

## Фенотипическая пластичность и аллометрия краниологических признаков проходной и озерной форм обыкновенного сига *Coregonus lavaretus* (Linnaeus, 1758) как указание на неправомерность выделения вида *Coregonus pidschian*

Е. А. БОРОВИКОВА<sup>1, 2</sup>, Ю. В. КОДУХОВА<sup>1</sup>, А. В. СЕМЕНОВА<sup>3</sup>

<sup>1</sup>Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН  
152742, Ярославская обл., пос. Борок  
E-mail: elena.ibiw@gmail.com

<sup>2</sup>Институт биофизики Федерального исследовательского центра  
«Красноярский научный центр СО РАН»  
660036, Красноярск, Академгородок, 50/50

<sup>3</sup>Биологический факультет МГУ им. М. В. Ломоносова  
119234, Москва, Ленинские горы, д. 1, стр. 12

Статья поступила 11.11.2019

После доработки 30.12.2019

Принята к печати 20.02.2020

### АННОТАЦИЯ

Исследована изменчивость признаков черепа проходной и озерной жилой форм сига *Coregonus lavaretus* (Linnaeus, 1758) водоемов Карельского берега Белого моря. Показано, что для рассматриваемых признаков характерна значительная фенотипическая пластичность в зависимости от условий обитания рыбы. Обнаружена корреляция индексов краниологических признаков, за исключением индекса длины рыла, с длиной тела и/или длиной головы рыбы (аллометрический эффект). С учетом полученной информации обсуждается необоснованность применения признаков черепа для описания разных видов сегов, а также ставится вопрос о валидности видов *C. pidschian* и *C. oxyrinchus*, выделенных в том числе и на основе краниологических признаков.

**Ключевые слова:** сеговые рыбы, краниологические признаки, проходная форма сига, жилая форма сига, изменчивость, аллометрический эффект, видовой статус.

Сеговые рыбы (Salmoniformes: Salmonidae: Coregoninae) являются важной составной частью ихтиофауны северных водоемов: группа включает целый ряд видов, многие из которых отличаются высоким морфологическим и экологическим разнообразием [Решетников, 1980; Барская и др., 2008]. Кроме того, сеговые имеют важное хозяйственное и промысловое значение, активно развивается искусственное воспроизводство отдельных представите-

лей подсемейства [Рыжков, 2013; Костюничев и др., 2015]. Связано это с тем, что эти рыбы издавна занимали важное место в питании многих народов. “Белая рыба – сиг – вкусна и питательна, ей нет равных в мире...”, – так писал более ста лет назад выдающийся натуралист Э. Сетон-Томпсон [1987 (1911), с. 166]. Недавние исследования полностью подтвердили его слова. Оказалось, что многие виды подсемейства, в том числе и ряд популяций обыкновенного сига, *Coregonus lavaretus* (Linnaeus, 1758), отличаются высоким содержанием в мышцах полиненасыщенных жирных кислот (ПНЖК) – важного компонента рациона питания человека [Gladyshev et al., 2017].

Высокое морфоэкологическое разнообразие и хозяйственное значение сиговых привели к тому, что эта группа рыб стала важным объектом эволюционных и эмбриологических исследований [Сычевская, 1988; Попов, Сендек, 2003; Китаев, 2004; Bernatchez, 2004; Смирнов и др., 2009; Решетников, Богданов, 2011; Черняев, 2017]. Развитию как теоретических, так и прикладных знаний о сиговых рыбах также способствует и наличие спорных вопросов о систематическом статусе ряда их морфоэкологических форм.

В частности, некоторые систематики разделяют обыкновенного сига, *C. lavaretus*, на десятки видов. Эта точка зрения отражена в сводке по рыбам Европы [Kottelat, Freyhof, 2007]. Следует отметить, однако, что для многих из вновь выделенных “видов” эффективность идентификации по предложенным диагностическим признакам очень низка [Etheridge et al., 2012].

Кроме того, многочисленные работы свидетельствуют о высокой фенотипической пластичности обыкновенного сига в зависимости от условий обитания [обзор: Боровикова, Махров, 2013]. Показано, что симпатрические формы, живущие в озерах, в каждом водоеме возникают независимо [обзор: Боровикова, Махров, 2009], а при изменении условий среды могут исчезать, сливаясь друг с другом [Vonlanthen et al., 2012]. Казалось бы, до прояснения ситуации логично “не множить сущности без необходимости” и считать эти формы принадлежащими к одному виду. Однако налицо другая тенденция – без веских дополнительных исследований таксономический статус разных форм сига повышается.

Так, до сих пор не ясны взаимоотношения озерных форм обыкновенного сига с проходными его формами. Проходной сиг-пыжьян, широко распространенный в Северном Ледовитом океане, до недавнего времени считался подвидом обыкновенного сига, *C. lavaretus pidschian* (Gmelin) [Решетников, 1980]. Тем не менее в сводке Н. Г. Богуцкой и А. М. Насеки [2004] он возведен в ранг самостоятельного вида *Coregonus pidschian* (Gmelin, 1789). В отдельные виды выделяют проходных и полупроходных сигов Балтийского и Северного морей [Freyhof, Schöter, 2005].

Важно отметить, что при изучении разнообразия, систематического положения и эволюции обыкновенного сига Западной Европы существуют определенные проблемы методического плана. Так, во-первых, вследствие значительной антропогенной нагрузки ряд популяций и форм сига в настоящее время исчезли. В частности, в бассейне Северного моря утрачена форма, рассматриваемая как эндемичный вид *Coregonus oxyrinchus* (Linnaeus, 1758) [Freyhof, Schöter, 2005]. Поскольку представители этой формы не встречаются в указанном регионе уже более семидесяти лет, верифицировать диагностические признаки и определить степень отличия их от других форм обыкновенного сига не представляется возможным.

Во-вторых, на генотипический фон ряда европейских популяций сиговых большое влияние оказали искусственные переселения рыб из одних водоемов в другие, проводимые в течение многих веков, в частности, монастырями [Mehner et al., 2018]. Поэтому вполне вероятно, что многие популяции сига Европы, характеризующиеся уникальными чертами, могут быть гибридными, и их уникальность обусловлена промежуточным проявлением признаков двух разных предковых форм/популяций. Видимо, с искусственным вселением из Сибири связаны необычные генетические особенности сигов восточной части Балтийского моря [Кудерский, 2015; Sendek et al., 2017]. Таким образом, для корректного анализа информации о морфоэкологическом разнообразии и генетическом полиморфизме той или иной популяции необходимо учитывать сведения об использовании ее в хозяйственной деятельности человека, если таковые имеются.

Исходя из вышесказанного для изучения взаимоотношений жилых и проходных форм

обыкновенного сига нами выбран Карельский берег Белого моря, где воздействие искусственного разведения на его популяции минимально. Соловецкий монастырь, расположенный на Белом море, проводил вселения сиговых рыб в водоемы только Соловецкого архипелага [Алексеева, Махров, 2017]. Искусственное воспроизводство сига Карельского берега начато лишь несколько лет назад [Боровикова, Кодухова, 2018], при этом молодь сига вселяется только в тот водоем, откуда были взяты производители – в р. Кереть, что предотвращает смешивание разных популяций сига этого региона друг с другом.

Проходной сиг рек Карельского берега (включая р. Кереть) описан И. Ф. Правдиным [1954] как *C. lavaretus pidschian* n. *pidschianoides* Pravdin, и имеет 23–30, в среднем 24, жаберных тычинок на первой жаберной дуге (малотычинковая форма). В некоторых озерах Карельского берега, включая Лоухское озеро, обитает сиг пыжьяновидный озерный, *C. lavaretus pidschian* n. *pidschianoides* subn. *lacus* Pravdin, также имеющий небольшое число тычинок – 22–29, в среднем 25–26. Однако в ряде озер встречаются сиги с большим числом тычинок, в частности “топозерский правдинский сиг” (*C. lavaretus pravdinianus* n. *toposericus* Pravdin). В оз. Лоухское он обитает симпатрично с малотычинковой формой и имеет 31–34 жаберные тычинки (среднетычинковая форма) [Правдин, 1954].

Учитывая высокую пластичность признаков внешней морфологии сигов [Боровикова, Махров, 2013], актуальной задачей является сравнение проходной и озерной форм сига по краниологическим признакам. Сведения о различиях по этим признакам других форм и популяций сига имеются в литературе [Шапошникова, 1973; Лебедев, 1982; Schmoll, 1991; Heese, 1992; Зуйкова и др., 2011; Симоненко и др., 2016]. Однако, к сожалению, точно не известно, насколько велика фенотипическая пластичность и аллометрия признаков черепа у представителей рода *Coregonus*. Для ряда других групп рыб, в том числе для филогенетически близких сиговым лососевых, показано, что остеологические признаки могут иметь высокий уровень фенотипической пластичности [Romanov, 1984; Adams et al., 2003; Yurtseva et al., 2010]. Кроме того, для ряда рыб в литературе есть сведения и о проявлении

аллометрических эффектов у этих признаков [Романов, 1983; Алексеев, 1990, 1994; Alekseyev, Power, 1995; Васильева, 1999; Frederich et al., 2008; Saltykova et al., 2015].

Поскольку краниологические признаки могут иметь большое практическое значение, в частности, для идентификации видов и даже внутривидовых форм, целью нашей работы стало изучение фенотипической пластичности и аллометрии признаков черепа жилой и проходной форм обыкновенного сига *C. lavaretus*, а также оценка пригодности их для диагностики разных его форм и популяций.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Изучены выборки диких сигов из рек Кереть и Черная, а также оз. Лоухское в бассейне р. Кереть. Все водоемы, где проводился лов, расположены на Карельском берегу Белого моря (рис. 1). Длина р. Кереть 90,1 км, р. Черной – 20,2 км, площадь оз. Лоухское – 64,3 км<sup>2</sup> [Каталог..., 2001]. Кроме того, в анализ включена небольшая выборка сигов, содержащихся на Выгском рыбноводном заводе. Эти особи были отловлены сотрудниками рыбноводного хозяйства в р. Кереть в ноябре 2015 г. и до проведения настоящего исследования содержались в заводских условиях, что составило около года.

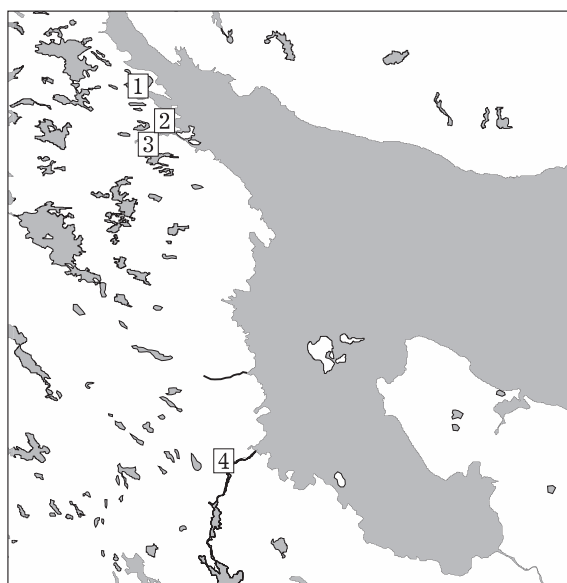


Рис. 1. Карельский берег Белого моря. Цифрами отмечены точки сбора материала: 1 – р. Черная, 2 – р. Кереть (оз. Заборное, РУЗ), 3 – оз. Лоухское; 4 – пос. Сосновец, Выгский рыбноводный завод

Материал для исследования из природных водоемов и завода собран в 2016–2018 гг., всего проанализировано 103 особи (табл. 1). Отлов рыб в реках осуществляли сетными орудиями лова, в озере – удочкой. В ходе общего биологического анализа измеряли длину тела (TL), длину по Смитту (FL), длину до конца чешуйного покрова (SL), вес (Q) и определяли пол. Кроме того, для выборок из р. Кереть, оз. Лоухское и Выгского завода проводили полный морфометрический анализ согласно схеме измерений сиговых рыб [Правдин, 1966],

в рамках которого подсчитывали число жаберных тычинок на первой жаберной дуге слева. В случае сига из р. Черной в нашем распоряжении были только головы, поэтому для него выполнены лишь некоторые промеры головы.

Головы рыб целиком фиксировались в 96%-м этиловом спирте или поваренной соли и доставлялись в лабораторию для дальнейшего краниологического анализа. Методика краниологического анализа детально описана в нашей предыдущей работе [Боровикова, Кодухова, 2018]. Выполняли промеры две-

Т а б л и ц а 1

**Размерные характеристики тела и черепа и число жаберных тычинок сига исследованных выборок**

Признак*	р. Кереть, 2016 г. (25 экз.)	р. Черная, 2018 г. (38 экз.)	оз. Лоухское, 2016 –2017 гг. (33 экз.)	Выгский завод, 2016 г. (7 экз.)
Длина по Смитту, мм	319,3 ± 34,51 263,0 –378,5	–	230,0 ± 35,31 183,0 –369,0	305,1 ± 20,50 286,5 –343,0
Длина черепа, мм	41,9 ± 4,12 36,1 –50,1	18,7 ± 0,97 17,0 –21,0	31,4 ± 4,50 25,0 –44,0	42,0 ± 3,33 37,2 –46,3
Число жаберных тычинок на первой жаберной дуге слева	26 (26) 24 –36	–	27 (27) 20 –35(48)	(25,5)** 24 –27
Ширина черепа в % длины черепа:				
<i>ethmoidale laterale</i>	32,0 ± 1,56 28,0 –35,1	28,0 ± 1,68 24,9 –33,1	31,1 ± 2,46 27,4 –40,3	26,0 ± 4,80 20,1 –32,9
заднего края <i>ethmoidale laterale</i>	24,0 ± 1,47 21,2 –27,3	20,6 ± 1,61 17,1 –24,2	25,4 ± 2,44 21,1 –30,4	22,5 ± 2,81 19,5 –27,6
<i>sphenoticum</i>	51,9 ± 1,96 48,0 –55,4	49,5 ± 2,46 44,8 –56,3	54,9 ± 3,59 42,8 –60,5	51,2 ± 2,48 48,2 –55,6
<i>ptericum</i>	49,7 ± 2,03 45,6 –53,4	48,0 ± 2,94 37,0 –53,7	52,1 ± 3,82 37,7 –59,6	48,9 ± 1,94 46,1 –51,8
Высота черепа в % длины черепа:				
<i>ethmoidale laterale</i>	22,8 ± 1,24 19,9 –25,3	20,3 ± 3,06 17,2 –23,4	24,2 ± 2,46 19,0 –30,2	19,6 ± 2,55 16,8 –23,5
переднего края <i>prooticum</i>	40,3 ± 1,57 37,0 –42,6	35,9 ± 2,04 32,1 –40,0	42,1 ± 2,43 37,0 –46,7	40,9 ± 2,46 38,0 –44,8
от основания <i>basioccipitale</i> до вершины <i>supraoccipitale</i>	42,5 ± 2,05 36,9 –46,2	34,4 ± 2,61 28,7 –38,3	40,5 ± 2,45 34,4 –45,2	42,1 ± 2,10 39,2 –44,2
длина рыла в % длины черепа	31,6 ± 1,24 29,4 –34,5	31,3 ± 2,00 25,4 –36,1	30,2 ± 3,32 25,0 –38,8	28,1 ± 2,75 25,0 –32,4
длина <i>maxillare</i> в % длины черепа	34,7 ± 2,07 32,4 –39,5	36,1 ± 2,05 32,3 –40,9	38,0 ± 2,14 33,3 –42,2	35,0 ± 1,43 33,2 –36,8
проксимальная часть <i>maxillare</i> в % ее дистальной части	62,0 ± 6,71 52,0 –79,8	58,7 ± 5,81 49,1 –72,9	77,1 ± 8,76 64,9 –92,9	59,3 ± 6,64 49,1 –65,7

П р и м е ч а н и е. Прочерк – нет данных.

\* Для непрерывных величин приведены значения средней ± стандартное отклонение и интервал варьирования; для дискретного признака “число жаберных тычинок” приведены мода (медиана) и интервал варьирования.

\*\* Для выборки с Выгского завода мода не вычисляется.

надцати параметров черепа согласно схеме Г. Х. Шапошниковой и В. А. Клюканова [1974] (рис. 2). В дальнейшем для проведения сравнительного анализа использовали не абсолютные значения показателей, а индексы (см. табл. 1).

Обработку полученных результатов проводили в пакетах программ Excel 2016 (Microsoft Corporation) и Statistica 10 (StatSoft Inc.). Для анализа данных о внешней морфологии сига и параметров черепа использовали основные статистические характеристики: среднее значение признака, интервал варьирования, стандартное отклонение и др., для дискретных признаков (число жаберных тычинок) вычисляли моду и медиану.

Для оценки значимости различий выборок по числу жаберных тычинок (дискретный

признак) использовали непараметрический U-критерий Манна – Уитни. Перед оценкой значимости различий для признаков с непрерывным распределением значений проверяли нормальность их распределения с использованием критерия Шапиро – Уилка. В случае, если значения признаков для двух сравниваемых выборок были распределены нормально, значимость различий оценивали с помощью *t*-критерия Стьюдента. Однако, если гипотеза о нормальности распределения значений признаков хотя бы для одной из сравниваемых выборок не подтверждалась, использовали непараметрический U-критерий. Этот же критерий применяли для оценки значимости различий по всем анализируемым признакам при попарных сравнениях выборок рек Кереть

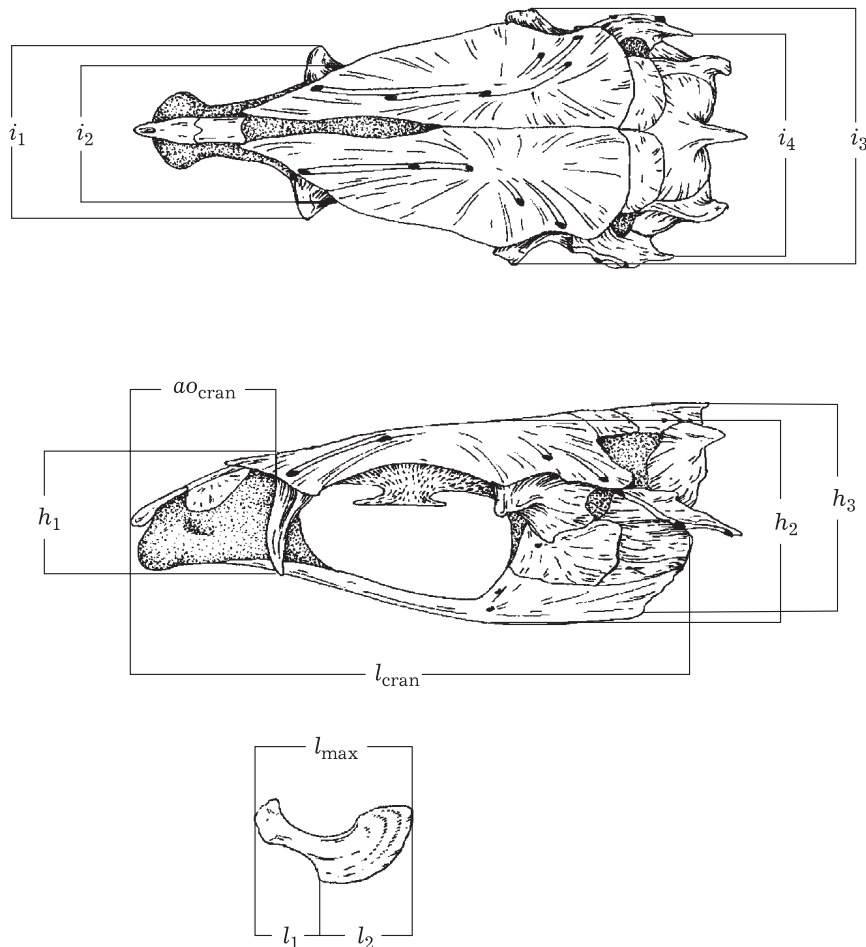


Рис. 2. Схема промеров черепа сига. Обозначения:  $l_{cran}$  – длина черепа; ширина черепа на уровне:  $i_1$  – *ethmoidale laterale*,  $i_2$  – заднего края *ethmoidale laterale*,  $i_3$  – *sphenoticum*,  $i_4$  – *pteroiticum*; высота черепа на уровне:  $h_1$  – *ethmoidale laterale*,  $h_2$  – переднего края *prooticum*,  $h_3$  – от основания *basioccipitale* до вершины *supraoccipitale*;  $ao_{cran}$  – длина рыла;  $l_{max}$  – длина *maxillare*;  $l_1$  – длина проксимальной части *maxillare*;  $l_2$  – длина дистальной части *maxillare*

и Черная и оз. Лоухское с выборкой Выгского завода в связи с малочисленностью последней. Корреляции индексов краниологических признаков с длиной по Смитту и длиной черепа сига оценивали в программном пакете Statistica 10 (StatSoft Inc.).

## РЕЗУЛЬТАТЫ

Анализ полученных данных показал, что число жаберных тычинок сига р. Кереть и оз. Лоухское лишь у нескольких особей выходит за пределы значений, типичных для малотычинковой формы (см. табл. 1). Поскольку для рыб с числом тычинок более 30 существенных различий по анализируемым признакам с остальным массивом рыб выявлено не было, их в ходе статистического анализа не выделяли в отдельные от малотычинковых сигов группы, а анализировали в составе единой выборки из каждого водоема.

Сиги из разных водоемов существенно отличались размерами тела (см. табл. 1, 2; рис. 3). Самыми мелкими оказались сиги р. Черной: хотя мы и не располагали данными о длине тела особей из этой выборки, для них характерны наименьшие размеры головы.

Как оказалось, значительную вариацию в размерах рыб необходимо учитывать в интерпретации полученных результатов: корреляционный анализ выявил зависимость ряда индексов краниологических признаков от длины тела и длины черепа (табл. 3). Направление зависимости для них варьирует: положительные корреляции отмечены с длиной черепа, в то время как с длиной тела в большинстве случаев выявлены слабые отрицательные связи (см. табл. 3).

Следует отметить, что единственным признаком, который не проявляет зависимость ни от размеров тела, ни от длины головы у рыб из всех выборок в целом, является длина рыла, выраженная в % длины черепа (см. табл. 3).

Попарное сравнение параметров черепа рыб из разных выборок выявило значимые различия для ряда из них (см. табл. 2). Однако, учитывая результаты корреляционного анализа, почти во всех случаях эти различия можно объяснить аллометрическим эффектом (см. табл. 3).

Особо следует подчеркнуть, что некоторые морфологические признаки оказались

значимо различными для рыб, принадлежащих одной популяции, но какое-то время живших в разных условиях. Так, дикие сиги р. Кереть и сиги из этой же популяции, проведенные почти год на рыбоводном заводе, достоверно различаются длиной рыла: у рыб, отловленных на заводе, длина рыла оказалась значимо меньше, чем у рыб из реки. Кроме того, сиги завода имеют череп значимо более узкий и менее высокий по сравнению с речным сигом (табл. 1–3; рис. 3, а, б). При этом по длине тела сига из реки и завода существенно не отличаются.

## ОБСУЖДЕНИЕ

**Высокая изменчивость краниологических признаков сиговых.** Выявленный у сига аллометрический эффект для краниологических признаков на первый взгляд кажется неожиданным. Здесь следует отметить, что ранее аллометрия этих признаков у сиговых просто не изучалась, поскольку остеологические различия считались “наиболее надежными критериями” для построения системы сигов [Шапошникова, 1968].

Единственным параметром головы, для которого аллометрические эффекты оказались выражены в наименьшей мере, является относительная длина рыла. Однако этот признак изменился за год жизни рыб на рыбоводном заводе, что свидетельствует о его высокой фенотипической пластичности (см. табл. 1). Ранее показано различие биохимических особенностей сигов из р. Кереть и рыбоводного завода [Гладышев и др., 2018]. Очевидно, естественная и искусственная среды обитания различаются по многим признакам, и сиг адаптируется к новым условиям, что находит отражение во внешней морфологии рыбы.

Интересно, что в популяции оз. Лоухское присутствуют особи с параметрами рыла, характерными как для керетского дикого сига, так и сига с завода (см. табл. 1). Этот факт говорит о широкой норме реакции данного признака, что, очевидно, и дает возможность сигу легко приспосабливаться к разным условиям среды.

Высокая фенотипическая пластичность относительной длины рыла заставляет серьезно усомниться в целесообразности выделения в отдельный вид проходного (или полупроходного) сига бассейна Северного моря – *Core-*

Т а б л и ц а 2  
Оценки значимости попарных различий между исследованными выборками сига

Признак	Сравниваемая пара выборок					
	Ч-К	К-Л	Ч-Л	Ч-З	К-З	З-Л
Длина по Смитту	-	<b>0,00000*</b>	-	-	0,374062*	<b>0,000121*</b>
Длина черепа	<b>0,00000</b>	<b>0,00000*</b>	<b>0,00000*</b>	<b>0,000033*</b>	0,837471*	<b>0,000372*</b>
Число жаберных тычинок	-	0,486292*	-	-	0,282460*	0,125507*
Ширина черепа в % длины черепа:						
<i>ethmoidale laterale</i>	<b>0,00000*</b>	<b>0,031467*</b>	<b>0,00000*</b>	0,100154*	<b>0,008196*</b>	<b>0,022721*</b>
заднего края <i>ethmoidale laterale</i>	<b>0,00000</b>	<b>0,013774</b>	<b>0,000000</b>	0,093852*	0,083239*	<b>0,022721*</b>
<i>sphenoticum</i>	<b>0,000122*</b>	<b>0,000112*</b>	<b>0,00000*</b>	0,113770*	0,438380*	<b>0,006825*</b>
<i>pteroiticum</i>	<b>0,005770*</b>	<b>0,000873*</b>	<b>0,00000*</b>	0,442933*	0,294437*	<b>0,006128*</b>
Высота черепа в % длины черепа:						
<i>ethmoidale laterale</i>	<b>0,00000</b>	<b>0,010745</b>	<b>0,000000</b>	0,389129*	<b>0,009369*</b>	<b>0,001057*</b>
переднего края <i>prooticum</i>	<b>0,00000</b>	<b>0,001470</b>	<b>0,000000</b>	<b>0,000160*</b>	0,749658*	0,285584*
от основания <i>basioscapitale</i> до вершины <i>supraoccipitale</i>	<b>0,00000</b>	<b>0,002292</b>	<b>0,000000</b>	<b>0,000033*</b>	0,784464*	0,134914*
длина рыла в % длины черепа	0,531127	0,059749	0,102418	<b>0,007416*</b>	<b>0,004710*</b>	0,121528*
длина <i>maxillare</i> в % длины черепа	0,050019*	<b>0,00000*</b>	<b>0,00000*</b>	0,204637*	0,438380*	<b>0,002205*</b>
проксимальная часть <i>maxillare</i> в % ее дистальной части	<b>0,008093*</b>	<b>0,000004*</b>	<b>0,000337*</b>	0,605352*	0,494125*	<b>0,000139*</b>

Признаки: З – Выгский завод, К – р. Кереть, Л – оз. Лоухское, Ч – р. Черная. Жирным шрифтом отмечены значения, достоверные на уровне  $p < 0,05$ . Результаты, полученные с использованием U-критерия Манна – Уитни, отмечены звездочкой (\*); в остальных случаях оценка значимости различий проводилась с использованием t-критерия Стьюдента.

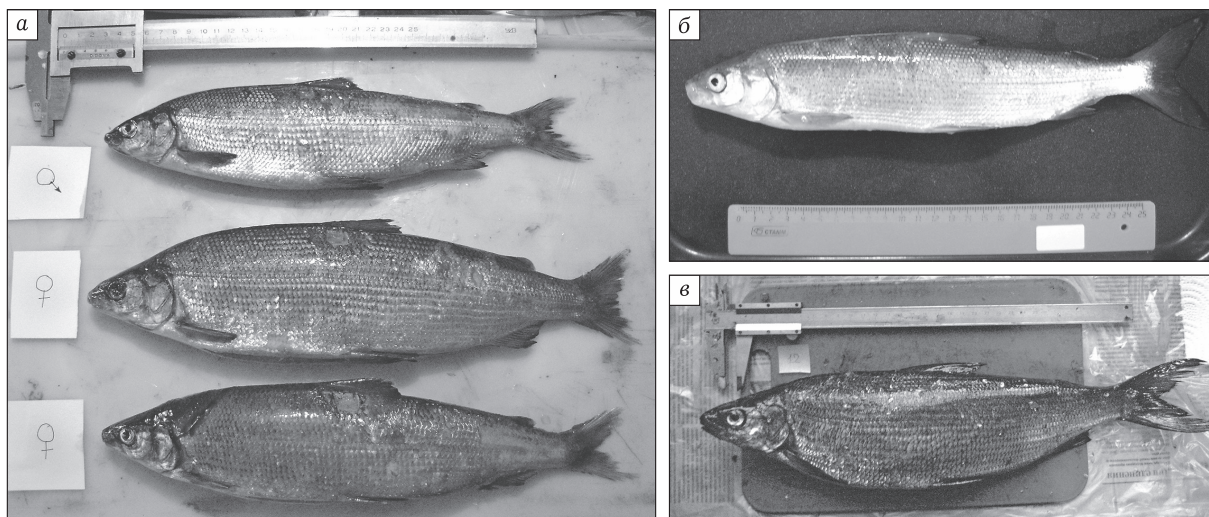


Рис. 3. Сиги водоемов Карельского берега Белого моря.  
 а – А. сиг р. Кереть; б – сиг Выгского рыбоводного завода; в – сиг оз. Лоухское

*gonus oxyrinchus*, для которого характерно длинное рыло [Freyhof, Schöter, 2005]. Кроме того, полученные нами результаты ставят под вопрос и валидность муксуна (*C. muksun* Pallas, 1814), поскольку он отличается от обыкновенного сига лишь формой черепа [Решетников, 1980], а генетических маркеров для

этих двух видов на данный момент не обнаружено [обзор: Боровикова, Махров, 2009].

**Происхождение и систематический статус жилой и проходной форм обыкновенного сига.** Отсутствие устойчивых краниологических различий между выборками озерного и проходного сегов свидетельствует в поль-

Т а б л и ц а 3  
 Корреляции индексов краниологических признаков с длиной по Смитту и длиной черепа у сига исследованных выборок

Признак	Все выборки		р. Кереть		оз. Лоухское		Выгский завод		р. Черная
	FL*	$l_{cran}$	FL	$l_{cran}$	FL	$l_{cran}$	FL	$l_{cran}$	$l_{cran}$
$i_1$	0,09	<b>0,42</b>	0,31	0,23	0,17	0,22	0,36	0,27	<b>-0,35</b>
$i_2$	-0,19	<b>0,49</b>	<b>0,41</b>	0,25	0,00	-0,01	0,61	0,41	0,14
$i_3$	<b>-0,27</b>	<b>0,29</b>	0,20	0,04	0,22	-0,01	-0,09	-0,48	-0,21
$i_4$	-0,22	<b>0,19</b>	0,13	-0,10	0,18	-0,02	0,23	-0,09	<b>-0,42</b>
$h_1$	-0,23	<b>0,33</b>	0,27	0,17	0,08	0,02	0,62	0,41	-0,23
$h_2$	<b>-0,26</b>	<b>0,54</b>	0,10	-0,12	0,15	-0,10	-0,51	-0,64	-0,12
$h_3$	<b>0,46</b>	<b>0,77</b>	0,16	-0,05	<b>0,40</b>	0,32	-0,34	-0,44	-0,23
$ao_{cran}$	0,14	-0,05	<b>0,55</b>	<b>0,59</b>	-0,07	-0,04	0,29	0,57	<b>0,34</b>
$l_{max}$	<b>-0,48</b>	-0,19	0,27	0,24	-0,10	-0,31	-0,27	-0,38	0,00
Проксимальная часть $l_{max}$ в % от дистальной части	<b>-0,54</b>	0,18	-0,02	0,05	0,08	0,01	-0,06	0,23	0,20

П р и м е ч а н и е. FL – длина по Смитту; обозначения признаков черепа соответствуют указанным на рис. 2. Выделенные жирным шрифтом корреляции значимы на уровне  $p < 0,05$ .

\* Корреляция с длиной по Смитту оценивалась для выборок р. Кереть, оз. Лоухское и Выгского рыбоводного завода, поскольку для сига р. Черной промеры длины отсутствовали.



зу того, что эти формы не заслуживают присвоения им разного систематического статуса. Дифференциация этих выборок по внешнеморфологическим признакам незначительна и обусловлена особенностями их экологии (питание, движение в пространстве), хиатуса ни по одному из них не наблюдается [Боровикова, Кодухова, 2018]. Таким образом, нет никаких оснований утверждать, что озерные и проходные формы малотычинкового сига бассейна Белого моря относятся к разным видам.

Можно предположить, что вид “пыжьян” все-таки существует и включает в себя жилую популяцию только малотычинкового сига оз. Лоухское. Однако исследование морфологии малотычинкового и многотычинкового сигов этого водоема также показало очень незначительный уровень различий между ними [Гуричев и др., 2005]. Не выявлено между этими формами и значимой дифференциации в частотах аллелей генов, кодирующих аллозимы [Сендек и др., 2005а].

Масштабный анализ распределения гаплотипов митохондриальной ДНК (мтДНК) в жилых и проходных популяциях сига Европейского севера России, включая и сига р. Кереть, показал, что заселение этого региона происходило из нескольких рефугиумов. В рефугиумах в период относительно изолированного существования популяций сига друг от друга формировались специфичные группы, или линии, гаплотипов (филогенетические линии мтДНК). В ходе же обширной радиации сиговых при отступлении ледника и совместного обитания представителей разных линий происходила их интенсивная гибридизация, что привело к отсутствию четкой генетической дифференциации между какими-либо группами популяций рассматриваемого региона [Боровикова, Малина, 2018].

Таким образом, популяции сига-пыжьяна не имеют ни четкой морфологической, ни четкой генетической границы с другими популяциями обыкновенного сига, населяющими бассейн Белого моря, что не позволяет выделять их не только в отдельный вид, но и подвид. Этот вывод хорошо согласуется с генетическими данными о сипе-пыжьяне других регионов. В частности, очень низкий уровень генетической дифференциации отмечен между жилой и полупроходной формами пыжьяна бассейна Печоры [Шубин и др., 1997].

В Сибири сиг-пыжьян также не дифференцирован от других форм обыкновенного сига: генетические исследования позволили описать обширную зону интерградации разных форм *Coregonus lavaretus* на юге этого региона [Бочкарев и др., 2017].

В ходе исследования разнообразия микросателлитов в большом числе выборок нескольких форм сига бассейна Балтийского моря, как жилых, так и проходных, оказалось, что выборки одних и тех же форм сигов из разных водных систем не кластеризуются вместе [Säisä et al., 2008]. Видимо, и в бассейне Балтики дифференциация сигов на проходные и жилые формы происходит независимо в разных водных системах. Таким образом, полифилетичное происхождение этих форм не позволяет считать их отдельными видами или подвидами.

Наш вывод о конспецифичности жилых и проходных сигов бассейна Белого моря хорошо согласуется с данными о высоком генетическом сходстве или идентичности экологических форм других видов рыб и миноги этого региона: атлантического лосося *Salmo salar* Linnaeus, 1758 [Tonteri et al., 2005], кумжи *Salmo trutta* Linnaeus, 1758 [Makhrov et al., 2002], арктического гольца *Salvelinus alpinus* (Linnaeus, 1758) [Махров и др., 2019], ряпушки *Coregonus albula* (Linnaeus, 1758) [Borovikova et al., 2013], тихоокеанской миноги *Lethenteron camtschaticum* Tilesius, 1811 [Artamonova et al., 2015]. Жилая и проходная формы кумжи могут даже входить в состав одной популяции [Кузицин, 2010], жилая форма атлантического лосося получена из проходной экспериментально [Махров и др., 2013]. На Европейском Севере известна только проходная форма азиатской корюшки *Osmerus mordax* Mitchil, 1814 [Сидоров, Решетников, 2014; Семенова и др., 2019], но европейская корюшка *Osmerus eperlanus* (Linnaeus, 1758) образует в этом регионе и озерную, и полупроходную форму [Сендек и др., 2005б; Артамонова и др., 2020].

## ВЫВОДЫ

1. Для краниологических признаков обыкновенного сига *Coregonus lavaretus* выявлена значительная фенотипическая пластичность и аллометрия индексов краниологических при-

знаков, что ставит под вопрос возможность их использования в систематике данной группы.

2. Для жилых и проходных форм обыкновенного сига наблюдается перекрывание диапазонов изменчивости краниологических признаков. Отсутствие устойчивых краниологических различий между выборками озерного и проходного сегов Карельского берега Белого моря свидетельствует в пользу того, что эти формы не заслуживают присвоения им разного систематического статуса. Более того, полученные результаты позволяют сомневаться в валидности видов *Coregonus pidschian* и *C. oxyrinchus*, выделенных с использованием в том числе и признаков черепа.

Авторы глубоко признательны В. В. Игнатенко и сотрудникам Выгского рыбоводного завода за помощь в сборе материала, А. А. Махрову за обсуждение материала и помощь при работе с текстом, а также С. Р. Знаменскому за рекомендации по статистической обработке данных. Статья подготовлена при финансовой поддержке гранта РНФ № 16-14-10001.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Алексеев С. С. Онтогенетическая изменчивость диагностических признаков острорылого и тупорылого ленка: о возможной роли гетерохроний в становлении разнообразия рода *Brachymystax* // Зоол. журн. 1990. Т. 69, № 7. С. 80–88.
- Алексеев С. С. Формирование морфологических различий между острорылым и тупорылым ленком (род *Brachymystax*, Salmonidae) в онтогенезе и роль гетерохроний в их дивергенции // Вопр. ихтиологии. 1994. Т. 34, № 6. С. 759–773.
- Алексеева Я. И., Махров А. А. О происхождении ряпушки на Соловецких островах: архивные документы в исследовании микроэволюции // Природа. 2017. № 7. С. 37–46.
- Артамонова В. С., Махров А. А., Попов И. Ю., Спицын В. М. Европейская корюшка *Osmerus eperlanus* (Linnaeus, 1758) на острове Колгуев (Баренцево море) и причины, ограничивающие распространение этого вида в Арктике // Сиб. экол. журн. 2020. Т. 27, № 2. С. 160–166.
- Барская Ю. Ю., Иешко Е. П., Лебедева Д. И. Паразиты лососевидных рыб Фенноскандии. Петрозаводск: КНИЦ РАН, 2008. 168 с.
- Богущая Н. Г., Насека А. М. Каталог бесчелостных и рыб пресных и солоноватых вод России с номенклатурными и таксономическими комментариями. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2004. 389 с.
- Боровикова Е. А., Кодухова Ю. В. Особенности морфологии, экологии и полиморфизма мтДНК сига (*Coregonus lavaretus* L.) р. Кереть как нового объекта искусственного воспроизводства // Сиб. экол. журн. 2018. Т. 25, № 3. С. 280–292. [Borovikova E. A., Kodukhova Yu. V. Specific features of morphology, ecology, and mitochondrial DNA polymorphism of the whitefish (*Coregonus lavaretus* L.) from the Keret' River as a new object for artificial propagation // Contemporary Problems of Ecology. 2018. Vol. 11, N. 3. P. 259–270.]
- Боровикова Е. А., Малина Ю. И. Филогеография сига (*Coregonus lavaretus* L.) водоемов северо-запада европейской территории России // Сиб. экол. журн. 2018. Т. 25, № 3. С. 311–324. [Borovikova E. A., Malina Yu. I. Phylogeography of common whitefish (*Coregonus lavaretus* L.) of northwestern Russia // Contemporary Problems of Ecology. 2018. Vol. 11, N. 3. P. 286–296.]
- Боровикова Е. А., Махров А. А. Систематическое положение и происхождение сегов (*Coregonus*, Coregonidae, Osteichthyes) Европы. Генетический подход // Успехи соврем. биологии. 2009. Т. 129, № 1. С. 58–66.
- Боровикова Е. А., Махров А. А. Систематическое положение и происхождение сегов (*Coregonus*) Европы: Морфоэкологический подход // Тр. Карел. науч. центра РАН. 2013. № 6. С. 105–115.
- Бочкарев Н. А., Зуйкова Е. И., Соловьев М. М. Вторичная интерградация различных форм сегов (*Coregonus lavaretus sensu lato*, Coregonidae) в водоемах Алтае-Саянской горной страны // Экол. генетика. 2017. Т. 15, № 2. С. 31–43.
- Васильева Е. Д. Изменчивость черепа костных рыб: эволюционные и таксономические аспекты: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1999. 46 с.
- Гладышев М. И., Глущенко Л. А., Махутова О. Н., Рудченко А. Е., Шулепина С. П., Дубовская О. П., Зуев И. В., Колмаков В. И., Сущик Н. Н. Сравнительный анализ содержания омега-3 полиненасыщенных жирных кислот в пище и мышечной ткани рыб из аквакультуры и природных местообитаний // Сиб. экол. журн. 2018. Т. 25, № 3. С. 325–339. [Gладышев М. И., Глущенко Л. А., Махутова О. Н., Рудченко А. Е., Шулепина С. П., Дубовская О. П., Зуев И. В., Колмаков В. И., Сущик Н. Н. Comparative analysis of content of omega-3 polyunsaturated fatty acids in food and muscle tissue of fish from aquaculture and natural habitats // Contemporary Problems of Ecology. 2018. Vol. 11, N. 3. P. 297–308.]
- Гуричев П. А., Белоусов И. Ю., Полякова Н. А., Синюхина А. Н. Сравнительная характеристика популяций сига *Coregonus lavaretus* L. бассейна губы Чупа Белого моря // Вест. СПбГУ. 2005. Сер. 3, вып. 3. С. 106–113.
- Зуйкова Е. И., Бочкарев Н. А., Чернышева Е. С. Геометрическая морфометрия изменчивости формы некоторых костей черепа у симпатрических сегов *Coregonus lavaretus pidschian* и *Coregonus lavaretus pravdinellus* из Телецкого озера // Рыбоводство и рыбное хозяйство. 2011. № 3. С. 13–18.
- Каталог озер и рек Карелии / под ред. Н. Н. Филатова, А. В. Литвиненко. Петрозаводск: Карел. науч. центр РАН, 2001. 290 с.
- Китаев С. П. О сходстве морфологии, экологии, кариотипов и явлении параллелизма, дивергенции и конвергенции у сеговых и гольцов. Петрозаводск: Карел. науч. центр РАН, 2004. 60 с.
- Костюничев В. В., Богданова В. А., Шумилина А. К., Остроумова И. Н. Искусственное воспроизводство рыб на Северо-Западе России // Тр. ВНИРО. 2015. Т. 153. С. 26–41.
- Кудерский Л. А. Избранные труды. Исследования по ихтиологии, рыбному хозяйству и смежным дисциплинам. Том 4. Акклиматизация рыб в водоемах России. М.; СПб.: Т-во науч. изд. КМК, 2015. 290 с.

- Кузицин К. В. Формирование и адаптивное значение внутривидового экологического разнообразия лососевых рыб (семейство Salmonidae): дис. ... д-ра биол. наук в форме научного доклада. М.: Изд-во Моск. ун-та, 2010. 49 с.
- Лебедев В. Г. Osteологическая характеристика нельмушки *Coregonus lavaretus nelmuschka* Pravdin // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. 1982. Вып. 190. С. 102–107.
- Махров А. А., Болотов И. Н., Спицын В. М., Гофаров М. Ю., Артамонова В. С. Жилые и проходные формы арктического гольца (*Salvelinus alpinus*) Европейского Севера России – пример высокой экологической пластичности без видообразования // Докл. РАН. 2019. Т. 485, № 2. С. 242–246. [Makhrov A. A., Bolotov I. N., Spitsyn V. M., Gofarov M. Yu., Artamonova V. S. Resident and anadromous forms of arctic charr (*Salvelinus alpinus*) from North-East Europe: An example of high ecological variability without speciation // Doklady Biochemistry and Biophysics. 2019. Vol. 485. P. 119–122.]
- Махров А. А., Пономарева М. В., Хаймина О. В., Гиллепп В. Е., Ефимова О. В., Нечаева Т. А., Василенкова Т. И. Нарушение развития гонад карликовых самок и пониженная выживаемость их потомства как причины редкости жилых популяций атлантического лосося (*Salmo salar* L.) // Онтогенез. 2013. Т. 44, № 6. С. 423–433. [Makhrov A. A., Ponomareva M. V., Khaimina O. V., Gilepp V. E., Efimova O. V., Nechaeva T. A., Vasilenkova T. I. Abnormal development of gonads of dwarf females and low survival of their offspring as the cause of rarity of resident populations of atlantic salmon (*Salmo salar* L.) // Russian Journal of Developmental Biology. 2013. Vol. 44. P. 326–335.]
- Попов И. Ю., Сендек Д. С. Квинтэссенция эволюции // Эволюционная биология: история и теория. Вып. 2. СПб.: СПбФИБЕТ РАН, 2003. С. 172–189.
- Правдин И. Ф. Сиги водоемов Карело-Финской ССР. М.: Л.: Изд-во АН СССР, 1954. 324 с.
- Правдин И. Ф. Руководство по изучению рыб. М.: Пищ. пром-сть, 1966. 376 с.
- Решетников Ю. С. Экология и систематика сиговых рыб. М.: Наука, 1980. 300 с.
- Решетников Ю. С., Богданов В. Д. Особенности воспроизводства сиговых рыб // Вопр. ихтиологии. 2011. Т. 51, № 4. С. 502–525.
- Романов Н. С. Онтогенетический очерк морфологии тихоокеанских лососей. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1983. 152 с.
- Рыжков Л. П. Садковое сиговодство. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2013. 138 с.
- Семенова А. В., Строганов А. Н., Пономарева Е. В., Афанасьев К. И. Микросателлитная изменчивость азиатской корюшки *Osmerus dentex* Белого моря // Генетика. 2019. Т. 55, № 6. С. 723–727. [Semenova A. V., Stroganov A. N., Ponomareva E. V., Afanas'ev K. I. Microsatellite variability of the Arctic Rainbow Smelt *Osmerus dentex* from the White Sea // Russian Journal of Genetics. 2019. Vol. 55. P. 770–773.]
- Сендек Д. С., Новоселов А. П., Студенов И. И., Гуричев П. А. Филогенетические связи популяций обыкновенного сига (*Coregonus lavaretus* L.) из водоемов бассейна Белого моря // Лососевидные рыбы Восточной Фенноскандии. Петрозаводск, 2005а. С. 135–147.
- Сендек Д. С., Студенов И. И., Шерстков В. С., Новоселов А. П., Коновалов А. Ф. Генетическая дифференциация корюшковых рыб рода *Osmerus* (Osmeridae, Salmoniformes) на Европейском Севере России // Лососевидные рыбы Восточной Фенноскандии. Петрозаводск, 2005б. С. 148–157.
- Сетон-Томпсон Э. Прерии Арктики. М.: Прогресс, 1987. 304 с. [Thompson Seton E. The Arctic Prairies. Toronto, 1911.]
- Сидоров Г. П., Решетников Ю. С. Лососеобразные рыбы водоемов Европейского Северо-Востока. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2014. 346 с.
- Симоненко А. А., Зуйкова Е. И., Белоусов П. В. Особенности изменчивости костей черепа у симпатрических сигов из Балтийского моря, озер Доронг и Каддыш // Рыбоводство и рыб. хоз-во. 2016. № 5. С. 27–34.
- Смирнов В. В., Смирнова-Залуми Н. С., Суханова Л. В. Микроэволюция байкальского омуля *Coregonus autumnalis migratorius* (Georgi). Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2009. 246 с.
- Сычевская Е. К. Происхождение сиговых рыб в свете исторического развития лососевидных (Salmonoidea) // Биология сиговых рыб. М.: Наука, 1988. С. 17–28.
- Черняев Ж. А. Воспроизводство сиговых рыб. Эколого-физиологические особенности размножения и развития. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2017. 329 с.
- Шапошникова Г. Х. Сравнительно-морфологический анализ сигов Советского Союза // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1968. Т. 46. С. 206–256.
- Шапошникова Г. Х. К систематике сигов *Coregonus lavaretus* (L.) Ладожского озера // Вопр. ихтиологии. 1973. Т. 13, Вып. 1. С. 43–65.
- Шапошникова Г. Х., Клюканов В. А. Методика изучения скелетов рыб в целях систематики // Типовые методики исследования продуктивности видов рыб в пределах их ареалов. Вильнюс: Минтис, 1974. С. 9–12.
- Шубин Ю. П., Челпанова Т. И., Ефимцева Э. А., Шубин П. Н. Генетическая дифференциация жилой и полупроходной форм сига-пыжьяна бассейна Печоры *Coregonus lavaretus pidschian* // Вопр. ихтиологии. 1997. Т. 37, № 5. С. 634–638.
- Adams C. E., Woltering C., Alexander G. Epigenetic regulation of trophic morphology through feeding behavior in Arctic charr, *Salvelinus alpinus* // Biol. J. Linn. Soc. 2003. Vol. 78. P. 43–49.
- Alekseyev S. S., Power G. Ontogenetic changes in skull morphology of *Salvelinus fontinalis* and *S. namaycush* with comments on heterochronies in evolution of salmonids // Nordic J. Freshwater Res. 1995. Vol. 71. P. 128–149.
- Artamonova V. S., Kucheryavyu A. V., Makhrov A. A. Nucleotide sequence diversity of the mitochondrial cytochrome oxidase subunit I (COI) gene of the Arctic lamprey (*Lethenteron camtschaticum*) in the Eurasian part of the range // Hydrobiologia. 2015. Vol. 757. P. 197–208.
- Bernatchez L. Ecological theory of adaptive radiation. An empirical assessment from coregonine fishes (Salmoniformes) // Evolution illuminated: Salmon and their relatives / Eds. A. Hendry, S. Stearns. Oxford: Oxford University Press, 2004. P. 175–207.
- 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. P. 183–194.
- Etheridge E. C., Adams C. E., Bean C. W., Durie N. C., Gowans A. R. D., Harrod C., Lyle A. A., Maitland P. S., Winfield I. J. Are phenotypic traits useful for differentiating among *a priori* *Coregonus* taxa? // J. Fish Biol. 2012. Vol. 80. P. 387–407.
- Frederich B., Adriaens D., Vandewalle P. Ontogenetic shape changes in Pomacentridae (Teleostei, Perciformes) and their relationships with feeding strategies: a geometric morphometric approach // Biol. J. Linn. Soc. 2008. Vol. 95. P. 92–105.
- Freyhof J., Schöter C. The houting *Coregonus oxyrinchus* (L.) (Salmoniformes: Coregonidae), a globally extinct species from the North Sea basin // J. Fish Biol. 2005. Vol. 67. P. 713–729.

- Gladyshev M. I., Sushchik N. N., Makhutova O. N., Glushchenko L. A., Rudchenko A. E., Makhrov A. A., Borovikova E. A., Dgebuadze Yu. Y. Fatty acid composition and contents of seven commercial fish species of genus *Coregonus* from Russian Subarctic water bodies // *Lipids*. 2017. Vol. 52. P. 1033–1044.
- Heese T. Systematics of Polish populations of European whitefish, *Coregonus lavaretus* (L.), based on skull osteology // *Polskie Archiwum Hydrobiologii*. 1992. Vol. 39. P. 491–500.
- Kottelat M., Freyhof J. Handbook of European freshwater fishes. Cornol, Switzerland and Berlin, Germany: The World Conservation Union (IUCN), 2007. 646 p.
- Makhrov A. A., Skaala O., Altukhov Yu. P. Alleles of *sAAT-1,2\** isoloci in brown trout: potential diagnostic marker for tracking routes of post-glacial colonization in northern Europe // *J. Fish Biol.* 2002. Vol. 61. P. 842–846.
- Mehner T., Pohlmann K., Bittner D., Freyhof J. Testing the devil's impact on southern Baltic and North Sea basins whitefish (*Coregonus* spp.) diversity // *BMC Evolut. Biol.* 2018. Vol. 18. P. 208.
- Romanov N. S. Effect of culture conditions on skull morphology in smolts of the masu salmon, *Oncorhynchus masou* (Brevoort) // *Aquaculture*. 1984. Vol. 41. P. 147–153.
- Säisä M., Rönn J., Aho T., Björklund M., Pasanen P., Koljonen M.-L. Genetic differentiation among European whitefish ecotypes based on microsatellite data // *Hereditas*. 2008. Vol. 145. P. 69–83.
- Saltykova E., Markevich G., Kuzishchin K. Divergent skull morphology between trophic separated lacustrine forms of Dolly Varden charr from Lake Kronotskoe, Kamchatka, Russia // *Environ. Biol. Fish.* 2015. Vol. 98. P. 559–570.
- Schmoll A. Der Schädel mitteleuropäischer Koregonen (Pisces: Salmonidae, *Coregonus*) // *Bonner Zoologische Beiträge*. 1991. Bd. 42. S. 75–91.
- Sendek D. S., Bochkarev N. A., Zuykova E. I., Politov D. V., Wanzenböck J., Himberg M., Titov S. F. Signs of introgression of Baikal omul (*Coregonus migratorius*) or Arctic cisco (*C. autumnalis*) into European whitefish (*C. lavaretus*) in the eastern Baltic Sea // *Fund. and Appl. Limnol.* 2017. Vol. 189. P. 209–225.
- Tonteri A., Titov S., Veselov A., Zubchenko A., Koskinen M. T., Lesbarreres D., Kaluzhin S., Bakhmet I., Lumme J., Primmer C. R. Phylogeography of anadromous and non-anadromous Atlantic salmon (*Salmo salar*) from northern Europe // *Ann. Zool. Fennici*. 2005. Vol. 42. P. 1–22.
- Vonlanthen P., Bittner D., Hudson A. G., Young K. A., Müller R., Lundsgaard-Hansen B., Roy D., Di Piazza S., Largiader C. R., Seehausen O. Eutrophication causes speciation reversal in whitefish adaptive radiations // *Nature*. 2012. Vol. 482. P. 357–362.
- Yurtseva A., Lajus D., Artamonova V., Makhrov A. Effect of hatchery environment on cranial morphology and developmental stability of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) from North-West Russia // *J. Appl. Ichthyol.* 2010. Vol. 26. P. 307–314.

## Phenotypic plasticity and allometry of craniological features of anadromous and lacustrine forms of whitefish *Coregonus lavaretus* (Linnaeus, 1758) as an indication of wrong species status of *Coregonus pidschian*

E. A. BOROVIKOVA<sup>1, 2</sup>, J. V. KODUKHOVA<sup>1</sup>, A. V. SEMENOVA<sup>3</sup>

<sup>1</sup>*Papanin Institute for Biology of Inland Waters of RAS  
152742, Yaroslavl region, Borok  
E-mail: elena.ibiw@gmail.com*

<sup>2</sup>*Institute of Biophysics Siberian Branch of RAS  
660036, Krasnoyarsk, Akademgorodok, 50/50*

<sup>3</sup>*Faculty of Biology, Lomonosov Moscow State University  
119234, Moscow, Lenin Hills, 1, p. 12*

Skull features variability was investigated for anadromous and lacustrine forms of whitefish *Coregonus lavaretus* (Linnaeus, 1758) from waterbodies of the Karelsky Coast of White Sea. Significant phenotypic plasticity depending on the environmental conditions was revealed for craniological parameters of the whitefish. Moreover, a correlation between indexes of the craniological traits (except for index of the length of the snout) and the length of the body and/or the length of the head was identified (allometric effect). The results obtained suggest unreasonable separation of anadromous and lacustrine forms of *C. lavaretus* in distinct taxonomical units and refute the species validity of *C. pidschian* and *C. oxyrinchus*.

**Key words:** coregonid fish, craniological features, anadromous form, lacustrine form, plasticity, allometry, species status.