тычинок и процент особей сига оз. Севан.

Fig. 2. The number of branchiate stamens and percentage of specimens of white-fish of Sevan Lake.

слабо выражен: самки более высокотелы, у них несколько больше чешуй в боковой линии ($t_d=2.18$), меньше чешуй над боковой линией ($t_d=4.27$), ниже высота рыла ($t_d=4.87$) и жировой плавник ($t_d=2.23$) (см. Табл. 1). Согласно нашим наблюдениям в нерестовый период на боках у самцов на каждой чешуе образуется довольно крупный эпителиальный бугорок (жемчужный орган), так что рыба на ощупь кажется шершавой.

У сига оз. Севан число чешуй в боковой линии (53, 63, 68, 79)80–95(98, 101, 102), $M=87.4\pm 1.04$ ($n=60$); число чешуй над боковой линией 8–11, $M=9.2\pm 0.09$ ($n=60$), число чешуй под боковой линией 8–9, $M=8.5\pm 0.07$ ($n=60$), число чешуй на хвостовом стебле 12–19, $M=15.1\pm 0.20$ ($n=60$). Число лучей в спинном плавнике III–IV(VI) (8)9–11, $M=10.2\pm 0.08$ ($n=60$); число лучей в анальном плавнике (II)III–V 10–13, $M=11.6\pm 0.11$ ($n=60$), число лучей жаберной перепонки (5,6)7–9(10),

число тычинок на первой жаберной дуге (27)28–36(38), $M=31.7\pm 0.35$ ($n=60$). Обнаружены следующие варианты числа тычинок на первой жаберной дуге: 27 (1.7%), 28 (13.3%), 29 (11.7%), 30 (5.0%), 31 (16.7%), 32 (15.0%), 33 (11.7%), 34 (6.2%), 35 (6.7%), 38 (1.7%) (Рис. 2).

Сравнительные замечания. О генезисе современного севанского сига до сих пор имеются противоположные представления. Часть авторов предполагает гибридное происхождение севанского сига (Смолей 1964; Шапошникова 1971; Рухкян и Аракелян, 1979; 1980; Рухкян и др. 1988), другие предполагают конвергентную изменчивость морфометрических признаков акклиматизированных в оз. Севан отдельных подвидов сига (лудоги *Coregonus lavaretus ludoga* и чудского *Coregonus lavaretus maraenoides*) под влиянием сходных условий среды (Маилян 1954, 1957; Маилян и Бахум 1987; Бахум 1989) или вытеснением

двух первоначально акклиматизированных в озере подвидов новым подвидом *Coregonus lavaretus sevanicus*, возникшим из лудоги (Дадибян 1986). Одни авторы обособляют «малотычинковых» (сиг-лудога) и «многотычинковых» (чудской сиг) сигов в морфологические формы (Оганесян и др. 1983), другие – в экологические группы (Смолей и Южакова 1979), третьи считают их отдельными популяциями (Пивазян 1979; Маилян и Бахум 1987; Бахум 1989).

Согласно некоторым авторам (Решетников 1963, 1980; Решетников и Лукин 2006) сиг *Coregonus lavaretus* представляет собой сложно-комплексный вид, представленный несколькими экологическими формами, часто живущими вместе в одном водоеме. В данном случае наблюдается расхождение по пищевым спектрам, по возрасту наступления половой зрелости, по срокам и местам нереста. И если эти формы сига встречаются симпатрически, то морфологические различия между ними бывают сильнее выражены, чем между сходными формами сига из различных озер. Такие различия наблюдаются и у эндемичного байкальского омуля *Coregonus migratorius*, который в оз. Байкал дифференцирован на отдельные популяции. Морфологические адаптации этих популяций омуля к их пространственной изоляции в озере выражаются в различной форме тела и его пропорциях – относительных размерах головы и хвостового стебля. Трофическая дивергенция популяций сопряжена с размером глаз, числом и длиной жаберных тычинок, причем морфологическая дивергенция сиговых рыб в Байкале происходит практически в отсутствие генетических различий (Сиделева 2010).

Учитывая вышеуказанные замечания, мы повторно проанализировали особенности изменчивости морфометрических признаков сигов оз. Севан на основании литературных данных (Маилян 1954; Шапошникова 1971; Дадибян 1986; Бахум 1989), а также по неопубликованным данным Бахума (1989) и наших исследований.

На основании своих исследований Маилян (1954) предполагал, что в оз. Севан в 50-е годы обитали две формы севанских сигов, которых он рассматривал как севанские «племена» (*natio*) сига-лудоги и чудского сига. В результате выяснилось, что в 50-х гг. прошлого века между вышеуказанными «племенами» сига в оз. Севан имелись ярко выраженные и достоверные раз-

личия по многим морфометрическим признакам. Так, для «севанского племени сига-лудоги» по отношению к «севанскому племени чудского сига» были характерны меньшее число чешуй в боковой линии и тычинок на первой жаберной дуге, короткая голова с более мелкими глазами и короткой заглазничной длиной головы, короткая нижняя челюсть, низкое тело, более короткие анальный, грудные и брюшные плавники, более заднее расположение спинного плавника и др. В целом из учтенных Маиляном (1954) 25 морфометрических (2 меристических и 23 пластических) признаков между собой различались 17 (68%), что говорит о реально существующих морфологических различиях между отдельными «племенами» сига в оз. Севан (Табл. 2). Причем в это время численно преобладали сиги-лудоги, которые составляли 80 % уловов сига в оз. Севан (Дадибян 1986). Как и другие авторы (Правдин 1954 и др.), Маиляном (1954) при определении форм сига особое значение придавалось количеству жаберных тычинок.

Это повлияло и на методику проведения исследований его аспиранта Шнуди Ануара Бахума из Арабской Республики Египта в конце 80-х гг. прошлого века. Пытаясь уследить закономерности морфометрических изменений севанских сигов на основании сравнения своих результатов с исследованиями Маиляна (1954), данный автор разделил изученные им особи сигов в две условные группы – «малотычинковую», куда он включил рыб с числом жаберных тычинок до 30, и «многотычинковую», куда он включил рыб с числом жаберных тычинок свыше 31. При этом Бахумом (1989) отмечался, что изученные им выборки сигов неоднородны по своим морфологическим признакам. Путем проведения сравнительного анализа своих результатов и данных Маиляна (1954), Бахум обнаружил следующие изменения за прошедшие 35 лет. У «малотычинковой» формы наблюдалось динамичное увеличение средних значений количества жаберных тычинок с 26.58 до 27.69, а у «многотычинковой» формы – сокращение с 36.21 до 33.14. Кроме этого, у «малотычинковой» формы увеличилось среднее количество чешуй в боковой линии с 83.30 до 89.28, а у «многотычинковой» формы – наоборот, данный признак сократился с 92.45 до 89.91. У «малотычинковой» формы несколько увеличились также среднее число ветвистых лучей в спинном

Таблица 2. Морфометрические признаки севанского сига в 50-е и 80-е годы XX века.

Table 2. Morphological characters of the white-fish of Sevan Lake in 50-ies and 80-ies of the XX century.

Признак (Character)	Сиг-лудога оз. Севан (Маилян, 1954) (Ludoga white-fish from Sevan Lake)		Чудской сиг оз. Севан (Маилян, 1954) (White-fish of Chudskoe Lake from Sevan Lake)		Малотычинковый сиг (по Бахуму, 1989) (Lowstaminate white-fish)		Многотычинковый сиг (по Бахуму, 1989) (Multistaminate white-fish)	
	<i>M</i>	<i>m</i>	<i>M</i>	<i>m</i>	<i>M</i>	<i>m</i>	<i>M</i>	<i>m</i>
l_{smit} , мм	383.0	0.48	355.1	2.96	355.1	2.96	367.3	3.41
l_1	83.3	0.59	89.3	0.65	89.3	0.65	89.9	0.42
<i>D</i>	11.1	0.07	11.2	0.09	11.2	0.09	11.4	0.09
<i>A</i>	12.4	0.09	12.6	0.09	12.6	0.09	12.6	0.08
<i>sp.br.</i>	26.6	0.25	27.7	0.21	27.7	0.21	33.1	0.20
	% l_{smit}							
<i>prO</i>	5.3	0.06	5.2	0.06	5.4	0.05	5.2	0.05
<i>O</i>	4.0	0.02	4.2	0.03	4.5	0.04	4.4	0.04
<i>Oop</i>	9.8	0.07	10.4	0.09	10.2	0.06	10.3	0.06
<i>lc</i>	18.7	0.10	19.1	0.11	19.3	0.08	19.4	0.08
<i>hc</i>	–	–	13.9	0.10	13.7	0.09	13.8	0.08
l_{max}	5.4	0.05	5.4	0.06	5.6	0.08	5.6	0.06
h_{max}	2.0	0.03	–	–	–	–	–	–
l_{md}	7.0	0.06	7.4	0.06	7.5	0.06	7.5	0.06
<i>io</i>	5.7	0.06	–	–	5.4	0.04	5.4	0.04
<i>H</i>	25.9	0.18	27.1	0.33	21.8	0.17	21.4	0.21
<i>aD</i>	44.9	0.20	44.3	0.18	45.4	0.18	45.4	0.21
pD_2	42.6	0.18	42.9	0.19	41.2	0.26	41.3	0.21
lpc_2	13.4	0.11	13.6	0.12	12.5	0.11	12.7	0.11
<i>aV</i>	48.0	0.25	48.1	0.27	49.0	0.22	48.7	0.20
lD_1	12.4	0.10	12.4	0.09	11.3	0.12	11.6	0.11
hD_1	13.4	0.08	14.6	0.12	18.1	0.13	18.2	0.13
<i>lA</i>	11.4	0.08	12.2	0.10	11.7	0.09	12.0	0.11
<i>hA</i>	9.3	0.08	10.1	0.10	12.4	0.11	12.6	0.10
<i>lP</i>	14.3	0.13	14.9	0.12	15.5	0.10	15.8	0.11
<i>lV</i>	12.3	0.11	13.5	0.13	15.2	0.10	15.4	0.12
<i>PV</i>	30.8	0.18	30.6	0.15	29.1	0.20	29.1	0.20
<i>VA</i>	25.6	0.16	25.9	0.14	24.3	0.18	24.6	0.16
	% <i>lc</i>							
<i>prO</i>	28.3	0.17	27.0	0.23	28.0	0.23	–	–
<i>O</i>	21.8	0.15	21.4	0.16	23.5	0.18	–	–
<i>poO</i>	53.2	0.18	56.0	0.26	52.6	0.22	–	–
l_{max}	29.0	0.17	28.1	0.16	29.4	0.33	–	–
h_{max}	9.3	0.10	9.1	0.09	–	–	–	–
l_{md}	37.5	0.21	38.5	0.20	38.7	0.26	–	–
<i>io</i>	–	–	21.9	0.33	–	–	–	–

и анальном плавниках с 11.08 до 11.29 и с 12.43 до 12.60 соответственно. Согласно Бахуму (1989) картина изменчивости пластических признаков морфометрии сигов оз. Севан такова: у «малотычинковой» формы наблюдалось:

- 1) слабая тенденция увеличения длины рыла;
- 2) увеличение диаметра глаза, длины головы, нижней челюсти, высоты головы у затылка, спинного и анального плавников, антедорсального и антевентрального расстояний, длины осования анального, а также грудных и брюшных плавников;
- 3) уменьшение верхнечелюстной кости, наибольшей высоты тела, постдорсального, пектоцентрального и вентроанального расстояний, длины основания спинного плавника, сократилась длина хвостового стебля.

У «малотычинковой» формы наблюдалась несколько иная изменчивость морфометрических признаков: за прошедший период увеличилась – длина рыла, диаметр глаза, длины головы, верхнечелюстной кости, антевентрального, пектоцентрального расстояния, высота спинного и анального плавников, длины грудных и брюшных плавников; уменьшились – длина нижней челюсти, высота головы у затылка, наибольшая высота тела, постдорсальное и вентроанальное расстояния, основания спинного и анального плавников, сократилась длина хвостового стебля (Табл. 2).

Обобщая результаты своего сравнительного анализа, Бахум (1989) пришел к выводу, что процесс изменчивости у сигов оз. Севан носит довольно сложный характер, а направленность изменчивости тех или иных признаков не всегда совпадают друг с другом. Так, у «малотычинковой» формы (сига-лудоги) больше признаков, стремящихся к возрастанию (24 признака из 37), а у «малотычинковой» формы (чудского сига) – их меньше (18 признаков из 36).

Интересны также результаты проведенного Бахумом (1989) сравнения выборок «малотычинковой» и «малотычинковой» форм сига оз. Севан, когда между этими формами были обнаружены достоверные различия всего по 9 признакам из 38 изученных (23.7%), тогда как в 50-е годы эти различия составляли 24 признака из 35 изученных (68.6%) (Маилян 1954). Сглаживание различий между различными формами сига в оз. Севан за 50 летний период Бахум (1989) объяснял конвергентным развитием этих рыб в сходных условиях обитания, а также результатом

гибридизации и образованием единого, хотя и неоднородного по своим морфометрическим, кариологическим и биологическим особенностям, стада севанского сига.

Сглаживание морфометрических признаков «малотычинковой» и «малотычинковой» форм сига оз. Севан позволило нам статистически объединить и совместно рассматривать рассчитанные Бахумом (1989) индексы морфометрических признаков сигов оз. Севан. Согласно сравнительному анализу за прошедшее время между изученными Бахумом (1989) и нами выборками сига наблюдаются достоверные различия по соотношению к длине тела в длине рыла, высоте головы, ширине лба, наибольшей высоте тела, антедорсального и постдорсального расстояний, высоте спинного и анального плавников, а по соотношению к длине головы – в длине рыла, диаметру глаза, длине заглазничного расстояния. В целом из 30 сравниваемых нами морфометрических признаков (4 меристических и 26 пластических) достоверные различия наблюдались всего по 13 признакам (43 %) (Табл. 3). Сопоставляя полученные результаты с данными других авторов (Маилян 1954; Бахум 1989), можно заключить, что за прошедшие 45–50 лет у севанского сига высота головы у затылка по соотношению к длине тела имеет тенденцию к снижению, ширина лба – к сужению, наибольшая высота тела – к повышению, антедорсальное расстояние – снова к укорачиванию, постдорсальное расстояние – к удлинению, спинной и анальный плавники – к снижению, пектоцентральное и вентроанальное расстояния – к увеличению, а по отношению к длине головы наблюдаются некоторое уменьшение диаметра глаз и удлинение заглазничного расстояния головы. Часть этих и других различий можно объяснить размерной изменчивостью и экологической пластичностью морфометрических признаков, которая характерна и для других сиговых рыб.

Например, с ростом у ряпушки *Coregonus albula* меняются в основном те признаки, которые функционально связаны с движением и питанием. Так, у этой рыбы уменьшаются антедорсальное и пектоцентральное расстояния, длина хвостового стебля, увеличиваются высота спинного плавника, длины грудных и брюшных плавников (Халатян и Алексеева 1990). Однако тенденции изменения тех признаков, которые тесно связаны с внешними условиями обитания, таких как от-

Таблица 3. Сравнение морфометрических признаков сига оз. Севан.

Table 3. Comparison of the morphometric characters of the white-fish of Sevan Lake.

Признак (Character)	По неопубликованным данным Ш.А. Бахума (1986–1988 гг.) Unpublished data of Sh.A. Bachum (1986–1988)			Наши данные (1998–2000 гг.) Our data (1998–2000)			t _d
	M	m	n	M	m	n	
l_{smit} мм	361.75	2.47	189	283.0	1.65	60	26.51
ll ₁	89.56	0.39	189	87.4	1.04	60	1.94
D ₁	10.33*	0.06	189	10.3	0.12	60	0.22
A	11.59*	0.06	189	11.6	0.11	60	0.08
sp.br.	31.42	0.15	189	31.7	0.35	60	0.74
% l_{smit}							
prO	5.30	0.04	189	5.00	0.06	60	4.16
O	4.45	0.03	189	4.4	0.04	60	1.00
Oop	10.24	0.05	189	10.4	0.11	60	1.32
lc	19.34	0.06	189	19.3	0.11	60	0.29
l _{max}	5.59	0.05	189	5.6	0.07	60	0.12
l _{md}	7.54	0.05	189	7.6	0.06	60	0.47
hc	13.78	0.06	189	12.3	0.13	60	10.34
io	5.40	0.03	189	4.8	0.08	60	7.02
H	21.59	0.14	189	23.2	0.17	60	7.31
aD	45.41	0.14	189	44.0	0.20	60	5.76
pD ₁	41.18	0.17	189	41.9	0.18	60	2.91
lpc ₂	12.56	0.08	189	12.6	0.10	60	0.31
aV	48.82	0.15	189	49.0	0.23	60	0.66
lD ₁	11.45	0.08	189	11.7	0.11	60	1.83
hD ₁	18.11	0.09	189	16.3	0.13	60	11.45
lA	11.84	0.07	189	11.7	0.14	60	0.89
hA	12.48	0.08	189	10.6	0.17	60	10.01
lP	15.66	0.08	189	15.5	0.12	60	1.11
lV	15.30	0.08	189	15.4	0.12	60	0.69
PV	29.07	0.14	189	30.7	0.20	60	6.68
VA	24.48	0.12	189	25.4	0.25	60	3.32
% lc							
prO	27.95	0.25	93	25.7	0.22	60	6.76
O	23.48	0.18	93	22.8	0.19	60	2.60
Oop	52.56	0.22	93	54.0	0.53	60	5.51
lmax	29.40	0.33	93	29.0	0.35	60	0.83
lmd	38.68	0.20	93	39.2	0.25	60	1.62

Примечание: * – Для обеспечения однообразия в методике подсчета лучей в A и D₁ средние значения данных признаков нами уменьшены на единицу в данных Бахума (1989), который принимал последние два ветвистых луча этих плавников как два, а мы – как один.

Note: * – For providing monotony in a technique of calculation of beams in A and D₁ average values of these signs we reduced by unit in data of Bachum (1989) which accepted last two branchy beams of these fins as two, and we – as one.

носительные размеры глаз и наибольшей высоты тела, могут свидетельствовать о продолжающихся процессах морфологической адаптации сигов к изменяющимся экологическим условиям оз. Севан. Что касается числа жаберных тычинок на первой жаберной дуге, считающимся важным диагностическим признаком при определении таксономических отношений сиговых рыб (Правдин 1954; Решетников 1980), то к концу 90-х гг. прошлого века у севанских сигов наблюдается нечетко выраженная и статистически недостоверная двувёршинность в распределении числа по этому признаку при колебании в более узких пределах от 27 до 38 и среднем значении 31.7 (Рис. 2). В результате мы считаем, что к концу 90-х гг. прошлого века по числу жаберных тычинок уже не было возможным разделять сигов оз. Севан на мало- или многотычинковых.

Обобщая вышесказанное, можно заключить, что ранее отмеченные различия морфометрических признаков между отдельными формами или популяциями сига оз. Севан (Маилян 1954, 1957; Шапошникова 1971; Дадикян 1986; Маилян и Бахум 1987; Бахум 1989) к концу XX века были сглажены, и можно говорить об образовании морфометрически сравнительно однородной популяции (или популяций) сига в озере к началу нынешнего столетия. Мы допускаем также, что нестабильный гидрологический режим озера и антропогенный прессинг на популяцию сига и в последующем повлияют на формирование новых морфологических, а также биологических и экологических особенностей этой рыбы.

В заключение нам хотелось бы обсудить таксономическое положение севанского сига. В последнее время некоторые авторы (Kottelat and Freyhof 2007) полиморфного сига *Coregonus lavaretus* подразделяют на 44 вида, считая, что в каждом европейском озере обитает свой вид сигов. Большинство из этих видов – трудно диагностируемые и по хиатусу почти не различаются от других родственных видов. Как справедливо отмечает Решетников (2010), в данном случае необходимо, чтобы эти виды были диагностируемые, чтобы специалист смог установить видовую принадлежность особей, иначе выделение видов превращается в самоцель, а классификация становится бесполезной. Можно использовать и другой подход, когда виды со сложной внутривидовой структурой в ихтиологии рассматриваются как виды-комплексы (Решетников

2010) или полнокомплексные таксономические виды (Мина 1986, 2010) с группировками разного иерархического уровня с размытыми границами. Учитывая относительную эволюционную молодость полиморфного вида *Coregonus lavaretus* и незавершенность процессов его формообразования (Решетников 2010), а также отсутствие четкого диагноза нового таксона в работах Смолей и др. (1985) и Дадикяна (1986), впервые предложивших рассматривать севанского сига как новый подвид *Coregonus lavaretus sevanicus*, мы предлагаем рассматривать эту рыбу как экологическую форму сига *Coregonus lavaretus* без определенного таксономического статуса.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают глубокую благодарность Э.А. Тиграняну и Б.С. Туниеву за помощь и критические замечания, сделанные во время написания данной работы, а также рецензентам за труд критического чтения рукописи.

ЛИТЕРАТУРА

- Барач Г.П. 1940.** Рыбы Армении. *Труды Севанской гидробиологической станции*, **6**: 5–70.
- Бахум Ш.А. 1989.** Изучение гетерогенности севанских сигов методами морфобиологического и кариологического анализов. Автореферат кандидата биологических наук. Москва, 29 с.
- Габриелян Б.К. 2010.** Рыбы оз. Севан. Гитутюн. Ереван, 252 с.
- Дадикян М.Г. 1986.** Рыбы Армении. АН Арм ССР. Ереван, 245 с.
- Маилян Р.А. 1954.** Систематика севанских сигов. *Известия АН АрмССР. Биологические и сельскохозяйственные науки*. VII, **9**: 37–47.
- Маилян Р.А. 1957.** Сиги озера Севан. (Систематика, биология и промысел). *Труды Севанской гидробиологической станции*, **15**: 137–195.
- Маилян Р.А. и Бахум Ш.А. 1987.** Изучение гетерогенности популяций севанских сигов. *Ученые записки Ереванского государственного университета. Естественные науки*, **3**: 113–118.
- Мина М.В. 1986.** Микроэволюция рыб. Наука, Москва, 207 с.
- Мина М.В. 2010.** Стоит ли ихтиологам отказываться от концепции «полиморфного вида»? Актуальные проблемы современной ихтиологии (к 100-летию Г.В. Никольского). Сборник статей. Товарищество научных изданий КМК, Москва, 88–95.

- Новиков Г.Г. и Решетников Ю.С. 1969.** Исследования белкового состава сыворотки крови лососевых рыб. *Вопросы ихтиологии*, 9(1/54): 163–171.
- Оганесян Р.О., Пивазян С.А., Южакова Г.Г. и Бадалян Н.С. 1983.** Распределение сигов озера Севан в новых экологических условиях. *Труды Севанской гидробиологической станции*, 18: 145–153.
- Павлов Д.С., Поддубный С.А., Габриелян Б.К. и Крылов А.В. (Ред.). 2010.** Экология озера Севан в период повышения его уровня. Результаты исследований Российской-Армянской биологической экспедиции по гидроэкологическому обследованию озера Севан (Армения) (2005–2009 гг.). Наука ДНЦ, Махачкала, 348 с.
- Правдин И.Ф. 1954.** Сиги водоемов Карело-Финской ССР. Издательство АН СССР, Москва-Ленинград, 324 с.
- Правдин И.Ф. 1966.** Руководство по изучению рыб. Пищевая промышленность, Москва, 376 с.
- Пивазян С.А. 1979.** К изучению питания лососевых рыб озера Севан. *Труды Севанской гидробиологической станции*, 17: 153–161.
- Решетников Ю.С. 1963.** Об изменчивости сигов. *Зоологический журнал*, 42(8): 1187–1199.
- Решетников Ю.С. 1980.** Экология и систематика сиговых рыб. Наука, Москва, 301 с.
- Решетников Ю.С. 2010.** О центрах возникновения и центрах расселения в связи с распределением числа видов по ареалу на примере сиговых рыб. Актуальные проблемы современной ихтиологии (к 100-летию Г.В. Никольского). Товарищество научных изданий КМК, Москва, 62–87.
- Решетников Ю.С. и Лукин А.А. 2006.** Современное состояние разнообразия сиговых рыб Онежского озера и проблемы определения их видовой принадлежности. *Вопросы ихтиологии*, 46(6): 732–746.
- Рубенян А.Р. 1997.** Воспроизводство сига озера Севан. Автореферат диссертации кандидата биологических наук. Ереван, 25 с.
- Рухкян Р.Г. и Аракелян Г.Л. 1979.** Сравнительно-кариологический анализ севанских сигов. *Труды Севанской гидробиологической станции*, 17: 143–152.
- Рухкян Р.Г. и Аракелян Г.Л. 1980.** Кариологическое обоснование гибридного происхождения севанских сигов. В кн.: В.С. Кирпичникова (Ред.). Кариологическая изменчивость, мутагенез и гиногенез у рыб. Институт цитологии АН СССР, Ленинград: 32–42.
- Рухкян Р. Г., Бахум Ш.А. и Григорян Л.В. 1988.** Хромосомный полиморфизм у севанских сигов. *Биологический журнал Армении*, 41(9): 735–741.
- Сиделева В.Г. 2010.** Паттерны озерного видообразования и сопряжения с ним морфологическая и молекулярная дивергенция эндемичных рыб Байкала. Актуальные проблемы современной ихтиологии (к 100-летию Г.В. Никольского). Товарищество научных изданий КМК, Москва: 124–147.
- Смолей А.И. 1964.** О питании севанских сигов. *Известия АН АрмССР, биологические науки*, 17(6): 49–58.
- Смолей А.И. и Южакова Г.Г. 1979.** Материалы по состоянию запасов лососевых рыб озера Севан в 1971–1975 гг. *Труды Севанской гидробиологической станции*, 17: 212–220.
- Смолей А.И., Пивазян С.А. и Южакова Г.Г. 1985.** Состояние рыбных запасов в период понижения уровня озера Севан и перспективы их использования. *Труды Севанской гидробиологической станции*, 17: 199–344.
- Шапошникова Г.Х. 1971.** Сравнительно-морфологическое описание сигов рода *Coregonus* оз. Севан. *Вопросы ихтиологии*, 11(4): 575–586.
- Халатян О.В. и Алексева М.Ю. 1990.** Функциональная изменчивость морфологических признаков молоди ряпушки р. Индигирки на ранних этапах онтогенеза. Тезисы докладов Четвертого всесоюзного совещания по биологии и биотехнике разведения сиговых рыб. Ленинград: 71–72.
- Kottelat M. and Freyhof J. 2007.** Handbook of European freshwater fishes. Printed by Impero merie du Democrate SA, Delemont, Switzeland, Geneva, 646 p.

Представлена 14 февраля 2012; принята 30 августа 2012.