

УДК 597.553.2.575.17

ТРИ СИМПАТРИЧЕСКИЕ ФОРМЫ АРКТИЧЕСКОГО ГОЛЬЦА *SALVELINUS ALPINUS* COMPLEX (SALMONIFORMES, SALMONIDAE) ИЗ ОЗЕРА КАМКАНДА, СЕВЕРНОЕ ЗАБАЙКАЛЬЕ

© 2014 г. С. С. Алексеев, Н. В. Гордеева*, А. Н. Матвеев**,
В. П. Самусенок**, А. И. Вокин**, А. Л. Юрьев**

Институт биологии развития РАН – ИБР, Москва

**Институт общей генетики РАН – ИОГен, Москва*

***Иркутский государственный университет*

E-mail: alekseyev@mail.ru

Поступила в редакцию 25.06.2013 г.

Изучены морфология, размерно-возрастная структура, рост, питание, изменчивость микросателлитных локусов трёх форм арктического гольца *Salvelinus alpinus* complex из горного озера Камканда (бассейн р. Олекма, северное Забайкалье) – карликовой, мелкой и крупной. Формы различаются по меристическим и пластическим признакам, внешнему виду и размерам. Мелкая форма чётко отличается от карликовой и крупной бóльшим числом и большей длиной жаберных тычинок. Формы имеют разный темп роста, однако различия по нему между карликовой и мелкой формами не столь велики, как между симпатрическими карликовыми и мелкими формами из других озёр Забайкалья. Крупная форма гетерогенна по темпу роста. Мелкая форма созревает на год раньше карликовой и имеет по сравнению с ней меньшую продолжительность жизни. Карликовая форма – бентофаг, мелкая – планктофаг, крупная – хищник. Карликовая форма нерестится с сентября, мелкая – в ноябре–декабре, сроки нереста не перекрываются. Между формами прослеживаются чёткие генетические различия, свидетельствующие об их репродуктивной изоляции. Предполагается, что три формы арктического гольца возникли внутри оз. Камканда в результате освоения разных трофических ниш и расхождения по срокам нереста и достигли высокой степени морфологической и генетической дивергенции.

Ключевые слова: арктический голец *Salvelinus alpinus* complex, симпатрические формы, морфология, размерно-возрастная структура, рост, питание, размножение, изменчивость микросателлитных локусов, оз. Камканда, северное Забайкалье.

DOI: 10.7868/S0042875214040018

Изучение симпатрического формообразования является одной из центральных задач микроэволюционных исследований (Kondrashov, Mina, 1986; Turner, Burrows, 1995; Johnson et al., 1996; Ritchie, Phillips, 1998; Dieckmann, Doebeli, 1999; Kondrashov, Kondrashov, 1999; Doebeli, Dieckmann 2005). Для выяснения его механизмов необходимо исследование случаев симпатрии близких видов и внутривидовых форм (“пучков видов/форм” (Evolution..., 1984)), находящихся на разных стадиях дивергенции. Удобным объектом для таких исследований является арктический голец *Salvelinus alpinus* complex, признаваемый одним из самых изменчивых позвоночных животных (Klemetsen, 2010, 2013). Во многих озёрах на своём обширном циркумполярном ареале он представлен симпатрическими формами, различающимися по темпу роста, размерам зрелых особей, возрасту созревания, питанию, окраске, морфологии, предпочитаемым биотопам, поведению, местам и времени

нереста (Johnson, 1980; Савваитова, 1989; Jonsson, Jonsson, 2001; Klemetsen et al., 2003). В одних озёрах эти формы имеют эпигенетическую природу и общий генофонд (“онтогенетический полиморфизм”), в других они наследственны и имеют разные генофонды (“генетический полиморфизм”), в третьих – находятся на промежуточных между этими крайними вариантами уровнях генетической обособленности (Adams, 1999). В большинстве исследований признаётся симпатрическое происхождение форм гольцов внутри озёр (Ferguson, 1981; Hindar et al., 1986; Magnusson, Ferguson, 1987; Савваитова, 1989; Danzmann et al., 1991; Sandlund et al., 1992; Gislason et al., 1999; Осинов, 2002; Adams et al., 2008), но известны случаи их аллопатрического происхождения и множественных инвазий (Wilson et al., 2004; Verspoor et al., 2010). В основе симпатрической дивергенции форм арктического гольца лежит освоение ими разных трофических ниш (Malmquist et al., 1992;

Самусенок, 2000; Fraser et al., 2008; Knudsen et al., 2010), а также расхождение по местам и срокам нереста (Frost, 1965; Jonsson, Hindar, 1982; Sandlund et al., 1992; Klemetsen et al., 1997; Telnes, Saegrov, 2004; Павлов, Осин, 2008).

Область распространения арктического гольца в северном Забайкалье, изолированная от основного северного ареала, включает ряд горных озёр бассейнов Байкала и Лены (Карасев, 1987; Алексеев и др., 1999). В большинстве из них встречаются две или три симпатрические формы гольца, степень их морфологических и экологических различий варьирует между озёрами и в некоторых достигает большой величины (Савваитова и др., 1981; Алексеев и др., 1997, 2000а, 2000б; Алексеев, Пичугин, 1998; Alekseyev et al., 2002; Самусенок и др., 2006). Генетические исследования свидетельствуют о симпатрическом происхождении форм в ряде озёр (Осин, 2002; Самусенок и др., 2006; Alekseyev et al., 2009а; Гордеева и др., 2010). Всё это определяет закономерный интерес к изучению арктических гольцов Забайкалья и особенностей дивергенции симпатрических форм в разных озёрах. Однако, за немногими исключениями, сведения о гольцах из большинства озёр весьма ограничены.

Одним из таких озёр является оз. Камканда. Первые данные (Alekseyev et al., 2002) показали, что в нём встречаются две, а возможно, три симпатрические формы гольца, значительно различающиеся по фенотипу и экологии. Позже существование трёх форм было подтверждено, были изучены изменчивость их мтДНК (Alekseyev et al., 2009а) и возможности трансформаций между формами (Alekseyev et al., 2009б), однако подробные сведения о морфологии, экологии и генетической изменчивости отсутствовали.

Цель настоящей работы — провести сравнительный анализ морфологических особенностей, популяционной структуры, параметров жизненного цикла, трофических связей и изменчивости микросателлитных локусов симпатрических форм гольцов из оз. Камканда для оценки их взаимоотношений и степени репродуктивной изоляции между ними.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Характеристика озера. Озеро Камканда (57°05.5' с.ш. 119°48.5' в.д.; длина 3.6 км, максимальная ширина 0.7 км, площадь поверхности 1.39 км², глубина до 32 м, высота 1119 м над уровнем моря) находится в межгорной долине в отрогах хребта Удокан на территории республики Саха (Якутия) (рис. 1). Западная часть озера узкая, мелководная (глубина около 20 см), заиленная, с небольшими островами, в восточной части также имеется небольшая мелководная зона глубиной до 1.5–2.0 м с дном, покрытым песком и мелким

гравием. Северная и южная части с крутыми берегами, без мелководий; покрытый камнями береговой свал начинается вблизи уреза воды; восточный и северный берега покрыты редким лесом, южный — безлесный. С запада в озеро впадает ручей, из восточного конца вытекает короткая протока. Водоём относится к бассейну Лены, с которой соединяется через систему рек Кабакан—Камканда—Эвонокит—Хани—Олекма. В конце июля 2004 г. температура воды у поверхности составляла 14°C, на глубине 7 м — 8°C; в начале августа после шторма и перемешивания воды её температура в центре озера была одинаковой от поверхности до глубины 25 м — 9°C. Кроме арктического гольца в озере отмечены байкало-ленский хариус *Thymallus arcticus baikalolenensis*, обыкновенный гольян *Phoxinus phoxinus* и сибирский голец *Barbatula toni*, из реки единично заходит тупорылый ленок рода *Brachymystax*.

Сбор материала. Гольцов отлавливали в июне 2000, июле—августе 2001 и 2004 гг. и в апреле 2013 г. донными жаберными сетями с ячейкой 10–40 мм на береговом склоне на глубине 5–20 м и в открытой части озера на глубине 25–30 м.

Биологический анализ ($n = 907$ экз.). У рыб в свежем состоянии определяли длину по Смитту (FL), массу, пол, стадию зрелости, плодовитость, диаметр ооцитов (Правдин, 1966), брали отоциты для определения возраста, извлекали и фиксировали в 4%-ном формалине желудки для анализа питания, отбирали и фиксировали 96%-ным этанолом кусочки мышц или плавников для генетического анализа. Затем рыб фиксировали в 4%-ном формалине для дальнейшего морфологического анализа. Часть мелких экземпляров фиксировали сразу после поимки и биологический анализ проводили через 1–2 мес. У этих рыб оценки длины и массы корректировали, используя уравнения линейной регрессии: $FL = 1.04FLф - 3.04$ и $W = 1.091Wф + 0.458$, где FL и W — длина (мм) и масса (г) в свежем, $FLф$ и $Wф$ — в фиксированном состоянии. Параметры уравнений были определены методом наименьших квадратов по данным измерения и взвешивания части гольцов до и после фиксации. Рыб с гонадами II–III, III, III–IV, IV, VI–II стадий зрелости, которые могли нереститься в год поимки или в предыдущий, считали зрелыми, рыб с гонадами I и II стадий (ювенильных и пропускающих нерест) — незрелыми. Значимость отличия соотношения числа самцов и самок от равного определяли с помощью критерия χ^2 , значимость различий по размерам и возрасту между формами и полами — с помощью критерия Манна—Уитни.

Морфологический анализ. Измерения проводили по модифицированной схеме Правдина (1966) (рис. 2). Исследовали 28 пластических признаков: длину тела по Смитту (FL), длину головы

с.ш.

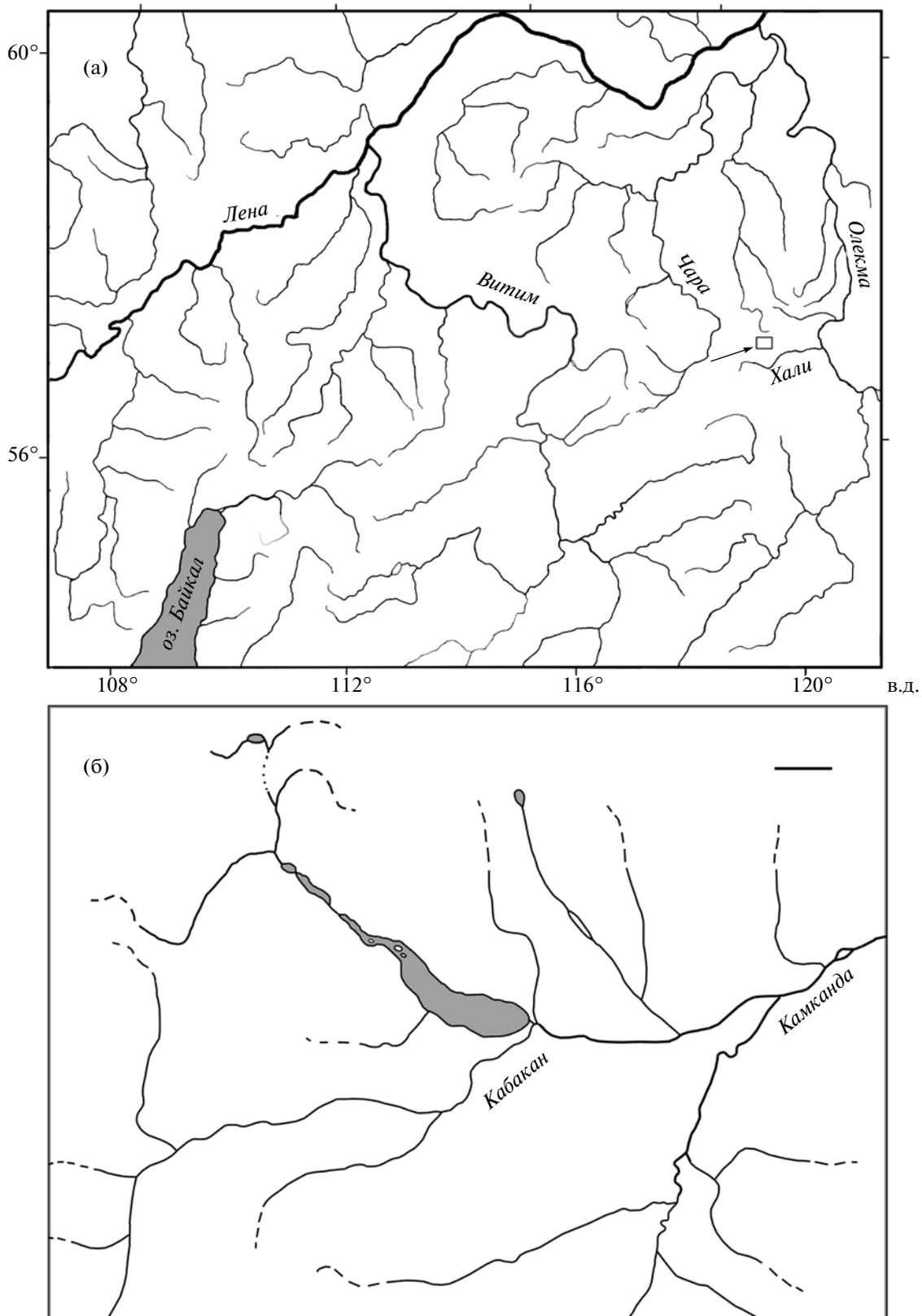


Рис. 1. Географическое положение (а) и карта-схема (б) оз. Камканда. Масштаб: 1 км.

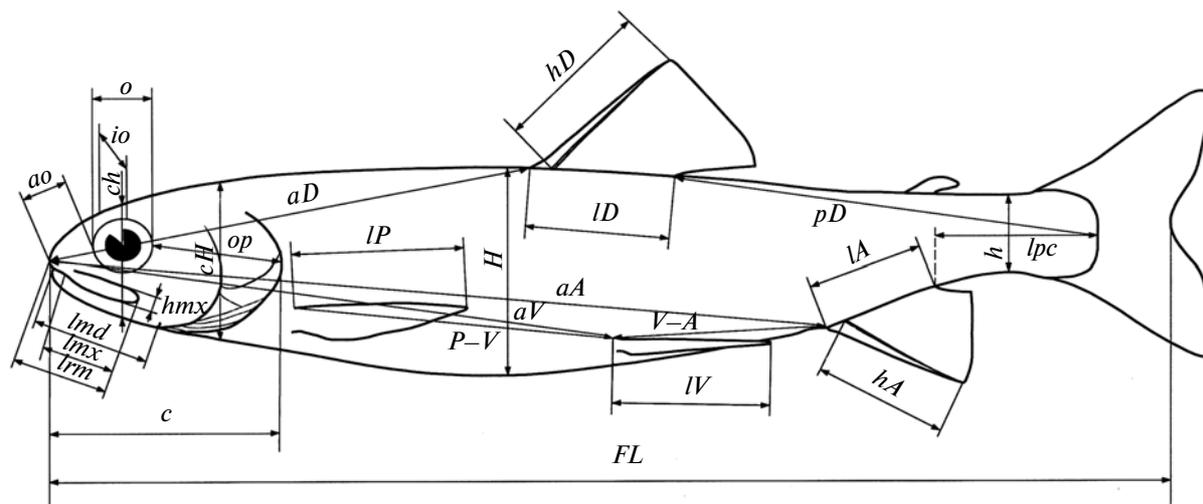


Рис. 2. Схема морфометрических промеров гольцов рода *Salvelinus* (по: Alekseyev et al., 2002): FL – длина тела по Смитту, cH – высота головы через затылок, ch – через середину глаза, ao – длина рыла, o – горизонтальный диаметр глаза, io – межглазничное, op – заглазничное расстояние, lmx – длина верхней челюсти, lrm – длина верхнечелюстной кости, hmx – высота верхней челюсти, lmd – длина нижней челюсти, c – длина головы, H , h – соответственно максимальная и минимальная высота тела, aD – антедорсальное, pD – постдорсальное, aV – антевентральное, aA – антеанальное, $P-V$ – пектоventральное, $V-A$ – вентроанальное расстояние, lpc – длина хвостового стебля, lD , hD – длина основания и высота спинного плавника, lA , hA – то же анального плавника, lP – длина грудного плавника, lV – длина брюшного плавника.

(c), её высоту через затылок (cH) и через середину глаза (ch), длину рыла (ao), горизонтальный диаметр глаза (o), межглазничное (io) и заглазничное (op) расстояния, длину верхней челюсти (lmx) и верхнечелюстной кости (lrm), высоту верхней челюсти (hmx), длину нижней челюсти (lmd), максимальную (H) и минимальную (h) высоту тела, антедорсальное (aD), постдорсальное (pD), антевентральное (aV), антеанальное (aA), пектоventральное ($P-V$) и вентроанальное ($V-A$) расстояния, длину хвостового стебля (lpc), длину основания (lD) и высоту спинного плавника (hD), то же анального плавника (lA , hA), длину грудного (lP) и брюшного (lV) плавников, длину наибольшей жаберной тычинки (lsb). Промеры выполняли с помощью измерителя; lsb , а также у мелких экземпляров hmx и o – окуляр-микрометром под бинокулярной лупой. Для контроля выполняли повторные промеры ряда особей. При анализе пропорций тела использовали логарифмы абсолютных промеров, индексы промеров (в % c и в % FL) и преобразованные логарифмы промеров, пересчитанные по уравнению аллометрической зависимости для рыб средней длины: $\lg \hat{Y}_i = \lg Y_i - b(\lg FL_i - \lg FL)$, где \hat{Y}_i и Y_i – соответственно преобразованное и исходное значение признака у i -той особи, FL_i – длина i -той особи (мм), FL – средняя длина особей в выборке (160 мм), b – аллометрический коэффициент (тангенс угла наклона линии регрессии логарифмов промера по логарифмам длины тела). Такое преобразование

считается одним из наиболее адекватных методов устранения влияния размера тела (Reist, 1985, 1986).

Определяли число ветвистых лучей в спинном (D), анальном (A), грудном (P) и брюшном (V) плавниках, число жаберных лучей слева ($rb1$) и справа ($rb2$), число жаберных тычинок на 1-й дуге (sb), прободённых чешуй в боковой линии (ll), позвонков ($vert.$) и пилорических придатков (pc). Счётные признаки исследовали у 130 (sb – 853, pc – 164) экз.; пластические – у 334 (o и hD – 444, lsb – 855) экз.

Морфологические данные анализировали одномерными и многомерными методами. При одномерном анализе оценивали значимость различий средних (t -тест) и их величину (коэффициент различия Майра CD (Maup, 1963)); для счётных признаков – также показатель сходства Животовского (r_{zh}), значимость его отличий от 1 оценивали по критерию идентичности I (Животовский, 1979). Вычисляли тангенсы углов наклона линий регрессии логарифмов значений пластических признаков по логарифмам длины тела (b) и оценивали значимость их различий.

Многомерные методы включали анализ главных компонент (АГК) и канонический дискриминантный анализ (КДА). АГК проводили по стандартизованным данным, собственные векторы вычисляли по вариационно-ковариационной матрице, длина собственного вектора равняется корню квадратному из собственного значения. Отдельно был проведён анализ логарифмов абсо-

лютных значений 27 промеров тела (все, кроме *lsb*), анализ 26 (все, кроме *lsb*, *FL*) преобразованных промеров тела и анализ счётных признаков. АГК логарифмов абсолютных значений позволяет получить скаттеры, которые могут рассматриваться как онтогенетические каналы (Mina et al., 1996) особей в пространстве морфометрических признаков и использоваться для определения изменений формы тела в онтогенезе. При этом 1-я ГК в основном отражает изменения общего размера, а 2-я – формы тела (Tissot, 1988; James, McCulloch, 1990). АГК преобразованных промеров и счётных признаков позволяет анализировать различия группировок, не связанные с размерами.

КДА проводили по стандартной процедуре с использованием 26 преобразованных по уравнению аллометрии промеров тела в двух вариантах: 1) дискриминантные функции рассчитывали по всем особям в выборке, априорно разделённой на три формы, и применяли для их же классификации; 2) выделяли “обучающую” выборку (случайным образом выбранные 30 экз. карликовой, 30 экз. мелкой и 10 экз. крупной формы); полученные при их анализе дискриминантные функции применяли для классификации остальных особей. Для оценки величины различий между формами использовали квадрат расстояния Махаланобиса. Вычисления проводили в программе STATISTICA, версия 8.0.

Определение возраста и анализ роста. Возраст ($n = 770$ экз.) определяли по отоцитам, просветлённым водой, у гольцов крупной формы – также по срезам лучей спинного плавника (Alekseyev et al., 2009б). Расчёт параметров уравнения Бергаланфи (в допущении, что $t_0 = 0$) проводили с использованием программы FISAT II, версия 1.2.2.

Анализ питания проводили количественно-весовым методом (Методическое пособие ..., 1974). Для определения степени перекрытия пищевых ниш рассчитывали индекс Хорна (Horn, 1966):

$$c\lambda = \frac{2 \sum_{i=1}^n x_i y_i}{\sum_{i=1}^n x_i^2 + \sum_{i=1}^n y_i^2},$$

где x_i – доля i -корма у вида x , y_i – доля i -корма у вида y .

Анализ изменчивости микросателлитов. ДНК у 82 экз. выделяли стандартным методом (Sambrook et al., 1989). Амплифицировали 8 микросателлитных локусов: *Smm10*, *Smm22*, *Smm24*, *Smm3*, *Smm17*, *Smm21* (Crane et al., 2004), *Sco19* (Taylor et al., 2001) и *SSOSL456* (Slettan et al., 1997), как описано в работе Самусенка с соавторами (2006). Ошибки генотипирования выявляли при помощи

программы MICRO-CHECKER, версия 2.3 (Van Oosterhout et al., 2004).

Генетическую изменчивость оценивали величинами аллельного разнообразия (\hat{A}), разнообразия частных (уникальных) аллелей (*Apr*), скорректированных по минимальному размеру выборки, наблюдаемой (H_o) и ожидаемой гетерозиготности (H_e), и генного разнообразия (H_s) (Nei, 1987), рассчитанными с помощью программ FSTAT, версия 2.9.3.2 (Goudet, 2001) и HP-RARE 1.0 (Kalinowski, 2005). Тесты на соответствие генотипических распределений равновесию Харди–Вайнберга и проверку неравновесия по сцеплению выполняли в программе GENEPOP, версия 3.4 (Raymond, Rousset, 1995). Уровень статистической значимости для множественных тестов корректировали с помощью процедуры Бонферрони (Вейр, 1995). Оценки межпопуляционной дифференциации аллельных частот, или индексы фиксации (F_{ST}), (Weir, Cockerham, 1984) рассчитывали с помощью программы GENEPOP.

Оценки генетически эффективного потока мигрантов между симпатрическими популяциями ($N_e m$) вычисляли тремя способами: 1) из оценок дифференциации F_{ST} (Wright, 1931), 2) на основе частот уникальных аллелей (Slatkin, 1985) с последующей корректировкой для данного размера выборки (Barton, Slatkin, 1986) в программе GENEPOP, 3) на основе теории коалесценции с использованием цепей МСМС в программе MIGRATE, версия 2.1.3 (Beerli, 2003). Для графического представления различий между формами в программе GENETIX 4.0 (Belkhir et al., 2002) проводили факторный анализ матриц мультилокусных генотипов.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Идентификация форм гольцов. В уловах обнаружены три формы арктического гольца (рис. 3), обозначенные в соответствии с ранее принятой классификацией (Алексеев и др., 2000б; Alekseyev et al., 2009б) как карликовая, мелкая (нормальная – по: Alekseyev et al., 2002) и крупная. Мелкие гольцы чётко отличаются от карликовых и крупных по соотношению числа жаберных тычинок (*sb*) и индекса их длины (*lsb*, % с) (рис. 4а), карликовые от крупных – по соотношению индексов диаметра глаза (*o*, % с) и высоты спинного плавника (*hD*) (рис. 4б, 4в). На основании рис. 4 рыбы с *lsb* > 9.5% отнесены к мелкой, с *lsb* < 9.5% и *o* > 22.5% (выборки 2000–2004 гг.) или > 24% (выборка 2013 г.) – к карликовой, с *lsb* < 9.5% и *o* < 21.5% (2000–2004 гг.) или < 23% (2013 г.) – к крупной форме. Модальная длина зрелых карликовых гольцов 16–17 см, мелких – 19–20 см (что немного меньше принятого ранее (Alekseyev et al., 2009б) размерного критерия).

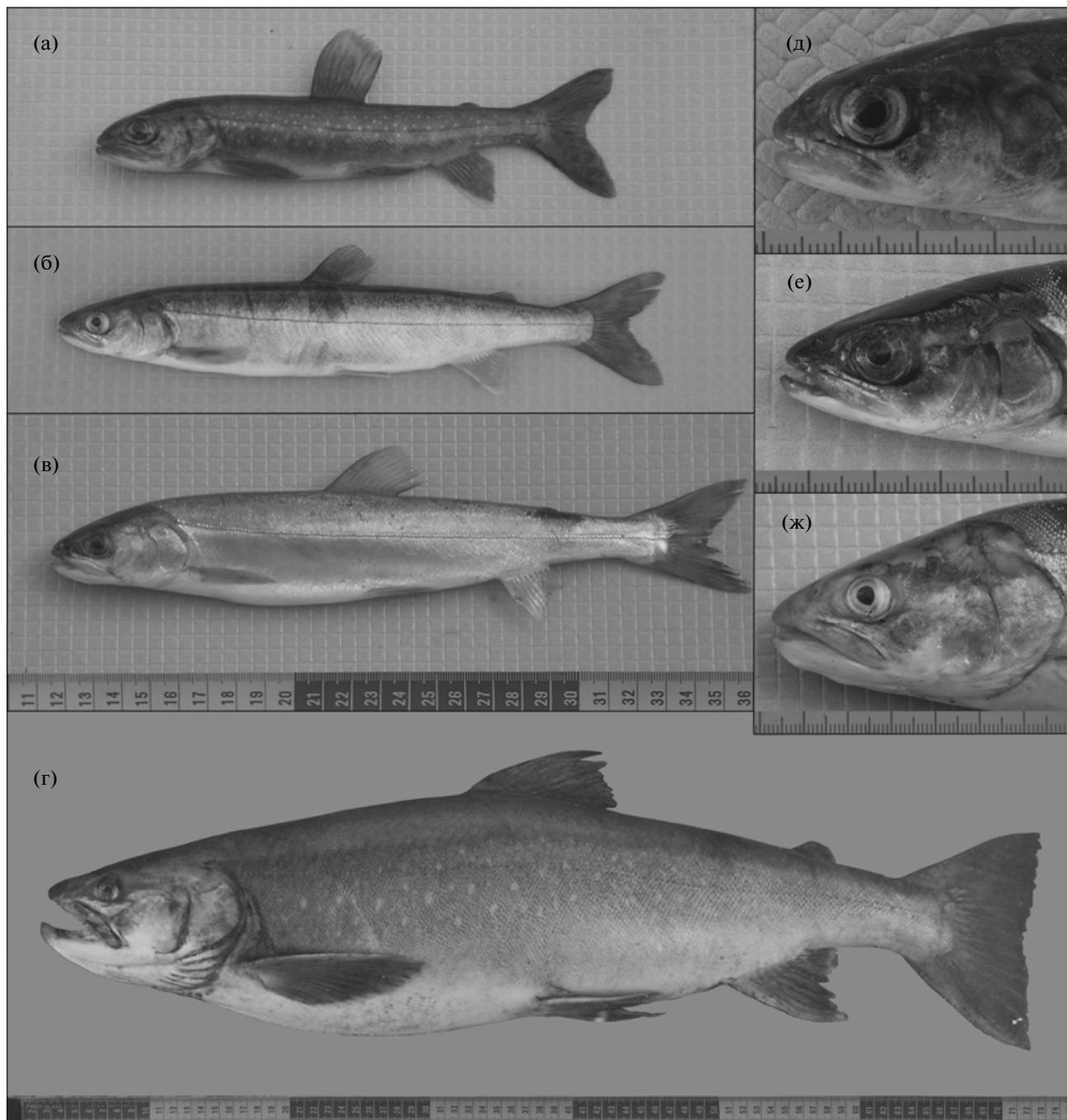


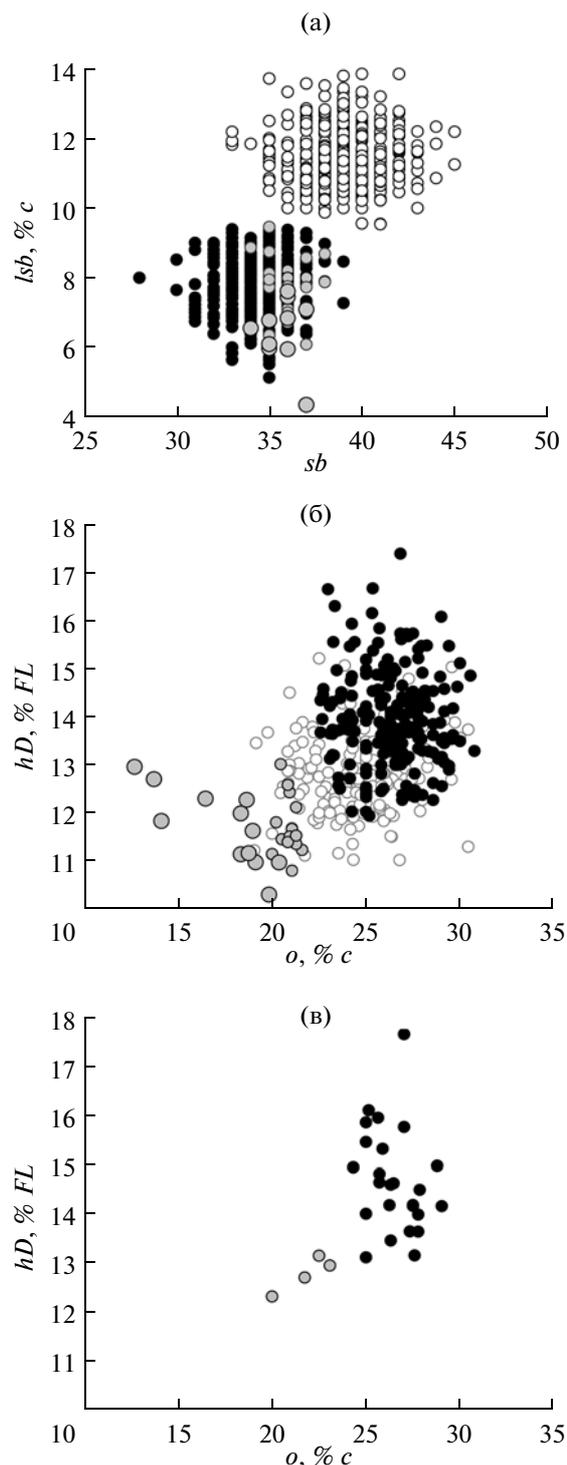
Рис. 3. Формы арктического гольца *Salvelinus alpinus* complex оз. Камканда – общий вид (а–г) и их головы (д–ж): а, д – карликовая, б, е – мелкая, в–г, ж – крупная (в – молодь, г – взрослый экземпляр).

рия для мелкой формы: модальная длина зрелых особей 20–35 см). Единственный зрелый голец крупной формы имел длину 70 см (рис. 5).

Размеры. В выборке длина гольцов карликовой формы 59–206 (152.9 ± 1.09) мм, масса 2–80 (34.7 ± 0.71) г; самцы и самки по длине и массе не различаются (тест Манна–Уитни: $p > 0.05$). Длина

гольцов мелкой формы 82–237 (172.6 ± 1.60) мм, масса 5–128 (54.9 ± 1.22) г. Самцы крупнее самок (FL 182.7 ± 2.09 против 166.7 ± 2.22 мм, $p < 0.001$; масса 61.7 ± 1.69 против 47.1 ± 1.54 г, $p < 0.001$). Длина гольцов крупной формы 173–700 (272.4 ± 20.5) мм, масса 52–3870 (351.4 ± 136) г; различия между самцами и самками не значимы

Рис. 4. Двумерные распределения трёх форм арктического гольца *Salvelinus alpinus* complex оз. Камканда по морфологическим признакам, использованным для их идентификации: а — отделение мелкой формы от карликовой и крупной по соотношению индекса длины наибольшей жаберной тычинки (по оси ординат) и числа жаберных тычинок (по оси абсцисс), выборки 2000–2013 гг.; б — разделение карликовой и крупной форм по соотношению индексов высоты спинного плавника (по оси ординат) и диаметра глаза (по оси абсцисс), выборки 2000–2004 гг.; в — разделение карликовой и крупной форм (мелкая форма не показана) по соотношению тех же индексов, выборка 2013 г. (●) — карликовая форма, (○) — мелкая, (◐) — крупная, $FL < 25$ см, (◑) — крупная, $FL > 25$ см).



($p > 0.05$). Различия по длине и массе между всеми формами при их попарном сравнении значимы (тест Манна–Уитни: $p < 0.001$).

Описание. Карликовая форма. Голова большая, закруглённая, с конечным или полунижним ртом и массивными челюстями; глаз большой; тело высокое с коротким хвостовым стеблем и длинными плавниками. Спина тёмная, бока оливковые или сероватые, брюшко серое, у зрелых самцов от розоватого до красно-оранжевого, на боках 10–13 мальковых пятен и мелкие светлые пятнышки. Парные и анальный плавники у молоди желтовато-серые, с возрастом и созреванием становятся оранжево-красными или красными, часто с сероватой средней частью, наиболее интенсивно окрашены у зрелых самцов; брюшные и анальный, реже грудные, с белыми первыми лучами. Спинной и хвостовой плавники серые, с розоватыми краями, у некоторых особей почти половина хвостового плавника розовая или красноватая, последний луч спинного плавника бывает оранжево-красным в верхней части. После смерти жаберные крышки приобретают фиолетовый оттенок. Мясо белое, плавательный пузырь бесцветный.

Мелкая форма. Голова небольшая, коническая или закруглённо-коническая с конечным ртом, небольшим глазом и менее массивными, чем у карликовой формы, челюстями. Тело прогонистое с длинным хвостовым стеблем и короткими плавниками. Окраска серовато-серебристая, мальковые полосы и светлые пятнышки отсутствуют или слабо проступают. У зрелых особей брюшко розоватое или розово-красное. Плавники окрашены как у карликов. В брачном наряде самцы окрашены ярко: спина и бока оливковые, мальковые полосы проступают более отчётливо, брюшко красное; самки сохраняют тусклую сероватую окраску. Мясо красное, плавательный пузырь фиолетовый.

Крупная форма. Особи $FL < 25$ см сходны по внешнему виду и окраске с гольцами мелкой формы; отличаются от них несколько большей

головой, отсутствием ярких цветов в окраске брюшка и плавников, белым или желтоватым мясом и бесцветным плавательным пузырьём. По мере роста становятся более высокотелыми, уменьшаются относительные размеры плавников, головы, которая приобретает коническую форму, увеличиваются размеры челюстей, парные и анальные плавники из желтовато-серых стано-

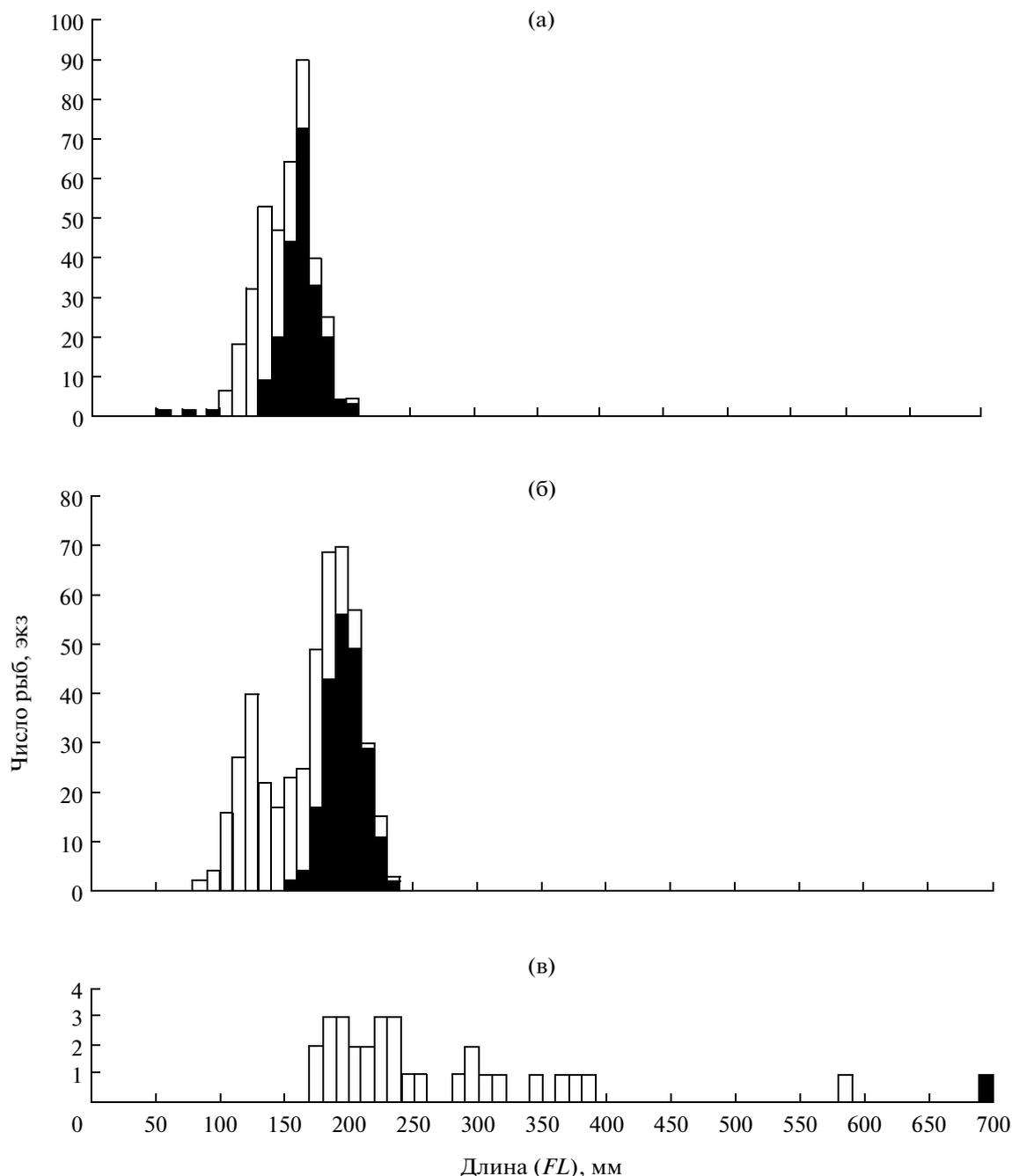


Рис. 5. Распределения трёх форм арктического гольца *Salvelinus alpinus* complex оз. Камканда по длине тела: а – карликовая, б – мелкая, в – крупная; (□) – особи с гонадами I, I–II и II стадий зрелости, (■) – особи с гонадами II–III, III, IV и VI–II стадий.

вятся розовыми или красноватыми, мясо становится красным, пузырь фиолетовым. Окраска тела незрелых особей с ростом остаётся серебристой или серовато-серебристой, со слабо выраженными светлыми пятнышками, без мальковых полос, у некоторых особей нижняя часть боков приобретает розоватый оттенок. Единственный зрелый экземпляр (самка) имел серые спину и бока, светлое брюхо, светлые пятна на боках.

Возраст и рост. Возраст гольцов карликовой формы в уловах 2–14 (6.8 ± 0.14) лет, преобладают 8-летние особи, рыбы старше 12 лет встречаются единично (рис. 6а, табл. 1). Средний возраст самцов больше, чем самок (7.3 ± 0.21 против 6.6 ± 0.18 лет; $p < 0.05$). В первые годы жизни самцы несколько отстают в росте от самок: средние значения длины значимо различаются (t -test) в возрастных группах 5 ($p < 0.01$) и 6 ($p < 0.05$) лет, средние зна-

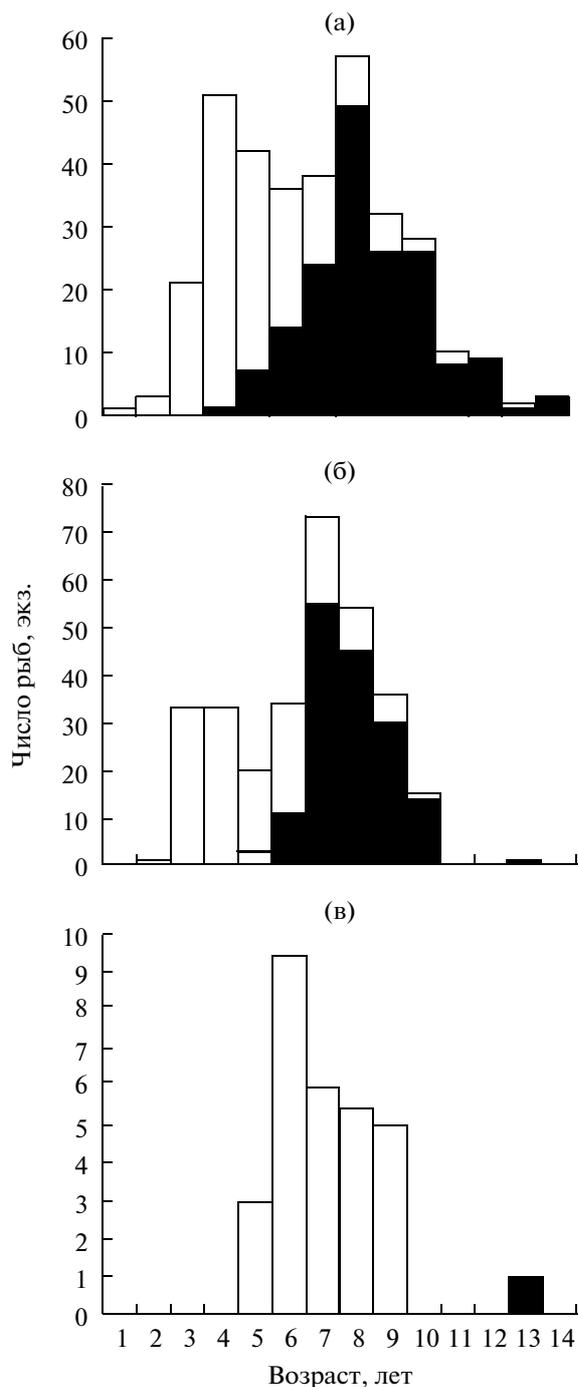


Рис. 6. Возрастной состав трёх форм арктического гольца *Salvelinus alpinus* complex в уловах из оз. Камканда: а – карликовая, б – мелкая (выборки 2001 и 2004 г.), в – крупная; обозначения см. на рис. 5.

чения массы – в возрастной группе 5 лет ($p < 0.05$). До возраста 7 лет среднегодовые приросты длины составляют около 1 см, затем в возрасте 7–9 (самцы) и 8–9 (самки) лет рыбы практически не растут, после чего темп роста опять несколько увеличивается (рис. 7; табл. 1). Параметры

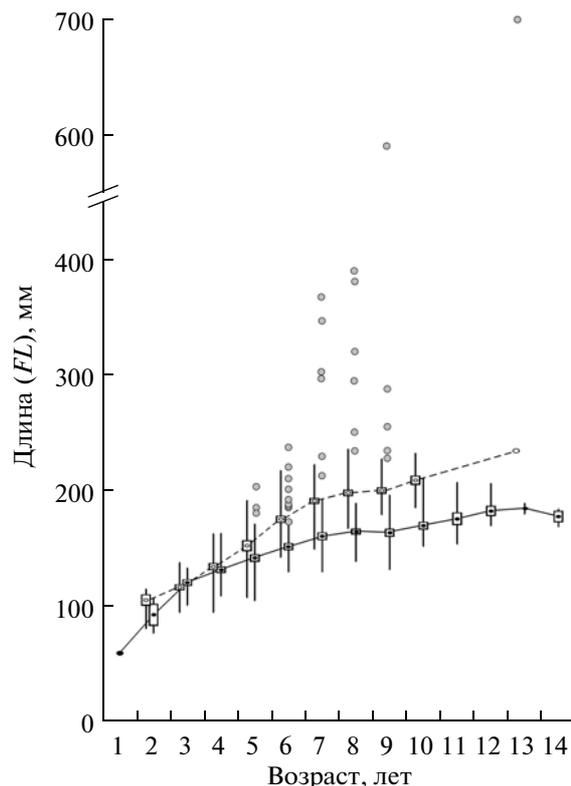


Рис. 7. Линейный рост арктических гольцов *Salvelinus alpinus* complex оз. Камканда: (◐) – пределы варьирования, (◑) – удвоенная ошибка среднего, (●) – средние значения карликовой формы, (○) – то же мелкой, (◉) – особи крупной формы.

уравнения Берталанфи: $FL_{\infty} = 17.5 \pm 0.24$ см, $k = 0.34 \pm 0.03$.

Возраст гольцов мелкой формы в уловах 2–13 (6.3 ± 0.11) лет (средний значимо меньше, чем у гольцов карликовой формы, $p < 0.01$), но лишь у одного превышал 10 лет; преобладают особи в возрасте 7 лет (рис. 6б, табл. 1). Самцы в среднем старше самок (6.8 ± 0.14 против 6.0 ± 0.16 лет, $p < 0.001$). С 3 до 7 лет среднегодовые приросты длины составляют 1.5–2.0 см, затем рост замедляется (рис. 7, табл. 1). Начиная с 7 лет самцы значимо крупнее самок того же возраста: в возрастных группах 7–9 лет различия средних значений длины и массы (t -test) $p < 0.001$, 10 лет – $p < 0.05$. $FL_{\infty} = 24.1 \pm 0.82$ см, $k = 0.22 \pm 0.03$.

Гольцы крупной формы представлены особями в возрасте 5–13 (7.4 ± 0.32) лет с преобладанием 6-летних (рис. 6в). Темп роста разных особей очень сильно различается: так, в возрасте 9 лет длина рыб варьирует от 23 до 59 см (рис. 7).

Различия по возрастному составу значимы (тест Манна–Уитни) между карликовой и мелкой формами ($p < 0.01$), между мелкой и крупной ($p < 0.05$), но не значимы между карликовой и крупной ($p > 0.05$).

Таблица 1. Длина и масса арктических голцов *Salvelinus alpinus* complex карликовой и мелкой форм разного возраста из оз. Камканда

Возраст, лет	Карликовая форма						Мелкая форма							
	самцы			оба пола			самцы			оба пола				
	<i>M</i>	<i>n</i>	<i>M</i>	<i>t</i>	<i>n</i>	<i>M</i>	<i>t</i>	<i>n</i>	<i>M</i>	<i>t</i>	<i>n</i>	<i>M</i>	<i>t</i>	<i>n</i>
1	99	2	59	8.43	1	104	2.47	2	108	2.62	2	106	3.75	8
2	119	8	92	1.92	3	118	2.41	17	117	3.36	18	117	1.55	46
3	128	17	120	1.72	21	135	2.72	21	138	6.69	22	135	2.09	52
4	135	20	141	2.18	42	155	2.27	15	152	3.48	15	153	3.78	33
5	146	15	151	1.97	36	179	2.77	23	174	1.99	22	176	2.12	47
6	162	14	160	2.09	38	196	2.29	51	185	3.43	31	192	1.61	83
7	162	29	164	1.62	57	204	3.87	49	188	4.04	21	199	1.85	70
8	162	16	163	2.33	32	207	4.97	24	190	1.93	13	201	1.94	37
9	169	14	169	2.29	28	213	1.82	15	191	2.69	2	210	2.91	17
10	176	6	175	4.49	10	237	3.43	1	237	4.10	1	237		1
11	182	8	182	4.10	3									
12	180	1	184		2									
13	176	2	177		3									
14														
1	8	1	2	0.63	1	16	0.80	13	16	1.14	15	16	1.58	1
2	17	6	16	1.28	2	24	1.73	20	26	2.14	19	26	2.39	34
3	20	15	21	1.73	43	38	1.80	23	37	4.85	11	38	3.54	40
4	23	18	26	2.06	40	53	2.31	27	40	3.35	24	53	2.08	22
5	31	13	33	1.40	32	70	1.86	23	37	2.18	50	58	2.37	43
6	37	13	40	1.22	36	79	2.56	27	40	2.47	49	60	3.71	82
7	39	27	42	1.69	54	79	3.23	14	42	2.69	24	73	1.99	70
8	40	16	44	2.12	30	85	4.62	14	43	3.92	15	82	4.10	37
9	44	14	43	4.43	28	85	1.86	14	43	3.23	15	82	4.10	17
10	53	6	52	4.33	10	122	1.86	4	52	4.62	1	122		
11	53	8	53	4.33	9			1	53	4.33	1			
12	53	8	52	4.33	9			1	52	4.33	1			
13	50	1	54	4.33	2			2	54	4.33	1			
14	48	2	56	2.90	3			3	56	2.90	1			1

Примечание. *M* – среднее значение, *t* – ошибка среднего, *n* – число особей.

Таблица 2. Питание арктических гольцов *Salvelinus alpinus* complex в оз. Камканда в период открытой воды (июль–август) и в подлёдный период (апрель)

Основные группы пищевых организмов	Форма гольца					
	карликовая		мелкая		крупная	
	ЧВ, %	МПК, %	ЧВ, %	МПК, %	ЧВ, %	МПК, %
Планктон	$\frac{2.33}{18.75}$	$\frac{0.39}{0.21}$	$\frac{74.47}{100}$	$\frac{73.94}{99.33}$	$\frac{8.33}{0}$	$\frac{0.01}{0}$
Бентос	$\frac{60.47}{81.25}$	$\frac{47.17}{99.79}$	$\frac{17.02}{5.88}$	$\frac{1.07}{0.07}$	$\frac{33.33}{0}$	$\frac{0.14}{0}$
Амфибиотические насекомые (постличиночные стадии)	$\frac{65.12}{0}$	$\frac{37.22}{0}$	$\frac{44.68}{0}$	$\frac{19.35}{0}$	$\frac{91.67}{0}$	$\frac{2.70}{0}$
Воздушно-наземные членистоногие	$\frac{16.28}{0}$	$\frac{15.44}{0}$	$\frac{17.02}{0}$	$\frac{5.65}{0}$	$\frac{0}{0}$	$\frac{0}{0}$
Рыба	$\frac{0}{0}$	$\frac{0}{0}$	$\frac{0}{0}$	$\frac{0}{0}$	$\frac{75.00}{100}$	$\frac{97.15}{100}$
Прочие	$\frac{11.63}{0}$	$\frac{0.68}{0}$	$\frac{0}{0}$	$\frac{0}{0}$	$\frac{0}{0}$	$\frac{0}{0}$
Доля пустых желудков, %	$\frac{2.27}{0}$		$\frac{4.08}{2.85}$		$\frac{26.31}{66.70}$	
Число рыб, экз.	$\frac{44}{16}$		$\frac{49}{35}$		$\frac{19}{3}$	

Примечание. Над чертой – период открытой воды, под чертой – подлёдный период; ЧВ – частота встречаемости (доля от числа питавшихся рыб в выборке), МПК – доля массы пищевого комка.

Размножение. Карликовая форма нерестится в сентябре, мелкая – в ноябре-декабре, сроки их нереста не перекрываются. Сроки нереста крупной формы неизвестны. У карликовой формы соотношение числа самцов и самок в уловах равное (224:218, $p > 0.05$). Отдельные самцы впервые созревают в возрасте 4–5 лет при $FL > 13$ см, самки – в возрасте 6 лет при $FL > 14.5$ см, возраст 50%-ного созревания самцов и самок – 7 лет (рис. 6а). Средний возраст зрелых рыб 8.50 ± 0.15 лет. Различия между зрелыми самцами и самками по длине, массе и возрасту отсутствуют (тест Манна-Уитни: $p > 0.05$). Абсолютная плодовитость самок длиной 149–196 (в среднем 170) мм и массой 33–80 (46) г – 38–113 (65) икринок, относительная – 0.94–1.98 (1.42) шт/г массы тела ($n = 29$). Диаметр икры у самок с гонадами IV стадии зрелости в конце августа – 4.7–5.5 (5.0) мм ($n = 5$).

У мелкой формы самцов в уловах в 1.4 раза больше, чем самок (345 : 249, $p < 0.001$). Некоторые самцы и самки впервые созревают в возрасте 5(единично)–6 лет при $FL > 15$ (самки)–16 (самцы) см, обычно более 17 см; возраст 50%-ного созревания, как у карликов, – 7 лет (рис. 6б). Средний возраст зрелых рыб 7.83 ± 0.09 лет. Зрелые самцы и самки значимо различаются (тест Манна-Уитни) по длине (соответственно 203.9 ± 1.17 и 189.0 ± 1.34 мм, $p < 0.001$), массе (77.8 ± 1.40 и

61.2 ± 1.25 г, $p < 0.001$) и возрасту (8.0 ± 0.12 и 7.4 ± 0.15 лет, $p < 0.01$). Абсолютная плодовитость самок FL 168–218 (192) мм и массой 54–96 (74.5) г – 87–164 (119) икринок, относительная – 1.18–2.34 (1.59) шт/г массы тела ($n = 38$). Диаметр икры у самок с гонадами IV стадии зрелости в конце октября-начале ноября – 4.6–5.6 (5.0) мм ($n = 45$). У крупных гольцов соотношение числа самцов и самок равное (13 : 12). Из всех рыб в выборке половозрелой была только самая крупная самка FL 70 см в возрасте 13 лет (рис. 6в).

Питание. Карликовые гольцы – бентофаги, мелкие – планктофаги, крупные – хищники. В период открытой воды в питании карликовой и мелкой форм значительную роль играют также куколки и имаго амфибиотических насекомых (преимущественно хирономид и ручейников), а также крылатые наземные насекомые (в основном перепончатокрылые и жесткокрылые) (табл. 2, рис. 8), однако даже в это время перекрывание их пищевых ниш невелико (значение индекса Хорна 0.28). В подлёдный период насекомые исчезают из рациона карликовых и мелких гольцов и их пищевая специализация проявляется особенно отчетливо: соответственно бентос и планктон составляют более 99% массы их совокупного пищевого комка, значение индекса Хорна снижается до 0.08. Карликовые гольцы потребляют преиму-

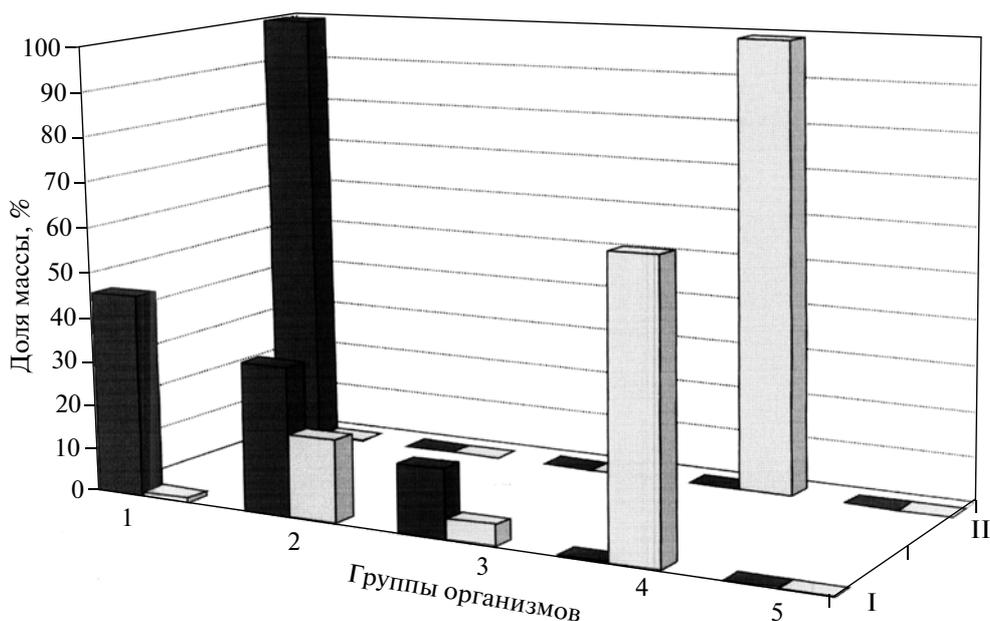


Рис. 8. Значение основных групп организмов (доля массы пищевого комка, %) в питании карликовой (■) и мелкой (□) формы арктического гольца *Salvelinus alpinus* complex оз. Камканда в период открытой воды (I – июль–август) и в подлёдный период (II – апрель): 1 – бентос, 2 – амфибиотические насекомые (постличиночные стадии), 3 – воздушно-наземные членистоногие, 4 – планктон, 5 – прочие.

шественно личинок хирономид и моллюсков семейства Euglesidae, мелкие – каланоидных ракообразных, в основном *Acanthodiptomus tibetanus*, циклопов *Cyclops scutifer wigrensis* и ветвистоусых *Bosmina longispina*. Крупные гольцы уже начиная с FL 18–20 см питаются рыбой – мелкими экземплярами собственного вида, сибирским гольцом и обыкновенным гольяном.

Численность и распределение в озере. Карликовая и мелкая формы массовые, крупная – редкая.

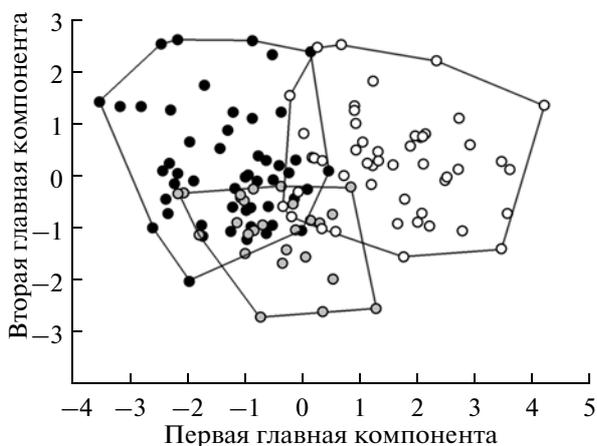


Рис. 9. Распределение арктических гольцов *Salvelinus alpinus* complex оз. Камканда в пространстве первых двух главных компонент (10 меристических признаков); обозначения см. на рис. 4.

Все три формы встречаются в разных частях литоральной зоны на береговом склоне (но карликовая несколько более тяготеет к его нижней, а мелкая – к верхней части), на мелководьях и на ложе озера в его открытой части на глубине. Молодь карликовой и мелкой форм отмечена на мелководье в западной части озера в районе устья впадающего ручья.

Меристические признаки (табл. 3). Гольцы карликовой и мелкой форм различаются по числу жаберных тычинок, жаберных лучей слева и справа, числу лучей в спинном и грудном плавниках, чешуй в боковой линии, пилорических придатков. Гольцы крупной формы по числу жаберных тычинок занимают промежуточное положение между карликовой и мелкой формами, но ближе к первой; они также более сходны с карликами по числу пилорических придатков и чешуй в боковой линии. При этом число пилорических придатков и позвонков у крупных гольцов меньше, чем у карликовых и мелких. Усреднённое по 10 признакам значение CD оказывается наименьшим, а r_{zh} – наибольшим между карликовыми и крупными гольцами.

При АК по 10 признакам три формы различаются в пространстве первых двух главных компонент, объясняющих 26.5 и 13.4% общей дисперсии (рис. 9). Основные различия между карликовой и мелкой формами выявляются по ГК1, а между ними и крупной формой – по ГК1 и ГК2. Перекрывание скаттеров карликовой и мелкой

Таблица 3. Меристические признаки арктических гольцов *Salvelinus alpinus* complex оз. Камканда и нагрузки собственных векторов на первые две главные компоненты

Признак	Форма гольцов						CD				r _{zh}		Нагрузки собственных векторов	
	1 – карликовая n = 50 ¹		2 – мелкая n = 50 ²		3 – крупная n = 30 ³		1–2	1–3	2–3	1–2	1–3	2–3	ГК1	ГК2
	$\frac{M \pm m}{lim}$	σ	$\frac{M \pm m}{lim}$	σ	$\frac{M \pm m}{lim}$	σ								
sb	$\frac{34.3 \pm 0.08}{28-39}$	1.57	$\frac{39.0 \pm 0.09}{33-45}$	1.87	$\frac{36.0 \pm 0.19}{34-38}$	1.08	1.37***	0.64***	1.02***	0.362***	0.746***	0.485***	0.834	0.152
rb1	$\frac{11.2 \pm 0.09}{10-12}$	0.64	$\frac{11.9 \pm 0.08}{11-13}$	0.58	$\frac{11.7 \pm 0.12}{11-13}$	0.65	0.57***	0.39**	0.16	0.811***	0.873***	0.981	0.711	-0.336
rb2	$\frac{10.8 \pm 0.06}{10-11}$	0.43	$\frac{11.3 \pm 0.09}{10-12}$	0.65	$\frac{10.8 \pm 0.08}{10-12}$	0.46	0.52***	0.10	0.42**	0.759***	0.982	0.866***	0.687	-0.190
D	$\frac{9.9 \pm 0.08}{9-11}$	0.58	$\frac{9.5 \pm 0.08}{9-11}$	0.54	$\frac{9.8 \pm 0.11}{9-11}$	0.63	0.36***	0.08	0.26*	0.938***	0.992	0.972	-0.419	0.045
A	$\frac{8.1 \pm 0.08}{7-9}$	0.53	$\frac{8.0 \pm 0.08}{7-9}$	0.57	$\frac{8.1 \pm 0.10}{7-9}$	0.53	0.13	0.05	0.09	0.991	1.000	0.986	-0.287	0.182
P	$\frac{13.1 \pm 0.04}{12-14}$	0.31	$\frac{12.8 \pm 0.07}{12-14}$	0.48	$\frac{12.9 \pm 0.08}{12-14}$	0.45	0.38***	0.18	0.22	0.917***	0.900***	0.945*	-0.263	0.283
V	$\frac{8.2 \pm 0.06}{8-9}$	0.40	$\frac{8.0 \pm 0.03}{8-9}$	0.20	$\frac{7.9 \pm 0.06}{7-8}$	0.31	0.27*	0.42**	0.27*	0.966*	0.849***	0.930**	-0.252	0.570
ll	$\frac{127.5 \pm 0.41}{122-135}$	2.92	$\frac{130.9 \pm 0.38}{126-137}$	2.68	$\frac{128.7 \pm 0.37}{125-133}$	2.04	0.60***	0.20	0.51***	0.800***	0.883*	0.869*	0.649	0.322
pc	$\frac{51.4 \pm 0.64}{40-65}$	5.32	$\frac{56.1 \pm 0.61}{43-69}$	5.60	$\frac{47.8 \pm 1.00}{42-56}$	3.46	0.43***	0.41**	0.92***	0.897**	0.802	0.580***	0.348	0.702
vert.	$\frac{65.0 \pm 0.13}{63-67}$	0.95	$\frac{65.1 \pm 0.09}{63-67}$	0.65	$\frac{64.3 \pm 0.11}{63-65}$	0.58	0.06	0.46**	0.65***	0.929**	0.823***	0.741***	0.213	0.367
Среднее							0.47	0.29	0.46	0.837	0.885	0.835		

Примечание. Обозначение признаков: sb – число жаберных тычинок на 1-й дуге, rb1 и rb2 – число жаберных лучей слева и справа; D, A, P, V – число ветвистых лучей соответственно в спинном, анальном, грудном и брюшном плавниках; ll – число чешуй в боковой линии, pc – число пилорических придатков, vert. – число позвонков.
¹ для sb n = 364, для pc n = 68; ² для sb n = 458, для pc n = 84; ³ для sb n = 31, для pc n = 12; M ± m – среднее значение и его ошибка, lim – пределы варьирования показателя, σ – среднее квадратическое отклонение; CD – коэффициент различия Майра, r_{zh} – показатель сходства Животовского (при его вычислении значения // сгруппированы в классы по 2, pc – по 3). Здесь и в табл. 4–6, 8 – различия достоверны при p: * < 0.05, ** < 0.01, *** < 0.001.

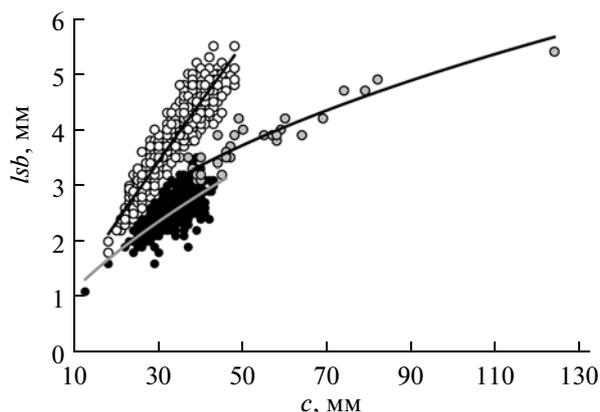


Рис. 10. Соотношение длины наибольшей жаберной тычинки (по оси ординат) и длины головы (по оси абсцисс) у трёх форм арктических гольцов *Salvelinus alpinus* complex оз. Камканда: карликовой ($y = 0.2455x^{0.6658}$, $R^2 = 0.5147$), мелкой ($y = 0.1438x^{0.9335}$, $R^2 = 0.8817$) и крупной ($y = 0.6099x^{0.4624}$, $R^2 = 0.8371$); обозначения см. на рис. 4.

форм не велико, скаттер крупной формы перекрывается со скаттером карликовой больше, чем со скаттером мелкой. Средние значения ГК1 у карликовой, мелкой и крупной форм составляют соответственно -1.28 ± 0.13 , 1.53 ± 0.16 и -0.48 ± 0.17 ; ГК2 — 0.21 ± 0.16 , 0.34 ± 0.15 и -1.06 ± 0.15 . Различия центроидов ГК1 и ГК2 трёх форм при их попарном сравнении значимы (t -тест: $p < 0.001$), за исключением различий между карликовыми и мелкими гольцами по ГК2 ($p > 0.05$). Наибольшие положительные нагрузки на ГК1 имеют *sb*, *rb1*, *rb2*, *ll*, отрицательные — *D*; на ГК2 — *pc*, *V*, *vert.*, *ll* (положительные нагрузки) и *rb1* (отрицательные нагрузки) (табл. 3).

Длина жаберных тычинок. Наиболее быстро и наиболее изометрично по отношению к длине тела и ещё более изометрично — к длине головы жаберные тычинки растут у мелкой формы: коэффициент b степенной функции равен соответственно 0.88 ± 0.02 и 0.93 ± 0.02 ($n = 461$), достигая максимальной длины 5.5 мм. У карликовых гольцов они достигают длины не более 3.5 мм вследствие меньшей скорости роста и большего её снижения при увеличении размеров тела ($b = 0.66 \pm 0.04$) и головы ($b = 0.67 \pm 0.03$), $n = 364$. Ростовые каналы жаберных тычинок этих форм практически не перекрываются.

У гольцов крупной формы аллометрия роста тычинок выражена в наибольшей степени ($b = 0.43 \pm 0.09$, $b = 0.46 \pm 0.04$; $n = 30$), так что у особи FL 590 мм (c 125 мм) наибольшая тычинка имеет такую же длину, как у мелких гольцов FL 230–240 мм ($c \approx 50$ мм). Ростовый канал тычинок крупной формы близок к каналу карликовой формы и фактически является его продолжением (рис. 10). Различия по b между всеми формами значимы

(карликовые—мелкие и мелкие—крупные $p < 0.001$, карликовые—крупные $p < 0.01$). Несмотря на аллометрию, индекс длины жаберной тычинки (*lsb*, % *c*), вычисленный у гольцов на общем интервале длин (до 24 см), хорошо отражает различия форм: у карликовой формы — $5.1–9.4$ (7.7 ± 0.04), $n = 364$, у мелкой — $9.5–13.8$ (11.4 ± 0.04), $n = 458$, у крупной — $6.6–9.5$ (8.0 ± 0.15), $n = 19$ (различия средних, t -тест: карликовые—мелкие $p < 0.001$, мелкие—крупные $p < 0.001$, карликовые—крупные $p > 0.05$; CD — соответственно 2.23, 2.30 и 0.20).

Пропорции тела. Различия между самцами и самками по индексам промеров тела невелики: у самцов карликовой и мелкой форм по сравнению с самками длиннее плавники (больше индексы *hD*, *hA*, *lP*, *lV*), у первых также длиннее голова. Имеются значимые, но небольшие различия по индексам *op*, *lmd*, $P-V$ (карликовая форма); *cH*, *ao*, *io*, *lrm*, *lmx*, *lmd*, *aD* (мелкая форма). Единственное значимое различие между самцами и самками крупной формы наблюдается по aV . Среднее по всем признакам значение CD между самцами и самками у трёх форм — $0.15–0.18$ (табл. 4). В связи с небольшими различиями между полами данные по ним при дальнейшем анализе объединены.

Различия между размерными группами. Сравнение размерных групп (для карликовой и мелкой форм $FL < 15$ и > 15 см, для крупной — < 25 и > 25 см) по индексам промеров тела показывает, что с увеличением размеров у гольцов всех трёх форм удлиняются рыло, челюсти (увеличиваются индексы *ao*, *lrm*, *lmx*, *lmd*), верхняя челюсть становится относительно более узкой (уменьшается *hmx*), увеличиваются *io*, *aA*, $P-V$ и $V-A$. Характерное для рыб уменьшение в онтогенезе относительного диаметра глаза (*o*, % *c*) и относительной длины головы (*c*, % FL) наблюдается только у мелкой и крупной форм. У карликовой формы эти признаки с ростом не меняются, зато увеличиваются относительные размеры плавников (увеличиваются индексы *hD*, *lA*, *hA*, *lP*, *lV*), которые у мелкой и крупной форм не меняются или даже уменьшаются (*hD* у мелкой). Исключение составляет относительная длина основания спинного плавника, увеличивающаяся в онтогенезе крупных гольцов. У мелких гольцов, в отличие от двух других форм, с ростом не увеличивается высота головы (индексы *cH*, *ch*), тела (*H*, *h*) и aV , но увеличивается pD и становится относительно длиннее, а не короче, хвостовой стебель (увеличивается индекс *lpc*). У гольцов крупной формы, в отличие от карликовой и мелкой, с ростом увеличиваются *op* и *aD*. Средние значения CD между размерными группами внутри форм больше, чем между полами — $0.26–0.52$ (табл. 4).

Различия между формами. В связи с размерной изменчивостью признаков сравнение трёх форм по индексам промеров проводили на

Таблица 4. Результаты одномерного анализа пропорций тела (индексы промеров) у трёх форм арктического гольца *Sauletinus alpinus* complex оз. Кам-канда: значения коэффициента различия Майра

Признаки	Различия между полками (самцы—самки)						Различия между размерными группами						Различия между формами						
	карликовая форма		мелкая форма		крупная форма		карликовая форма		мелкая форма		крупная форма		карликовая—мелкая		карликовая—крупная		мелкая—крупная		
	10—21 15.0 69	10—21 15.3 64	10—24 17.3 69	11—23 15.6 61	17—59 28.6 13	19—70 27.9 12	10—15 12.8 70	15—21 17.0 74	10—15 12.2 72	15—24 18.8 87	17—24 21.0 87	25—70 37.7 12	10—15 12.8 70	10—15 12.2 72	15—21 17.0 74	15—24 18.8 87	17—24 21.0 87	15—24 18.8 87	17—24 21.0 14
<i>FL</i> , см	10—21 15.0 69	10—21 15.3 64	10—24 17.3 69	11—23 15.6 61	17—59 28.6 13	19—70 27.9 12	10—15 12.8 70	15—21 17.0 74	10—15 12.2 72	15—24 18.8 87	17—24 21.0 87	25—70 37.7 12	10—15 12.8 70	10—15 12.2 72	15—21 17.0 74	15—24 18.8 87	17—24 21.0 87	15—24 18.8 87	17—24 21.0 14
<i>n</i> , экз.	69	64	69	61	13	12	70	74	72	87	87	12	70	72	74	87	87	87	14
В % с																			
<i>cH</i>	-0.09		+0.26**		+0.14		-0.28**		-0.11		-0.83**		-0.08		+0.05		+0.16		+0.11
<i>ch</i>	+0.04		+0.02		+0.05		-0.35***		+0.09		-0.32		+0.42***		+0.97***		+0.72***		-0.12
<i>ao</i>	-0.05		+0.28**		+0.33		-0.38***		-0.24**		-0.79***		-0.05		+0.06		-0.74***		-0.80***
<i>o</i>	-0.12		-0.12		-0.04		+0.11		+0.54***		+1.14***		+0.20*		+0.65***		+2.28***		+1.01***
<i>io</i>	-0.16		+0.19*		+0.06		-0.21*		-0.52***		-1.08***		-0.13		-0.42***		-0.37*		+0.12
<i>op</i>	-0.18*		+0.07		+0.25		+0.15		-0.07		-0.55*		-0.03		-0.29***		-0.36*		-0.14
<i>irm</i>	+0.07		+0.21*		+0.10		-0.59***		-0.64***		-0.75***		+0.15		+0.12		-0.03		-0.16
<i>lmx</i>	+0.16		+0.18*		=0.00		-0.43***		-0.68***		-0.62**		+0.29**		+0.08		+0.24		+0.18
<i>hmx</i>	+0.04		-0.07		-0.40		+0.37***		+0.46***		+0.47*		+0.48***		+0.50***		+0.73***		+0.26
<i>lmd</i>	-0.18*		+0.26*		+0.17		-0.60***		-0.51***		-1.05***		+0.04		+0.28**		+0.25		+0.01
В % FL																			
<i>c</i>	+0.58***		+0.06		-0.13		-0.06		+0.43***		+0.46*		+0.69***		+1.18***		+0.62***		-0.47***
<i>H</i>	+0.02		+0.13		+0.24		-0.51***		-0.04		-0.80**		-0.15		+0.35***		+0.81***		+0.48***
<i>h</i>	+0.11		+0.07		+0.14		-0.25**		+0.11		-0.34		+0.08		+0.48**		+0.81***		+0.46***
<i>aD</i>	+0.12		+0.19*		+0.23		-0.09		=0.00		-0.45*		+0.36***		+0.48***		+0.82***		+0.34*
<i>pD</i>	-0.29*		-0.00		+0.06		+0.05		-0.48***		+0.22		-0.68***		-1.33***		-1.23***		-0.02
<i>aV</i>	-0.07		+0.11		+0.44*		-0.26**		-0.15		-0.44*		+0.32***		+0.46***		+0.51***		+0.17
<i>aA</i>	-0.12		+0.03		+0.21		-0.32***		-0.32***		-0.65**		+0.07		+0.09		+0.37***		+0.21
<i>P-V</i>	-0.24*		+0.06		+0.39		-0.27**		-0.22**		-0.56*		-0.22*		-0.12		+0.62***		+0.81***
<i>V-A</i>	-0.13		-0.04		-0.21		-0.19*		-0.24**		-0.46*		-0.45***		-0.47***		-0.19		+0.40*
<i>lpс</i>	-0.08		+0.03		+0.01		+0.29***		-0.20*		+0.43*		-0.39***		-0.94***		-1.28***		-0.43**
<i>ID</i>	+0.07		-0.03		+0.08		-0.19*		+0.11		-0.57**		+0.56***		+0.91***		+0.60***		-0.35*
<i>hD</i>	+0.46***		+0.34***		-0.19		-0.40***		+0.27**		+0.02		+0.50***		+0.94***		+1.64***		+0.59***
<i>IA</i>	+0.10		-0.11		=0.00		-0.33***		+0.07		-0.25		+0.25**		+0.71***		+0.64***		-0.04
<i>hA</i>	+0.34***		+0.24***		-0.07		-0.45***		-0.07		+0.05		+0.49***		+0.93***		+1.49***		+0.68***
<i>IP</i>	+0.37***		+0.34***		-0.16		-0.44***		-0.12		-0.03		+0.38***		+0.69***		+1.64***		+0.90***
<i>IV</i>	+0.36***		+0.47***		-0.03		-0.44***		-0.06		-0.27		+0.40***		+0.72***		+0.97***		+0.27
Сред- нес	0.18		0.15		0.16		0.31		0.26		0.52		0.32		0.55		0.77		0.37

Примечание. Обозначение признаков здесь и в табл. 5, 6, 9: *FL* — длина тела по Смитту, *cH*, *ch* — высота головы через затылок и через середину глаза, *ao* — длина рыла, *o* — горизонтальный диаметр глаза, *io* — межглазничное расстояние, *op* — заглазничное расстояние, *irm* — длина верхней челюсти, *lmx* — длина верхнечелюстной кости, *hmx* — высота верхней челюсти, *lmd* — длина нижней челюсти; *H*, *h* — соответственно максимальная и минимальная высота тела, *aD* — антедорсальное, *pD* — постдорсальное, *aV* — анте-вентральное, *aA* — антеанальное, *P-V* — пектоанальное, *V-A* — вентроанальное, *lpс* — длина хвостового стебля, *ID*, *hD* — длина основания и высота спинного плавника, *IA*, *hA* — то же анального плавника, *IP* — длина грудного плавника, *IV* — длина брюшного плавника. Над чертой — пределы варьирования *FL*, под чертой — её среднее значение. Средние значения признака здесь и в табл. 6: “+” — больше у первой из сравниваемых группировок, “=” — у второй, “-” — равны с точностью до 3-го знака после запятой.

Таблица 5. Значения аллометрического коэффициента b (тангенсы углов наклона линий регрессии логарифмов значений признаков по логарифмам значений длины тела) у арктических гольцов *Salvelinus alpinus* complex оз. Камканда и оценки различий между формами

Признак	Форма гольца			Различия между формами					
	1	2	3	1–2		2–3		1–3	
				$F_{1,303}$	p	$F_{1,182}$	p	$F_{1,169}$	p
<i>c</i>	1.00	0.93	0.96	9.89**	0.002	1.69	0.195	1.35	0.247
<i>cH</i>	1.06	0.99	1.14	4.24*	0.040	14.04***	0.000	3.62	0.059
<i>ch</i>	1.08	0.93	1.05	22.29***	0.000	9.74**	0.002	0.45	0.503
<i>ao</i>	1.16	1.03	1.11	8.69**	0.003	2.47	0.118	0.72	0.398
<i>o</i>	0.89	0.68	0.59	25.00***	0.000	3.17	0.077	31.49***	0.000
<i>io</i>	1.10	1.14	1.32	0.85	0.358	14.90***	0.000	14.97***	0.000
<i>op</i>	0.96	0.94	1.04	1.14	0.286	13.18***	0.000	4.73*	0.031
<i>lrm</i>	1.18	1.09	1.09	7.92**	0.005	0.02	0.902	4.02*	0.047
<i>lmx</i>	1.16	1.08	1.09	5.26*	0.023	0.01	0.938	2.42	0.122
<i>hmx</i>	0.83	0.76	0.82	1.75	0.187	0.76	0.385	0.01	0.914
<i>lmd</i>	1.12	1.00	1.11	19.18***	0.000	13.46***	0.000	0.10	0.750
<i>H</i>	1.25	1.04	1.31	26.64***	0.000	28.04***	0.000	1.08	0.300
<i>h</i>	1.10	0.98	1.12	8.66**	0.003	9.25**	0.003	0.15	0.699
<i>aD</i>	1.01	1.01	1.02	0.12	0.731	0.52	0.474	0.13	0.718
<i>pD</i>	1.00	1.06	0.97	17.74***	0.000	23.35***	0.000	1.12	0.292
<i>aV</i>	1.03	1.01	1.04	1.40	0.237	3.18	0.076	0.34	0.559
<i>aA</i>	1.03	1.03	1.04	0.42	0.518	1.68	0.197	0.48	0.488
<i>P-V</i>	1.07	1.05	1.04	0.98	0.324	0.17	0.685	1.00	0.318
<i>V-A</i>	1.06	1.06	1.10	0.08	0.776	1.61	0.206	0.54	0.464
<i>lpc</i>	0.97	1.05	0.91	11.00**	0.001	23.94***	0.000	2.10	0.149
<i>lD</i>	1.04	0.95	1.12	4.80*	0.029	13.97***	0.000	2.74	0.100
<i>hD</i>	1.10	0.92	1.05	25.59***	0.000	8.97**	0.003	1.38	0.242
<i>lA</i>	1.11	0.96	1.09	15.72***	0.000	9.79**	0.002	0.07	0.790
<i>hA</i>	1.19	1.04	1.09	14.31***	0.000	1.03	0.310	3.01	0.085
<i>lP</i>	1.16	1.04	1.09	11.74***	0.001	1.16	0.284	2.35	0.127
<i>lV</i>	1.21	1.04	1.14	20.49***	0.000	4.40*	0.037	2.14	0.145

Примечание. 1 – карликовая, 2 – мелкая, 3 – крупная форма.

общем интервале длин (15–24 см), а карликовых и мелких гольцов – также на интервале 10–15 см. Уже при FL 10–15 см у карликовых гольцов по сравнению с мелкими больше голова, глаз (больше индексы *c*, *ch*, *o*), длиннее и выше верхняя челюсть (больше *lmx*, *hmx*), длиннее плавники (больше индексы *lD*, *hD*, *lA*, *hA*, *lP*, *lV*), короче задняя часть туловища по сравнению с передней (меньше *pD*, *V-A*, *lpc*, но больше *aD* и *aV*). С ростом (при FL 15–24 см) эти различия (кроме различий по *lmx*) сохраняются и усиливаются и к ним прибавляются различия по *io*, *op* (больше у мелких гольцов), *lmd*, *H* и *h* (больше у карликов). Коэффициент различия Майра между карликовыми и мелкими гольцами по *pD* превышает условный подвидовой уровень (1.28) и ещё по 6 признакам превышает 0.9. Среднее значение CD между этими формами при FL 10–15 см равно 0.32, при FL 15–24 см возрастает до 0.55 (табл. 4).

Крупные гольцы при FL 15–24 см отличаются от карликовых более короткой и низкой на уровне глаза головой (меньше индексы *c*, *ch*), более длинным рылом, меньшим диаметром глаза, большей шириной лба, большим заглазничным

расстоянием, более узкой верхней челюстью (меньше *hmx*), более низким телом (меньше *H*), относительно меньшими значениями *aD*, *aV*, *aA*, *P-V*, но большим *pD*, более длинным (больше *lpc*) и низким (меньше *h*) хвостовым стеблем и более короткими плавниками (меньше индексы *lD*, *hD*, *lA*, *hA*, *lP*, *lV*). Значения CD по шести признакам лежат в пределах 1.24–2.28, а среднее значение CD равно 0.77. В то же время CD между крупными и мелкими гольцами лишь по одному признаку превышает 1, а среднее равно 0.37; отличия заключаются в меньшем размере глаза, более длинном рыле, более прогонистом теле (меньше *H*, *h*), более длинном хвостовом стебле, в более коротких плавниках (меньше *hD*, *hA*, *lP*) и меньшем *P-V* у крупной формы. По всем этим признакам различия между крупными и мелкими гольцами совпадают по направлению с различиями между мелкими и карликовыми (табл. 4).

Значения аллометрического коэффициента b значимо различаются между формами по большинству признаков хотя бы в одном из трёх попарных сравнений (табл. 5). Поэтому преобразование промеров проводили с использованием

Таблица 6. Результаты одномерного анализа пропорций тела (преобразованные по уравнению аллометрии логарифмы промеров) у трёх форм арктического гольца *Salvelinus alpinus* complex оз. Камканда: значения коэффициента различия Майра

Признак	Сравниваемые формы (число рыб, экз.)		
	карликовая—мелкая (146/162)	карликовая—крупная (146/26)	мелкая—крупная (162/26)
<i>cH</i>	+0.65***	+0.96***	+0.25*
<i>ch</i>	+1.23***	+1.15***	-0.05
<i>ao</i>	+0.45***	-0.16	-0.66***
<i>o</i>	+0.98***	+1.26***	+0.09
<i>io</i>	+0.06	+0.04	-0.04
<i>op</i>	+0.49***	+0.02	-0.47***
<i>lrm</i>	+0.87***	+0.72***	-0.18
<i>lmx</i>	+0.67***	+0.62***	-0.09
<i>hmx</i>	+0.81***	+0.80***	+0.16
<i>lmd</i>	+0.88***	+1.01***	+0.11
<i>c</i>	+1.00***	+0.56***	-0.37***
<i>H</i>	+0.23***	+1.16***	+0.91***
<i>h</i>	+0.35***	+1.01***	+0.74***
<i>aD</i>	+0.44***	+0.62***	+0.23*
<i>pD</i>	-1.05***	-1.27***	-0.29**
<i>aV</i>	+0.50***	+0.64***	+0.12
<i>aA</i>	+0.13*	+0.33***	+0.23*
<i>P-V</i>	-0.12*	+0.63***	+0.85***
<i>V-A</i>	-0.42***	-0.04	+0.39***
<i>lpc</i>	-0.74***	-1.38***	-0.73***
<i>lD</i>	+0.77***	+0.86***	-0.07
<i>hD</i>	+0.88***	+1.84***	+0.90***
<i>lA</i>	+0.50***	+0.64***	+0.18
<i>hA</i>	+0.84***	+1.53***	+0.89***
<i>lP</i>	+0.68***	+1.77***	+1.19***
<i>lV</i>	+0.73***	+1.25***	+0.61***
Среднее	0.63	0.86	0.42

частных коэффициентов. Для проверки эффективности преобразования оценивалась корреляция значений преобразованных промеров с не преобразованной длиной тела. По большинству признаков она оказалась значимой и слабо отрицательной ($r = -0.13 \dots -0.37$), реже слабо положительной ($r = 0.14-0.28$). Небольшие абсолютные значения r показывают, что в основном изменчивость признаков, связанная с размерами, была устранена.

Сравнение средних значений преобразованных логарифмов промеров всех особей трёх форм даёт результаты, сходные с полученными при сравнении индексов промеров (табл. 6). Отличия заключаются в степени различий по промерам разных частей головы, поскольку при этом анали-

зи они сравниваются безотносительно к её длине. У гольцов карликовой формы по сравнению с гольцами мелкой больше все промеры головы, кроме *io*, в особенности *c*, *cH*, *ch*, *o* и промеры челюстей; по сравнению с гольцами крупной — все, кроме *ao*, *io*, *op*. У мелких гольцов по сравнению с крупными нивелируется различие по диаметру глаза, но появляется различие по заглазничному расстоянию.

Средние значения *CD* между формами увеличиваются: между карликовой и мелкой — до 0.63, между карликовой и крупной — до 0.86, между мелкой и крупной — до 0.42.

КДА 26 преобразованных логарифмов промеров показывает, что три формы значимо различа-

Таблица 7. Результаты классификации трёх форм арктического гольца *Salvelinus alpinus* complex оз. Камканда с помощью метода дискриминантного анализа (26 преобразованных промеров тела) и её соответствие априорной классификации (по двумерным распределениям $sb-lsb$ и $o-hD$)

Форма	Число рыб, экз.				Доля правильных определений, %
	карликовая форма	мелкая форма	крупная форма	всего	
А. Вся выборка без разделения					
Карликовая	143	2	1	146	97.9
Мелкая	2	159	1	162	98.1
Крупная	0	0	26	26	100
Всего	145	161	28	334	98.2
Б. С выделением обучающей группы					
Карликовая	102	13	1	116	87.9
Мелкая	10	120	2	132	90.9
Крупная	0	0	16	16	100
Всего	112	133	19	264	90.2

Примечание. А – дискриминантные функции получены с использованием всей выборки ($n = 334$) и применены к ней же; Б – дискриминантные функции получены при анализе “обучающей” группы ($n = 70$) и применены для классификации остальной части выборки ($n = 264$). Строки – апостериорная классификация, полученная в результате анализа, столбцы – априорная.

ются по пропорциям тела (λ Уилкса = 0.060, $F_{52,612} = 36.4$, $p < 0.001$). При расчёте дискриминантных функций по всей выборке и применении их к ней же получено 98–100% правильных (соответствующих априорному делению на основе двумерных распределений по $sb-lsb$ и $o-hD$) определений. При применении функций, полученных на обучающей группе, к остальным особям в выборке точность классификации карликовых гольцов снижается с 97.9 до 87.9%, мелких – с 98.1 до 90.9%, крупных – остаётся прежней (100%) (табл. 7). Эти результаты подтверждают различия между формами гольцов по пропорциям тела и устойчивость априорной классификации. Различия между формами (квадрат расстояния Махаланобиса) значимы и наиболее велики между карликовой и крупной формами (табл. 8).

Таблица 8. Квадрат расстояния Махаланобиса (выше диагонали) между тремя формами арктического гольца *Salvelinus alpinus* complex оз. Камканда и значения критерия F (ниже диагонали)

Форма	Форма		
	карликовая	мелкая	крупная
Карликовая		17.8	59.1
Мелкая	48.6***		30.9
Крупная	46.4***	24.6***	

Наибольшие отрицательные факторные нагрузки на первую каноническую переменную имеют ch , hD , hA , lP , o , положительные – pD ; на вторую – соответственно c , ch , ao , lrm , op и $P-V$; наибольшие отрицательные значения стандартизованных коэффициентов первой дискриминантной функции имеют o и ch , положительные – io , второй – соответственно ch , c и lP (табл. 9). Проекция гольцов в пространстве первых двух главных компонент, полученных при АГК логарифмов 27 промеров тела (рис. 11), показывают, что карликовая и мелкая формы имеют разные, частично перекрывающиеся онтогенетические каналы, канал крупной формы в области малых размеров перекрывается с каналом мелкой. ГК1 описывает 95.00% общей дисперсии; нагрузки на неё всех признаков составляют 0.96–0.99, за исключением o и hmx (0.88–0.89). Наибольшие отрицательные нагрузки на ГК2, описывающую 1.65% дисперсии, имеют o и hmx , положительные – lrc и pD (табл. 9). При АГК 26 преобразованных промеров тела первые две компоненты описывают соответственно 39.1 и 10.3% общей дисперсии. Центроиды 1-й и 2-й компонент у трёх форм значительно различаются (ГК1: карликовые -2.56 ± 0.20 , мелкие 2.15 ± 0.15 , крупные 1.00 ± 0.53 ; t -тест: карлики–мелкие и карлики–крупные $p < 0.001$, мелкие–крупные $p < 0.01$; ГК2: соответственно 0.25 ± 0.14 , -0.40 ± 0.12 и 1.06 ± 0.26 ; t -тест: карлики–мелкие и мелкие–крупные $p < 0.001$, карлики–крупные $p < 0.05$). Наиболее велики различия между карликовой и мелкой формами по ГК1 (рис. 12). На неё наибольшие отрицательные на-

Таблица 9. Результаты канонического дискриминантного анализа и анализа главных компонент арктических гольцов *Salvelinus alpinus* complex оз. Камканд

Признак	Канонический дискриминантный анализ				Анализ главных компонент			
	НКФ1	НКФ2	СКДФ1	СКДФ2	ГК1	ГК2	ГК1'	ГК2'
<i>FL</i>					0.991	0.119		
<i>c</i>	-0.349	-0.395	0.183	-0.555	0.994	-0.034	-0.870	-0.022
<i>cH</i>	-0.294	-0.097	0.068	0.006	0.985	-0.030	-0.724	-0.175
<i>ch</i>	-0.484	-0.351	-0.422	-0.591	0.975	-0.145	-0.871	-0.132
<i>ao</i>	-0.103	-0.330	0.194	-0.250	0.970	-0.011	-0.504	0.631
<i>o</i>	-0.412	-0.245	-0.516	0.041	0.886	-0.264	-0.603	-0.020
<i>io</i>	-0.020	-0.025	0.351	0.140	0.973	0.062	-0.363	-0.574
<i>op</i>	-0.133	-0.294	0.165	0.086	0.988	0.014	-0.598	0.402
<i>lrm</i>	-0.330	-0.296	0.240	-0.131	0.987	-0.068	-0.842	0.112
<i>lmx</i>	-0.264	-0.213	0.107	-0.188	0.986	-0.083	-0.746	-0.236
<i>hmx</i>	-0.334	-0.141	-0.279	0.062	0.878	-0.310	-0.732	0.198
<i>lmd</i>	-0.373	-0.210	-0.181	0.260	0.990	-0.059	-0.834	0.160
<i>H</i>	-0.216	0.260	-0.153	0.273	0.970	0.050	-0.335	-0.661
<i>h</i>	-0.240	0.163	-0.116	0.313	0.969	0.004	-0.490	-0.260
<i>aD</i>	-0.207	-0.034	-0.275	0.140	0.991	0.078	-0.411	0.179
<i>pD</i>	0.459	0.182	0.250	0.063	0.970	0.217	0.707	0.011
<i>aV</i>	-0.218	-0.095	0.022	-0.012	0.992	0.079	-0.445	0.423
<i>aA</i>	-0.088	0.062	-0.050	-0.174	0.990	0.119	-0.109	-0.094
<i>P-V</i>	-0.045	0.279	-0.061	0.259	0.978	0.143	0.100	-0.280
<i>V-A</i>	0.118	0.240	0.062	0.310	0.963	0.204	0.366	-0.512
<i>lpc</i>	0.390	-0.039	0.297	-0.149	0.959	0.236	0.553	0.215
<i>ID</i>	-0.311	-0.235	-0.147	-0.353	0.961	-0.070	-0.590	0.052
<i>hD</i>	-0.470	0.049	-0.124	0.189	0.966	-0.173	-0.806	-0.158
<i>IA</i>	-0.223	-0.074	-0.282	0.155	0.972	0.001	-0.323	0.618
<i>hA</i>	-0.459	0.116	-0.132	0.187	0.958	-0.191	-0.777	-0.209
<i>IP</i>	-0.437	0.247	-0.289	0.578	0.971	-0.123	-0.728	-0.196
<i>IV</i>	-0.374	0.020	0.130	-0.143	0.976	-0.115	-0.770	-0.081

Примечание. НКФ1, НКФ2 – нагрузки канонических факторов на первые две канонические переменные; СКДФ1, СКДФ2 – стандартизованные коэффициенты дискриминантных функций, полученные при КДА преобразованных по уравнению аллометрии логарифмов значений 26 промеров тела; ГК1, ГК2 – нагрузки собственных векторов на первые две главные компоненты, полученные при АГК непреобразованных логарифмов абсолютных значений 27 промеров тела; ГК1', ГК2' – полученные при АГК преобразованных логарифмов значений 26 промеров тела.

грузки имеют промеры головы (*c*, *cH*, *ch*), челюстей (*lrm*, *lmx*, *hmx*, *lmd*) и плавников (*hD*, *hA*, *IP*, *IV*), положительные – промеры задней части тела (*pD* и *lpc*). На ГК2 наибольшие отрицательные нагрузки имеют *io*, *H* и *V-A*, положительные – *ao* и *IA* (табл. 9).

Изменчивость микросателлитных локусов. Статистически значимые отклонения генотипических распределений от равновесия Харди–Вайнберга, связанные с дефицитом гетерозигот, выяв-

лены в локусах *Smm10* и *Smm17* в выборке карликовой формы; случаи неравновесия по сцеплению не выявлены. Наибольшими оценками генетического разнообразия отличаются выборки карликовых и мелких гольцов, тогда как оценки разнообразия у крупной формы намного ниже, в частности, в этой выборке практически отсутствуют уникальные аллели (табл. 10). Все формы значимо отличаются друг от друга по аллельным и генотипическим частотам нескольких

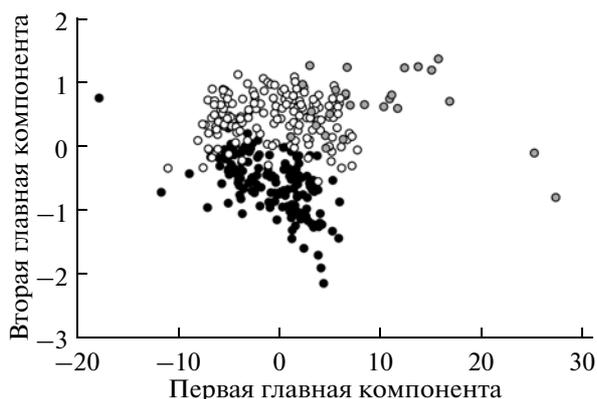


Рис. 11. Распределение гольцов *Salvelinus alpinus* complex оз. Камканда в пространстве первых двух главных компонент (логарифмы абсолютных значений 27 параметров тела); обозначения см. на рис. 4.

локусов; выборки мелких и крупных гольцов различаются по наибольшему числу локусов (табл. 11). Факторный анализ подтверждает значительное обособление симпатрических форм (рис. 13). Наиболее обособлена мелкая форма, отличающаяся с хиатусом от двух других; скаттеры карликовой и крупной форм соприкасаются. Оценки генетической дифференциации F_{ST} между всеми выборками оказались значительны и достигают 0.299 между мелкой и крупной формами (табл. 11). Оценки величины генетической миграции между популяциями симпатрических форм, вычислен-

ные разными способами, в целом оказались сходными. При этом во всех случаях потоки генов оказываются асимметричными; самый значительный поток мигрантов направлен в популяцию карликов из популяций соседних форм. Согласно результатам анализа, интенсивность миграции может меняться во времени.

ОБСУЖДЕНИЕ

Полученные результаты свидетельствуют, что в оз. Камканда обитают три формы арктического гольца, различающиеся по экологии, морфологии и генетике: карликовая – бентофаг, мелкая – планктофаг и крупная – хищник. Чёткие морфологические различия форм и отсутствие промежуточных особей вкупе со сведениями о различиях в сроках нереста и генетическими данными свидетельствуют о высокой степени репродуктивной изоляции между ними и ставят гольцов оз. Камканда в ряд наиболее продвинутых по степени дивергенции “пучков форм” арктического гольца. Наиболее генетически и морфологически (меристические признаки, длина жаберных тычинок) обособлена мелкая форма.

Дивергенция форм гольцов в оз. Камканда – яркий пример трофического полиморфизма, признаваемого одним из основных факторов симпатрического формообразования у арктических гольцов (Noakes, 2008). Фенотипические различия форм в основном адаптивны и соответ-

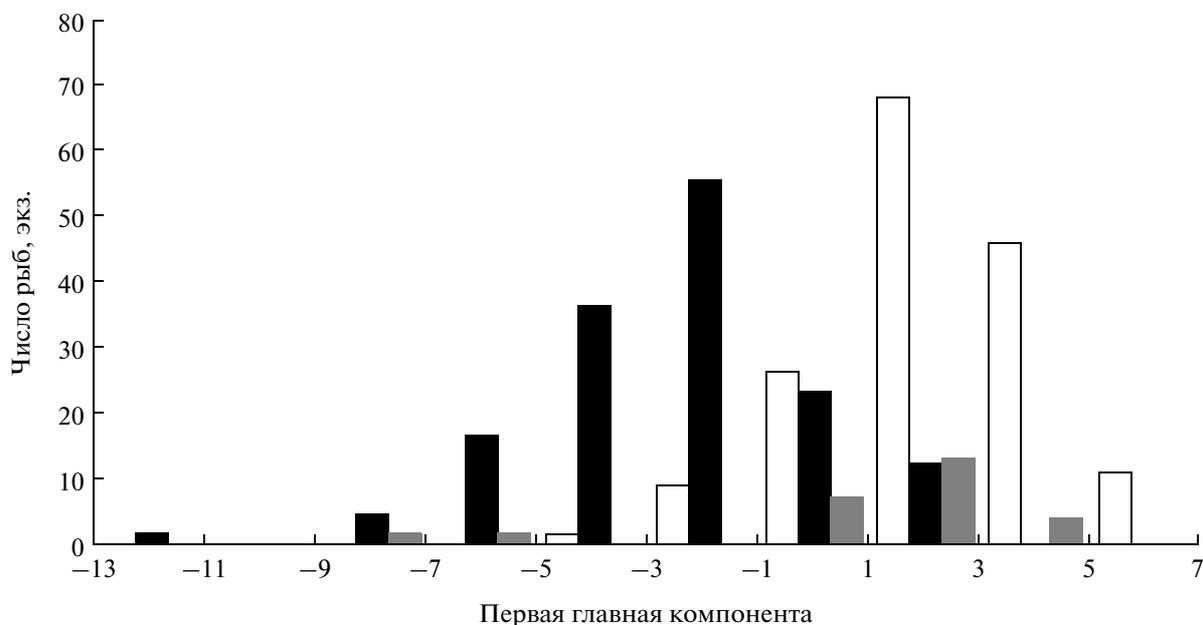


Рис. 12. Распределение арктических гольцов *Salvelinus alpinus* complex оз. Камканда по значениям первой главной компоненты (преобразованные по уравнению аллометрии логарифмы 26 параметров тела); (■) – карликовая форма, (□) – мелкая, (▒) – крупная.

Таблица 10. Показатели генетического разнообразия у симпатрических форм арктического гольца *Salvelinus alpinus* complex оз. Камканда

Показатель	Микросателлитные локусы								Среднее по всем локусам		
	<i>Smm10</i>	<i>Smm17</i>	<i>Smm21</i>	<i>Smm22</i>	<i>Smm24</i>	<i>SSoSL</i>	<i>Sco19</i>	<i>Smm3</i>	\hat{A}	<i>Apr</i>	H_S
Карликовая форма											
A/\hat{A}	3/2.7	3/2.2	1	21/9.7	7/4.9	4/2.3	5/3.8	1	4.8	1.4	0.444
H_O/H_E	0.270/ 0.403***	0.108/ 0.520***		0.972/0.932	0.757/0.760	0.297/0.283	0.541/0.647				
<i>MR</i>	10	24	14	36	25	34	43	6			
Мелкая форма											
A/\hat{A}	3/1.7	3/2.7	2/2	17/9	7/5.2	3/2.8	2/2	1	4.3	0.9	0.465
H_O/H_E	0.111/ 0.108	0.259/ 0.476	0.556/0.465	1.000/0.922	0.740/0.784	0.333/0.503	0.296/0.453				
<i>MR</i>	9	28	13	32	24	34	42	6			
Крупная форма											
A/\hat{A}	1	2/1.6	2	9/6.9	2/1.4	1	2/1.4	1	2.6	0	0.175
H_O/H_E		0/0.108	0.278/0.322	0.889/0.856	0.056/0.056		0.056/0.056				
<i>MR</i>	9	28	14	34	25	35	45	6			

Примечание. A – число аллелей в локусе, \hat{A} – скорректированное число аллелей, Apr – скорректированное число уникальных аллелей (для минимального размера выборки $n = 19$), H_O/H_E – наблюдаемая/ожидаемая гетерозиготность, MR – среднее число tandemных повторов в микросателлитном локусе, H_S – генетическое разнообразие; значимость отклонения от равновесия Харди–Вайнберга – с поправкой для множественных тестов.

ствуют различиям в характере питания (различия по числу и длине жаберных тычинок, размерам рта, массивности челюстей), а также связанным с ними различиям в плавательной активности (различия в пропорциях туловища, длине плавни-

ков). Различия в пропорциях тела мелких и карликовых гольцов аналогичны различиям пелагических и бентических форм арктического гольца в других частях ареала (Barbour, 1984; Robinson, Parsons, 2002). Гольцы карликовой формы имеют

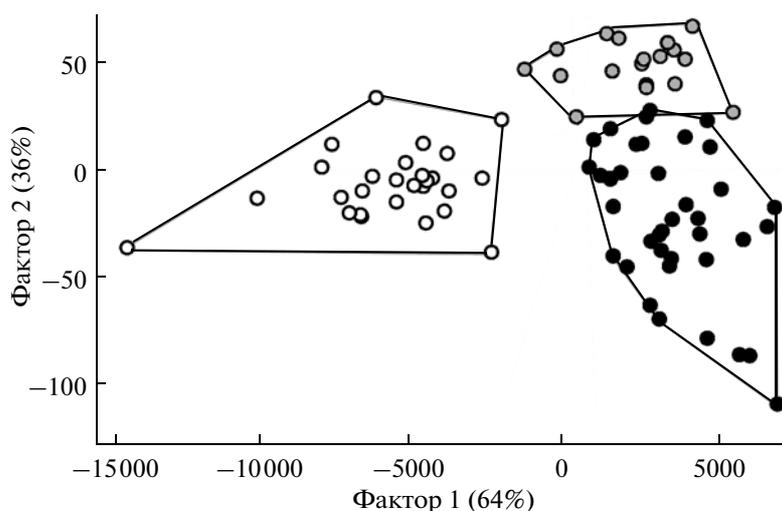
**Рис. 13.** Результаты факторного анализа матрицы индивидуальных мультилокусных генотипов у трёх форм арктических гольцов *Salvelinus alpinus* complex оз. Камканда (8 микросателлитных локусов); обозначения см. на рис. 4.

Таблица 11. Оценки генетической дифференциации (F_{ST}) и демографические параметры популяций симпатрических форм арктического гольца *Salvelinus alpinus* complex оз. Камканда

Форма	F_{ST}	Генные/генотипические различия ^a	Скорость миграции		Эффективная величина миграции		
			m^1	m^2	$N_e m^1$	$N_e m^2$	$N_e m^3$
Карликовая → мелкая	0.168	3/3	0.026	0.011	1.1	0.8	1.3
Мелкая → карликовая			0.042	0.009	3.3		
Мелкая → крупная	0.299	5/4	0.003	0.013	0.2	0.8	0.6
Крупная → мелкая			0.006	0.033	0.4		
Крупная → карликовая	0.191	4/4	0.039	0.057	3.2	1.4	1.1
Карликовая → крупная			0.016	0.011	0.7		

Примечание. ^a Указано число локусов со значимыми ($p < 0.05$, уровень значимости скорректирован для множественных тестов) различиями в частотах аллелей/генотипов. Скорость миграции: m^1 – долговременная, рассчитана в программе MIGRATE-N (модель симметричной миграции отвергнута), m^2 – современная, рассчитана в программе BAYESASS (полу жирным шрифтом выделен случай различия между оценками долговременной и современной миграции). Эффективная величина миграции (особей на поколение) рассчитана разными методами: Nem^1 – программа MIGRATE (оценки потока генов из популяции указанной формы по: Beerli, Felsenstein, 1999); Nem^2 – на основе частот уникальных аллелей (Slatkin, 1985), программа GENEPOP; Nem^3 – на основе оценок F_{ST} по: Wright, 1931.

ряд пedomорфных черт (закруглённая голова, большие глаза, малое межглазничное расстояние), которые являются результатом гетерохроний (Alberch et al., 1979) и не имеют явного адаптивного значения. Характерной особенностью дивергенции карликовых и мелких гольцов являются их малые различия по темпу роста и размерам зрелых особей: как правило, эти различия между внутриозёрными формами гольцов Забайкалья значительно больше. Так, в озёрах Даватчан и Токко, где также обитают три формы, мелкие гольцы намного крупнее карликовых (Алексеев и др., 2000а, 2000б). В других частях ареала известны редкие примеры совместного обитания близких по размерам форм арктического гольца (Gardner et al., 1988). Крупная форма из оз. Камканда гетерогенна по темпу роста, возможно, она подразделена на быстро и медленно растущую группировки.

Среди внутриозёрных пучков форм арктического гольца в Забайкалье с формами оз. Камканда можно сравнить пучок оз. Даватчан. Как и в оз. Камканда, в нём крупная форма – хищник, а мелкая – планктофаг, однако карликовая форма питается бентосом осенью и, видимо, зимой, а летом переходит на преимущественное питание планктоном, хотя бентос остаётся существенным компонентом её пищевого спектра (Алексеев и др., 2000а; Самусенок, 2000). В отличие от мелкой и крупной форм она держится на глубине (Алексеев, Пичугин, 1998), в то время как в оз. Камканда подобная биотопическая сегрегация между формами не отмечена. Карликовая форма оз. Даватчан характеризуется большим фенотипическим своеобразием (тусклая серебристая окраска без пятен и полос, самое малое среди

гольцов Забайкалья число жаберных тычинок) и резко отличается от мелкой и крупной форм по морфологии, тогда как последние две морфологически близки (Алексеев, Пичугин, 1998). В оз. Камканда карликовая форма имеет типичную для карликов и молоди камуфляжную окраску и больше жаберных тычинок. Морфологические различия, хотя и не столь большие, как между карликами и двумя другими формами оз. Даватчан, наблюдаются между всеми тремя формами. Карликовая форма имеет самое малое число жаберных тычинок, мелкая – самое большое (такое же, как у мелкой и крупной форм оз. Даватчан), а крупная – промежуточное (но более близкое к таковому у карликов). Различия в средних значениях индекса длины жаберных тычинок между карликовой и мелкой формами в оз. Даватчан примерно такие же, как в оз. Камканда, но в первом, в отличие от второго, пределы варьирования признака перекрываются за счёт большей его вариабельности у карликовой формы (Алексеев et al., 2002). В оз. Даватчан установлены значительные различия в сроках (4 мес.) и местах нереста карликовой и мелкой форм (Павлов и др., 1993; Алексеев и др., 2000а; Павлов, Осинов, 2008), свидетельствующие вкупе с морфологическими (Алексеев, Пичугин, 1998) и генетическими (Гордеева и др., 2010) данными об их репродуктивной изоляции, как в оз. Камканда.

За исключением Камканды и, с определёнными оговорками, Даватчана, ни в одном из озёр Забайкалья не отмечено сосуществование столь выраженных бентофагов и планктофагов, хотя известны случаи симпатрии планктофагов и хищников, бентофагов и хищников, бентофагов и полифагов, а также двух планктофагов (Самусе-

нок, 2000; Alekseyev et al., 2002; Самусенок и др., 2006).

Ситуация в оз. Камканда напоминает таковую в шотландском оз. Лох Раннох (Gardner et al., 1988; Walker, Greer, 1988; Adams et al., 1998; Fraser et al., 2008), где обитают три формы арктического гольца — планктофаги, бентофаги и хищники, значительно перекрывающиеся по размерам зрелых особей. Бентофаги имеют самый высокий, планктофаги — промежуточный, а хищники — самый низкий темп роста в первые годы жизни, но с возрастом рост первых двух форм замедляется, а третья из-за отсутствия такого замедления и большей продолжительности жизни достигает к её концу больших размеров. Различия в пропорциях тела между бентофагами и планктофагами аналогичны таковым между карликовыми и мелкими гольцами оз. Камканда, хищники фенотипически ближе к бентофагам. Формы перекрываются по времени, но различаются по местам нереста. В отличие от форм гольцов оз. Камканда формы оз. Лох Раннох (планктофаги и бентофаги + хищники), судя по генетическим данным, имеют аллопатрическое происхождение (Hartley et al., 1992, 1995; Wilson et al., 2004; Verspoor et al., 2010).

Другой известный пучок форм арктического гольца — из оз. Тингваллаватн, Исландия — включает рекордное число форм (четыре): две бентические — крупный бентофаг и мелкий бентофаг, и две пелагические — планктофаг и хищник. Из них последние три аналогичны карликовой, мелкой и крупной формам оз. Камканда, а первая не имеет в нём аналогов. Формы из Тингваллаватна различаются по внешнему виду, пропорциям тела и числу жаберных тычинок, однако различия по *sb* намного меньше, чем в оз. Камканда. Частичная репродуктивная изоляция между двумя пелагическими формами, с одной стороны, и крупными бентофагами — с другой, обеспечивается различиями в сроках нереста, а между мелкими и крупными бентофагами — особенностями нерестового поведения (Sandlund et al., 1987, 1992; Skúlason et al., 1989a, 1989b, 1999; Malmquist et al., 1992). Генетические данные свидетельствуют о недавней симпатрической дивергенции форм (Magnusson, Ferguson, 1987; Danzmann et al., 1991; Volpe, Ferguson, 1996; Wilson et al., 2004).

Эти сравнения показывают, как сходное действие отбора вдоль оси бентофагия—планктофагия—хищничество приводит к возникновению аналогичных, но не идентичных форм арктического гольца в разных озёрах либо поддерживает их различия в том случае, если они сформировались в условиях аллопатрии.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарны Н.В. Алексеевой (МГУ), А.В. Исаеву, А.В. Ледневу, В.В. Пулярову, Д.Б. Салманову, Д. В. Черкашину (ИГУ), Ф.Н. Шкилю (ИБР РАН) за помощь в сборе материала; Д.А. Акжигитовой (МГУ) и А.А. Соколову (ИБР РАН) за помощь в морфометрическом анализе; М.В. Мине (ИБР РАН) за ценные замечания по тексту рукописи.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 11-04-00109), и программ фундаментальных исследований Президиума РАН “Биоразнообразие России и динамика генофонов”; “Живая природа: современное состояние и проблемы развития”, “Структура и динамика популяционных систем: полиморфизм и видообразование” и гранта Президента Российской Федерации для поддержки молодых учёных (МК-5555.2008.4).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алексеев С.С., Пичугин М.Ю. 1998. Новая форма гольца *Salvelinus alpinus* (Salmonidae) из озера Даватчан в Забайкалье и ее морфологические отличия от симпатрических форм // Вопр. ихтиологии. Т. 38. № 3. С. 328–337.
- Алексеев С.С., Пичугин М.Ю., Крысанов Ю.Е. 1997. Исследования гольцов *Salvelinus alpinus* (Salmonidae) Забайкалья, внесенных в Красную книгу РСФСР: симпатрические формы из озера Большой Намаракит (морфология, экология, кариология) // Там же. Т. 37. № 5. С. 588–602.
- Алексеев С.С., Булдыгер В.В., Пичугин М.Ю. и др. 1999. Распространение арктического гольца *Salvelinus alpinus* (Salmonidae) в Забайкалье // Там же. Т. 39. № 1. С. 48–56.
- Алексеев С.С., Матвеев А.Н., Пичугин М.Ю. и др. 2000а. Биология гольцов *Salvelinus alpinus* complex (Salmonidae) из озер водораздела рек Куанда и Чара (северное Забайкалье) и изменения в структуре их популяций в связи с антропогенным влиянием (1977–1999 гг.) // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 105. Вып. 4. С. 22–41.
- Алексеев С.С., Пичугин М.Ю., Самусенок В.П. 2000б. Разнообразие гольцов Забайкалья по меристическим признакам, их положение в комплексе *Salvelinus alpinus* и проблема происхождения симпатрических форм // Вопр. ихтиологии. Т. 40. № 3. С. 293–311.
- Вейр Б. 1995. Анализ генетических данных. М.: Мир, 400 с.
- Гордеева Н.В., Осин А.Г., Алексеев С.С. и др. 2010. Генетическая дифференциация арктических гольцов *Salvelinus alpinus* complex Забайкалья, выявленная по микросателлитным маркерам // Вопр. ихтиологии. Т. 50. № 3. С. 293–304.
- Животовский Л.А. 1979. Показатель сходства популяций по полиморфным признакам // Журн. общ. биологии. Т. 60. № 4. С. 578–562.
- Карасев Г.Л. 1987. Рыбы Забайкалья. Новосибирск: Наука, 296 с.

- Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях. 1974. М.: Наука, 254 с.
- Осинов А.Г. 2002. Арктический голец *Salvelinus alpinus* Забайкалья и Таймыра: генетическая дифференциация и происхождение // Вопр. ихтиологии. Т. 42. № 2. С. 149–160.
- Павлов Д.А., Осинов А.Г. 2008. Размножение и развитие карликовой формы арктического гольца *Salvelinus alpinus* из озера Даватчан (Забайкалье) // Там же. Т. 48. № 1. С. 102–119.
- Павлов Д.А., Пичугин М.Ю., Савваитова К.А. 1993. К проблеме формирования жизненной стратегии у арктических гольцов рода *Salvelinus* // Там же. Т. 33. № 6. С. 753–762.
- Правдин И.Ф. 1966. Руководство по изучению рыб. М.: Пищ. пром-сть, 324 с.
- Савваитова К.А. 1989. Арктические гольцы (структура популяционных систем, перспективы хозяйственного использования). М.: Агропромиздат, 223 с.
- Савваитова К.А., Максимов В.А., Мережин В.К. 1981. Гольцы рода *Salvelinus* (Salmonidae, Salmoniformes) Куандо-Чарских горных озер Забайкалья // Эколого-фаунистические исследования. Биологические ресурсы территории в зоне строительства БАМ. М.: Изд-во МГУ. С. 119–166.
- Самусенок В.П. 2000. Экология арктического гольца *Salvelinus alpinus* (L.) высокогорных водоемов Северного Забайкалья: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Иркутск: ИГУ, 18 с.
- Самусенок В.П., Алексеев С.С., Матвеев А.Н. и др. 2006. Вторая в бассейне Байкала и самая высокогорная в России популяция арктического гольца *Salvelinus alpinus* complex (Salmoniformes, Salmonidae) // Вопр. ихтиологии. Т. 46. № 5. С. 616–629.
- Adams C.E. 1999. Does the underlying nature of polymorphism in the Arctic charr differ across the species? // Proc. eighth and ninth ISACF workshops on Arctic char, 1996 and 1998 / Ed. Kircheis F.W. ISACF Inform. Ser. 7. P. 61–69.
- Adams C.E., Fraser D., Huntingford F.A. et al. 1998. Trophic polymorphism amongst Arctic charr from Loch Rannoch, Scotland // J. Fish Biol. V. 52. P. 1259–1271.
- Adams C.E., Wilson A.J., Ferguson M.M. 2008. Parallel divergence of sympatric genetic and body size forms of Arctic charr, *Salvelinus alpinus*, from two Scottish lakes // Biol. J. Linn. Soc. V. 95. P. 748–757.
- Alberch P., Gould S.J., Oster G.F., Wake D.B. 1979. Size and shape in ontogeny and phylogeny // Paleobiology. V. 5. P. 296–317.
- Alekseyev S.S., Samusenok V.P., Matveev A.N. et al. 2002. Diversification, sympatric speciation, and trophic polymorphism of Arctic charr (*Salvelinus alpinus* complex) in Transbaikalia // Environ. Biol. Fish. V. 64. № 1–3. P. 97–114.
- Alekseyev S.S., Bajno R., Gordeeva N.V. et al. 2009a. Phylogeographic patterns and sympatric differentiation in the Arctic charr *Salvelinus alpinus* (L.) complex from Siberia as revealed by mitochondrial DNA sequence analysis, with special reference to Transbaikalia // J. Fish Biol. V. 75. P. 368–392.
- Alekseyev S.S., Mina M.V., Smirina E.M. et al. 2009b. Growth acceleration in late ontogeny and size form transformations in the Arctic charr *Salvelinus alpinus* (L.) complex from lakes of Transbaikalia: evidence from growth layers in fin ray cross sections // Environ. Biol. Fish. V. 86. P. 487–505.
- Barbour S.E. 1984. Food size and jaw shape in Arctic charr, *Salvelinus alpinus* // Proc. Int. Symp. "Biology of the Arctic charr" / Eds. Johnson L., Burns B.L. Winnipeg: Univ. Manitoba Press. P. 571–574.
- Barton N.H., Slatkin M. 1986. A quasi-equilibrium theory of the distribution of rare alleles in a subdivided population // Heredity. V. 56. P. 409–415.
- Beerli P. 2003. MIGRATE — a maximum likelihood program to estimate gene flow using the coalescent, Tallahassee. Seattle. (<http://evolution.gs.washington.edu/lamarc/migrate/html>)
- Beerli P., Felsenstein J. 1999. Maximum-likelihood estimation of migration rates and effective population numbers in two populations using a coalescent approach // Genetics. V. 152. P. 763–773.
- Belkhir K., Borsa P., Chikhi L. et al. 2002. GENETIX 4.05, logiciel sous Windows TM pour la génétique des populations. Université de Montpellier II, Montpellier.
- Crane P.A., Lewis C.J., Kretschmer S.J. et al. 2004. Characterization an inheritance of seven microsatellite loci from Dolly Varden, *Salvelinus malma*, and cross-species amplification in Arctic char, *S. alpinus* // Conserv. Genet. V. 5. P. 737–741.
- Danzmann R.G., Ferguson M.M., Skúlason S. et al. 1991. Mitochondrial DNA diversity among four sympatric morphs of Arctic charr, *Salvelinus alpinus* L., from Thingvallavatn, Iceland // J. Fish Biol. V. 39. № 5. P. 649–659.
- Dieckmann U., Doebeli M. 1999. On the origin of species by sympatric speciation // Nature. V. 400. P. 354–357. doi:10.1038/22521.
- Doebeli M., Dieckmann U. 2005. Adaptive dynamics as a mathematical tool for studying the ecology of speciation processes // J. Evol. Biol. V. 18. P. 1194–1200.
- Evolution of fish species flocks. 1984 / Eds. Echelle A.A., Korneld I. Orono: Univ. Maine at Orono Press, 257 p.
- Ferguson A. 1981. Systematics of Irish charrs as indicated by electrophoretic analysis of tissue proteins // Biochem. Syst. Ecol. V. 9. P. 225–232.
- Fraser D., Huntingford F. A., Adams C. E. 2008. Foraging specialism, prey size and life-history patterns: a test of predation using sympatric polymorphic Arctic charr (*Salvelinus alpinus*) // Ecol. Freshwat. Fish. V. 17. P. 1–9.
- Frost W.E. 1965. Breeding habits of Windermere charr *Salvelinus willughbii* (Günther), and their bearing on speciation of these fish // Proc. Roy. Soc. London (B). V. 163. P. 232–284.
- Gardner A.S., Walker A.F., Greer R.B. 1988. Morphometric analysis of two ecologically distinct forms of Arctic charr, *Salvelinus alpinus* (L.), in Loch Rannoch, Scotland // J. Fish Biol. V. 32. № 6. P. 901–910.
- Gislason D., Ferguson M.M., Skúlason S., Snorrason S.S. 1999. Rapid and coupled phenotypic and genetic divergence in Icelandic Arctic char (*Salvelinus alpinus*) // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 56. P. 2229–2234.

- Goudet J. 2001. FSTAT, a program to estimate and test gene diversities and fixation indices (version 2.9.3.). (<http://www.unil.ch/zea/software/fstat.html>)
- Hartley S.E., McGowan C.M., Greer R.B., Walker A.F. 1992. The genetics of sympatric Arctic charr *Salvelinus alpinus* (L.) populations from Loch Rannoch, Scotland // J. Fish Biol. V. 41. P. 1021–1031.
- Hartley S.E., Bell A.A., Taggart J.B. 1995. DNA fingerprinting in Arctic charr, *Salvelinus alpinus* (L.) – preliminary analyses with multi- and single-locus minisatellite probes // Nordic J. Freshwat. Res. V. 71. P. 265–274.
- Hindar K., Ryman N., Ståhl G. 1986. Genetic differentiation among local populations and morphotypes of Arctic charr, *Salvelinus alpinus* // Biol. J. Linn. Soc. V. 27. P. 269–285.
- Horn H.S. 1966. Measurement of “overlap” in comparative ecological studies // Amer. Naturalist. V. 100. P. 419–424.
- James F.C., McCulloch C.E. 1990. Multivariate analysis in ecology and systematics: panacea or Pandora’s box? // Ann. Rev. Ecol. Syst. V. 21. P. 129–166.
- Johnson L. 1980. Arctic charr // Charrs: salmonid fishes of the genus *Salvelinus*. Perspectives in vertebrate science 1 / Ed. Balon E.K. Hague: Dr. W. Junk Publ. P. 15–98.
- Johnson P.A., Hoppenstaedt F.C., Smith J.J., Bush G.L. 1996. Conditions for sympatric speciation: a diploid model incorporating habitat fidelity and non-habitat assortative mating // Evol. Ecology. V. 10. P. 187–205. doi: 10.1007/BF01241784.
- Jonsson B., Hindar K. 1982. Reproductive strategy of dwarf and normal Arctic charr (*Salvelinus alpinus*) from Vangsvatnet lake, western Norway // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 39. P. 1404–1413.
- Jonsson B., Jonsson N. 2001. Polymorphism and speciation in Arctic charr // J. Fish Biol. V. 58. P. 605–638.
- Kalinowski S.T. 2005. HP-RARE 1.0: a computer program for performing rarefaction on measures of allelic richness // Mol. Ecol. Notes. V. 5. P. 187–189.
- Klemetsen A. 2010. The charr problem revisited: exceptional phenotypic plasticity promotes ecological speciation in postglacial lakes // Freshwat. Review. V. 3. P. 49–74.
- Klemetsen A. 2013. The most variable vertebrate on Earth // J. Ichthyol. V. 53. № 10. P. 781–791.
- Klemetsen A., Amundsen P.-A., Knudsen R. et al. 1997. A profundal, winter-spawning morph of Arctic charr *Salvelinus alpinus* (L.) in lake Fjellfrosvatn, northern Norway // Nordic J. Freshwat. Res. № 73. P. 13–23.
- Klemetsen A., Amundsen P.-A., Dempson J.B. et al. 2003. Atlantic salmon *Salmo salar* L., brown trout *Salmo trutta* L., and Arctic charr *Salvelinus alpinus* (L.): a review of aspects of their life histories // Ecol. Freshwat. Fish. V. 12. P. 1–59.
- Knudsen R., Primicerio R., Amundsen P.A. et al. 2010. Temporal stability of individual feeding specialization may promote speciation // J. Anim. Ecol. V. 79. № 1. P. 161–168.
- Kondrashov A.S., Kondrashov F.A. 1999. Interactions among quantitative traits in the course of sympatric speciation // Nature. № 400. P. 351–354. doi:10.1038/22514.
- Kondrashov A.S., Mina M.V. 1986. Sympatric speciation: when is it possible? // Biol. J. Linn. Soc. V. 27. P. 201–223.
- Magnusson K.P., Ferguson M.M. 1987. Genetic analysis of four sympatric morphs of Arctic charr, *Salvelinus alpinus*, from Thingvallavatn, Iceland // Environ. Biol. Fish. V. 20. P. 67–73.
- Malmquist H.J., Snorrason S.S., Skúlason S. et al. 1992. Diet differentiation in polymorphic Arctic charr in Thingvallavatn, Iceland // J. Anim. Ecol. V. 61. P. 21–35.
- Mayr E. 1963. Animal species and evolution. Cambridge: Harvard Univ. Press, 797 p.
- Mina M.V., Mironovsky A.N., Dgebuadze Yu.Yu. 1996. Morphometry of barbel of Lake Tana, Ethiopia: multivariate ontogenetic channels // Folia Zoologica. V.45. Suppl. 1. P. 109–116.
- Nei M. 1987. Molecular evolutionary genetics. N.Y.: Columbia Univ. Press, 512 p.
- Noakes D.L.G. 2008. Charr truth: sympatric differentiation in *Salvelinus* species // Environ. Biol. Fish. V. 83. P. 7–15.
- Raymond M., Rousset F. 1995. GENEPOP (version 1.2): population genetics software for exact tests and ecumenism // J. Heredity. V. 86. P. 248–249.
- Reist J.D. 1985. An empirical evaluation of several univariate methods that adjust for size variation in morphometric data // Can. J. Zool. V. 63. P. 1429–1439.
- Reist J.D. 1986. An empirical evaluation of coefficients used in residual and allometric adjustment of size covariation // Ibid. V. 64. P. 1363–1368.
- Ritchie M.G., Phillips S.D.F. 1998. The genetics of sexual isolation // Endless forms: species and speciation / Eds. Howard D., Berlocher S. Oxford: Oxford Univ. Press. P. 291–308.
- Robinson B.W., Parsons K.J. 2002. Changing times, spaces, and faces: tests and implications of adaptive morphological plasticity in the fishes of northern postglacial lakes // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 59. P. 1819–1833.
- Sambrook J., Fritsch E.F., Maniatis T. 1989. Molecular cloning: a laboratory manual. N.Y.: Cold Spring Harbor Lab. Press, 1626 p.
- Sandlund O.T., Jonsson B., Malmquist H.J. et al. 1987. Habitat use of the Arctic charr *Salvelinus alpinus* in Thingvallavatn, Iceland // Environ. Biol. Fish. V. 20. P. 263–274.
- Sandlund O.T., Gunnarson K., Jonasson P.M. et al. 1992. The Arctic charr *Salvelinus alpinus* in Thingvallavatn // Oikos. V. 64. P. 305–351.
- Skúlason S., Noakes D.L.G., Snorrason S.S. 1989a. Ontogeny of trophic morphology of four sympatric morphs of Arctic char *Salvelinus alpinus* in Thingvallavatn, Iceland // Biol. J. Linn. Soc. V. 38. P. 281–301.
- Skúlason S., Snorrason S.S., Noakes D.L.G. et al. 1989b. Segregation in spawning and early life history among polymorphic Arctic charr, *Salvelinus alpinus*, in Thingvallavatn, Iceland // J. Fish Biol. V. 35. P. 225–232.
- Skúlason S., Snorrason S.S., Jonsson B. 1999. Sympatric morphs, populations and speciation in freshwater fish with emphasis on Arctic charr // Evolution of biological diversity / Eds. Magurran A.E., May R.M. Oxford: Oxford Univ. Press. P. 70–92.
- Slatkin M. 1985. Rare alleles as indicators of gene flow // Evolution. V. 39. P. 53–65.
- Slettan A., Olsaker I., Oystein L. 1997. Segregation studies and linkage analysis of Atlantic salmon microsatellites using haploid genetics // Heredity. V. 78. P. 620–627.

- Taylor E.B., Redenbach Z., Costello A.B. et al. 2001. Nested analysis of genetic diversity of northwestern North American charr, Dolly Varden (*Salvelinus malma*) and bull trout (*Salvelinus confluentus*) // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 58. P. 406–420.
- Telnes T., Saegrov H. 2004. Reproductive strategies in two sympatric morphotypes of Arctic charr in Kalandsvatnet, west Norway // J. Fish Biol. V. 65. P. 574–579. doi:10.1111/j.1095-8649.2004.00432.x.
- Tissot B.N. 1988. Multivariate analysis // Heterochrony in evolution: a multidisciplinary approach / Ed. McKinney M.L. N.Y.; London: Plenum Press. P. 35–51.
- Turner G.F., Burrows M.T. 1995. A model of sympatric speciation by sexual selection // Proc. Roy. Soc. London. V. 260. P. 287–292. doi: 10.1098/rspb.1995.0093.
- Van Oosterhout C., Hutchinson W.F., Wills D.P.M., Shipley P. 2004. MICRO-CHECKER: software for identifying and correcting genotyping errors in microsatellite data // Mol. Ecol. Notes. V. 4. P. 535–538.
- Verspoor E., Knox D., Greer R., Hammar J. 2010. Mitochondrial DNA variation in Arctic charr (*Salvelinus alpinus* (L.)) morphs from Loch Rannoch, Scotland: evidence for allopatric and peripatric divergence // Hydrobiologica. V. 650. P. 117–131.
- Volpe J.P., Ferguson M.M. 1996. Molecular genetic examination of the polymorphic Arctic charr, *Salvelinus alpinus*, of Thingvallavatn, Iceland // Mol. Ecol. V. 5. P. 763–772.
- Walker A.P., Greer R.B. 1988. Two ecologically distinct forms of Arctic charr *Salvelinus alpinus* (L.) in Loch Rannoch, Scotland // Biol. Conserv. V. 43. P. 43–61.
- Weir B.S., Cockerham C.C. 1984. Estimating *F*-statistics for the analysis of population structure // Evolution. V. 38. P. 117–125.
- Wilson A.J., Gislason D., Skúlason S. et al. 2004. Population genetic structure of Arctic charr, *Salvelinus alpinus* from northwest Europe on large and small spatial scales // Mol. Ecol. V. 13. P. 1129–1142. doi:10.1111/j.1365-294X.2004.02149.x.
- Wright S. 1931. Evolution in Mendelian populations // Genetics. V. 16. P. 97–159.