

**Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт биологии
развития им. Н.К. Кольцова РАН**

На правах рукописи

АЛЕКСЕЕВ
Сергей Сергеевич

**РАСПРОСТРАНЕНИЕ, РАЗНООБРАЗИЕ И ДИВЕРСИФИКАЦИЯ
АРКТИЧЕСКИХ ГОЛЬЦОВ *SALVELINUS ALPINUS* (L.) COMPLEX
(SALMONIFORMES, SALMONIDAE) СИБИРИ**

Специальность 03.02.06 – ихтиология

**Диссертация на соискание ученой степени
доктора биологических наук**

Москва 2016

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	5
ГЛАВА 1. Современные представления о разнообразии арктических гольцов ..	14
1.1. Межпопуляционная фенотипическая изменчивость.....	15
1.2. Симпатрические формы.....	19
1.2.1. Симпатрические формы из озёр Альп.....	20
1.2.2. Симпатрические формы из озёр Скандинавии.....	22
1.2.3. Симпатрические формы из озёр Исландии.....	30
1.2.4. Симпатрические формы из озёр Британских островов.....	34
1.2.5. Симпатрические формы из озёр Гренландии.....	38
1.2.6. Симпатрические формы из озёр Шпицбергена.....	38
1.2.7. Симпатрические формы из озёр Аляски и Канады, включая острова Канадского Арктического архипелага и Ньюфаундленд.....	39
1.2.8. Симпатрические формы из озёр других арктических островов.....	42
1.2.9. Симпатрические формы из озёр России.....	43
1.3. Основные результаты и актуальные задачи изучения разнообразия арктических гольцов.....	56
ГЛАВА 2. Материал и методы	59
2.1. Места сбора и характеристика материала.....	59
2.2. Классификация и идентификация форм гольцов.....	61
2.3. Биологический анализ.....	63
2.4. Морфометрический анализ.....	64
2.5. Остеологический анализ.....	66
2.6. Определение возраста и анализ роста.....	68
2.7. Анализ питания.....	70
2.8. Цитогенетический анализ.....	70
2.9. Анализ изменчивости митохондриальной ДНК.....	70
2.10. Анализ изменчивости микросателлитной ДНК.....	73
ГЛАВА 3. Распространение арктических гольцов	76
3.1. Общие сведения.....	76
3.2. Распространение арктических гольцов в Сибири.....	78

3.2.1. Распространение на арктических побережьях Сибири.....	79
3.2.2. Распространение в континентальных горных районах Сибири.....	80
ГЛАВА 4. Арктические гольцы из водоемов Сибири.....	87
4.1. Арктические гольцы Забайкалья	87
4.1.2. Арктические гольцы из бассейна Байкала.....	87
4.1.3. Арктические гольцы из бассейна Лены.....	102
4.1.3.1. Арктические гольцы из бассейна Чаи	102
4.1.3.2. Арктические гольцы из бассейна Витима.....	115
4.1.3.3. Арктические гольцы из бассейна Олекмы.....	172
4.2. Арктические гольцы северо-востока Сибири.....	244
4.2.1. Арктические гольцы из бассейна Алдана.....	244
4.2.2. Арктические гольцы из верховий бассейна Яны	252
4.2.3. Арктические гольцы из верховий бассейна Индигирки.....	255
4.2.4. Арктические гольцы из верховий бассейна Колымы.....	259
4.3. Арктические гольцы архипелага Северная Земля.....	263
ГЛАВА 5. Эволюционная диверсификация арктических гольцов Сибири.....	269
5.1. Дифференциация по морфологии.....	269
5.1.1. Дифференциация по меристическим признакам	269
5.1.2. Дифференциация по длине жаберных тычинок.....	289
5.1.3. Дифференциация по пропорциям тела	295
5.1.4. Редукция окостенений.....	306
5.2. Дифференциация по биологическим показателям.....	316
5.2.1. Дифференциация по характеру роста	316
5.2.1.1. Размеры, рост, возраст созревания и продолжительность жизни	316
5.2.1.2. Ускорения роста в позднем онтогенезе и трансформации между формами...323	
5.2.2. Дифференциация по питанию. Трофический полиморфизм	339
5.2.3. Дифференциация по особенностям размножения.....	344
5.3. Генетическая дифференциация.....	358
5.3.1. Дифференциация по кариотипам.....	358
5.3.2. Дифференциация по нуклеотидным последовательностям контрольной области митохондриальной ДНК.....	360
5.3.2.1. Филогенетические связи гаплотипов	363

5.3.2.2. Генетическое разнообразие и филогеография арктических гольцов Сибири по данным анализа мтДНК	367
5.3.3. Дифференциация по микросателлитной ДНК.....	370
5.3.3.1. Генетическое разнообразие арктических гольцов Сибири по данным анализа микросателлитной ДНК	371
5.3.3.2. Генетическая дифференциация симпатрических форм по данным анализа микросателлитной ДНК.....	372
5.4. Плейстоценовая история и пути расселения арктических гольцов Сибири.....	376
5.5. Происхождение симпатрических форм.....	382
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	387
ВЫВОДЫ	397
БЛАГОДАРНОСТИ	398
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ	401

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность темы исследования

Арктический голец *Salvelinus alpinus* (L.) complex - комплексный вид (*sensu* Мина, 1986) семейства лососевых, известный необычайной изменчивостью и высоким полиморфизмом. Он образует множество географических группировок и симпатрических форм, значительно различающихся по целому ряду параметров (Johnson, 1980; Behnke, 1980, 1984; Савваитова, 1989; Skulason et al., 1999; Jonsson, Jonsson, 2001; Klemetsen et al., 2003) и признается одним из самых изменчивых позвоночных на Земле (Klemetsen, 2010, 2013). Этот вид имеет широкий циркумполярный ареал, охватывающий арктические побережья Европы, Азии и Северной Америки, а также встречается в некоторых более южных горных областях – в частности, в Альпах и горах Сибири.

Арктический голец изучается в разных странах мира как модельный объект эволюционных и экологических исследований; существует научное «Международное общество фанатиков арктического гольца», регулярно проходят международные симпозиумы, посвященные этому виду. Тем не менее, изменчивость гольцов и закономерности ее формирования исследованы явно недостаточно. В частности, ввиду труднодоступности арктических и горных местообитаний вида остаются малоизученными значительные участки его области распространения. В первую очередь, это относится к сибирской части ареала.

Важнейшим направлением эволюционной биологии является изучение начальных этапов эволюционных преобразований – микроэволюционных процессов, протекающих внутри вида и приводящих к формированию различий между организмами и популяциями, возникновению внутривидовых группировок и, в конечном счете, новых видов (Тимофеев-Ресовский и др., 1977). В природе такие процессы возможно изучать только на видах, имеющих неоднородную внутривидовую структуру, внутри которых активно идут процессы формообразования. В идеале это широко распространенные полиморфные виды и видовые комплексы, представленные различающимися географическими группировками и симпатрическими формами. Лучеперые рыбы являются удобной группой для изучения микроэволюции, поскольку среди них имеется целый ряд таких

комплексов (Мина, 1986).

К числу центральных проблем микроэволюционных исследований относится вопрос о соотношении аллопатрического и симпатрического видообразования. До относительно недавнего времени господствовали взгляды Э. Майра (Mayr, 1963), в соответствии с которыми аллопатрическое (географическое) видообразование признавалось единственным механизмом происхождения новых видов. В настоящее время положение меняется, и представления о важной роли симпатрического видообразования находят все большую поддержку (Ritchie, Phillips, 1998), основывающуюся как на теоретических моделях (Kondrashov, Mina, 1986; Turner, Burrows, 1995; Johnson *et al.*, 1996; Dieckmann, Doebeli, 1999; Kondrashov, Kondrashov, 1999; Bolnick, Fitzpatrick, 2007), так и на эмпирических данных (Schliwen *et al.*, 1994; Turner, Burrows, 1995; Mina *et al.*, 1996; Volpe, Ferguson, 1996; Gislason *et al.*, 1999; Danley *et al.*, 2000; Barluenga *et al.*, 2006).

Тем не менее, реальное соотношение двух модусов видообразования в природе остается не до конца ясным, и на практике выбор одного из них для объяснения происхождения конкретных «пучков» видов/форм часто делается без веских оснований. В частности, в случаях наличия симпатрических форм у рыб (сиги, гольцы, колюшки, цихлиды и др.) для корректного решения о том, является их совместное обитание в водоеме результатом симпатрического формообразования или вторичного контакта, недостаточно изучения лишь рыб этого водоема, а необходимы сведения по включающей данный «пучок» возможно более полной серии географически близких популяций, между которыми могла происходить миграция. Подробные исследования таких серий до сих пор немногочисленны. Имеющиеся в литературе сведения (Савваитова, 1989) и наши данные указывают на то, что арктические гольцы Сибири, представленные целым рядом алло- и симпатрических группировок, являются хорошим модельным объектом для такого исследования.

Таким образом, настоящее исследование актуально с точки зрения изучения разнообразия ихтиофауны и зоогеографии Сибири с одной стороны и механизмов видообразования – с другой.

Степень изученности и разработанности проблемы

Несмотря на широкие исследования арктических гольцов в России

(Савваитова, 1989; Глубоковский, 1995; Черешнев, 1996, 2008), территория Сибири была охвачена ими крайне неравномерно. Здесь в первой половине прошлого века в северных прилежащих к арктическим побережьям районах изучались распространение и морфология гольцов и было описано несколько видов, относимых в настоящее время к *S. alpinus* complex (Berg, 1926; Берг, 1948; Борисов, 1932; Дрягин, 1933; Логашев, 1940; Михин, 1941 и др.). В основном эти исследования носили фрагментарный характер и основывались на ограниченном материале. Во второй половине века проводилось более подробное морфо-экологическое изучение гольцов Урала, Таймыра, дельты Лены, Забайкалья и некоторых других районов (Савваитова, 1989 и ссылки, приведенные в этой работе).

Несмотря на это, к началу настоящего исследования (1995 г.), степень изученности гольцов Сибири оставалась низкой. В особенности это относилось к её внутренним районам к югу от Полярного круга. На этой огромной территории было достоверно известно лишь 8-9 популяций в Забайкалье и 4 за его пределами, хотя имелись основания полагать, что представители *S. alpinus* complex распространены в континентальных районах Сибири значительно шире. Филогенетические взаимоотношения популяций и генетические различия симпатрических форм оставались неясными из-за отсутствия генетических исследований. В то же время имевшиеся данные свидетельствовали о том, что изучение горных популяций арктических гольцов Сибири может существенно расширить представления о разнообразии и эволюции этого вида.

За последние полтора десятилетия, помимо исследований, выполненных автором и обобщенных в данной работе, в сибирской части ареала был проведен ряд других исследований экологии, морфологии, генетики и раннего развития гольцов (Осинов и др., 1996; Самусенок, 2000; Кириллов, 2000; Кириллов, Салова, 2000; Brunner *et al.*, 2001; Осинов, 2002; Романов, 2001, 2003, 2005; Пичугин, 2001а,б, 2009б; Радченко, 2003а, 2004; Павлов, Осинов, 2008; Пичугин, Чеботарева, 2011), значительно пополнивших знания об их диверсификации и стимулировавших настоящую работу на разных ее этапах.

Вопрос о механизмах возникновения симпатрических форм у арктических гольцов и близких к ним видов имеет давнюю историю. Происхождение таких форм в разных частях ареала объяснялось как неоднократным вселением в озера их

предков, возникших аллопатрически в других водоемах (Nilsson, Filipson, 1971; Nyman, 1972; Викторовский, 1978; Nyman *et al.*, 1981; Klemetsen, Grotnes, 1980; Черешнев, 1982; Глубоковский и др., 1993; Романов, 2003), так и их возникновением внутри самих озер на основе симпатрического формобразования (Ferguson, 1981; Klemetsen *et al.*, 1985; Hindar *et al.*, 1986; Riget *et al.*, 1986; Magnusson, Ferguson, 1987; Danzmann *et al.*, 1991; Савvaitова, 1989, 1991; Sandlund *et al.*, 1992; Savvaitova, 1995; Осинов и др., 1996; Осинов, 2002; Gislason *et al.*, 1999, Jonsson & Jonsson, 2001; Klemetsen *et al.*, 2003). В последние десятилетия вторая гипотеза находила больше сторонников – в частности, потому, что в пользу симпатрического происхождения форм в ряде озёр свидетельствовали появившиеся генетические данные (Hindar *et al.*, 1986; Magnusson, Ferguson, 1987; Danzmann *et al.*, 1991; Volpe, Ferguson, 1996; Осинов, 2002; Gislason *et al.*, 1999; Wilson *et al.*, 2004; Senchukova *et al.*, 2013), хотя и они не всегда были достаточны для однозначного определения механизма видообразования (Gislason *et al.* 1999; Wilson *et al.*, 2004; Gomez-Uchida *et al.*, 2008). Однако наряду с этим генетическими методами были выявлены и случаи аллопатрического происхождения внутриозёрных форм гольцов (Wilson *et al.*, 2004; Verspoor *et al.*, 2010; Garduño-Paz *et al.*, 2012). Разные пути происхождения симпатрических форм были описаны и в других группах рыб – в частности, у американского сельдевидного сига *Coregonus clupeaformis* (Pigeon *et al.*, 1997). Становится очевидным, что механизмы формообразования у гольцов в разных водоемах могут различаться, разным может быть и соотношение числа «пучков форм» аллопатрического и симпатрического происхождения в разных районах. Выяснение этого соотношения в разных участках ареала арктического гольца будет вкладом в прояснение относительной роли симпатрического и аллопатрического видообразования в эволюции.

Цели и задачи исследования

Основная цель работы – выяснение распространения арктических гольцов Сибири, изучение их разнообразия и выявление путей и механизмов их диверсификации и видообразования. Для достижения этой цели были поставлены следующие задачи:

1. Определить современный ареал и пути распространения арктических гольцов

в Сибири.

2. Оценить морфологическое, экологическое и генетическое разнообразие аллопатрических и симпатрических группировок арктических гольцов Сибири.

3. Выяснить филогенетические связи арктических гольцов из разных районов Сибири друг с другом и с гольцами из других частей ареала.

4. Оценить степень генетических различий и репродуктивной изоляции симпатрических форм.

5. Определить роль симпатрического и аллопатрического формообразования в происхождении внутриозерных форм арктических гольцов Сибири.

Научная новизна

Впервые с применением морфо-экологических и современных молекулярно-генетических методов проведено комплексное исследование арктических гольцов Сибири, основанное на оригинальных данных по 53 локальностям. Особое внимание уделено малоизученным частям ареала в ее континентальных областях, в частности – в Забайкалье. Обследованы труднодоступные горные районы, в ряде из которых впервые обнаружен арктический гольец. Выявлено намного более широкое, чем было известно ранее, распространение арктического гольца в Сибири и очерчен его современный ареал. Показано, что гольцы, обитающие на большей части территории Сибири, родственны гольцам Европы. Также впервые обнаружено широкое распространение на северо-восточных побережьях Сибири арктических гольцов с митохондриальным геномом северной мальмы, попавшим к их предкам в результате интрогрессивной гибридизации с нею; одна такая популяция впервые найдена в бассейне средней Колымы. Этот факт рассматривается как свидетельство послеледникового заселения этих районов гольцами с востока. Высказано предположение, что в восточной Сибири, где, в отличие от Европы и Северной Америки, в ледниковые периоды не было сплошного покровного оледенения, а имели место отдельные оледенения горных районов, гольцы переживали эти периоды не в немногих удаленных от современного ареала рефугиумах, а были широко распространены в горных, предгорных и равнинных водоемах, в том числе в непосредственной близости от населяемых ими в настоящее время озёр. В Забайкалье их основными местообитаниями в ледниковые периоды, видимо, были крупные

ледниково-подпрудные озера, такие как Верхневитимское, Верхнечарское и Верхнеолёкминское, что согласуется с полученными генетическими данными. Показано родство гольцов Забайкалья с гольцами из бассейна верхней/средней Яны, указывающее на северное происхождение первых; получены свидетельства проникновения гольцов в бассейн Байкала из прилежащих частей бассейна Лены через Байкало-Ленский водораздел, а также их распространения через Алдано-Индибирский водораздел.

Выявлено большое морфологическое, экологическое и генетическое разнообразие арктических гольцов Забайкалья, на основании чего этот район признан одним из основных центров разнообразия арктического гольца на всем ареале. Такое разнообразие сформировалось в результате интенсивных эволюционных процессов, независимо происходивших в послеледниковое время в изолированных популяциях освободившихся от ледников озер. При этом, однако, часть его могла быть унаследована от предковых предгорных популяций. Показано, что основным направлением морфологической эволюции арктических гольцов во внутренних районах Сибири является связанное со специализацией к планктонному типу питания увеличение числа жаберных тычинок далеко за пределы, известные для популяций Европы и северных побережий Сибири. Продемонстрировано параллельное возникновение популяций многотычинковых гольцов в разных районах Сибири и в разных локальностях внутри этих районов, связанное со специализацией к планктонному типу питания, а также параллельная педоморфная редукция окостенений в разных популяциях.

В ряде озёр впервые обнаружены и изучены «пучки» симпатрических форм арктического гольца и выявлены значительные различия в степени морфологической и генетической дивергенции и репродуктивной изоляции форм в разных озерах. При этом в ряде озер установлены значительные различия в сроках и местах нереста симпатрических форм, обеспечивающие эту изоляцию. В одном из них впервые в России найдена форма гольца с зимне-весенним пиком нереста, симпатричная с осенненерестующей и парapatричная с летненерестующей формами; подобная комбинация ранее нигде не отмечалась. Впервые обнаружены кариотипические различия между симпатрическими формами *S. alpinus* complex. Показано, что в Забайкалье большинство «пучков» возникло в результате симпатрического

формообразования, а не множественных инвазий, что свидетельствует о широком распространении этого типа формообразования у арктических гольцов Сибири. Впервые выявлены онтогенетические переходы («горизонтальные трансформации») между симпатрическими формами гольцов Сибири, находящимися на ранних стадиях дивергенции.

Теоретическая и практическая значимость

Проведенные исследования существенно дополняют представления об истории формирования сибирской ихтиофауны, ее разнообразии, путях заселения Сибири одним из характерных ее представителей – арктическим гольцом – и о его современном ареале. Изучение диверсификации этого уникально изменчивого видового комплекса дает возможность выявить закономерности микроэволюционных процессов и оценить роль разных факторов в формировании внутривидовых различий у рыб. Обнаруженная параллельная изменчивость гольцов по морфологическим признакам позволяет определить основные направления морфологической эволюции в этой группе. В то же время показана ограниченность применения морфологических методов для оценки родственных отношений разных группировок, для этой цели должны использоваться генетические методы, что и было сделано в настоящей работе. Полученные в ходе работы доказательства возникновения в целом ряде озер совместно обитающих форм гольцов в результате независимых внутриозерных дивергенций вносят вклад в понимание роли симпатрического формообразования в эволюции и позволяют рассматривать гольцов Забайкалья в качестве одного из пока еще немногих убедительных его примеров. Разная степень дивергенции форм в озерах сходного возраста позволяет сделать вывод о разной скорости формообразования в зависимости от локальных условий.

В ходе выполнения настоящей работы проводился мониторинг состояния популяций арктического гольца в ряде районов, подвергавшихся сильному антропогенному воздействию, которое привело к снижению их численности, уменьшению локального разнообразия за счет уничтожения отдельных форм и даже к полному исчезновению гольцов в некоторых озерах. Полученные при этом данные важны для разработки стратегии охраны реликтовых популяций арктического гольца в горных областях Сибири, они использованы автором при написании видовых

очерков по арктическому гольцу для Красных Книг Российской Федерации, республик Бурятия, Саха (Якутия) и Иркутской области. Результаты работы могут быть использованы в учебных курсах по ихтиологии, зоогеографии и эволюционной биологии.

Методология и методы исследования

Основным методологическим подходом было проведение для решения поставленных в работе задач комплексных исследований, основывающихся на применении как классических морфо-экологических, так и современных молекулярно-генетических методов, подробно изложенных в главе 2.

Положения, выносимые на защиту

- 1) Ареал арктического гольца в континентальной части Сибири к югу от районов арктических побережий не ограничивается немногими реликтовыми популяциями, а охватывает обширные горные области, населенные этим видом. Формирование современного ареала в Сибири тесно связано с ее плейстоценовой историей.
- 2) Арктические гольцы из большинства водоемов Сибири имеют общее происхождение с гольцами Европы. В то же время гольцы с восточных побережий Сибири и из бассейна средней Колымы несут следы интрогрессивной гибридизации с северной мальмой, что указывает на экспансию в эти районы гольцов с востока, видимо, происходившую в послеледниковое время.
- 3) Забайкалье - один из основных центров разнообразия арктических гольцов на всем ареале и район их активного формообразования. Высокое морфологическое и экологическое разнообразие обусловлено глубокой специализацией ряда популяций и форм к планктофагии.
- 4) Во многих озерах Сибири совместно обитают 2-3 формы арктического гольца. В изученных озерах Забайкалья они возникли в результате симпатрического формообразования на основе разделения пищевых ресурсов, биотопической сегрегации, расхождения по срокам и местам нереста, различий в темпе роста и возрасте созревания. Широкое распространение симпатрического формообразования у арктических гольцов Забайкалья является свидетельством его важной роли в эволюции.

5) Разные стадии морфологической и генетической дивергенции симпатрических форм арктических гольцов, обнаруженные в разных озерах Сибири, позволяют реконструировать их эволюцию от эпигенетических группировок до обособленных, репродуктивно изолированных форм, соответствующих уровню биологических видов.

Степень достоверности и апробация результатов

Представленные в диссертации материалы опубликованы в одной монографии, в ряде статей в отечественных и зарубежных журналах, включая 26 статей в рецензируемых научных журналах из перечня, утвержденного ВАК МОН РФ, в 9 статьях в других изданиях и сборниках и в 16 тезисах докладов.

Основные положения работы были представлены на российских и международных конференциях в форме устных и постерных докладов: на 3-й Всесоюзной конференции "Проблемы экологии Прибайкалья" (Иркутск, 1988), 3-м (Трондхейм, 1994), 4-м (Труа-Ривьер, 2000), 5-м (Рейкьявик, 2006), 6-м (Стирлинг, 2009), 7-м (Южно-Сахалинск, 2012) и 8-м (Тромсо, Норвегия, 2015) международных симпозиумах по гольцам, на 1-м конгрессе ихтиологов России (Астрахань, 1997 г.), на 9-м совещании общества фанатиков арктического гольца (Петропавловск-Камчатский, 1998), на международной конференции "Озера холодноводных регионов" (Якутск, 2000), на конференции, посвященной 120-летию со дня рождения И.И. Шмальгаузена (Москва, 2004), на конференции «Современные проблемы биологической эволюции» (Москва, 2007), на научных заседаниях и коллоквиумах Института биологии развития РАН и Института исследований пресных вод ун-та Манитобы (Виннипег, Канада).

ГЛАВА 1. Современные представления о разнообразии арктических гольцов

Необычайное разнообразие арктических гольцов отражено в истории их систематики. Лишь на территории Европы, Британских островов, Исландии, Шпицбергена было в свое время описано 29 видов родов *Salmo* и *Salvelinus*, которые, как и большинство из двух с лишним десятков видов, описанных в азиатской и североамериканской частях ареала, были затем сведены в синонимию *S. alpinus* либо включены в *S. alpinus* complex (Савваитова, 1989). Разные исследователи высказывали разные взгляды относительно состава и структуры *S. alpinus* complex (McPhail, 1961; Qadri, 1974; Савваитова, Волобуев, 1978; Behnke, 1980, 1984, 1989). Савваитова и Волобуев (1978) выделяли в нем три морфотипа, мозаично распространенных в Евразии и Северной Америке – альпиноидный, высокоарктический и мальмоидный; последний в основном соответствовал тихоокеанской мальме. Бенке (Behnke, 1980, 1984, 1989) включал в него несколько географических подвидов и узкоареальных видов, но мальму рассматривал как отдельный вид *S. malma*, или *S. malma* complex. Мнение о видовой самостоятельности мальмы разделяли и большинство других исследователей.

Вопрос о таксономической подразделенности этого комплекса не утратил актуальности до настоящего времени (Глубоковский, 1995; Атлас... 2002; Adams, Maitland, 2007; Черешнев, 2008; Олейник и др., 2015). Молекулярно-генетические исследования продемонстрировали отличия схем филогенетических отношений его представителей от тех, что строились по морфологическим данным (Brunner *et al.*, 2001; Oleinik *et al.*, 2007; Олейник и др., 2015). В частности, были показаны отличия по мтДНК арктических гольцов ледовитоморского бассейна Северной Америки и гольца Таранца (*S. taranetzi*) северо-востока Азии («группа гольца Таранца») от арктических гольцов Европы, Сибири и атлантического бассейна Северной Америки. Северная мальма (*S. m. malma*) оказалась более близка к последним (Brunner *et al.*, 2001), а североамериканская южная мальма (*S. malma lordi*) вместе с *S. confluentus* - к первым (Oleinik *et al.*, 2007; Олейник и др., 2015). Азиатская южная мальма *S. m. krascheninnikovi*, или *S. curilus*) представляет отдельную, более древнюю линию (Шедько и др., 2007; Олейник и др., 2015). В то же время, по ядерным генам арктический голец оказывается ближе к гольцу Таранца, чем к северной мальме

(Phillips *et al.*, 1999; Осинов, 2001; Шедько и др., 2012). Такие различия могут быть связаны с несовпадением филогении митохондриальных клонов с филогенией видов и объясняться древним переносом мтДНК от арктического гольца к мальме (Шедько и др., 2007; Osinov *et al.*, 2015). В то время как большинство современных исследователей признает разделение арктического гольца и мальмы на видовом уровне, видовая самостоятельность гольцов группы Таранца пока не получила всеобщего признания, и многими они объединяются с арктическим гольцом.

В свете вышесказанного в настоящей работе в рамках *S. alpinus* complex рассматриваются европейские, азиатские и североамериканские (только атлантические) арктические гольцы без мальмы, гольца Таранца и ледовитоморских гольцов Северной Америки, т.е. гольцы супергруппы *Atlantic-Siberia-Acadia sensu* Brunner *et al.* (2001). Однако в силу морфологической и экологической близости гольцов группы Таранца к гольцам арктической группы, неясности границ их ареалов, фактической невозможности их идентификации без генетических данных и, как следствие, неопределенности принадлежности ряда популяций к одной из этих групп, при описании разнообразия арктических гольцов нами используются и некоторые данные по гольцам Таранца.

1.1. Межпопуляционная фенотипическая изменчивость

Самые впечатляющие внешние различия гольцов из разных популяций – это различия по размерам. Размер половозрелых особей в разных популяциях варьирует от 7 см и 3 г (например, у «мелких бентофагов» из оз. Тингваллаватн (Sandlund *et al.*, 1992) до более 1 м и 14-16 кг (например, у «гольца Дрягина» из оз. Таймыр (Михин, 1955), у проходной формы Новой Земли (Есипов, 1935)).

Очень большим онтогенетическим и межпопуляционным изменениям у гольцов подвержена окраска. Молодь имеет камуфляжную «пестряточную», или «мальковую» окраску, характерную и для молодежи других лососевых – оливковую, серую или коричневатую, без ярких цветов, но с крупными темными вертикальными мальковыми полосами или пятнами и мелкими светлыми пятнышками. В популяциях, представленных карликовыми гольцами длиной до 20-25 см, такая окраска сохраняется и у взрослых особей, при этом брачная окраска либо не развивается

вовсе, либо бывает выражена в основном у самцов. У гольцов, достигающих больших размеров, «пестряточная» окраска с возрастом меняется на «пелагическую» - темная спина, серебристые бока без мальковых полос с малозаметными светлыми пятнами, белое или бледно-розовое брюшко. Такое изменение окраски наиболее рано происходит у гольцов, ведущих пелагический образ жизни, в популяциях же бентических форм элементы пестряточной окраски (мальковые полосы) могут сохраняться длительное время и у относительно крупных рыб. Наиболее выражена серебристая окраска у проходных гольцов в морской период жизни. Глубоководные гольцы часто характеризуются светлой окраской (Schillinger, 1901; Klemetsen *et al.*, 1997; O'Connell, Dempson, 2002); среди гольцов известны также меланистические формы («черная паляя» Норило-Пясинских озер – Савваитова и др., 1980).

У половозрелых крупных гольцов ко времени нереста развивается брачная окраска, заключающаяся в общем потемнении тела и появлении или усилении красной или оранжевой окраски брюха и нижней части боков, а также пятен на теле; наружные лучи парных и анального плавников у производителей становятся молочно-белыми. Оттенки, интенсивность и величина области распространения ярких цветов варьируют между популяциями и полами (у самцов окраска более яркая). В крайних случаях красная окраска распространяется на все тело; такие «красные» гольцы отмечены в популяциях из бассейна Охотского моря (нейва), верховьев Колымы, ряда озер Якутии. В некоторых популяциях крупных гольцов, однако, брачная окраска практически не развивается.

Наиболее важными морфологическими признаками, используемыми при описании разнообразия арктических гольцов, являются число жаберных тычинок и пилорических придатков. Наименьшее число жаберных тычинок среди арктических гольцов (18-24, в среднем менее 22) отмечено у гольцов шт. Мэн, Квебека, Лабрадора и Ньюфаундленда (*S.a.oquassa sensu* Behnke, 1980, 1984) и у гольцов п-ова Канин и Чешской губы Баренцева моря. Гольцы с малым числом жаберных тычинок – 21-28, обычно 23-26, преобладают в районах, близких к морским побережьям – в Скандинавии, на Кольском полуострове, в Карелии, на Британских островах, в Исландии, на Шпицбергене (*S.a.alpinus sensu* Behnke, 1980, 1984), в низовьях Лены, Яны, Индигирки, Колымы ("*S.jakuticus*", "*S.czerskii*") и далее на Чукотке и на Аляске ("*S.taranetzi*"), а также в Гренландии и на островах Канадского арктического

архипелага. Такие гольцы выделялись Савваитовой и Волобуевым (1978) в «альпиноидный» морфотип *S.alpinus* complex. Гольцы с большим числом тычинок (25-35), относимые этими авторами к «высокоарктическому» морфотипу *S. alpinus* complex, а Р. Бенке (Behnke, 1980, 1984) – к подвиду *S. a. erythrinus*, обитают на Таймыре, в Забайкалье, в верховьях Индигирки и Колымы, в бассейне Охоты, в некоторых озерах Камчатки, а также на Аляске к западу от р. Макензи; кроме того, отмечены в оз. Кумасахарн (Coomasaharn) в Исландии. Сходное число жаберных тычинок имеют гольцы из альпийских озер Центральной Европы. Большинство этих гольцов населяет более удаленных от северных побережий районы, чем малотычинковые. По мнению Бенке (Behnke, 1980, 1984), гольцы, относимые им к *S. a. erythrinus*, представляют единую древнюю филогенетическую линию, сформировавшуюся на территории Сибири и сохранившуюся там в ледниковых рефугиумах. Ранее они имели сплошной ареал, который был разорван в последний ледниковый период. В результате их гибридизации с малотычинковыми гольцами, потомки которых сохранились в бассейне Чешской губы Баренцева моря, могли возникнуть и заселить освободившиеся от ледника озера Северной Европы гольцы, относимые к *S.a.alpinus*. Предположение этого автора об общем происхождении сибирских и североамериканских многотычинковых гольцов, однако, не подтвердилось генетическими данными (Brunner *et al.*, 2001).

Очень важным морфологическим признаком, по которому выявляется значительное разнообразие гольцов, наряду с числом жаберных тычинок является их длина. К сожалению, этот признак исследовался намного меньше, хотя длинно- и короткотычинковые популяции гольцов известны в разных частях ареала (Романов, 1983б, 1998; Partington, Mills, 1988).

Число пилорических придатков, как и число жаберных тычинок, обнаруживает большую межпопуляционную изменчивость, в которой, однако, не выявляется четких географических закономерностей. Малое число пилорических придатков (25-50, средние <40) отмечено у некоторых гольцов Таймыра (оз. Собачье (Павлов и др., 1994)), дельты Лены (озера Форелевое (Савваитова, Максимов, 1980), Аранастах (Борисов, 1932)), в оз. Лабынкыр (Савваитова, 1991), на п-ове Лабрадор (Behnke, 1980). Большое число придатков (40-70, в среднем >50) встречается реже – например, у «боганидской палии» оз. Эльгыгытгын (Викторовский и др., 1981, Черешнев,

Скопец, 1992а), которая, однако, относится к группе гольца Таранца (Osinov *et al.*, 2015). Чаще же это число лежит в пределах 30-60, а средние значения варьируют между 40 и 50.

Пропорции тела различаются у гольцов разных популяций очень значительно, но во многих случаях эти различия являются результатом разных размеров, разного темпа роста и аллометрического роста частей тела. С увеличением размеров у гольцов, как и у многих других рыб, уменьшается относительный диаметр глаза, увеличивается ширина лба, удлиняются рыло, челюсти – конец верхней у мелких особей находится впереди вертикали заднего края глаза, по мере роста достигает ее и заходит за нее. Относительные размеры головы вначале уменьшаются, затем, за счет удлинения рыла, вновь увеличиваются; форма ее обычно меняется с закругленной на коническую. У быстрорастущих рыб задняя часть тела растет быстрее, чем передняя (Лягина, 1984), рост плавников отстает от роста тела; у тугорослых даже при почти полной остановке роста тела плавники продолжают увеличиваться. Поэтому тугорослые гольцы большеголовые, с коротким хвостовым стеблем и длинными плавниками, а быстрорастущие имеют небольшую голову, короткие плавники и длинный хвостовой стебель. Пропорции тела также зависят от физиологического состояния рыб. В частности, в результате истощения, обычно наступающего после нереста, значительно уменьшается высота тела, вплоть до того, что оно становится плетевидным, а наибольшая его высота приходится на заднюю часть головы. Напротив, у крупных хищных упитанных гольцов высота тела может достигать 30% и более его длины. Такая высокотелость считается характерной особенностью, например, «гольца Дрягина» из водоемов Таймыра (Савваитова, Смольянов, 1967; Павлов и др., 1999), однако встречается и у гольцов из других водоемов Сибири, в частности, у наиболее крупных экземпляров, известных под названием «топь».

Однако не все различия в пропорциях сводятся к разноразмерности, аллометрии и различиям в темпе роста. Так, в разных частях ареала пелагические гольцы-планктофаги по сравнению с придонными бентофагами имеют при сходных размерах и возрасте более «сельдевидную» форму тела, длинный хвостовой стебель, меньшую голову, меньший размер глаз, относительно небольшой рот с тонкими, не массивными челюстями; бентофаги же, соответственно – более плотное, брусковатое тело с коротким хвостовым стеблем, большую голову с большими глазами, большим

ртом, длинными и массивными челюстями (Barbour, 1984; Jonsson, Jonsson, 2001; Klemetsen *et al.*, 2003). В некоторых популяциях (глубоководный голец альпийских озер – Schillinger, 1901, крупный бентофаг из оз. Тингваллаватн – Sandlund *et al.*, 1992) у бентофагов нижняя челюсть короче верхней и полунижний рот, некоторые планктофаги имеют полуверхний рот, в то время, как у большинства гольцов рот конечный. Такие различия могут быть связаны с гетерохрониями (Barbour, 1984; Skulason *et al.*, 1989a). Исследования изменчивости пластических признаков гольцов, в которых устранялся эффект размера, показывают значительные межпопуляционные различия. Так, при многомерном анализе гольцов из 22 шотландских популяций по пропорциям головы значимые различия в значениях первой и второй главных компонент были обнаружены, соответственно, в 62% и 48% из 210 попарных сравнений этих популяций (Adams *et al.*, 2007).

Глубоководные гольцы, встречающиеся в разных частях ареала, отличаются значительным своеобразием и, как правило, характеризуются большими глазами, светлой тусклой окраской со слабо заметными пятнами и мальковыми полосами (или вообще без них) у неполовозрелых рыб и в разной степени редуцированной (вплоть до полного отсутствия) брачной окраской у производителей (пучеглазка Таймыра, глубоководные гольцы Альп, глубоководные гольцы оз. Фьелльфросватн в Норвегии, «светлые» гольцы из оз. Гэндер). Глубоководные гольцы из оз. Бодензее, Аттерзее и некоторых других альпийских озер Центральной Европы, описанные Бергом (Berg, 1932) как вид *S. profundus*, имеют настолько необычное сочетание особенностей окраски и морфологии (тусклая однотонная окраска, закругленная голова с большими глазами и полунижним ртом, малое число и необычная морфология жаберных тычинок, малое число позвонков и пилорических придатков), что даже не склонный к дробительству Р. Бенке (Behnke, 1980, 1984) признавал его валидным видом. Однако даже эта форма не может соперничать в своем необычном внешнем виде с глубоководным гольцом, недавно обнаруженным в оз. Тиннсийоэн (Норвегия) (Søreide *et al.*, 2006, цит. по Klemetsen, 2010, см. раздел 1.2).

1.2. Симпатрические формы

По оценкам Мэйтланда (Maitland, 1995), число озер, в которых обитают

симпатрические формы арктического гольца, составляет около 2.7% от общего числа населенных представителями этого видового комплекса озер (1347 из 50307). Ниже приводится краткий обзор симпатрических форм гольцов из разных частей ареала.

1.2.1. Симпатрические формы из озёр Альп

В альпийских озерах различают 4 группировки гольцов: крупный голец (Wildfangsaibling), нормальный (Normalsaibling), карликовый (Schwarzreuter - «черный наездник»), глубоководный (Tiefseesaibling) (Doljan, 1920). Крупный голец – редко встречающийся и слабо изученный ярко или бледно окрашенный глубоководный хищник массой до 10 кг; нормальный – преобладающая в ряде озер рыба, ярко окрашенный планктофаг или бентофаг массой до 0.5 кг; карликовый и глубоководный – наиболее мелкие формы (карликовая форма в ряде высокогорных озер едва достигает размера гольяна, темная, с мальковыми полосами, глубоководная с однотонной бледной окраской, живет на глубине (Dörfel, 1974)). В ряде озер совместно обитают или обитали две или три из этих форм (Haempel, 1924). Так, Райзингер (Reisinger, 1953, цит. по Balon, Penczak, 1980) сообщает о симпатрии нормальных и карликовых гольцов в озерах Оберстер Нойальпзее (Oberster Neualpsee), Гросер Нойальпзее (Grosser Neualpsee), Алькузерзее (Alkusersee) (?), Осхеникзее (Osheniksee), Штапникзее (Stapniksee), Гросер Мюльдорфер (Grosser Mühldorfer), Фельдзее (Feldsee), Кегельзее (Kegelsee).

Буреш (Buresch, 1925) указывает, что на территории Австрии в оз. Оффензее (Offensee) обитают три формы – карликовая, нормальная и крупная, в оз. Мондзее (Mondsee), в двух озерах Лангбатзее (Langbathseen) и в трех озерах Гозау (Gosauseen) – две, карликовая и крупная. В Лангбатзее крупные гольцы имеют массу до 1 кг, часто до 3-5 кг, длину до 40 см (судя по максимальной массе, и более – С.А.), красное брюхо, питаются рыбой, в том числе карликовыми гольцами. Карликовые в возрасте 4-5 лет достигают длины не более 16 см и массы 50 г. Это рыбки с большими глазами, мальковыми полосами и белым или бледно-розовым брюшком. Питаются планктоном, потребляют также мелкую рыбу (гольянов) и насекомых, обитают на глубине 30-40 м, но ранним утром поднимаются к поверхности, чтобы кормиться насекомыми, нерестятся в ноябре-декабре на небольшой глубине (3-4 м).

Аналогичные формы обнаружены в оз. Вольфгангзее (Wolfgangsee). Здесь карликовые (мелкие) гольцы несколько крупнее (18-20 см, 75-110 г), имеют мальковые полосы, темно-серую спину и светлые (в период нереста – светло-красные) бока и брюхо, питаются в основном планктоном, а также донными беспозвоночными, икрой, нерестятся в октябре-ноябре на глубине 30-40 м. Крупные гольцы, как в Gosauseen, достигают массы 5 кг (Buresch, 1925).

В оз. Аттерзее (Attersee) симпатрично обитали глубоководная и хищная крупная формы, последняя была представлена двумя группировками – «белыми» и «желтыми» гольцами. Готовые к нересту белые крупные гольцы массой около 2 кг ловились в августе-сентябре на глубине 15-30 м; желтые крупные гольцы нерестились раньше – с июня – на глубине 40 м, отдельные экземпляры этих гольцов достигали 9 кг (Buresch, 1925). К середине 1970-х годов в результате перелова сохранилась только ловившаяся на глубине 40-130 м глубоководная форма длиной до 25 см, в возрасте до 6 лет, имеющая 19-26 (23.4) жаберных тычинок, питающаяся летом зоопланктоном, весной и осенью – в основном бентосом (личинки хирономид, олигохеты, амфиподы), созревающая на третьем году жизни, размножающаяся круглый год с пиком нереста в июле-ноябре, преимущественно на глубине 40-60 м. Диаметр икры 3.0-4.5 (3.8) мм. относительная плодовитость в среднем 3.5-4.7 икринок на грамм массы, в зависимости от размера самок (убывает с увеличением размеров) (Brenner, 1980).

Помимо Аттерзее, симпатрия глубоководных гольцов с другими формами отмечена в озерах Нёвшатель (Neuchatel) (Quartier, 1951) и Боденском (Bodensee) (Dörfel, 1974). В первом глубоководные гольцы - бледно окрашенные рыбы, достигающие длины 27 см и массы не более 200 г. (в среднем, 100 г), постоянно живут у дна на глубине 100-150 м и не поднимаются выше 50-60 м. Питаются донными беспозвоночными (личинками и нимфами амфибиотических насекомых, моллюсками) и глубоководными планктонными организмами (копеподы, ветвистоусые), а также собственной икрой; рыбу никогда не потребляют. Нерестятся на глубине.

В Боденском озере нормальные гольцы держатся на глубине до 60 м, имеют длину до 44 см и возраст до 6 лет, яркую окраску (темная спина, ярко-красное брюшко), оранжевое или желтое мясо, приостренное рыло, конечный рот и челюсти равной длины, 25-31(27.7) жаберных тычинок, зимой питаются преимущественно

куколками хирономид, в меньшей степени их личинками и копеподами, впервые созревают в возрасте 3 года, нерестятся в первой половине декабря на ограниченном участке. Глубоководные гольцы обитают на глубине более 90 м, имеют более низкий темп роста (при максимальном возрасте, как у нормальных гольцов, 6 лет достигают длины до 28 см), светлую однотонную окраску, белое мясо, закругленную голову с полунижним ртом (нижняя челюсть короче верхней, большой относительный диаметр глаза, 19-27 (22.3) жаберных тычинок. Зимой, в отличие от нормальных гольцов, питаются в основном донной пищей – преимущественно турбелляриями, в меньшей степени копеподами, личинками и куколками хирономид. Места и сроки нереста неизвестны (Dörfel, 1974). Дорфель считает, что различия двух форм имеют генетическую основу, и, возможно, они являются разными видами, но для окончательных выводов требуются дальнейшие исследования. К сожалению, такие исследования уже провести не удастся, поскольку вскоре после его работы глубоководная форма в Боденском озере, так же как и в оз. Нёвшатель, исчезла в результате эвтрофикации водоема (Freyhof, Kottelat, 2005)

1.2.2. Симпатрические формы из озёр Скандинавии

Уже пол-века назад в Скандинавии было известно 17 озер с симпатрическими формами арктического гольца (Svärdson, 1961, цит. по Nilsson, Filipsson, 1971), и с тех пор их список увеличивался. В Норвегии подробное изучение симпатрических форм гольцов началось с работ Ханса Норденга по гольцам из расположенных на севере страны озера Оверватн (Øvervatn) и реки Саланген (Salangen), в низовьях которой, в непосредственной близости от морского фьорда, это озеро находится (Nordeng, 1961, 1983). Здесь обнаружены три формы гольцов (рис. А1): проходная (26-56 см, ярко окрашенная, возраст созревания 4-8 лет), крупная жилая (21-38 см, ярко окрашенная, возраст созревания 3-7 лет) и мелкая жилая (14-22 см, тускло окрашенная, возраст созревания 2-6 лет). Все формы нерестятся осенью в озере на пространственно разобщенных, но близкорасположенных нерестилищах, причем две крупные формы не допускают на свои нерестилища представителей других форм, но сами могут нереститься на нерестилище мелкой. Помимо этого, нерест (в основном, у проходной формы) происходит и в реке. Имеются некоторые различия в пропорциях головы

между проходными и крупными жилыми гольцами, молодь трех форм неразличима. В опытах по выращиванию и трансплантации было показано, что эти формы ненаследственные, в потомстве каждой из них могут возникать все три (рис. 1), хотя имеется тенденция к преобладанию родительского фенотипа. Более того, одна и та же особь в течение жизни может трансформироваться из меньшей формы в более крупную.

Эти результаты автор трактовал как «решение гольцовой проблемы», т.е. вопроса, принадлежат ли симпатрические формы гольца к разным популяциям или представляют единый генофонд: данные, полученные по гольцам системы р. Саланген указывали на второй вариант. Однако эта работа разрешила «гольцовую проблему» лишь в данном локальном случае, но не в целом, т.к. дальнейшие исследования показали, что в других местах взаимоотношения симпатрических форм могут быть иными.

Норденг (Nordeng, 1983) также сообщил о находке симпатрических форм на юге страны, за пределами ареала проходной формы – в озерах Хаукландсватн (Hauklandsvatn) и Вангсватн (Vangsvatn). В них он обнаружил мелкую и крупную жилые формы, а также выделил третью, «потенциально анадромную», которая по всем параметрам, за исключением отсутствия морской миграции, была сходна с северной проходной. Однако Хиндар и Джонсон (Hindar, Jonsson, 1982, Jonsson, Hindar, 1982), подробно исследовавшие гольцов второго озера, описывают только две формы – неярко окрашенную карликовую (14-27 см, максимальный возраст 7 лет) и ярко окрашенную нормальную (18-43 см, максимальный возраст 10 лет). Две формы не различаются по числу жаберных тычинок (в среднем, 25.2 и 25.5, соответственно), имеют некоторые различия по пропорциям головы. В июне-сентябре между ними наблюдается значительная биотопическая сегрегация: карлики и молодь двух форм держатся на глубине более 40 м, а нормальные гольцы – в пелагиали до глубины 20 м, в другие сезоны такая сегрегация не наблюдается. С декабря по май обе формы питаются зообентосом, а в июле-ноябре нормальные гольцы, карлики и молодь, обитающие на глубине до 20 м, потребляют в основном зоопланктон, в то время как карлики и молодь на глубине более 28 м продолжают питаться зообентосом. По мнению авторов, питание обеих форм и планктоном, и бентосом не дает развиваться пищевой специализации, необходимой для симпатрического видообразования. Обе

формы созревают в возрасте 4-5 лет, нерест происходит в ноябре-декабре: у нормальных начинается в первой половине ноября на глубине меньше 15 м, у карликов – в середине ноября преимущественно на глубине более 15 м, но к концу нереста в декабре, по мере ухода нормальных гольцов с нерестилищ, карлики нерестятся также на глубине 5-15 м. Таким образом, имеется частичное расхождение по местам и срокам нереста. Диаметр икры карликовых гольцов 3.4-4.4 (3.9) мм, нормальных – 3.5-4.7 (4.2) мм (увеличивается с размером и возрастом самок), абсолютная плодовитость, соответственно, 150-700 и 250-1150 икринок (увеличивается с размером и уменьшается с возрастом самок). Хиндар и Джонсон (Hindar, Jonsson, 1993) полагают, что этот полиморфизм в основном имеет ненаследственную природу, хотя их эксперименты свидетельствуют о генетических различиях по скорости роста и морфологии челюстей.

В трех соседних, расположенных каскадом озерах Ботсватн (Båtsvatn), Гаутелисватн (Gautelivvatn), Ваннаксватн (Vannaksvatn), обнаружены по две симпатрические формы – карликовая длиной 12-23 см, максимальный возраст 14 лет, темно окрашенная, с желтовато-серым брюшком, с большими глазами и закругленными плавниками, обитающая в основном в верхней части литоральной зоны, и нормальная, с серебристыми боками и ярко-красным или оранжевым брюшком, длиной 30-60 см, достигающая возраста 19 лет, с относительно более мелкими глазами и более заостренными плавниками, обитающая в пелагиали и на глубине вдоль берегов. Карлики питаются в основном бентосом, нормальные – бентосом (некрупные экземпляры, держащиеся в литоральной зоне), планктоном, куколками хирономид, насекомыми (в пелагиали) и рыбой (отдельные наиболее крупные особи). В 1973 г. в результате гидростроительства озера были объединены в одно водохранилище Ботсватн, при этом сегрегация двух форм сохранилась. Формы различаются по частотам аллелей сывороточной эстеразы (Klemetsen *et al.*, 1972; Klemetsen, Grotnes, 1975, 1980). Авторы рассматривали эти формы как отдельные виды-двойники, заселившие озера из разных ледниковых рефугиумов.

В оз. Эйдеватн (Eidevatn) обитают жилые гольцы, а до середины 1970-х годов по вытекающей реке из моря заходило много проходных. Затем число достигающих озера проходных рыб стало снижаться из-за возникновения труднопреодолимых препятствий. Жилые гольцы имеют более низкий темп роста, чем проходные, хотя

вследствие большей продолжительности жизни (до 16 лет против 8) в старших возрастах достигают сходных с ними размеров (в среднем, 30-35 см). Жилые гольцы имеют 20-24(22.0) жаберных тычинок и 35-59 пилорических придатков, проходные – соответственно, 22-27 (24.0) и 33-48, различаются по частотам аллелей эстеразы (Nilsen, Klemetsen, 1984).

Помимо Вангсватна, сходные симпатрические карликовые и нормальные гольцы были обнаружены в озерах Сирдальсватн (Sirdalsvatn), Селура (Selura) и Тиннсйоэн (Tinnsjøen) (Hindar *et al.*, 1986). В оз. Сирдальсватн (Sirdalsvatn) глубиной 165 м карликовая форма глубоководная, имеет длину менее 25 см, неяркую окраску с мальковыми полосами, обитает на глубине 16-82 м, обычно глубже 32 м, нерестится на глубине более 55 м в течение всего года с пиком нереста в июле-сентябре (первая летненерестующая популяция гольца, найденная в Норвегии). Вторая, литоральная (нормальная), форма крупнее (28-40 см), нерестится на глубине менее 32 м в ноябре. Таким образом, имеется почти полная сегрегация по времени и местам нереста. Между формами существуют различия по числу жаберных тычинок. Обнаружены различия по частотам аллелей аллозимных локусов (Hindar *et al.*, 1986; Hesthagen *et al.*, 1995).

В оз. Тиннсйоэн, (Tinnsjoen), имеющем глубину 460 м, на относительно небольшой глубине были отмечены карликовая и нормальная формы, имеющие длину, соответственно, до 23 см и до 28 см, редко до 40 см (Hindar *et al.*, 1986). В 2004 г. здесь на глубине 400-450 м при помощи видеокамеры была обнаружена третья, уникальная глубоководная форма – гольцы длиной 5-15 см, почти однотонные (имеются слабые мальковые полосы), с прогонистыми телами, большими головами, маленькими недоразвитыми глазами, трубчатыми ноздрями (рис. А2). Эти гольцы постоянно держатся у дна, иногда наполовину погружившись в ил. Два из них были добыты с помощью специальной помпы (Søreide *et al.*, 2006, цит. по Klemetsen, 2010). В настоящее время признается, что в озере обитают 4 формы (помимо перечисленных, еще хищная), проводится их генетическое изучение (Østbye *et al.*, 2015; Præbel *et al.*, 2015). Это максимальное известное число симпатрических форм арктического гольца, а Тиннсйоэн – второе озеро в мире (после оз. Тингваллаватн, см. ниже), в котором оно отмечено.

Третье озеро в Норвегии, где одна из форм постоянно обитает на глубине -

Фьелльфросватн (Fjellfrøsvatn) глубиной 88 м. Здесь обитают 2 формы – нормальная и карликовая (Klemetsen et al., 1997), позже названные по местам их нереста литоральной и глубоководной (Klemetsen et al., 2002). Литоральные гольцы (длина половозрелых рыб 19-36 см, единично попадаются особи длиной 43-51 см, также относимые к этой форме) встречаются по всему озеру, включая пелагическую и глубоководную зоны; в последнюю мигрируют во время или вскоре после вскрытия озера и проводят там несколько недель (часть молоди остается до ледостава), после чего возвращаются в литоральную зону. Имеют яркую брачную окраску, нерестятся в сентябре на мелководье, питаются преимущественно зоопланктоном и в небольших количествах - литоральным бентосом. Глубоководные гольцы (длина производителей 9-14 см) обитают на глубине более 20 м, имеют неярко серебристую окраску, мало меняющуюся в период нереста (у взрослых рыб исчезают мальковые полосы и тело приобретает желтоватый оттенок), нерестятся в конце февраля-начале марта на глубине, питаются в основном бентосом (личинки хирономид, моллюски), в небольших количествах – бентическими копеподами. Как между дикими представителями двух форм, так и между их потомством, выращенным в лаборатории, имеются различия в пропорциях тела, обнаружены различия в паразитофауне (Klemetsen et al., 1997, 2002; Knudsen et al., 1997, 2006). Вопреки ожиданиям, в сходных условиях лабораторного эксперимента потомство глубоководной формы росло вдвое быстрее потомства литоральной и при обильном кормлении выросло до длины более 50 см (!), при этом яркие цвета в окраске выращенных до половозрелости рыб так и не появлялись (Klemetsen et al., 2002, 2010, рис. А3). Был сделан вывод о полной репродуктивной изоляции двух форм (учитывая различия в сроках нереста в 5 месяцев) и наследственной природе различий по окраске, морфологии, потенциалу роста, а также пищевому поведению. Генетические различия между формами подтверждены результатами анализа микросателлитной ДНК (Westgaard et al., 2004; Wilson et al., 2004).

Недавно был описан интересный пучок из 3 форм из фьордового озера Скогсфьордватн (Skogsfjordvatn) (Smalås et al., 2013; Skoglund et al., 2015) (рис. А4). Озеро имеет длину 10 км, площадь поверхности 13.6 км², глубину до 100 м, при этом обширные участки имеют глубину 60-65 м. В нем обитают литоральная всеядная форма, карликовая глубоководная бентосоядная форма и уникальная глубоководная

хищная форма, не имеющая аналогов в других населенных гольцом озерах северной Европы, да и в прочих частях ареала. Соответственно, в озере встречаются сразу две глубоководные формы, что также определяет своеобразие этой симпатрической ситуации. Литоральные гольцы имеют яркую окраску, высокое обтекаемой формы тело, небольшую голову, маленькие глаза, маленький рот; питаются зоопланктоном, плейстоном, литоральным бентосом и куколками хрономид, нерестятся на мелководье, достигают возраста 12 лет и длины 30-35 см, изредка до 45 см (асимптотическая длина 33.3 см). Обе глубоководные формы лишены ярких цветов и морфологически отличаются от литоральной в первую очередь большими относительными размерами головы; нерестятся на глубине. Карликовые бентофаги имеют типичный педоморфный фенотип – закругленную голову, большие глаза, высокое тело, мальковые полосы; созревают в возрасте 3 лет при длине 8.5 см; достигают длины 15 см (асимптотическая длина 13.8 см) и возраста 9 лет, питаются глубоководным бентосом. У хищной формы массивная голова с большим ртом и многочисленными зубами, прогонистое тело; по размерам она близка к литоральной, но рост ее с возрастом не замедляется столь сильно, как у последней, и ее асимптотическая длина больше (40.3 см). Созревает в возрасте 8-11 лет, доживает до 17 лет, питается преимущественно рыбой.

В оз. Каландсватнет (Kalandsvatnet, западная Норвегия, 3.3 км², глубина 101 м) обитают «нормальная» и «черная» формы арктического гольца. Гольцы первой формы серебристые, в брачном наряде с красным брюхом, гольцы второй имеют черную спину и серые бока и брюхо, более короткое и закругленное рыло. Нормальные гольцы нерестятся в ноябре на глубине менее 20 м, черные – в феврале-марте на глубине более 30 м. Нормальные гольцы несколько крупнее (асимптотическая длина 28 см против 23 см у черных), но не превышают длины 30 см (Telnes, Saegrov, 2004). Оз. Каландсватнет – второе озеро в Норвегии (после Фьелльфросватна), в котором обнаружена зимне-весенненерестующая форма гольца.

В Швеции в оз. Овре Бьоркваттн (Övre Björkvattn) описаны 2 формы гольца – более быстрорастущая обычная (длина 15-33 см, модальная 25 см, возраст до 8 лет, ярко-красное брюшко в нерестовый период) и более тугорослая «темная» (blattjen) (длина 16-25 см модальная 18 см, возраст до 11 лет, окраска темная со светлым брюшком и мальковыми полосами, в период нереста не меняется). Обычные и темные

гольцы различаются по темпу роста (выше у первых), форме отолитов, числу жаберных тычинок (19-23 и 19-27, моды 21 и 24, соответственно), но не по числу пилорических придатков (30-52 и 28-56). Обычные гольцы держатся преимущественно в пелагиали и питаются планктоном и воздушными насекомыми, темные – на береговом свале у дна, питаются донной пищей – в основном, бокоплавами, а также моллюсками и придонным планктоном (*Eurysercus*), изредка потребляют рыбу. Обычные гольцы нерестятся с середины сентября до начала октября, темные – видимо, позже (встречаются на нерестилищах обычных со зрелыми, но не текучими половыми продуктами). Формы различаются по частотам аллелей эстеразы (Nilsson, Filippon, 1971; Nyman, 1972). Авторы считают обычных и темных гольцов разными видами.

В оз. Росьон (Stora Rösjön) обитают мелкая и крупная (Nyman, 1972), или карликовая и нормальная (Svedäng, 1990) формы гольца – первая длиной 9-16 см, массой в среднем 20-30 г, максимум 50 г, с закругленной головой и большими глазами, вторая – массой в среднем 700-800 г, максимум 3600 г. Формы различаются по частотам аллелей эстеразы (Nyman, 1972). В экспериментах по выращиванию их потомства была показана наследуемость скорости роста, возраста и размера, при которых происходит созревание (Svedäng, 1990). Эти формы рассматриваются как разные виды (Nyman, 1972) или как две «генетические жизненные стратегии», являющиеся наследуемыми характеристиками одной полиморфной популяции, либо двумя субпопуляциями с ограниченным обменом генами (Svedäng, 1990).

В озерах Бласьон (Stora Blåsjön) и Анкарваттнет (Ankarvattnet) обитают быстро- и медленно растущая (карликовая и нормальная) формы, частично перекрывающиеся по размерам. В первом они различаются по частотам аллелей эстеразы. На основании электрофоретических данных предполагается, что аналогичные, но еще менее различающиеся по темпу роста и потому не идентифицируемые традиционными методами формы обитают в оз. Ираф (Yraf) (Nyman, 1972).

В оз. Корсваттнет (Korsvattnet) описаны 2 формы гольца – крупная – литоральный хищник, питающийся более мелкими гольцами, а также насекомыми и карликовая – пелагический планктофаг (Nilsson 1955, цит. по Johnson, 1980). По мнению Й. Хаммара (Hammar, 1998), карликовая форма трансформируется в крупную, прерывая на несколько лет размножение, переходя к каннибализму и

вступая в фазу ускоренного роста, как это происходит в оз. Нордлагуна (Skreslet, 1973).

Две формы – медленно- и быстрорастущая (длина <20 см и 20-35 см, соответственно) также найдены в оз. Фаттгауре (Fattjaure). У обеих форм максимальный возраст 9 лет, имеется некоторое перекрывание по размерам внутри возрастных групп. Зимой и в начале лета обе формы питаются преимущественно бентосом, в начале лета намечается сегрегация по питанию: быстрорастущая начинает потреблять также наземных насекомых и куколки хирономид, осенью (сентябрь-октябрь) расхождение по спектрам питания четко выражено: тугорослая форма продолжает питаться донной, а быстрорастущая – преимущественно пелагической (планктон, насекомые) пищей. У тугорослой формы мясо белое, у быстрорастущей розовое. Имеются различия в паразитофауне. Формы различаются по частотам аллелей эстеразы (Henricson, Nyman, 1976).

Шведский исследователь Леннарт Ниман (Nyman) и его соавторы, изучавшие эти симпатрические ситуации, а также аллопатрические мономорфные популяции гольцов, пришли к выводу, что в Скандинавии обитает три вида – *S. salvelinus* (нормальный) и два карликовых – *S. alpinus* и *S. stagnalis*, различающиеся, в частности, по частотам аллелей сывороточной эстеразы. Три вида возникли в разных ледниковых рефугиумах и независимо распространялись по освободившимся от ледника водоемам, вступая во вторичный контакт друг с другом в некоторых из них. В условиях симпатрии *S. salvelinus* доминирует над двумя другими видами, а *S. stagnalis* - над *S. alpinus*, доминирующий вид оказывается более быстрорастущим и достигает больших размеров, т.о., «карликовость» *S. stagnalis* относительна (Nyman *et al.*, 1981). Описанные выше симпатрические формы из шведских озер, фигурировавшие в более ранних работах под разными названиями, были отнесены к одному из этих трех видов. В озерах Бласьон, Ираф и Ботсватн, согласно этим авторам, совместно обитают *S. salvelinus* и *S. stagnalis*, в озерах Росьон, Овре Бьоркватн, а также Бьеллояуре (Bjellojaure) – *S. salvelinus* и *S. alpinus*, в оз. Фаттгауре - *S. alpinus* и *S. stagnalis* (единственное озеро, где симпатричны эти два «карликовых» вида) и, наконец, в оз. Ситасяуре (Sitasjaure) – все три вида. Эти взгляды подверглись жесткой критике (Behnke, 1989) и в настоящее время не разделяются большинством исследователей, что не снижает ценности полученных шведскими авторами данных

по симпатрическим группировкам гольцов на территории этой страны.

В Финляндии в оз. Инари (Inari) обитают крупные и мелкие гольцы, идентифицируемые по положению грудных плавников, между ними имеются различия по числу позвонков, жаберных тычинок, пилорических придатков, размеру икры, питанию, темпу роста (Seppovaara 1969, цит. по Johnson, 1980).

1.2.3. Симпатрические формы из озёр Исландии

Одним из самых известных и ярких примеров локального полиморфизма у арктических гольцов являются гольцы из самого крупного в Исландии озера Тингваллаватн (Thingvallavatn). Здесь выделяют два морфотипа (бентический и пелагический), каждый из которых включает две формы – соответственно, крупных и мелких бентофагов, хищников и пелагических гольцов (рис. А5).

Гольцы-бентофаги отличаются от пелагических полунижним ртом и большими грудными плавниками. Мелкие бентофаги имеют длину 7-31 см (взрослые особи), темную окраску (темная спина, желтое или бежевое брюшко) с мальковыми пятнами, мало меняющуюся в брачный период, в среднем 24.3 (по другим данным – 25.2) жаберных тычинок, обитают в наиболее мелководной части литоральной зоны озера, проникая благодаря малым размерам в щели и каверны лавовых натеков, составляющих в этой зоне недавней вулканической активности значительную часть донного субстрата. Созревают в возрасте 2 (самцы) и 4 (самки) года, нерестятся в июле-ноябре в мелководной части литоральной зоны (0-10 м) по всему периметру озера. Питаются бентосом, в основном моллюсками (*Lymnaea*), в том числе во внутренних полостях застывшей лавы. У крупных бентофагов размер зрелых особей до 55 см, темная окраска без мальковых полос, с ярко-желтым или оранжевым брюшком и ярко-белыми оторочками плавников в нерестовый период, в среднем 25.9 жаберных тычинок. Встречаются в литоральной зоне до больших глубин, чем мелкие бентофаги, созревают в возрасте 8 лет, нерестятся в июле-августе на двух прибрежных участках в северо-восточной и юго-восточной частях озера на выходах холодных грунтовых вод, питаются, как и мелкие бентофаги, бентосом, в основном, *Lymnaea*, но только с поверхности донного субстрата. Гольцы-планктофаги имеют размер 13-26 см, серебристую окраску без мальковых полос (во время нереста у самок

она не меняется, самцы становятся темнее), в среднем 27.4 жаберных тычинок. Обитают по всему озеру, созревают в возрасте 4 (самцы) и 5 (самки) лет, нерестятся в сентябре-октябре (пик в октябре) более или менее по всей прибрежной зоне, только в ночное время. Питаются в основном планктонными ракообразными и куколками хирономид. Хищные гольцы имеют размер 23-65 см, серебристую окраску без мальковых полос (в нерестовый период брюшко, плавники окрашены как у крупных бентофагов), в среднем 27.1 (по другим данным, 26.8) жаберных тычинок. Встречаются по всему озеру, созревают в возрасте 6 лет, нерестятся в сентябре-ноябре (пик в октябре) в разных локальностях прибрежной зоны, питаются рыбой. Таким образом, рекордное количество симпатрических форм в оз.Тингваллаватн связано с его биотопическим разнообразием, в значительной степени обусловленным уникальным трехмерным донным субстратом из застывшей лавы, обеспечивающим условия для развития богатой донной фауны беспозвоночных и создающим особый биотоп для одной из форм (мелких бентофагов). 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. В экспериментах по лабораторному выращиванию потомства разных форм показана наследуемость различий в пропорциях головы между морфотипами, а также генетически обусловленные различия в пищевом поведении разных форм. (Skulason *et al.*, 1989а,б, 1999; Sandlund *et al.*, 1987,1992; Malmquist *et al.*, 1992). Генетически формы Тингвалаватна очень близки: разные методы либо не выявляли различий, либо выявляли слабые различия между представителями двух морфотипов, но не форм внутри них, что свидетельствует в пользу их недавней симпатрической дивергенции (Magnusson, Ferguson, 1987; Danzmann *et al.*, 1991; Volpe, Ferguson, 1996; Wilson *et al.*, 2004). Следует отметить, что объективность визуального разделения форм Тингвалаватна (например, мелких и крупных бентофагов) при малых размерах вызывает сомнение. Так, из текста процитированных статей не вполне ясно, по каким признакам, скажем, некоторые взрослые гольцы бентического морфотипа длиной 9-10 см относятся к крупной, а не к мелкой бентической форме.

В третьем по величине озере Исландии, мелководном (максимальная глубина 5 м, средняя – 2-3 м) оз. Миватн (Mývatn) имеются две формы гольца – одна длиной

20-25 см, вторая - до 61 см, массой до 2 кг, максимальный возраст 7 лет. Более крупная форма нерестится в ноябре-январе у восточного и юго-восточного берегов. Обе формы бентофаги. Крупная питается в основном личинками хирономид, икрой лососевых и трехиглой колюшкой (но гольцы в желудках не встречаются), а также личинками других насекомых, моллюсками, планктоном, водными растениями, мелкая – икрой, моллюсками, водными растениями, личинками хирономид. Планктон в желудках встречается редко, рыба не отмечена (Lamby, 1941).

Необычная ситуация обнаружена в небольшом мелком (максимальная глубина 5-6 м) озере Ватншлидарватн (Vatnshlidarvatn). Несмотря на отсутствие выраженной биотопической подразделенности озера, здесь обнаружены две симпатрические формы - «коричневая», или «крупный бентофаг» и «серебристая», или «мелкий бентофаг», впрочем, лишь незначительно различающиеся по длине тела (в среднем, 21 и 20 см) и его пропорциям (Gislason *et al.*, 1999). Более детальные морфо-экологические исследования (Jonsson, Skulason 2000) показали, что коричневая форма отличается от серебристой более плотным телом, более длинными плавниками и коротким хвостовым стеблем, имеет более высокий темп роста, достигает длины 25-28 см и возраста 9 лет, «серебристые» гольцы не вырастают более, чем до 20 см, хотя живут дольше – до 12 лет. Формы имеют в среднем 23.1 и 22.2 жаберные тычинки, их пищевые спектры представлены практически исключительно бентосными организмами и придонными ветвистоусыми рачками (*Eurysercus*) и значительно перекрываются, однако у «коричневой» формы спектр уже. На основании этого было сделано предположение, что эта более специализированная по питанию форма произошла от более генерализованной «серебристой» в отсутствие пищевых конкурентов (колюшки) (Jonsson, Skulason 2000). Анализ микросателлитов показал генетические различия форм (Gislason *et al.*, 1999; Wilson *et al.*, 2004).

Данные анализа пропорций тела и микросателлитной ДНК показали наличие двух форм гольцов в озерах Галтабол (Galtaból) (бентофаг и хищник, средняя длина 17 и 35 см), Видаватн (Stóra-Viðarvatn) (бентическая и пелагическая), средняя длина 15 и 22 см) и трех – в оз. Свинаватн (Svínavatn) (планктофаг, бентофаг, хищник, средняя длина 22, 25 и 28 см) (Gislason *et al.*, 1999). Дальнейший анализ микросателлитов подтвердил наличие в каждом из этих озер, а также в озерах Скоррадальсватн (Skorradalsvatn) и Хольмаватн (Hólmavatn) двух генетически

различных группировок (Wilson *et al.*, 2004), хотя в последнем озере Гисласон с соавторами (Gislason *et al.*, 1999) отмечали лишь одну.

Вудс с соавторами (Woods *et al.*, 2012) при помощи математической модели изучили рост и пропорции тела гольцов из 50 исландских озер с целью выявления случаев полиморфизма. По предварительным экспертным оценкам, симпатрические формы имелись в 17 из них: Галтабол, Хвитарватн (Hvítárvatn), Видарватн, Свиनावатн, Ульфйостватн (Úlfjótsvatn), Ватншлидарватн, Хаукадальсватн (Haukadalsvatn), Хогватн Högnavatn, Лангаватн (Langavatn), Рейдарватн (Reyðarvatn), Флйотсботн (Fljótshotn), Хестватн (Hestvatn), Скоррадальсватн (Skorradalsvatn), Лагарфльот (Lagarfljót), Сандватн (Sandvatn), Трихирнингсватн (Þríhyrningsvatn) (+morf), и Хафраватн (Hafnavatn) – в Видарватне 3, в остальных по 2.

Анализ данных по росту продемонстрировал наличие внутриозерных форм во всех этих озерах, кроме Хвитарватна, Ватншлидарватна, Рейдарватна, Трихирнингсватна и Хафраватна, а также в озерах Апаватн (Aparvatn), Гламмаштадаватн (Glammasstaðavatn), Котульватн (Kötluvatn), Лангаватн (Langavatn), Мьоаватн (Mjóavatn), Фридмундарватн (V-Friðmundarvatn), Дейлдарватн (Y-Deildarvatn), Хитарватн (Hítarvatn), Анаватн (Ánavatn), Сэнауатаватн (Sænautavatn), Урридаватн (Urriðavatn), Асбьярнаватн (Ásbjarnarvatn-S), Хопид (Hópið), Фростадаватн (Frostastaðavatn), Арнарватн (Arnarvatn Stóra), Ульфсватн (Úlfsvatn), Туридарватн (Thuríðarvatn), Хейдарватн (Heiðarvatn), Скридуватн (Skriðuvatn). В озерах Видарватн, Свиनावатн, Хогватн, Фростадаватн и Ульфсватн было отмечено по 3, в остальных – по 2 формы. Анализ пропорций тела свидетельствовал о наличии морфологически различающихся форм в 4 озерах – Хаукадальсватн, Трихирнингсватн, Гламмаштадаватн, Асбьярнаватн. Таким образом, проведенное исследование выявило симпатрические формы в 13 озерах из 17, где они имелись по предварительным данным (в двух из них – 3 формы вместо 2), и еще в 19 - всего 32 озера. Следует отметить, что поскольку анализ был построен на использовании уравнения Берталанфи, предполагающего асимптотический рост, характерный не для всех гольцов, эта оценка представляется несколько завышенной. Тем не менее, можно утверждать, что имеющиеся на сегодняшний день данные свидетельствуют о наличии в Исландии порядка 25-30 пучков форм арктического гольца.

1.2.4. Симпатрические формы из озёр Британских островов

Озеро Уиндермир (Windermere) – единственное озеро в Англии, в котором встречаются две симпатрические формы гольцов (осеннее- и весенненерестующая), детально изученные в первую очередь благодаря многолетним исследованиям Уинифред Фрост. Численно преобладающая осенненерестующая форма имеет модальную длину 280-300 мм, в среднем 22.8 жаберных тычинок длиной, в среднем, 1.05% длины тела, созревает в возрасте 6-7 (самцы) и 8 (самки) лет, нерестится на глубине 1-3 м в ноябре-декабре, средний диаметр неоплодотворенной икры 3.9, оплодотворенной 4.7 мм (3.9-5.1). Весенненерестующая форма, составляющая всего 4-6% от общей численности гольцов, имеет модальную длину 290-330 мм, в среднем, 25.8 тычинок длиной 1.45 % длины тела, созревает в возрасте 7-8 (самцы) и 9 (самки) лет, нерестится на глубине 15-21 м в феврале-марте, средний диаметр неоплодотворенной икры 3.5 мм, оплодотворенной 4.3 мм (3.9-4.5). Обе формы нерестятся в озере на каменистом грунте, нерестилища пространственно разделены. Часть осенненерестующих гольцов поднимается на нерест в р. Брэтэй (Brathay) и нерестится на широком плесе примерно в 1 миле выше по течению от озера. Обе формы имеют яркую окраску, несмотря на разницу в средних значениях числа и длины жаберных тычинок и небольшую разницу в модальных размерах, вне нерестилищ они трудно различимы. Ранее формы питались преимущественно планктоном, в последние годы, однако, в результате эвтрофикации, изменения температурного режима озера и роста популяции плотвы произошла смена планктонного типа питания на бентосный. Иногда на нерестилищах осенью ловятся текущие карликовые самцы (150-180 мм) – возможно, представители третьей, карликовой формы. Эксперименты по мечению показали ярко выраженный хоминг у гольцов обеих форм - рыбы, помеченные на нерестилищах, попадались в последующие годы на них же, что, видимо, объясняется импринтингом. Потомство обеих форм, выращенное в лаборатории, созревало осенью, т.е. различия в сроках нереста не имеют генетической основы. Между формами были найдены достоверные различия в частотах аллелей изоферментов. (Frost 1951, 1963, 1965, 1977; Le Cren, Kipling, 1963; Partington, Mills, 1988; Mills, 1989; Elliott, Baroudi 1995; Corrigan *et al.*, 2011)

Остальные озера, в которых был обнаружен полиморфизм у гольцов, расположены на территории Шотландии, первым из таких озер был исследован Лох Раннох (Loch Rannoch). Первоначально здесь были описаны 2 (Gardner *et al.*, 1988; Walker, Greer, 1988), а в дальнейшем 3 (Adams *et al.*, 1998) формы арктического гольца – пелагический ярко окрашенный планктофаг с веретенообразным телом, относительно небольшой головой с небольшим глазом и маленьким ртом с не массивными челюстями и две бентические, не имеющие яркой окраски, с более плотным и высоким телом, большой головой с большим глазом и большим ртом с массивными челюстями - бентофаг и хищник (рис. А6). Последние две формы несколько различаются по пропорциям головы (у хищной признаки, отличающие бентические формы от пелагической, выражены в большей степени). Эти две формы различаются по местам нереста, отстоящим друг от друга на 12 км – соответственно, эстуарий впадающей в озеро р. Гаур и залив Дэлл Бэй (и, возможно, низовья впадающего в него ручья Дэлл Бёрн), где они нерестятся в одно время в октябрь-ноябре (пик нереста в середине октября), и были первоначально разделены в результате морфо-экологического анализа производителей, отловленных на двух нерестилищах. Пелагическая форма нерестится вдоль берегов озера на глубине 2-10 м и перекрывается с бентической по срокам нереста (сентябрь-ноябрь), хотя пик его приходится на несколько более позднее время - начало ноября. Планктофаги и бентофаги впервые созревают в возрасте 3 лет, хищники – 2 (самки) и 4 (самцы) лет. Продолжительность жизни – соответственно, до 10, 12 и 18 лет. В отличие от большинства других симпатрических группировок гольца, формы из Лох Ранноха значительно перекрываются по размерам зрелых особей. В первые годы жизни бентофаги имеют наиболее быстрый, а хищники – наиболее медленный темп роста. У планктофагов и бентофагов после 5-6 лет рост замедляется и практически останавливается, их асимптотическая длина – около 21 и 24 см, соответственно. У хищников замедления роста не наблюдается, к 7-9 годам они догоняют две другие формы по размерам, в этом возрасте все формы имеют длину в среднем 20-25 см. В дальнейшем за счет большей продолжительности жизни хищники достигают длины 35-40 см. Планктофаги, помимо зоопланктона, питаются личинками и куколками хирономид и в меньшей степени – насекомыми, бентофаги - исключительно зообентосом (преимущественно моллюсками и личинками хирономид). Хищники до

длины 16 см, как и бентофаги, питаются зообентосом, при больших размерах – рыбой, в основном, другими гольцами (Gardner *et al.*, 1988; Walker, Greer, 1988, Adams *et al.*, 1998; Walker, 2006; Fraser *et al.*, 2008). Лабораторные эксперименты с потомством пелагических и бентических гольцов показали небольшие наследственные различия в морфологии головы и пищевом поведении на фоне значительного влияния внешних факторов на фенотип потомства двух форм (Adams, Huntingford 2002a,б) и позволили заключить, что хотя в эволюции трофического полиморфизма в популяции гольца оз. Лох Раннох важную роль играла фенотипическая пластичность, в ней идет ассортативное скрещивание и ее генофонд сегрегирован (Adams, Huntingford 2004). Генетические исследования форм, выполненные разными методами, продемонстрировали значительные различия между пелагическими и бентическими гольцами и привели к предположению об их аллопатрическом происхождении (Hartley *et al.*, 1992, 1995, Wilson *et al.*, 2004, Verspoor *et al.*, 2010). Различия же между двумя бентическими формами (бентофагами и хищниками) оказались невелики и свелись к различиям в частотах гаплотипов мтДНК. Предполагается, что эти формы дивергировали парapatрически в двух глубоководных частях озера, разделенных мелководным участком.

Вслед за Лох Раннохом две формы, сходные с планктофагами и хищниками из этого озера, были обнаружены в расположенном в том же речном бассейне оз. Лох Эррихт ((Loch Ericht) (Fraser *et al.* 1998). Планктофаги ярко окрашены, питаются преимущественно планктоном и в незначительных количествах – бентосом, летом держатся на меньших глубинах (10-30 м), чем хищники и в основном в пелагической зоне, в октябре активно мигрируют в литоральную, где нерестятся. Хищники имеют неярко окрашенную окраску, до длины 16-16.5 см питаются бентосом, а при более крупных размерах – в основном, рыбой. Эта смена характера питания подтверждается результатами изотопного анализа. Обитают преимущественно в литоральной зоне и на больших глубинах (40-50 м), чем планктофаги. Об их приспособленности к жизни на глубине свидетельствует утрата (по крайней мере, частичная) способности регулировать объем плавательного пузыря: у рыб, поднятых с глубины на поверхность, в отличие от поднятых с той же глубины планктофагов, он раздувается и, опущенные, они плавают брюшком вверх, несмотря на неудачные попытки перевернуться. Четких различий по размерам между формами нет: до 8 лет хищники

растут немного медленнее планктофагов, затем рост первых ускоряется, в 9 лет (предельный возраст планктофагов) обе формы достигают одинаковой длины (в среднем около 21 см), после чего хищники, максимальная продолжительность жизни которых 13 лет, вырастают в среднем до 25 см, отдельные экземпляры достигают длины 35 см. Формы различаются по пропорциям головы: у хищников больше голова, более длинные и мощные челюсти, но меньше диаметр глаза (Fraser *et al.* 1998, McCarthy *et al.*, 2004).

В оз. Лох Тэй (Loch Tay) обитают две осенненерестующие размерные группировки гольцов, в которых зрелые особи имеют длину 8-16 и 19-29 мм. В оз. Лох О (Loch Awe) обитают две сходные по размеру группировки, расходящиеся по времени нереста (осенний и весенний). В обоих озерах симпатрические группировки различаются по питанию, предпочитаемым биотопам, образу жизни, а также по форме чешуи (Alexander, Adams, 2000; Kettle-White, 2001; Adams *et al.*, 2003; Garduño-Paz *et al.*, 2010). Анализ мтДНК показал, что в Лох О формы возникли в результате симпатрического формообразования, а в Лох Тэй появились в результате множественных инвазий (Garduño-Paz *et al.*, 2012).

Наконец, анализ изменчивости микросателлитной ДНК показал наличие двух симпатрических группировок в озерах Лох Стэк (Loch Stack) и Лох Мэйри (Loch Maree) (Wilson *et al.*, 2004; Adams *et al.*, 2007, 2008). При сравнении этих группировок, разделенных на основании микросателлитных данных, выяснилось, что они различаются по размеру особей: в обоих озерах одна представлена гольцами длиной преимущественно до 14-15 см, в среднем около 12.5 см, вторая – гольцами длиной 14-26, в среднем, 20-21 см. Морфологических различий между формами не выявлено. В обоих озерах и та, и другая – планктофаги, потребляющие также небольшое количество бентоса, но доля последнего в питании мелких гольцов несколько выше. На основании микросателлитных данных был сделан вывод, что в двух озерах сходные формы возникли параллельно и независимо в результате симпатрической дивергенции (Adams *et al.*, 2008).

Популяции шотландских озер, расположенных каскадом в одной речной системе и не разделенных иными физическими преградами, кроме речных участков, трактуются шотландскими авторами как обитающие в условиях «эффективной симпатрии»; между некоторыми из таких популяций обнаружены морфологические и

генетические различия (Adams *et al.*, 2006). В этих случаях речь идёт не о симпатрии, а о парапатрии (если озёра близкорасположенные) и в данном разделе они не рассматриваются.

1.2.5. Симпатрические формы из озёр Гренландии

В четырёх безымянных озерах Гренландии найдены по две формы – мелкая (10-14 см) и крупная (обычно 26-38 см, максимум 61 см). Рыбы с промежуточной длиной 14-26 см немногочисленны. Мелкие и крупные гольцы созревают, соответственно, в возрасте 4 (самцы)-5(самки) и 5(самцы)-10 (самки) лет, достигают возраста 12 и 19 лет. Нерестятся в одно и то же время в сентябре, средний диаметр икры 3.5 и 3.6 мм. Обе формы питаются бентосом и планктоном, наиболее крупные особи – хищники. Предполагается трансформация мелких гольцов в крупных в течение жизни (Sparholt, 1985). В глубоком (> 200м) оз. Тасерсуак (Tasersuaq) обнаружены три размерные группировки гольца – 8-17 см, 17-27 см и 27-67 см. Максимальный возраст в первых двух 13-16 лет, в третьей – 24 года. Гольцы первой и второй группировок питаются бентосом и планктоном, но в питании второй планктон играет большую роль, крупные гольцы – хищники. Впервые созревают в возрасте, соответственно, 3,5 и 10 лет, нерест осенний. Предполагается, что более мелкие формы трансформируются в более крупные, а вся ситуация рассматривается как ранняя стадия видообразования (Riget *et al.*, 1986).

1.2.6. Симпатрические формы из озёр Шпицбергена

В оз. Ревватнет (Revvatnet) отмечены проходные и жилые гольцы, различающиеся структурой чешуи, упитанностью и нерестовой окраской; последние, в свою очередь, разделяются на 2 группы – мелкие ручьевые длиной 140-200 мм с неяркой желтовато-серой брачной окраской и более крупные озерные (200 мм), с темной спиной и боками, яркой оранжево-желтой брачной окраской, часто сильно исхудалые, часть мелких гольцов нельзя было отнести к одной из групп. (Gullestad, 1975). Существование жилых и проходных гольцов отмечено также в озерах Линневатн (Linnévatn) и Аркватн (Arkvatn), а в оз. Йоханасватн (Johanasvatn)

обнаружены две группировки жилых гольцов – длиной менее 20 см в возрасте до 11 лет и 35-55 см в возрасте до 23 лет, различающиеся по частотам аллелей эстеразы (Hammar 1988). В оз. Арресйоэн (Arresjøen) обитают две группировки жилых гольцов – мелкая медленнорастущая (до 18 см, возраст до 15 лет) и быстрорастущая крупная (26-55 см, возраст 15-31 год). В уловах малочисленны рыбы длиной 18-30 см и рыбы в возрасте 12-14 лет. Мелкие гольцы питаются бентосом, крупные – мелкими гольцами и бентосом. Предполагается, что каннибализм крупных гольцов создает и поддерживает такую структуру популяции и что практически вся смертность мелких гольцов связана с тем, что они становятся жертвами крупных (Svenning, Borgstrøm, 1995). Следует заметить, что приведенные в цитированной статье данные могут свидетельствовать о трансформации мелкой формы в крупную, как в оз. Нордлагуна (Skreslet, 1973).

1.2.7. Симпатрические формы из озёр Аляски и Канады, включая острова Канадского Арктического Архипелага и Ньюфаундленд

Крупное (74 км) оз. Хейзен (Hazen) на о-ве Элсмир в (81°50' с.ш.) является северной границей распространения арктического гольца, за исключением самых теплых лет оно покрыто льдом в течение всего года. Здесь обитают две формы гольца – мелкая жилая, и крупная, предположительно проходная (Hunter, 1960, цит. по Reist *et al.*, 1995) (рис. А7), хотя прямых свидетельств анадромности крупной формы нет (Reist *et al.*, 1995). Гольцы мелкой формы имеют длину 30-40 (в среднем, 32) см, прогонистое тело, иногда с небольшим горбом за затылком, темно-коричневую или темно-серую спину, розовое брюшко, серые парные плавники с беловатыми передними краями. Характерная особенность мелких гольцов – выемчатый дистальный край брюшных плавников за счет удлиненных первых двух лучей. Гольцы крупной формы достигают длины 68 (в среднем, 42) см, у них более плотное тело без горба, светло-серая спина, белое брюшко, оранжевые или светлые парные плавники с белыми краями. Мелкие гольцы имеют возраст до 26 лет и низкий темп роста, крупные – до 28 (один экземпляр – 35 лет) и более высокий темп роста. Значения большинства меристических признаков, включая число жаберных тычинок (в среднем, 25.5 и 25.7) сходны, небольшие различия имеются по числу пилорических

придатков (35.5 и 38.2). Крупные гольцы – хищники-каннибалы. Имеются промежуточные особи (Reist *et al.*, 1995). Недавно появилась информация о наличии в этом озере третьей формы – мелкого (карликового) серебристо-белого гольца с большими глазами и притупленным рылом (Reist *et al.*, 2013).

В другом, более мелком безымянном озере на о. Элсмир в районе Борап-фьорда, также обнаружены симпатрические карликовые (8-22 см) гольцы, имеющие ювенильную окраску с мальковыми полосами и нормальные (28-58 см) гольцы без мальковых полос, с серебристым или розовым брюшком, в нерестовый период у самцов тело оранжевое, плавники ярко-красные с белым передним краем, у наиболее крупных экземпляров загнутые нижние челюсти с направленными назад зубами. Карликовые гольцы подо льдом держатся в основном на глубине, нормальные – ближе к поверхности; после вскрытия озера нормальные занимают наиболее кормную прибрежную зону, а карликовые покидают глубоководную зону и оказываются вытесненными на самое мелководье (<1м) и в район истока вытекающего ручья. Основу питания обеих форм составляет бентос (личинки хирономид); нормальные гольцы (возможно, и карликовые) потребляют небольшое количество планктона, а также питаются карликовыми гольцами. Карликовые гольцы созревают в возрасте 5 (самцы) и 7 (самки) лет, нормальные – соответственно, 15 и 13; максимальный возраст двух форм – 13 и 25 лет. Среднее число жаберных тычинок у карликовых гольцов 22.3, у нормальных 25.8. Аналогичные симпатричные карликовые и нормальные гольцы найдены еще в двух расположенных неподалеку озерах, в первом их длина 8-18 и 34-42 см, максимальный возраст 7 и 17 лет, во втором, соответственно, 8-22 и 24-32 см, 9 и 20 лет (Parker, Johnson, 1991).

На о. Баффинова Земля в соединенном с морем оз. Неттилинг (Nettilling Lake) и вытекающей из него р. Коукдьюак (Koukdjuak) обитают крупные, сходные по размерам, проходные (ок. 80% по численности) и жилые (20%) гольцы, дифференцируемые по паразитам. Они имеют небольшие статистические различия по пропорциям тела (у проходных меньше высота хвостового стебля и межглазничное расстояние, среднее число жаберных тычинок 23.1 (проходные) и 23.6 (жилые), средний возраст рыб длиной 50-60 см - 15.2 и 14.4 лет, соответственно (Dick, Belosevich 1981).

На о. Сомерсет в оз. Стэнуэлл-Флетчер (Stanwell-Fletcher Lake) отмечены две

размерные группировки половозрелых проходных гольцов длиной – 260-450 мм и 450-850 мм. Это единственный пример симпатрических размерных группировок у проходных гольцов. В озере обе питаются в основном беспозвоночными, однако во время анадромной миграции в августе крупная группа питалась исключительно рыбой (сайдой). В озере также есть, по крайней мере, еще одна, жилая группировка гольцов, самая мелкая зрелая самка в ней имела длину 166 мм, самая молодая – возраст 8 лет (Johnson 1975; Sekerak *et al.*, 1976; de March *et al.*, 1978, цит. по Johnson, 1980). В небольших озерах на о. Корнуоллис (оз. Нельсон – Nelson), о. Виктория (оз. Кихоул – Keyhole), а также на п-ове Кент обнаружено бимодальное распределение гольцов по длине тела, хотя разные моды не рассматривались как симпатрические формы и подробно не изучались (Johnson, 1983).

В оз. Гэндер (Gander) на о. Ньюфаундленд, имеющем максимальную глубину 288 м, обитают две формы гольца – «темная» длиной до 49 см и «светлая» (pale) длиной до 19 см. Первая встречается от мелководий до глубины 100 м (отдельные экземпляры – до 280 м), вторая более глубоководна, обитает на глубине более 20 (обычно более 50 м) – и до максимальных глубин 280 м. До недавнего времени это были наиболее глубоководные находки гольца. Темная форма питается в основном рыбой, потребляя также небольшое количество бентоса (водных личинок насекомых, моллюсков), светлая – преимущественно личинками хирономид. Планктон не играет существенной роли в питании ни одной из форм. Имеются небольшие различия по числу жаберных тычинок (19-22(21.0) у светлой формы и 19-24(21.7) у темной), позвонков (соответственно, 61-63(61.5) и 60-64 (62.4)), лучей в спинном (11-14(13.1) и 12-15(13.8)) и грудном (12-14(12.8) и 12-15(14.1)) плавниках (O'Connell, Dempson, 2002; O'Connell *et al.*, 2005). Между формами имеются значительные генетические различия, позволяющие предполагать, что они дивергировали еще до последнего ледникового периода (Gomez-Uchida *et al.*, 2008).

В оз. Эгно (Aigneau, 54 км², глубина 20 м), расположенном на плато Унгава в северном Квебеке, обитают мелкая (длина по Смитту в уловах 18-26, в среднем 22 см, возраст 3-6 лет) литоральная и крупная (40-64(54) см, 6-21 лет) глубоководная формы. Первая имеет более прогонистое тело с мальковыми полосами на боках, вторая более высокотелая, с крупной головой, горбом и без мальковых полос. Мелкая форма питается преимущественно хирономидами, крупная – рыбой, включая особей своего

вида. Между формами обнаружены различия по митохондриальной ДНК и микросателлитам, а также различия по стабильным изотопам, подтверждающие расхождение форм по пищевым спектрам (Power *et al.*, 2009). Имеющиеся данные не позволяют авторам сделать однозначный выбор между гипотезами симпатрического и аллопатрического происхождения форм; при рассмотрении второй более поздним вселенцем они признают крупную форму, имеющую меньшее генетическое разнообразие.

В оз. Матамек (Matamek) в Квебеке, площадью 13.2 км² и глубиной до 27 м, отмечены 2 симпатрические формы, различающиеся по окраске, высоте тела, морфологии головы и питанию (Saunders, Power, 1969, цит. по Power *et al.*, 2009).

Первый случай обитания симпатрических форм на Аляске недавно описан в оз. Тазимина (Tazimina) (нижнее), находящемся в бассейне Бристольского залива (Woods *et al.*, 2013). В озере, имеющем размер 12.5*1.2 км, обитают 2 или 3 формы (мелкая, имеющая длину в среднем около 17-18 см и крупная длиной до 50 см, возможно, подразделенная на две группировки, различающиеся по темпу роста). Максимальный возраст обеих форм 12 лет. Мелкая форма при сходных размерах более высокотелая, имеет больше жаберных тычинок (25-32 против 20-26 у крупной). Крупная форма питается моллюсками, ручейниками, другими водными и наземными насекомыми, рыбой, землеройками, зоопланктоном, мелкая - преимущественно зоопланктоном и в значительно меньшей степени – рыбой и насекомыми.

За исключением гольцов из озер Гэндер, Эгно и Матамек, другие гольцы, описанные в этом разделе, относятся или предположительно относятся к группе гольца Таранца, или к “Arctic group” *sensu* Brunner *et al.*, 2001.

1.2.8. Симпатрические формы из озёр других арктических островов

Остров Ян-Майен расположен в Гренландском море между Гренландией и Исландией, примерно в 450 км от ближайшей земли. Несмотря на такую удаленность, его достигали проходные гольцы, которые основали жилую популяцию в прибрежном оз. Нордлагуна (Nordlaguna). Это озеро первоначально имело связь с морем и фактически было морским заливом, но ~1500-4000 лет назад отделилось от моря песчаной косой и опреснилось. За это недолгое время из оказавшихся в ловушке

проходных гольцов сформировались две группировки жилых – бентофаги (основная пища – личинки и куколки хирономид) длиной 14-27 см, созревающие в возрасте 3-7 лет и каннибалы длиной 37-63 см, созревающие в возрасте 12-14 лет. На основании изучения ширины годовых слоев на отолитах был сделан вывод, что крупные каннибалы – это трансформированные особи мелкой формы, которые после нескольких нерестов при мелких размерах переходят к хищничеству, перестают размножаться, резко ускоряются в росте и через несколько лет вновь созревают и размножаются уже при крупных размерах. Не трансформировавшиеся мелкие гольцы гибнут после 10 лет от голода (Skreslet, 1973).

На о. Медвежий в ряде озер встречаются по две симпатрические жилые формы гольца - мелкая и крупная, проходные гольцы отсутствуют (Klemetsen *et al.*, 1985), более подробно были изучены формы из озер Элласйоэн (Ellasjøen), единственного глубокого (43 м) озера на острове, а также Стеватн (Stevatn) и Оянген (Øyangen). В этих озерах взрослые особи мелкой формы имеют длину 8-23 см, возраст до 18 лет (отмечено значительное замедление роста при длине 15-20 см), большие глаза, короткое рыло и челюсти, в среднем около 24 жаберных тычинок и 35-36 пилорических придатков. Взрослые крупные гольцы в оз. Элласйоэн имеют длину 29-59 (чаще 30-40 см), возраст до 25 лет, в озере Оянген – 39-51 см и возраст до 10 лет (темп роста выше, чем в оз. Элласйоэн), относительно меньший диаметр глаза, более длинные рыло и челюсти, в среднем около 25 жаберных тычинок и 45-46 пилорических придатков. В глубоком оз. Элласйоэн основу питания обеих форм составляют планктон и бентос (крупная форма также поедает мелких гольцов), а в двух других – бентос. В оз. Элласйоэн нерест мелкой формы начинается в конце августа, между формами имеются различия в абсолютной и относительной плодовитости. Предполагается, что формы произошли в результате симпатрического формообразования (Klemetsen *et al.*, 1985).

1.2.9. Симпатрические формы из озёр России

В Карелии в Онежском, Ладожском, озерах и Сегозере обитают две формы крупных хищных гольцов - лудная (=лудожная, красная, нериус) и ямная (кряжевая, серая) палии, различающиеся по окраске, некоторым морфологическим признакам,

темпу роста (выше у первой) предпочитаемым биотопам (вторая обитает на больших глубинах, до 70-150 м) (Смирнов, 1933, 1956, 1964; Берг, 1948). В Онежском озере лудная паляя достигает длины 78 см и массы 5.1 кг, возраста 20 лет. Растет почти в два раза быстрее, чем кряжевая паляя. Имеет темную окраску с ярко-красными пятнами, 23-28 (25) жаберных тычинок. Нерестится в разные годы и на разных участках в зависимости от температуры воды в несколько разные сроки с середины сентября до середины октября на лудах и отмелях у берегов на каменистом, реже песчано-галечниковом грунте на глубине от 0.5 до 15 м. Диаметр икры 5.1-5.7 мм, относительная плодовитость 1.1-2.5 (1.63) икринок на грамм массы. Ямная паляя достигает длины 65 см и массы 2.2 кг, возраста 17 лет. Имеет темно-серую спину, светло-серое брюшко, немного розовых пятен, 25-29(26.9-27.6) жаберных тычинок, меньше, чем у лудной паляи, чешуй в боковой линии. Нерестится в конце октября-начале ноября, примерно на месяц позже лудной паляи, хотя текущие самки обеих форм отмечались и в одном улове (Смирнов, 1933, 1956).

В Ладожском озере лудная паляя достигает длины 74 см и массы 4.2-4.8 кг, возраста 15 лет. Имеются сообщения об особях до 9.5 кг. Тело высокое, сжатое с боков. Спина темная, бока и брюшко у самок серебристые, у самцов ярко-оранжевые, имеются красноватые или оранжевые пятна. Жаберных тычинок 23-28 (25.2), по другим данным 24-30, пилорических придатков 36-46. Самцы созревают в возрасте 5-7, самки – 6-8 лет. Нерестится на мелководьях (1-25 м) у берегов и островов в северо-западной, западной и южной частях озера с начала сентября до начала ноября (в разные годы и на разных нерестилищах сроки варьируют, нерест продолжается 25-48 дней). Ямная паляя достигает длины 81 см и массы 4.2 кг, возраста 16 лет. Темп линейного и весового роста меньше, чем у лудной. Отличается невысоким толстым и прогонистым телом, и у самцов, и у самок спина темная, брюшко ярко-оранжевое, бока с золотистым оттенком, имеются оранжевые пятна. Жаберных тычинок 29-30. Нерестится в тех же местах, что и лудная паляя, но несколько позднее, сроки нереста перекрываются, нерест продолжается 20-25 дней (Берг, 1948; Вильсон, 1939; Смирнов, 1964; Колюшев, 1971).

В Сегозере лудная паляя имеет длину до 75 см и массу до 4 кг, возраст до 15 лет. Тело высокое, спина темная, брюхо в период нереста ярко-оранжевое, у самцов ярче, чем у самок; имеются оранжевые пятна. После окончания нереста оранжевая

окраска исчезает, брюшко и бока становятся светлыми. Жаберных тычинок 22-26 (24). Нерестится в средней части озера на лудах и у островов на глубине 1-10 м в середине сентября-начале октября. Ямная палия достигает длины 52.5 см и массы 950 г, возраста 12 лет. Растет по сравнению с лудной палией очень медленно (в одинаковом возрасте имеет почти в три раза меньшую массу). Тело высокое, голова черная, у самок все тело, у самцов – спина до боковой линии темные, бока ниже боковой линии у самцов темные с неярким оранжевым оттенком, слабо проступают оранжевые пятна. Жаберных тычинок 21-26 (23). Нерестится в первой половине октября на тех же участках, что и лудная палия, но немного позднее, разница в сроках нереста составляет несколько дней. Обе формы питаются рыбой. Предполагается, что в разных озерах две формы дивергируют независимо, при этом ямная палия происходит от лудной, которая признается «типичной» формой, сохранившейся после вторичного (последледникового) заселения (Смирнов, 1956).

В озерах Кольского полуострова различают «гольцов» и «палий», которые могут обитать аллопатрично и симпатрично (например, в Умбозере). «Гольцы» имеют светло-серую окраску с белыми пятнами, которая в период нереста становится несколько темнее, у «палий» же развивается яркий брачный наряд. Эти формы перекрываются по размерам, которые могут превышать 50 см, вне периода нереста они трудно различимы по внешнему виду, существенные морфологические различия между ними отсутствуют (в частности, в Умбозере число жаберных тычинок у «палий» 24-26(24.9), у «гольцов», 23-26 (24.5)) (Колюшев, 1964, 1967, 1971). Однако исследования гольцов в более мелких озерах полуострова, в которых выделяют рыб, сходных по окраске с «гольцами» и «палиями», показали, что это находящиеся в разном физиологическом состоянии особи одной популяции («палии» - крупные самцы, реже самки, в брачном наряде, готовящиеся к нересту) (Васильева, 1981; Савваитова, 1989).

На Полярном Урале в относящемся к бассейну Оби оз. Большое Щучье обнаружены 2 формы гольца – пелагический и глубоководный ямный. Ямный голец без яркой окраски (спина темная, бока серебристо-серые со светлыми пятнами, брюхо белое), характеризуется массивной головой, большими глазами и длинной верхней челюстью. У пелагического светло-зеленая спина и розовое брюхо, меньше голова, глаза и намного более короткая верхняя челюсть. Обе формы имеют сходные размеры

(длина половозрелых рыб 17-40 см, в среднем, около 30 см), питаются в основном гаммаридами; в питании пелагического незначительную роль играет также молодь гольца. Число жаберных тычинок близкое (в среднем, 26.9 и 26.1), пилорических придатков больше у ямного (39.6 против 33.5 у пелагического) (Амстиславский, 1976).

Озера полуострова Таймыр и прилегающего к нему плато Путорана – хорошо известный очаг формообразования у гольцов (Савваитова и др., 1980; Савваитова, 1989; Павлов и др., 1999). Здесь обитает несколько эндемичных группировок гольцов - «пучеглазка», «тыптушка» «путоранчик», черная паляя и др., а также описанные в качестве самостоятельных видов есейская паляя *S. tolmachoffi* Berg, 1926, боганидская паляя *S. boganidae* Berg, 1926, голец Дрягина *S. drjagini* Logashev, 1940, таймырский голец *S. taimyricus* Michin, 1949. В ряде озер некоторые из них симпатричны. По мнению В.И. Романова (1983б) *S. drjagini* и *S. boganidae* следует считать синонимами *S. tolmachoffi*; по мнению других авторов (Савваитова и др., 1980; Савваитова, 1989; Пичугин, Чеботарева, 2011), все группировки гольцов Таймыра следует рассматривать в рамках *S. alpinus* complex. В настоящее время названия голец Дрягина, таймырский голец, боганидская, есейская, черная паляя, пучеглазка используются для обозначения сходных, но не идентичных форм гольцов из разных озер, по одной из гипотез возникших в каждом из них независимо, но приобретших сходные черты из-за близости экологических ниш (Пичугин, Чеботарева, 2011). Впрочем, это предположение нуждается в верификации.

В озере Таймыр обитают голец Дрягина и таймырский голец. Первый – крупный озерно-речной хищник, достигающий длины более метра, массы 14 кг и возраста 22 года (возможно, 24-26 лет), обычно высокотелый (но встречаются и прогонистые, видимо, истощенные экземпляры), с серо-зеленоватой спиной, светлыми серебристо-серыми сверху и светлооранжевыми у брюха боками с оранжевыми пятнами, в том числе довольно крупными, белым брюхом; с большой конической головой, длинными челюстями, относительно небольшим глазом, 23-30(чаще 27) жаберными тычинками. Созревает в возрасте 7-9 лет, нерестится в притоках озера, в р. Яму-Неро заходит для размножения в середине августа. Небольшая группировка гольца Дрягина полупроходная, выходит на нагул в Таймырскую губу. Таймырский голец – чисто озерная и более мелкая (до 49 см и 1300

г, максимальный возраст 14 лет) форма, отличается большим глазом и более длинными плавниками, а также более высоким хвостовым стеблем, коротким тупым рылом, маленьким ртом, желтовато-оранжевым брюхом. Жаберных тычинок 25-31(28.6). Характерная особенность таймырского гольца – прямая или с выгибом вниз, а не вверх, как у большинства других гольцов, верхняя челюсть. Нерестится у берегов озера во второй половине сентября-начале октября, в период нереста приобретает кирпично-красную окраску (Михин, 1955, Романов, 1990).

В оз. Лама обитают голец Дрягина, боганидская паляя, пучеглазка и малоизученная черная паляя (рис. А8). Голец Дрягина здесь достигает длины 80 см, массы более 5 кг и возраста 16 лет. Имеет высокое тело (>20% длины), 25-32(28) жаберных тычинок, 30-60(46) пилорических придатков. Придерживается глубоководных центральной и восточной частей озера. Созревает в 7-12 лет, в брачном наряде имеет ярко-оранжевые или ярко-красные бока, брюхо и пятна на теле, нерестится в притоках; в р. Бунисяк нерест происходит в сжатые сроки во второй половине октября во время образования шуги при температуре воды <1°C. Икра крупная, 4.5-5 мм в диаметре. Питается сига́ми, гаммарусами, бурозубками. Черная паляя рассматривается как меланистическая форма гольца Дрягина, она имеет длину до 57 см, массу до 1.8 кг, возраст до 12 лет, темно-золотистую окраску, 27-29(27.9) жаберных тычинок, 42-56(49.8) пилорических придатков. Нерестится в реках в июле-августе. Боганидская паляя отличается прогонистым (14-22(18)% АС) телом, имеет длину до 70 см и массу до 2.7 кг, возраст до 16 лет. Имеет 24-32(27.5) жаберных тычинок, 30-60(44.6) пилорических придатков. Приурочена к мелководной западной части озера, созревает в 6-8 лет при длине 35-40 см, нерестится в августе в р. Микчанда. Питается в основном рыбой, а также бентосом и воздушными насекомыми. Пучеглазка – более мелкая (до 45 см и 800 г, обычно мельче; возраст до 18 лет) глубоководная, наиболее обособленная от всех других форма, отличается большими выпуклыми глазами. Тело светло-серое со слабо проступающими мальковыми полосами, в период нереста оливковое, бока розовые, брюхо оранжевое. Жаберных тычинок 25-31 (27.9), пилорических придатков 31-38(36.3). Нерестится в конце августа-первой половине сентября на береговом свале озера на глубине 5-50 м. Бентофаг, потребляет также пелагическую пищу и насекомых (Савваитова и др., 1980; Павлов и др., 1999; Пичугин, Чеботарева, 2011). В притоке озера – р. Микчанда

обнаружена ещё одна форма – горный голец (Максимов и др., 1995).

В оз. Капчук совместно обитают пучеглазка, которая впервые была описана именно из этого озера (Савваитова и др., 1977б), голец Дрягина и боганидская паляя, в целом сходные с одноименными формами из оз. Лама. У пучеглазки длина до 45 см (в среднем, 33 см), масса до 350 г, возраст до 16 лет, жаберных тычинок 23-30 (26.6), пилорических придатков 20-55(38.2). Созревает в возрасте 10 лет при длине 29 см, нерестится в конце августа-начале сентября. В желудках обнаружены копеподы, мизиды, гаммарусы, насекомые (Савваитова и др., 1980; Павлов и др., 1999).

В оз. Собачьё отмечены те же формы, что и в оз. Лама. Боганидская паляя, в отличие от палии из оз. Лама, размножается в самом озере в августе-сентябре на глубине около 10 м на песчаном грунте. Она имеет 26-31(29.5) жаберных тычинок, 33-39 (35.7) пилорических придатков. У пучеглазки 28-33(29.7) жаберных тычинок, 31-38 (36.3) пилорических придатков; у гольца Дрягина – соответственно, в среднем 30.5 и 36.6 (Павлов и др., 1994; Павлов и др., 1999). Между гольцом Дрягина и пучеглазкой выявлены элементы репродуктивной изоляции (Пичугин, 2009а).

В оз. Глубокое отмечены голец Дрягина и боганидская паляя. В оз. Кета обитают голец Дрягина, боганидская паляя и таймырский голец. Последний здесь достигает длины 77 см, массы 4.8 кг, возраста 11 лет, имеет 26-30 (28.6) жаберных тычинок, 44-62(50.7) пилорических придатков (Савваитова и др., 1980). По другим данным, в этом озере он значительно мельче (масса не более 0.5-0.7 кг) (Романов, 1996).

В озере Аян обнаружены три формы гольцов – «гиганты», «типичные» и «карлики» (Сиделев, 1981), или озерный, озерно-речной и «путоранчик» (Павлов, 1997). По данным последнего автора, озерный и озерно-речной гольцы – морфологически близкие крупные хищники, первый достигает длины 81 см (в среднем, в уловах 57 см) и массы 5.9 кг, второй – 66 см (в среднем, 47 см) и 3.4 кг, максимальный возраст обеих форм 20 лет. Созревают в возрасте, соответственно, 8-10 и 6-8 лет, нерестятся в октябре на береговом свале и подводных террасах озера на глубине 15-25 м (озерный) и в заливах и местах впадения крупных притоков на глубине 1-5 м (озерно-речной), икра у обеих форм около 5 мм в диаметре. Путоранчик – мелкий планктофаг (помимо планктона потребляет некоторое количество бентоса) длиной до 33.5 см (в среднем, 29 см) и массой до 220 г,

продолжительность жизни до 16 лет. Созревает в возрасте 6 (самцы) и 7 (самки) лет, нерестится с августа по октябрь в озере на пологих склонах и уступах на глубине 5-15 м в местах впадения небольших ручьев, диаметр икры 4.2-4.5 мм. Между хищными формами и пугоранчиком обнаружены различия по числу жаберных тычинок: у озерного 27-34(29.9), у озерно-речного 28-33(30.4), у пугоранчика 27-37(34.1); число пилорических придатков сходное – соответственно, 39-47(44.7), 41-49(45.7) и 41-53(46.0). По данным Сиделева (1981), нерест типичных голец и карликов происходит в октябре-декабре, нерестовые скопления отмечаются в предустьевых пространствах рек и ручьев, у гигантов нерест растянут (все сезоны, кроме зимы с пиком в августе), нерестовых скоплений эта форма не образует.

Анализ аллозимной изменчивости не выявил существенных различий между симпатрическими формами из озер Лама, Собачье и Аян (Осинов и др., 1996; Осинов, 2002).

В оз. Хантайском обитают две группы голец – озерно-речные и озерные, внутри которых выделяют по две формы – соответственно, длиннотычиночный и короткотычиночный голец; «тыптушка» и глубоководный голец (пучеглазка). Первые три формы массовые и относительно изученные, всего же по некоторым данным в этом озере насчитывается не менее 6 форм. Массовые формы значительно различаются по морфологическим признакам. Тыптушка при одинаковых размерах отличается от симпатрических форм большим размером глаза, более длинными плавниками, короткотычиночный голец – короткими жаберными тычинками, длиннотычиночный – более короткой головой, большим числом тычинок (29-39(33.2) (у короткотычиночного 26-34(29.9), у тыптушки – 25-35(29.0)), от короткотычиночного – также большей их длиной. Имеются различия по остеологическим признакам. Длиннотычиночные голец в основном представлены особями массой до 700 г, но самая крупная из добытых особей имела длину 81 см и массу 7.2 кг. Внешне эти голец при разных размерах и на разных стадиях репродуктивного цикла сходны и с голцом Дрягина, и с боганидской, и с есейской паляями. Выделяются длинноголовые и короткоголовые группировки. Мелкие особи питаются насекомыми, гаммарусами и другими водными беспозвоночными, крупные – хищники. Нерестятся в самых крупных притоках озера в октябре, имеют высокую относительную плодовитость. В брачном наряде бока темно-зеленые, почти

коричневые, брюхо и пятна на теле у самцов ярко-красные, у самок оранжевые или розовые, у крупных рыб краснота распространяется почти на все тело. Короткотычиночные гольцы – более специализированные хищники, у особой массой 400 г и более основу питания составляют рыба и мелкие млекопитающие, а крупные особи поедают даже птиц. Нерестятся во второстепенных притоках в августе-начале сентября. Нерестовая окраска темно-коричневая, бурая, с золотистым отливом. Пятна отсутствуют или слабо различимы. Покраснение на брюшке у самцов меньше по площади, чем у длиннотычиночных гольцов, или не выражено вовсе. У длиннотычиночных и короткотычиночных гольцов имеются группировки, различающиеся по срокам хода в реки. Озерные гольцы – некрупные рыбы массой до 800 г, обычно меньше, держатся преимущественно на глубине 20-40 м, но попадаются и на 70 м. Бентофаги, питаются в основном мизидами и личинками хирономид. Тыптушки нерестятся в августе-сентябре, имеют выраженную брачную окраску: буроватую, иногда почти черную, спину, бронзовые бока, оранжевое брюшко. Самки окрашены бледнее самцов. Тыптушки наиболее сходны с таймырским гольцом из оз. Таймыр. Пучеглазки сходны с одноименными гольцами из озер Капчук и Лама, имеют большие глаза, созревают при меньших размерах, чем тыптушки. Редки, сведения о них ограничены (Романов, 1983а,б, 1998, 2001, 2003, 2005). Некоторые экземпляры гольцов, идентифицированных ранее как голец Дрягина (=длиннотычиночный?), имеют очень высокое тело (30% АС) (Савваитова, Смольянов, 1967).

В озерах юго-западной и южной частей плато Путорана, относящихся к бассейну Нижней Тунгуски, отмечены по две формы гольца: в озерах Верхнее и Нижнее Агата, Северное, Эпекли в верховьях р. Северная – «кумжа» и «тыпта» (ямная паля), в озерах Някшингда (также бас. Северной) и Виви – «тыпта» и «нёра». «Кумжа» из оз. Агата имеет длину в среднем 745 мм и массу 858 г, в среднем 26.8 жаберных тычинок, отличается от симпатричной «тыпты» окраской, пропорциями головы, высотой и толщиной тела. В оз. Виви «тыпта» имеет в среднем длину 310 мм и массу 276 г, достигает возраста 12 лет (в этом возрасте длина в среднем 345 мм, масса 380 г). Среднее число жаберных тычинок также 26.8 (Сиделев, 1981). Сведения о формах гольцов из бассейна Нижней Тунгуски, приводимые в этой единственной посвященной им работе, отрывочны. Заметим, что «кумжей» местное население

называет как гольца Дрягина, так и боганидскую палию, а «нюорой» гольца Дрягина (Павлов и др., 1999). «Тыпта», или «ямная палия», как можно предположить из названий - форма, близкая к «тыптушке» из оз. Хантайского и глубоководной «пучеглазке» из этого озера и Норило-Пясинских озер, в пользу чего свидетельствуют и небольшие размеры этой рыбы.

В районе дельты Лены симпатрические мелкая и крупная формы гольца найдены в расположенном в отрогах Хараулахского хребта вблизи залива Неелова озере Форелевом. Длина половозрелых мелких гольцов 28-34 см, масса 70-300 г, возраст до 9, редко до 15 лет. Гольцы этой формы имеет мальковые полосы, оливковые, серебристые или оливково-красные бока, белое, розовое или красное брюхо, закругленную голову, 20-26(23.4) жаберных тычинок, 25-45(33.8) пилорических придатков. Созревают в возрасте 6-7 (самки) и 7-8 (самцы) лет, нерестятся в конце августа, питаются бентосом. Половозрелые крупные гольцы имеют длину 33-50 см, массу 300-1300 г, возраст до 15 лет. Окраска как у мелкой формы, но обычно без мальковых полос, голова чаще коническая, жаберных тычинок 22-26(24.2), пилорических придатков 25-45(34.1). Нерест в августе-начале сентября, диаметр икры 3-4 мм. Бентофаги, питаются гаммарусами, мизидами, моллюсками, личинками хирономид, иногда мошкой (Савваитова, Максимов, 1980).

В Забайкалье симпатричные крупные и мелкие гольцы изучались морфо-экологическими методами в озерах Леприндокан, Даватчан, Гольцовое Куандо-Чарского водораздела (бассейны Витима и Олекмы) (Савваитова и др., 1981б) и генетическими (анализ аллозимов) в озерах Даватчан и Бол. Намаракит (Осинов, 2002). Формы из этих и других озер Забайкалья будут подробно рассмотрены в главе 4).

В озере Лабынкыр в верховьях Индигирки первоначально описаны (и возведены в ранг подвидов) две формы гольца – мелкая и крупная (Кириллов, 1964, 1972), а в дальнейшем три – мелкая, крупная и самая крупная – топь (Савваитова, 1991). По описанию К.А. Савваитовой (1991), мелкая форма имеет длину до 36 см и массу до 500 г, средняя длина половозрелых особей 32 см; возраст до 11 лет. Тело прогонистое, голова обычно коническая, фон тела серебристый, реже оливковый, бока, брюхо, пятна на теле оранжевые или розовые, у части рыб брюхо белое. Жаберных тычинок 26-38(31.2), пилорических придатков 22-50(34.3). Нерест

происходит в озере в июле-августе, диаметр икры в среднем 3.8 мм. Питается воздушными насекомыми, планктоном и в небольших количествах бентосом, рыба в желудках не встречена. Крупная форма имеет длину до 61 см и массу до 2650 г, возраст до 12 лет. Тело обычно высокое, голова закругленная. Бока, пятна оранжевые или розовые, брюхо обычно белое, реже оранжевое или розовое. Жаберных тычинок 26-35(29.2), пилорических придатков 28-45(37.7). Нерест в озере в августе-сентябре, диаметр икры в среднем 4.5 мм. Питается рыбой, а также бентосом, планктоном, насекомыми. Топь, по ограниченным данным, имеет длину до 77 см, массу до 7.5 кг, возраст до 12 лет. Тело высокое, голова очень большая, коническая, бока, брюхо ярко-оранжевые. Жаберных тычинок 27-32(29.0), пилорических придатков 31-39(35.0). Нерестится, видимо, в то же время, что и крупные гольцы, питается рыбой (преимущественно) и насекомыми.

Несколько случаев симпатрии форм гольцов, относящихся или предположительно относящихся к группе гольца Таранца, обнаружены на Чукотке. В озере Северный Гитгынпильхин (по сообщениям рыбаков, также в оз. Южный Гитгынпильхин) обитают три формы - мелкий глубоководный планктофаг и две крупные формы - "высокотелый" голец (бентофаг) и "длинноголовый" (хищник). Мелкий голец имеет длину до 26 см, массу до 250 г, возраст до 20 лет. Тело прогонистое, с длинным хвостовым стеблем и маленькой головой, серебристое, редко низ боков розоватый, пятна немногочисленные, мелкие, часто незаметные. Жаберных тычинок - 28-46 (35.2), пилорических придатков 30-60(39.1). Нерест происходит на глубине более 50 м в течение 7-10 дней во второй половине августа, во время нереста гольцы образуют массовые скопления. Икра очень крупная, до 5.5 мм в диаметре. Длинноголовый голец имеет длину до 55 см, массу до 1.2 кг, возраст до 14 лет. Тело прогонистое с удлинённой конической головой и длинным хвостовым стеблем, серебристыми боками, немногочисленными крупными розовыми пятнами. Жаберных тычинок 21-26(23.3), пилорических придатков 35-65(52.3). Нерест, видимо, осенний. Помимо рыбы, питается гаммарусами. Высокотелый голец имеет длину до 60 см, массу до 2.6 кг, возраст до 26 лет. Тело очень высокое, с относительно небольшой головой, длинным и широким хвостовым стеблем. Бока у самок серебристые, у самцов розоватые, с немногочисленными крупными и мелкими розовыми с синим ободком пятнами. Жаберных тычинок 21-27 (23.5), пилорических придатков 40-75

(54.9). Нерест, видимо, осенний. В желудках обнаружены гаммарусы и икра мелкого гольца (Савваитова, Максимов, 1991). Гольцы из оз. Гитгынпильхин – один из немногих описанных примеров очень крупных различий между симпатрическими формами (мелкой с одной стороны и двумя крупными – с другой) по меристическим признакам.

В озерах Каноль и Аргитхин обнаружены по две симпатрические формы – карликовый планктофаг, сходный в обоих озерах и морфологически близкий к мелким глубоководным гольцам из оз. Северный Гитгынпильхин, в первом симпатричен с «нормальной» формой-эврифагом, во втором – с крупной хищной формой. Карликовые гольцы в оз. Каноль не превышают длины 19 см и массы 45 г (средняя длина в уловах 13.4 см, масса 18 г), достигают возраста 11 лет. В оз. Аргитхин темп роста этой формы немного выше, гольцы достигают длины 25 см и массы 120 г, максимальный возраст – 14 лет. Окраска тела желтовато-коричневая с мальковыми полосами, брачная окраска не выражена. Жаберные тычинки длинные, тонкие, 34-39 (36); пилорических придатков 31-53(40). Гольцы созревают в возрасте 5 (Каноль) – 7 (Аргитхин) лет (самцы на год раньше самок), нерестятся в сжатые сроки в конце августа-начале сентября. В оз. Каноль нерестилища расположены на наиболее глубоководных (около 40 м) участках с илистым дном. Икра крупная (5.5 мм в диаметре), относительная плодовитость 1.2-2.2 (1.64) икринок на грамм массы. В оз. Каноль карлики питаются исключительно зоопланктоном, в оз. Аргитхин помимо планктона потребляют небольшое количество личинок насекомых. Нормальная форма в оз. Каноль – рыбы длиной до 52 см, массой до 1.1 кг, достигающая возраста 27 лет. Имеют прогонистое тело с большой головой, серебристую (у неполовозрелых особей) и выраженную брачную (у производителей) окраску. Жаберных тычинок 29-37 (32), пилорических придатков 31-47 (39). При крупных размерах созревают в возрасте 16, большинство – 19 лет, однако предполагается, что около 70% процентов особей – это трансформированные карлики, которые сначала размножаются при малых размерах в возрасте 5-9 лет, а затем прекращают размножение, начинают быстро расти и трансформируются в нормальную форму. Нерестятся в тех же местах и в те же сроки, что и карлики. Относительная плодовитость – 0.9-1.2 (1.00) икринок на грамм массы. Питаются преимущественно амфиподами, а также рыбой, воздушными насекомыми, личинками и куколками хирономид. Крупные гольцы из

оз. Аргитхин достигают длины 715 мм, массы 4 кг, возраста 37 лет. По внешнему виду, окраске, остеологическим признакам они сходны с гольцом Таранца. Без перекрывания отличаются от симпатрических карликовых гольцов по числу жаберных тычинок - 24-28(26) и имеют больше пилорических придатков 44-52(48). Созревают начиная с 14 лет, нерестятся в сентябре на глубине 30-40 м (Гудков, 1993).

В заключении нельзя не остановиться на трех необычайно сильно дивергировавших гольцах древнего (возраст 3.5 млн. лет) озера Эльгыгытгын на Чукотке (рис. А9). Первая форма была описана как новый вид и род сем. Salmonidae – *Salvethymus svetovidovi* (длинноперая паляя Световидова) (Черешнев, Скопец, 1990). Видовой статус ее несомненен и подтверждается генетическими данными (Фролов, 1993; Brunner *et al.*, 2001, Osinov *et al.*, 2015), хотя родовой дискусионен. Вторая форма описана как новый вид рода *Salvelinus* – *S. elgyticus* (малоротая паляя), а третья была идентифицирована как «боганидская паляя *S. boganidae*» (Викторовский и др., 1981). По данным анализа мтДНК две последние формы относятся к филогенетической группе гольца Таранца (Brunner *et al.*, 2001; Радченко, 2003а; Osinov *et al.*, 2015), т.е. «боганидская паляя» Эльгыгытгына не родственна боганидской паляе Таймыра.

«Боганидская паляя» - крупный хищник длиной до 82.5 см, массой до 7 кг (по опросным данным – до 15 кг), достигающий возраста 24 лет. Имеет вальковатое тело, большую голову с очень длинным рылом и большим ртом. У незрелых рыб спина, бока темно-серые (серебристая окраска отсутствует), брюхо белое, пятна разного размера, розовые, редко белые. У нерестующих самцов спина, бока коричнево-серые, брюхо кирпично-красное; самки окрашены сходно, но менее ярко. Жаберных тычинок 25-31(27.5), пилорических придатков 42-69(51.2) и 26-46(33.1)), позвонков (62-67(64.6), чешуй в боковой линии (117-134(126)). Встречается как на мелководье у берегов, так и на глубине до 105 м. Питается малоротой и длинноперой паляями. Различают две группировки – более тугорослую, достигающую длины в среднем около 50 см, и более быстрорастущую (> 60 см). Особи первой всю жизнь питаются в основном малоротой паляей, второй – в старших возрастах переходят на питание более калорийной длинноперой паляей, и у них наступает вторичное ускорение роста. Самцы созревают после 11, в массе – после 5 лет, самки – соответственно, после 14 и 17. Нерестится с начала августа до начала сентября у южных берегов озера на

прибрежной отмели с песчано-галечным или каменистым грунтом на глубине 2-4 м. Относительная плодовитость 1.1-3.4 (2.0). Малоротая палия – мелкая рыба длиной до 24 см, массой до 114 г, достигает возраста 27 лет. Тело прогонистое, вальковатое, рыло короткое, глаза очень большие, рот маленький: верхняя челюсть достигает вертикали середины глаза только у некоторых самцов, но за нее не заходит. Верх тела темно-серый, брюхо серо-белое, имеются немногочисленные желтые, белые или оранжевые пятна. Брачные изменения отсутствуют, за исключением некоторого потемнения производителей. Жаберные тычинки густые, длинные, 44-53(47.1)), пилорических придатков 26-46(33.1)), позвонков 59-64(62.0), чешуй в боковой линии 105-125(116.5). Днем держится на глубине 40-80 м, ночью может подходить к берегам. Питается исключительно зоопланктоном у дна и, возможно, в пелагиали. Нерестится в сжатые сроки в первых числах сентября в прибрежье южной части озера на песчано-галечном грунте на глубине 1.5-3 м, исключительно в ночное время. За счет малого диаметра икры (2-3 мм) имеет необычно высокую для лососевых относительную плодовитость – 4.5-8.2(6.1). Длинноперая палия имеет длину до 33 см, массу до 400 г, возраст до 31 года. Эта рыба отличается необычным внешним видом и уникальными морфологическими признаками. Тело высокое, уплощенное с боков, голова небольшая с коротким горбатым рылом, небольшим ртом и выступающей вперед нижней челюстью. Плавники очень длинные. Тело почти черное с золотистым отливом, покрыто многочисленными мелкими белыми пятнышками. Плавники черные с белыми оторочками. Жаберные тычинки тонкие, длинные и очень многочисленные: 44-63 (54.1); пилорических придатков 50-70 (57.8), позвонков 55-58(59?) (56.3), чешуй в боковой линии 103-119 (111.1). Отсутствуют или недоразвиты некоторые скелетные элементы, ряд костей черепа имеет специфическую форму. Высокоспециализированная глубоководная придонная рыба: держится исключительно на глубине более 50 м не выше 0.5 м от дна. Темп роста очень медленный, но несколько выше, чем у малоротой палии. Зоопланктофаг, питается циклопами, очень редко бокоплавами, имеет очень высокую жирность. Размножается, возможно, в течение всего года, относительная плодовитость – 1.8-4.7 (3.3) икринок на грамм массы.

Предполагается, что гольцы оз. Эльгыгытгын – представители трех независимых филетических линий, вселившиеся в него в разное время. При этом

наиболее древний (плиоценовый) вселенец – предок длинноперой палии, который изначально обитал в умеренно-теплых климатических условиях северо-восточной Азии и приобрел адаптации к глубоководному образу жизни в период плейстоценовых похолоданий, когда Эльгыгытгын на протяжении нескольких тысяч лет был покрыт толстым слоем нетающего льда. Самый молодой вселенец – «боганидская» палия (Черешнев, Скопец, 1992а,б, 1993).

1.3. Основные результаты и актуальные задачи изучения разнообразия арктических гольцов

Подытоживая эту главу, можно сделать следующие заключения. Разнообразие арктических гольцов *S. alpinus* complex на ареале необычайно велико. Характерная черта структуры этого разнообразия - совместное обитание в ряде озер в разных частях видового ареала симпатрических форм. Хотя такие озера составляют лишь небольшую часть от общего числа населенных гольцом водоемов, симпатрические формы у арктических гольцов распространены гораздо шире, чем у любого другого вида семейства Salmonidae, и практически в каждом водоеме они обладают своими специфическими чертами. Это и определяет давний, но все возрастающий интерес исследователей к изучению морфологических, экологических и генетических механизмов видообразования на примере арктических гольцов.

Обычно при симпатрии в одном водоеме обитают две формы, реже – три, как исключение (Тингваллаватн, Тиннсийэн, возможно, Лама) – четыре. Имеются указания, что число симпатрических форм гольцов может достигать 6 (оз. Хантайское), но пока такие ситуации мало изучены. Чаще всего симпатрические формы различаются по темпу роста и, соответственно, размерам зрелых особей, однако имеется ряд примеров сходных по размерам форм. Формы могут также различаться по окраске и пропорциям тела, меристическим признакам, возрастной структуре, предпочитаемым биотопам, питанию, срокам и местам нереста, плодовитости и другим особенностям биологии, паразитофауне. Считается, что обычно симпатрические формы возникают на основе трофического полиморфизма. Освоение разных пищевых ниш (бентофага, планктофага и хищника) влечет формирование различий в морфологических признаках, связанных с питанием –

пропорциях головы, размерах челюстей, длине и числе жаберных тычинок, числе пилорических придатков. В то же время имеются примеры сходных по питанию симпатрических форм. Второй важнейший фактор, лежащий в основе дивергенции совместно обитающих гольцов - конкуренция за нерестилища, приводящая к расхождению по местам и срокам нереста и, в конечном счете, к репродуктивной изоляции.

В большинстве изученных случаев значения морфологических признаков у симпатрических форм перекрываются, и их определение проводится визуально по внешнему виду, что вносит субъективизм в идентификацию особей, особенно неполовозрелой молодежи. Так, на всей европейской, наиболее изученной части ареала, разница в средних значениях такого важного признака, как число жаберных тычинок, обычно не превышает трех. Наиболее экологически и морфологически специализированными и потому вызывающими особый интерес формами обычно оказываются наиболее мелкие, карликовые гольцы, а также глубоководные формы (при этом в ряде случаев, хотя и не во всех, именно карлики и являются глубоководной формой).

Взаимоотношения симпатрических форм различны – это могут быть как эпигенетические (*sensu* Waddington, 1953), способные трансформироваться одна в другую, так и в разной степени генетически различающиеся группировки. Эпигенетические и генетические формы гольцов – не дискретные группы, а крайние члены континуума симпатрических группировок, различающихся по степени генетической обособленности. Происхождение симпатрических форм объясняют либо внутриозерной дивергенцией на основе симпатрического формообразования, либо множественными инвазиями. В большинстве случаев признается первый вариант, реже – второй, хотя не всегда для выбора между ними имеются достаточно веские основания. Применение современных молекулярно-генетических методов позволяет провести более объективную оценку как степени генетических различий и репродуктивной изоляции форм, так и механизмов их происхождения.

Изучение симпатрических форм дает ключ к решению как конкретных задач изучения эволюции гольцов, так и ряда общих эволюционно-биологических проблем. Несмотря на внушительный багаж знаний о симпатрических формах гольцов в разных частях ареала, подробных комплексных исследований таких форм не так много, и

многие вопросы их взаимоотношений и эволюции остаются недостаточно проработанными. Поиск и изучение новых симпатрических популяций, особенно в малоисследованных в отношении гольцового полиморфизма районах, таких как континентальная Сибирь, крайне актуальны. Необходимы дальнейшие исследования для выяснения возможностей трансформации форм, степени их экологических, морфологических и генетических различий, их репродуктивных взаимоотношений в разных водоемах. При этом особый интерес представляют озера с числом форм более двух, с карликовыми и глубоководными формами, с формами, значительно дивергировавшими по морфологии. Важное значение имеет сравнительное изучение серий географически близких симпатрических и аллопатрических популяций для выяснения роли симпатрического формообразования и множественных инвазий в происхождении внутриозерных форм гольцов и в более широком аспекте – относительной роли симпатрического и аллопатрического формообразования в эволюции.

Глава 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

2.1. Места сбора и характеристика материала

Материалом для работы послужили более 7 тысяч арктических гольцов, собранных в 1995-2015 гг. в 53 озерах Восточной Сибири; при анализе мтДНК также использованы гольцы берингийской (мальма), акадийской и арктической групп *sensu* Brunner *et al.* (2001) из 7 водоемов Северной Америки (Табл. Б1, рис. 1а,б). Автор принимал личное участие в поисковых работах на примерно 80 озерах и сборе материала из 28 озер Забайкалья в ходе 17 экспедиций, проводившихся совместно с сотрудниками МГУ (М.Ю. Пичугин, 1995,1996 гг., А.Г. Осинев, 1996 г.), ВОСТСИБНИИГИМС (В.В. Булдыгеров, 1996, 1997 гг.), ИБР РАН (А.Т. Чубинишвили, 1995 г., А.А. Соколов, 1996 г., Ф.Н. Шкиль, 2001, 2007 гг., Д.В. Щепоткин, 2006, 2007 гг., Е.Ф. Кирик, 2010, 2015 гг.), ИПЭЭ РАН (А.С. Голубцов, 2009 г.) и - в ходе многолетних совместных исследований – с сотрудниками каф. зоологии позвоночных и экологии ИГУ (Р.С. Андреев, А.И. Вокин, И.Б. Книжин, А.Н. Матвеев, В.К. Помазкин, В.В. Пуляров, В.П. Самусенок, И.В. Самусенок, В.С. Хлыстов, И.Г. Хорошев, А.Л. Юрьев, И.И. Юрьев, и др., 1996-2015 гг.). Из этих озер 16 обследовались неоднократно, в 11 из них в отдельные годы материал собирался сотрудниками ИГУ. Материал из остальных водоемов был передан автору А.Ф. Кирилловым (ЯО Госрыбцентра) (основная часть), а также сотрудниками МГУ (М.Ю. Пичугин), ИГУ (В.П. Самусенок, А.Н. Матвеев), ИПЭЭ РАН (А.Б. Бабенко, О.Л. Макарова), Росгидромета (Д.Н. Красавин), Якутрыбвода (П.М. Тычкин), ун-та Оттавы, Канада (И. Грегори), Отдела Рыболовства шт. Мэн, США (Ф. Кёчис).

При обследовании озер при помощи лота или эхолота определяли их максимальную глубину, по топографическим картам масштаба 1:100000, 1:200000 или с помощью спутниковых навигаторов GPS - максимальную длину (расстояние по прямой между наиболее удаленными друг от друга точками береговой линии), ширину (по перпендикуляру к длине в наиболее широкой части), координаты центра озера и высоту над уровнем моря. Озера, не имеющие названия на карте, приводятся под местными или присвоенными нами названиями, преимущественно произведенными от названий рек, в бассейнах которых эти озера расположены.

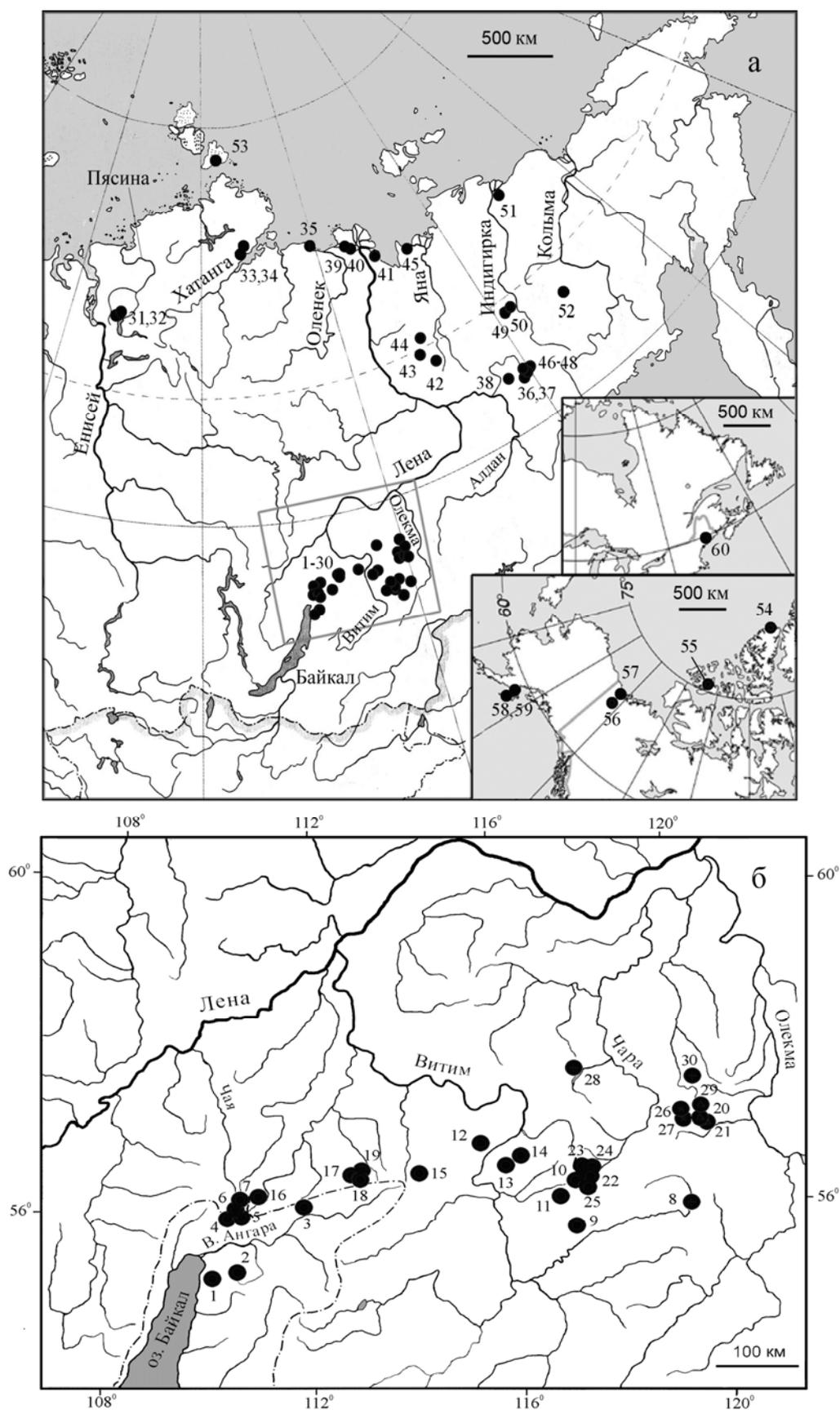


Рис. 1. Места сбора материала. а – Восточная Сибирь, на врезках –верху Лабрадор и сопредельные территории, внизу Аляска и Канадский Арктический архипелаг, б - Забайкалье. Номера выборок соответствуют их номерам в табл. Б1.

Гольцов отлавливали жаберными сетями с ячейей 8, 10, 12, 14, 16, 18, 20, 22, 24, 27, 30, 32, 35, 40, 50 мм. В разных озерах набор сетей варьировали, но незначительно. Сети выставляли у дна от берега, а в наиболее глубоких озерах - также в открытой части на глубину до 50 м. В нескольких озерах отлов производился крючковой снастью из-под льда, часть рыб взята из уловов местных рыбаков. Отмечали другие виды обитающих в озерах рыб, попадавшихся в качестве прилова и найденных в желудках хищных гольцов.

Объем материала, исследованного разными методами, приведен в табл. Б2. В работе также использованы дополнительные данные по гольцам из забайкальских озер Бол. и Мал. Леприндо (биоанализ, возраст, меристические признаки - 24 экз.), Гольцовое (биоанализ, возраст, меристические признаки - 212 экз.), Даватчан (биоанализ - 221 экз.; возраст, число пилорических придатков - 47 экз.), Леприндокан (биоанализ - 187 экз.; число пилорических придатков - 37 экз.) и Фролиха (биоанализ, возраст - 41 экз.), собранных при участии автора (кроме гольцов из последнего озера) экспедициями каф. ихтиологии МГУ под руководством **В.А. Максимова** и **К.А. Савваитовой** (1975, 1977, 1978, 1987 гг.) и совместными экспедициями каф. ихтиологии МГУ и ЦПАУ под руководством М.Ю. Пичугина (1986, 1987, 1988, 1990 гг.) и обрабатывавшихся **В.А.Максимовым**, **К.А. Савваитовой**, В.К. Мережиным, А.С. Голубцовым, **Д.А. Андриановым**, С.Г. Кобылянским, М.А. Груздевой, Л.А. Дерябиной, А.Ю. Шаниным, М.Ю. Пичугиным и автором. Эти данные, любезно переданные **К.А. Савваитовой**, М.Ю. Пичугиным и А.Ю. Шаниным, частично вошли в дипломную работу В.К. Мережина (1979), в статьи Савваитовой и др. (1977а, 1981б) и Алексева и др. (2000а).

2.2. Классификация и идентификация форм гольцов

В связи с большим разнообразием гольцов нет единой системы классификации симпатрических форм в жилых популяциях. Разные авторы обозначают обитающие в разных частях ареала формы по предпочитаемым ими биотопам (литоральные, бентические, пелагические, глубоководные), по характеру питания (бентофаги, планктофаги, хищники), окраске тела (светлые, темные, серебристые, коричневые), но чаще всего - по размерам (карликовые, нормальные, мелкие, крупные). Такая

классификация, в частности, использовалась ранее К.А. Савваитовой и ее соавторами (Савваитова и др., 1981б) для гольцов Забайкалья. В настоящей работе также приняты обозначения, основывающиеся на размерах рыб, как наиболее очевидной и универсальной характеристике изученных форм гольцов. В отличие от К.А. Савваитовой и ее соавторов, в работе выделяются не две (мелкая и крупная), а три формы – карликовая (модальная длина зрелых особей < 20 см), мелкая (20-35 см) и крупная (>35 см), поскольку такое максимальное число форм обнаружено в ходе настоящей работы в некоторых озерах Забайкалья (Даватчан, Токко и др.). В других озерах, где обнаружены две или одна формы, они также в зависимости от размера зрелых экземпляров идентифицировались в соответствии с этой классификацией.

Всех рыб разделяли на незрелых (с гонадами на I или II стадиях зрелости - ювенильные, начинающие созревать или пропускающие нерест особи) и «зрелых» (с гонадами на всех остальных стадиях зрелости - особи, которые могут нереститься или уже нерестились в данном году). Для каждого озера строили их размерные распределения и определяли положение размерных мод для зрелых особей. В разных озерах границу между карликовой и мелкой формами проводили по длине 21-24 см, между мелкой и крупной - 30-38 см. В связи с малочисленностью крупной формы определить ее модальную длину обычно не представлялось возможным, и к ней относили гольцов, превышающих максимальный размер симпатричных мелких гольцов, либо, при отсутствии таковых, гольцов более 35-40 см. Для уточнения диагностики форм использовали распределения возраст-длина, по которым определяли разделение их ростовых каналов. На практике в ряде случаев возникали затруднения с идентификацией неполовозрелой молодежи в младших возрастных группах, где еще нет четкого разделения этих каналов. Таких рыб разделяли приблизительно и старались не использовать в морфологическом и генетическом анализе. После предварительного разделения форм на основании распределений по размеру и соотношений возраст-длина определяли меристические признаки и относительную длину жаберных тычинок; на основании этих признаков проводили окончательное разделение гольцов (в том числе молодежи) в тех озерах, где формы по ним значительно дивергировали.

Карликовая, мелкая и крупная формы из разных озер существенно различаются по размерам, четких границ между ними нет. В некоторых озерах они имеют

пограничную модальную длину и отнесены к соответствующей форме условно (например, мелкие гольцы из озер Кирылта-3,4, Камканда). В отдельных озерах внутри принятых размерных интервалов наблюдалось по две моды (у мелких гольцов из озер Каларский Даватчан, Крестаки), которые обозначались как разные размерные группировки соответствующих форм. Наконец, в отдельных озерах (Амут) размеры зрелых особей широко варьировали без выраженных мод и разделения ростовых каналов; в этом случае разделение на формы не проводилось, как и в случаях, когда имевшийся материал был недостаточен для такого разделения.

Таким образом, принятая схема выделения форм весьма условна, однако она в целом отражает наиболее общие черты внутриозерной дивергенции гольцов, повышает объективность идентификации форм по сравнению с часто используемым визуальным определением и позволяет упорядочить материал для межпопуляционных сравнений.

2.3. Биологический анализ

Биологический анализ проводили в поле на свежих экземплярах (основная часть материала), а также в лаборатории на рыбах, фиксированных 4%-ным нейтральным формалином или размороженных после заморозки. Определяли длину тела по Смитту, массу, пол, стадию зрелости, плодовитость, диаметр зрелых ооцитов (Правдин, 1966), отмечали особенности внешнего вида и окраски, брали регистрирующие структуры (отолиты, позвонки, плавниковые лучи) для определения возраста, извлекали и фиксировали в 4%-ном формалине желудки для анализа питания. У свежих и замороженных рыб отбирали пробы тканей для молекулярно-генетического анализа, а самих рыб фиксировали для дальнейшего морфометрического анализа. В связи с уменьшением размеров при фиксации, оценки длины фиксированных формалином рыб корректировали. В тех выборках, где имелось достаточное количество гольцов, измеренных до и после фиксации, определяли параметры уравнения регрессии их длины в свежем состоянии по длине в фиксированном, которые использовали для расчета исходной длины рыб, измерившихся только после фиксации. В остальных выборках длину фиксированных особей увеличивали на 3%, что составляет среднюю (по всем выборкам) разницу в

длине одних и тех же особей, измеренных до и после фиксации. Корректировку массы в связи с недостатком данных о ее изменении при фиксации не проводили. Биологический анализ в поле проводился автором совместно с членами экспедиций, выборки из Забайкалья, собранные без участия автора - сотрудниками ИГУ (за исключением переданных автору фиксированных экземпляров), части выборки из озер Падоринское, озер. Тунэрндэ и Сикуме из оз. Черечень – соответственно, К.В. Кузициным и М.А. Груздевой (МГУ), А.Ф. Кирилловым (ЯО Госрыбцентра) и П.К. Гудковым (ИМГиГ ДВО РАН).

2.4. Морфометрический анализ.

Морфометрический анализ проводили по модифицированной схеме Правдина (1966) в лаборатории на фиксированных 4%-ным формалином особях, за исключением некоторых крупных экземпляров, которых не было возможности транспортировать до лаборатории целиком. У них пластические и часть счетных признаков оценивали в поле в свежем состоянии. Промеры выполняли измерителем, отдельные промеры на мелких экземплярах (высота верхней челюсти, диаметр глаза) – окуляр-микрометром под бинокулярной лупой. Схема промеров (рис. 2) включала следующие признаки: AC - длина тела по Смитту, Hc - высота головы через затылок, hc - через середину глаза, ao - длина рыла, o - горизонтальный диаметр глаза, io - межглазничное, op - заглазничное расстояние, lrm - длина верхней челюсти, lmx - длина верхнечелюстной кости, hmx - высота верхней челюсти, lmd - длина нижней челюсти, c - длина головы, H - максимальная, h - минимальная высота тела, aD - антедорсальное, PD - постдорсальное, aV - антевентральное, aA - антеанальное, PV - пектовентральное, VA - вентроанальное расстояние, pl - длина хвостового стебля, ID - длина основания, hD - высота спинного плавника, lA - длина основания, hA - высота анального плавника, lP - длина грудного плавника, lV - длина брюшного плавника.

Дополнительно окуляр-микрометром измеряли длину наибольшей жаберной тычинки (обычно первая на нижней половине жаберной дужки после ее сочленения с верхней, реже предыдущая (на сочленении) или следующая), предварительно окрашивая жаберные тычинки ализарином. В анализе использовались как абсолютные промеры, так и их индексы, в последнем случае промеры головы и длину

жаберной тычинки выражали в % длины головы, а промеры тела – в % его длины по Смитту.

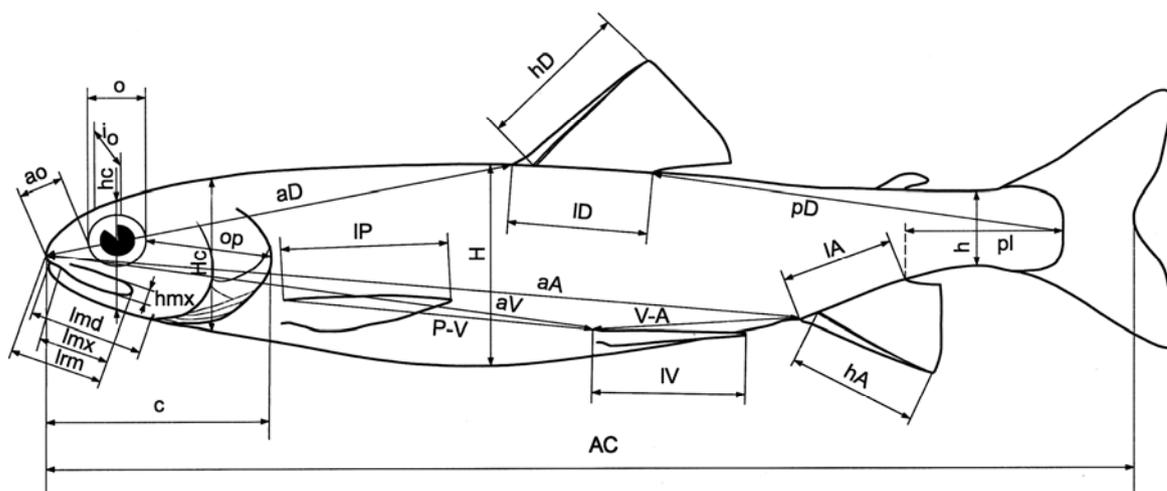


Рис. 2. Схема морфометрических промеров

Изучали следующие меристические признаки: 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 первой дуге (sb), прободенных чешуй в боковой линии (ll), позвонков (vt) и пилорических придатков (pc). Число жаберных тычинок, чешуй и лучей в грудном и брюшном плавниках определяли с левой стороны, если же соответствующие структуры были повреждены - с правой. Счетные признаки оценивали в лаборатории с использованием бинокулярной лупы после обесцвечивания фиксированных формалином рыб 3-5%-ной перекисью водорода и окрашивания костных структур ализарином. На поздних этапах работы костные структуры окрашивали без предварительного обесцвечивания гольцов. Просчитывали все жаберные тычинки, включая самые мелкие по краям ряда (жаберную дугу, во избежание потери крайних тычинок, не вырезали), и все прободенные чешуи боковой линии до заднего края чешуйного покрова, в том числе последние 1-3 мелкие чешуи, на которых отверстия сейсмодатчика канала бывают слабо различимы или отсутствуют. При подсчете позвонков последним считали самый мелкий загнутый вверх позвонок, обозначенный номером 1 на рис. 14 в работе Нордена (Norden, 1961)), уростиль не считали. В случаях срастания каждый из сросшихся позвонков учитывали как отдельный, определяя их число по числу невральных и гемальных дуг. Раздвоенный последний луч спинного плавника (если

две ветви имели общее основание) считали за один. У немногих рыб, морфометрический анализ которых проводили в поле, вырезали и фиксировали в формалине или поваренной соли первую жаберную дугу и полоску кожи с боковой линией для дальнейшего подсчета жаберных тычинок и прободенных чешуй в лаборатории. По нашему убеждению подсчет этих структур без бинокулярной лупы приводит к смещенным оценкам признаков. При возможности у этих рыб также брали голову, позвоночник и плавники для дальнейшей оценки в лаборатории числа жаберных лучей, плавниковых лучей и позвонков, или же эти признаки оценивали в поле. Число пилорических придатков подсчитывали только на фиксированных формалином желудочно-кишечных трактах.

В морфометрическом анализе участвовали М.Ю. Пичугин (МГУ) (промеры тела большинства гольцов в выборках 1995 и 1996 гг.), Д.А. Акжигитова (МГУ) (промеры гольцов из оз. Камканда), А.А. Соколов (ИБР РАН) (промеры гольцов из ряда озер в выборках 1997-2005 годов), П.К. Гудков (СахНИРО) (оценки меристических признаков части гольцов в выборке из оз. Черечень) .

Статистическую обработку морфометрических данных проводили с использованием методов, изложенных в работах Зайцева (1973), Животовского (1979), Сокала и Рольфа (Sokal, Rohlf, 1981) и программ NTSYS ver. 2.02 (Rohlf, 1998), Statistica ver. 8, SPSS ver. 16.

2.5. Остеологический анализ

Остеологический анализ ограничивался определением наличия и степени развития некоторых подверженных редукции скелетных элементов. Фиксированных нейтральным 4%-ным формалином рыб обесцвечивали 3-5%-ным раствором перекиси водорода, препарировали (удаляли глаза, разрезали вдоль позвоночника, очищали верхние остистые отростки позвонков и interneuralia (predorsalia) от остатков мышц) и окрашивали ализарином. Определяли наличие supraorbitale-1, supraorbitale-2, "supraorbitale-3", orbitosphenoideum, передних interneuralia и строение suprapraeoperculum. Положение изучавшихся скелетных элементов показано на рис. 3, их названия соответствуют принятым в работе Нордена (Norden, 1961) и Алексеева с соавторами (1997). Наличие скелетных элементов у гольцов из озер Бол.

Намаракит и Гольцовое определяли также на просветленных окрашенных (только на кость ализарином) тотальных препаратах (Taylor, Van Dyke, 1985) и (наличие orbitosphenoideum) на окрашенных ализарином препаратах нейрокраниумов, полученных препарированием фиксированных поваренной солью голов. Наличие orbitosphenoideum, supraorbitale-1, supraorbitale-2, строение suprapraeoperculum у каждой особи определяли с левой и правой сторон. Вычисляли «процент редукции» окостенений, который для всех из них, за исключением suprapraeoperculum, определяли как сумму полностью отсутствующих окостенений у всех особей в выборке в процентах от максимально возможного их числа, которое для непарных окостенений (interneuralia) равно числу особей в выборке, а для парных (orbitosphenoideum, supraorbitale-1, supraorbitale-2) - их удвоенному числу. Процент редукции interneuralia определяли отдельно с учетом и без учета не окостеневших (не прокрашивающихся ализарином) хрящевых элементов. Поскольку недоразвитие suprapraeoperculum проявляется в том, что если в нем имеется ветвление преоперкуло-мандибулярного сейсмоденситивного канала, район этого ветвления не окостеневает, и кость оказывается состоящей из двух частей (Алексеев и др., 1997), процент его редукции определяли как долю таких разделенных окостенений (с двух сторон тела) от числа тех, внутри которых этот канал ветвится.

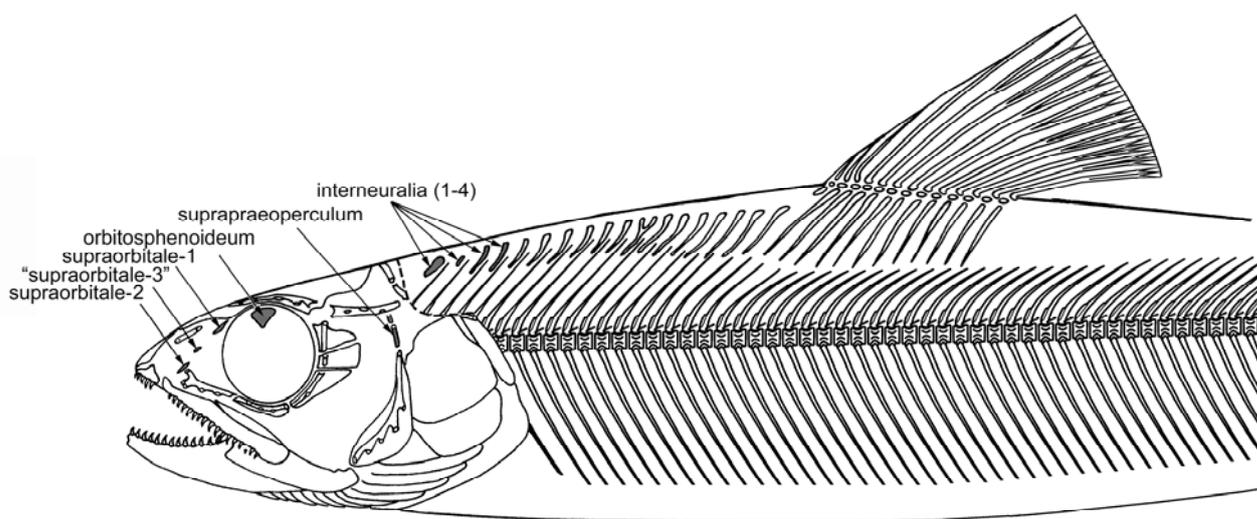


Рис. 3. Схема расположения изучавшихся окостенений (выделены серым цветом). Удалены глаз, мышцы с левой стороны тела (в том числе в затылочной области вместе с posttemporale, задним tabulare и верхней частью supracleithrum).

2.6. Определение возраста и анализ роста

Возраст у всех рыб определяли по отолитам, а также дополнительно по позвонкам (только в выборке из оз. Бол. Намаракит 1995 г) и по срезам плавниковых лучей (преимущественно у старых рыб). Отолиты брали от свежих рыб, в некоторых случаях – от рыб, фиксировавшихся до 2-3 месяцев формалином и просветляли водой, при необходимости шлифовали. Глицерин не использовали, поскольку в нем отолиты изучавшихся гольцов необратимо перепросветляются. У карликовых гольцов из оз. Бол. Намаракит в соответствии с рекомендациями Бэйкера и Тиммонса (Baker, Timmons, 1991), один отолит от каждой рыбы шлифовали, другой распиливали поперек на низкоскоростной циркулярной автоматической пиле "Isomet" и обжигали в пламени спиртовой горелки. Это делалось в связи с тем, что у карликовых гольцов большого возраста из оз. Бол. Намаракит края отолитов, как правило, прозрачны, и без обжига последние годовые зоны на них плохо различимы или не видны вовсе. Позвонки очищали от мягких тканей и, как и отолиты, просматривали под бинокулярной лупой в падающем свете. Границей первой годовой зоны считали внешнюю границу первой опаковой зоны на отолите и первого светлого кольца на позвонке. Последний прирост на отолите (опаковая зона), сравнимый по ширине с предыдущими, считали за полный год, т.е. особей, у которых возраст был определен как 4+, объединяли с особями, у которых возраст был определен как 5 и т.д. В выборках 1995, 1996 годов возраст по отолитам помимо автора независимо определял М.Ю. Пичугин, в случае расхождения оценки согласовывались. В других выборках самим автором проводились повторные независимые оценки возраста у всех или части особей.

Последний неразветвленный луч спинного (если он был поврежден – грудного) плавника брали у свежих рыб в поле и высушивали, либо извлекали из фиксированных формалином экземпляров, луч очищали от мягких тканей и декальцинировали в 5% растворе азотной кислоты в течение 2-12 (обычно 5-6) часов в зависимости от его размера и степени кальцинированности. На замораживающем микротоме делали срезы толщиной 20 мкм чуть выше соединения левого и правого элементов луча, примерно на уровне, указанном в работе Sun *et al.* (2002). Срезы окрашивали гематоксином Эрлиха (Клейненберг, Смирин, 1969), заключали в

глицерин, просматривали под микроскопом и фотографировали. Приготовление срезов проведено Э.М. Смириной и А.А. Соколовым (ИБР РАН). Срезы плавниковых лучей использовали как для определения возраста, так и для изучения трансформаций симпатрических форм (см. раздел 5.2.1.2.). Возраст и ростовые паттерны по срезам лучей независимо определяли три оператора (автор, Э.М. Смирин и А.А. Соколов), в работе использованы согласованные оценки. В анализе возраста и роста по срезам лучей также принимал участие М.В. Мина (ИБР РАН). За границу годовых зон принимали темные линии склеивания (ЛС), первой годовой ЛС считали ближайшую к центральной щели. У некоторых особей ЛС, разделяющие годы особо быстрого роста, выглядят как размытые темные полосы; также встречаются дополнительные ЛС, обычно более тонкие и видные лишь в некоторых секторах среза, но сливающиеся с истинными ЛС в других. В остальном же ЛС на срезах плавниковых лучей, включая близкорасположенные краевые, четкие и хорошо различимые. Вопреки мнению о малой пригодности плавниковых лучей для определения возраста гольцов (см. ссылки в Baker, Timmons, 1991), в настоящей работе по их срезам удавалось наиболее четко определять возраст и получать наиболее адекватную ретроспективную оценку роста этих рыб.

Обратное расчисление линейного (AC) роста по ширине ростовых слоев на срезах плавниковых лучей производили методом Э. Леа. Измеряли максимальную ширину слоев по перпендикуляру между соседними ЛС (для первой зоны между краем центральной щели и первой ЛС), для каждого года жизни складывали значения ширины всех предшествующих данной ЛС слоев. Обратное расчисление роста проводили выборочно у некоторых особей и использовали исключительно для графической иллюстрации ускорений роста и трансформаций.

Для сравнения долей групп особей с определенными ростовыми паттернами использовали \arcsin -трансформацию (Зайцев, 1973). Значимость различий долей группы в двух выборках, i и j , определяли рассчитывая $F = (\varphi_i - \varphi_j)^2 N_i N_j / (N_i + N_j)$, $\varphi = 2\arcsin\sqrt{p}$ с ошибкой $m_\varphi = 1/\sqrt{N}$, где p – частота, N – число особей в выборке. Полученные значения сравнивали с табличными при числе степеней свободы $\nu_1 = 1$ и $\nu_2 = N_i + N_j - 2$. Расчет параметров уравнения Берталанфи (в допущении, что $t_0=0$) проводили с использованием программы FISAT II, ver. 1.2.2.

2.7. Анализ питания

Анализ питания проводили по количественно-весовой методике (Методическое пособие..., 1974). Для определения степени перекрытия пищевых ниш рассчитывали индекс Хорна (Horn, 1966). В связи с отсутствием возможности длительных наблюдений в течение одного года, для анализа сезонных изменений питания гольцов использовали данные, полученные в разные месяцы разных лет. Весь анализ питания проведен В.П. Самусенком, посвятившим изучению питания и пищевых взаимоотношений гольцов Забайкалья основную часть своей кандидатской диссертации (Самусенок, 2000), и А.Н. Матвеевым (ИГУ). Вклад автора состоял в сборе материала и обсуждении результатов при написании совместных работ, в которые входили данные по питанию гольцов Забайкалья (Алексеев и др., 2000а, 2014, Alekseyev *et al.*, 2002, 2013; Самусенок и др., 2006).

2.8. Цитогенетический анализ

Хромосомные препараты приготавливали по методике Клигермана и Блума (Kligerman, Bloom, 1977) с незначительными изменениями и анализировали на анализаторе изображений "MIAMED" (Лейка, Германия). Анализ собранного автором совместно с М.Ю. Пичугиным материала (фиксированные предпочки колхицинированных гольцов из оз. Бол. Намаракит) проведен Е.Ю. Крысановым (ИПЭЭ РАН).

2.9. Анализ изменчивости митохондриальной ДНК

ДНК выделяли из фиксированных этанолом или (на начальных этапах работы) 20%-ным раствором DMSO жировых плавников или кусочков мышц, а также из проб крови, фиксированной в растворе EDTA, стандартным набором реагентов для выделения ДНК (DNeasy Tissue Kit, Qiagen Inc.), следуя инструкциям производителя, или стандартным методом фенол-хлороформной экстракции (Sambrook *et al.*, 1989). Амплифицировали фрагмент (655 пар оснований), включающий весь левый участок контрольной области митохондриальной ДНК гольцов, используя прямой праймер tPro2 (5'-ACC CTT AAC TCC CAA AGC-3', Brunner *et al.* 2001) и обратный праймер

ARCH1 [5'-CC(CT) TGT TAG ATT T(CT)T TCG CTT GC-3'], расположенные в правом участке контрольной области. Полимеразная цепная реакция (ПЦР) включала изначальную денатурацию ДНК при 95°C в течение 4 минут, за которой следовали 32 цикла по 1 минуте при 94°C, 1 минуте при 50°C и 1.5 минутам (в последнем – 10 минут) при 72°C. В реакции использовали 10-60ng ДНК, по 0.8µM каждого праймера, 1.0mM MgCl₂, и по 200µM dNTP, 1U Taq-полимеразы (New England Biolabs Inc.), и 1X ПЦР буфера. Продукты ПЦР очищали стандартным набором реагентов (QiaQuick PCR Purification Kit, Qiagen Inc.), следуя инструкциям производителя. Определяли нуклеотидную последовательность участка из 507 пар оснований, используя гнездовой обратный праймер Char3 (5'-CCC TAT GCA TAT AAG AGA ACG C-3'). Прямое секвенирование контрольной области производили с использованием наборов Applied Biosystems dRhodamine® или BigDye® v3.1 Terminator Cycle Sequencing Ready Reaction kits, следуя инструкциям производителя, при температуре отжига праймеров 52°C. Полученные продукты секвенирования очищали набором реагентов (DyeEx 2.0 Spin Kit, Qiagen Inc.) и разделяли при помощи электрофореза на генетическом анализаторе Applied Biosystems ABI3100 Genetic Analyzer (Foster City, CA, USA).

Последовательности выравнивали при помощи программы Seqscape®, версия 2.5 (Applied Biosystems), гаплотипам присваивали названия, аналогичные использовавшимся в работе Бруннера с соавторами (Brunner *et al.* 2001) и состоявшие из трехбуквенного сокращения географического района/филогенетической группы гольцов *sensu* Brunner *et al.* 2001 и номера, например SIB(= Siberia)10. Гаплотипы, обнаруженные в работе Бруннера с соавторами (Brunner *et al.* 2001) приводятся обычным шрифтом (например, SIB1), обнаруженные в нашей работе – жирным шрифтом (например, **SIB15**), и в работе Бруннера и др. и в нашей – жирным подчеркнутым шрифтом (например, **SIB5**). Нуклеотидная последовательность каждого гаплотипа, обнаруженного в настоящей работе, проверялась путем секвенирования одной пробы от особи с данным гаплотипом в обратном направлении праймером tPro2.

Помимо оригинальных данных, в анализ включены некоторые гаплотипы, обнаруженные Бруннером с соавторами (Brunner *et al.* 2001) (550 п.о.) и взятые из базы данных GenBank. Использовали перекрывающиеся в изученных нами и

Бруннером с соавторами нуклеотидных последовательностях фрагменты из 501 пар оснований, для них были сохранены исходные названия гаплотипов, приведенные в работе Brunner *et al.* (2001). Данные секвенирования анализировали с помощью программы MODELTEST, версия 3.7 (Posada, Crandall, 1998) для определения наиболее соответствующей полученным результатам модели эволюции нуклеотидных последовательностей. Такой моделью, выбранной при помощи информационного критерия Акайка (AIC - Akaike Information Criterion) (Akaike, 1974), оказалась модель НКУ85 (Hasegawa-Kishino-Yano 85, Hasegawa *et al.* 1985) плюс I+Г. При помощи этой модели рассчитывали максимально правдоподобные дистанции между последовательностями и на их основе с использованием алгоритмов максимальной экономии (MP) и ближайшего связывания (NJ) в программе PAUP* 4b10 (Swofford, 1998) строили деревья гаплотипов для определения их филогенетических связей. Также строили NJ-деревья, основанные на других моделях (НКУ, модель Тамуры-Неи (TrN) (Tamura, Nei, 1993), двухпараметрическая модель Кимуры (K2P) (Kimura, 1980), модель максимального правдоподобия (maximum composite likelihood), используя программы PAUP* 4b10 и Mega 4.0 (Tamura *et al.* 2007). Устойчивость полученных филогенетических деревьев оценивали при помощи бутстреп-анализа (Felsenstein, 1985) (1000 реплик). Медианную сеть гаплотипов строили с помощью программы NETWORK v. 4.1.1.2. (Bandelt *et al.*, 1999). Генетическое разнообразие внутри групп оценивали при помощи показателей гаплотипического и нуклеотидного разнообразия (Nei, Tajima, 1981; Nei, 1987). Для определения долей генетического разнообразия, распределенных внутри групп популяций гольцов и между ними использовали анализ молекулярной вариации (AMOVA), выполненный в программе Arlequin 3.0 (Excoffier *et al.*, 2005). При помощи AMOVA определяли долю генетической дисперсии, приходящейся, во-первых, на различия между четырьмя выделенными регионами Сибири (1. Забайкалье – бассейны Байкала, Чаи, Витима и Олекмы; 2. Таймыр - бассейны Пясины, Хатанги, Хатангской губы; 3. горы Восточной Сибири за пределами Забайкалья – бассейн Алдана, бассейны верхнего и среднего течения Яны, Индигирки и Колымы; 4. побережья Восточной Сибири – бассейны Оленекской губы, нижнего течения Лены, Яны, Индигирки и Колымы, включая их дельты), во-вторых, между бассейнами или их частями внутри этих регионов и, в-третьих, внутри бассейнов или их частей. Также AMOVA использовали

для определения распределения генетического разнообразия между озерами, в которых встречаются симпатрические формы гольца, между формами внутри этих озер и внутри этих форм. При проведении AMOVA, а также при вычислении показателей генетического разнообразия, помимо оригинальных данных были использованы данные по гольцам из трех таймырских озер, изученных Бруннером и др. (Brunner *et al.* 2001): Лама (бас. Пясины, две симпатрические формы), Аян (бас. Хатанги) и Арылах (бас. Хатангской губы). Генетическую гомогенность между симпатрическими формами в озерах, где было обнаружено более одного гаплотипа, проверяли при помощи точного теста Фишера или метода Монте Карло (1000 итераций в программе CHIRXC (Zaykin and Pudovkin, 1993). Последовательности контрольной области мтДНК гольцов, выявленные в настоящем исследовании, помещены в Генбанк (GenBank) под номерами EU310898-EU310926.

Молекулярно-генетический анализ проведен Р. Байно при участии Дж. Рейста (Институт исследований пресных вод ун-та Манитобы, г. Виннипег) и М. Пауэра (университет Ватерлоо) (Канада), а также Н.В. Гордеевой (ИОГен РАН). Вклад автора состоял в постановке задач, сборе материала, проведении отдельных статистических тестов, обсуждении результатов и написании чернового варианта статьи (Alekseyev *et al.*, 2009a), положенной в основу соответствующего раздела диссертации.

2.10. Анализ изменчивости микросателлитной ДНК

ДНК для анализа микросателлитов выделяли из мышц и плавников, фиксированных 96%-ным этанолом, а также из крови, фиксированной раствором EDTA, стандартным методом фенол-хлороформной экстракции (Sambrook *et al.*, 1989), затем разводили до концентрации 50-100 нг/мкл. Амплифицировали восемь микросателлитных локусов, из которых три – *Smm10*, *Smm22* и *Smm24* (Crane *et al.*, 2004) - включают тетра nukлеотидные повторы, пять - *Smm 3*, *Smm17*, *Smm 21* (Crane *et al.*, 2004), *Sco 19* (Taylor *et al.*, 2001) и *SSOSL456* (Slettan *et al.*, 1997) - динуклеотидные повторы. Полимеразную цепную реакцию (ПЦР) проводили в объеме, равном 10 мкл и содержащем 1.5 мМ MgCl₂, 0.2 мМ каждого дезоксинуклеотидтрифосфата (dNTP), 0.5 единицы Taq-ДНКполимеразы, 0.3-0.5 мкМ

каждого праймера и приблизительно 100 нг ДНК-матрицы. Электрофоретическое разделение продуктов амплификации проводили в 6%-ном неденатурирующем полиакриламидном геле (Small *et al.*, 1998). В качестве маркеров стандартных длин использовали ДНК плазмиды pBr322, обработанную рестриктазой *Hae* III. Документирование гелей и определение размера аллелей проводили с помощью программного обеспечения Kodak 1.35 D1.

Генетическую изменчивость в выборках оценивали величинами аллельного разнообразия \hat{A} (среднего числа аллелей на локус, скорректированного по минимальному размеру выборки), наблюдаемой и ожидаемой гетерозиготности, а также генного разнообразия H_s (Nei, 1987), которые рассчитывали с помощью программы FSTAT, версия 2.9.3.2 (Goudet, 2001). Скорректированные для минимального размера выборки оценки разнообразия уникальных аллелей отдельно для форм и для озёр получены с помощью программы HP-RARE 1.0 (Kalinowski, 2005).

Тесты на соответствие генотипических распределений равновесию Харди-Вайнберга в каждом локусе и в каждой выборке (несколько опций), а также проверку неравновесия по сцеплению во всех возможных парных комбинациях локусов выполняли в программе GENEPOP v.3.4 (Raymond, Rousset, 1995). Уровень статистической значимости для множественных тестов корректировали с помощью процедуры Бонферрони (Вейр, 1995). Оценки межпопуляционной дифференциации аллельных частот - индексы фиксации F_{ST} , или θ_{ST} (Weir, Cockerham, 1984) и аналогичные оценки, основанные на дисперсии длины аллелей - ρ_{ST} (Rousset, 1996), рассчитывали с помощью программы GENEPOP. Иерархическое подразделение генетического разнообразия выполняли с помощью анализа «локус-за-локусом» молекулярной дисперсии (AMOVA; Excoffier *et al.*, 1992) в программе ARLEQUIN 3.1 (Excoffier *et al.*, 2005).

Оценки генетически эффективного потока мигрантов между симпатрическими популяциями $N_e m$ вычисляли несколькими способами: 1) из оценок дифференциации F_{ST} (θ_{ST}) по формуле для островной модели популяции (при равновесии дрейфа-миграция) $N_e m = (1 - \theta) / 4\theta$ (Wright, 1931); 2) на основе частот уникальных аллелей (согласно 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). Анализ мультилокусных генотипических данных проводили методом максимального правдоподобия с начальной оценкой параметров ($\Theta = 4N_e\mu$, $M = m/\mu$, где μ , N_e и m , соответственно, скорость мутирования, эффективный размер популяции и коэффициент миграции) из величины F_{ST} . Полученные оценки использовали в качестве стартовых для второго цикла итераций, чтобы получить как можно более точные оценки $N_e m$. Кроме этого, с помощью программы GeneClass 2 (Piry *et al.*, 2004) с использованием метода Раннала и Маунтэна (Rannala, Mountain, 1997) и симуляционного алгоритма Петкау с соавторами (Paetkau *et al.*, 2004) для каждой пары симпатрических популяций было рассчитано число мигрантов F_0 и на их основе, с учетом приведенных в этой работе рекомендаций получены оценки $N_e m$.

Для оценки генетических дистанций с помощью программы MSA 4.05 (Dieringer, Schlotterer, 2003) по частотам аллелей рассчитывали хорд-дистанции (D_{CE}), (Cavalli-Sforza, Edwards, 1967; Takezaki, Nei, 1996) и на их основании строили NJ деревья в программе PHYLIP 3.6 (Felsenstein, 2004). Устойчивость топологии проверяли с помощью бутстрэп-анализа (1000 псевдореplik); консенсусное дерево получено с помощью программы CONSENSE из пакета PHYLIP; для графического представления деревьев использовали программу TREEVIEW (Page, 1996).

Для графического представления генетической сегрегации симпатрических форм в программе Genetix 4.0 (Belkhir *et al.* 2002) проводили факторный анализ (Factorial Correspondence Analysis, FCA) матриц мультилокусных генотипов. Генотипы отдельных особей проецировались в пространство первых двух факторов согласно сходству их аллельных состояний.

Анализ изменчивости микросателлитных локусов проведен Н.В. Гордеевой (ИОГен РАН), при участии А.Г.Осинова (МГУ). Вклад автора состоял в постановке задач, сборе материала, обсуждении результатов и участии в написании статей (Самусенок и др., 2006; Гордеева и др., 2010; Alekseyev *et al.*, 2013; Gordeeva *et al.*, 2015), положенных в основу соответствующего раздела диссертации.

Глава 3. Распространение арктических гольцов

3.1. Общие сведения

Арктический гольц имеет широкий циркумполярный ареал, включающий материковые окраины Европы, Азии и Северной Америки и ряд островов Северного Ледовитого океана (рис. 4). Полностью оправдывая свое название, этот вид дальше любых других пресноводных рыб распространен на север, может обитать в приледниковых арктических озерах, в том числе недавно освободившихся из-под ледников, и во многих из них является единственным представителем ихтиофауны. Северной границей распространения арктического гольца считается оз. Хейзен на о-ве Элсмир в Северном Ледовитом океане (Канада) ($81^{\circ}50'$ с.ш.) (Johnson, 1980, 1983).

В северной части ареала арктический гольц представлен проходными и происходящими от них жилыми популяциями. Проходные гольцы выходят на нагул в море, хотя и не отходят далеко от берегов, на нерест же возвращаются в пресные воды. Жилые арктические гольцы - преимущественно озерные рыбы, нагуливающиеся и нерестящиеся в озерах (чисто озерные формы), либо же поднимающиеся на нерест в их притоки (озерно-речные формы), хотя встречаются и в реках. В западной литературе принято различать резидентные (resident) и изолированные (land-locked) жилые популяции: первые населяют озера, имеющие связь с морем, вторые – озера, утратившие такую связь. В озерах гольц может обитать на значительных глубинах – до 280 и даже до 450 м (Klemetsen *et al.*, 2003; Klemetsen, 2010, 2013).

Помимо северных водоемов, арктический гольц населяет холодноводные озера некоторых континентальных горных областей, условия жизни в которых близки к арктическим. Наиболее известной из таких областей являются европейские Альпы, где на территории Австрии, Швейцарии, Германии, Франции и Италии имеется несколько десятков естественных и более 300 интродуцированных популяций гольцов. Другая, более обширная, но намного менее изученная область – горные районы континентальной Сибири (см. ниже).

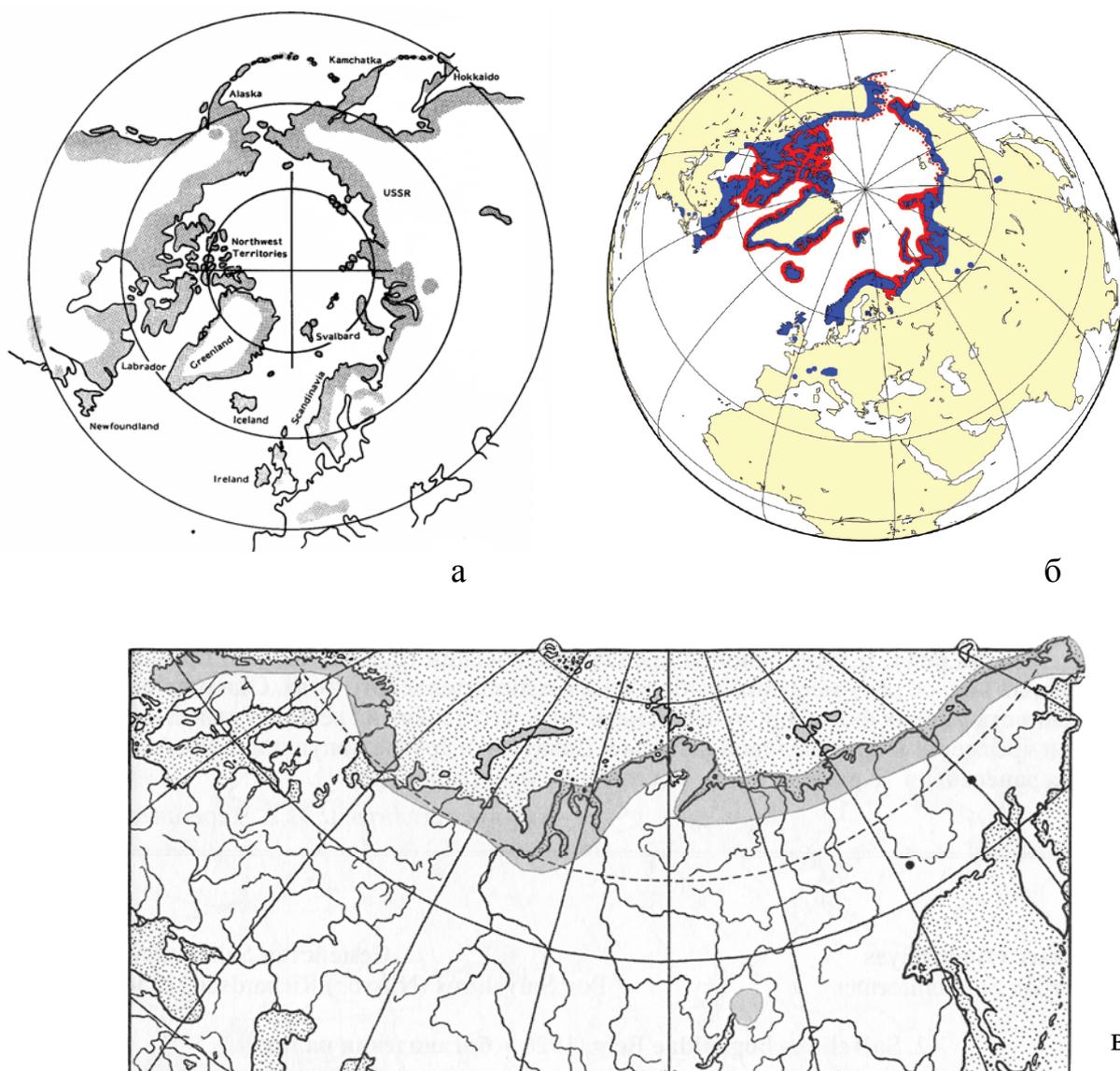


Рис. 4. Распространение арктического гольца: а - по Nyman *et al.* (1981) (показан также ареал мальмы), б – по Klemetsen (2010) (красный цвет – проходные популяции, синий – жилые), в – на территории Евразии по: Атлас... (2002).

Всего арктический гольц обитает в 16 странах мира (табл. 1). Приведенные в таблице данные очень приблизительны, что можно видеть, скажем, по несомненно заниженным цифрам по России. Существуют и иные оценки – например, в одной только Шотландии насчитывают 258 популяций, в Англии 8, в Уэльсе 4 (т.е. в Великобритании 270), в Ирландии 74 (Arctic charr - Scottish natural heritage, 2013). Тем не менее, эти данные дают общее представление о примерном числе популяций арктического гольца в разных странах; несомненно, пальму первенства держит Норвегия, где обитает более половины (около 30000) всех популяций.

Таблица 1. Число популяций Арктического гольца в разных странах мира (по Maitland, 1995).

Страна	1	2	3	4	5	6
Фарерские о-ва	1	0	4	0	0	0
Франция	2	2	135	0	0	29
Швейцария	12	12	10	2	0	0
Германия	14	12	51	0	0	0
Австрия	15	13	150	15	0	2
Италия	30	3	2	0	0	5
Ирландия	31	0	1	0	0	25
Финляндия	100	3	7	3	1	8
Великобритания	191	0	10	2	0	9
США	461	0	66	101	20	6
Исландия	1000	50	100	50	200	0
Россия	1000	0	10	100	250	0
Гренландия	1001	0	0	501	500	0
Канада	3449	5	18	422	423	0
Швеция	13000	350	118	101	0	75
Норвегия	30000	49	400	50	140	228
Всего	50307	499	1082	1347	1534	387

Примечание: 1 – число озер с естественными популяциями арктического гольца, 2 - с естественными популяциями арктического гольца, в которые был дополнительно вселен арктический голец из других водоемов, 3 – с интродуцированными популяциями арктического гольца, в которых он до интродукции не обитал, 4 – с симпатрическими формами арктического гольца, 5 – число анадромных популяций арктического гольца, 6 - число озер, в которых арктический голец исчез.

3.2. Распространение арктических гольцов в Сибири

Под Сибирью в данной работе понимается территория от Уральских гор на западе до водораздела Тихого и Северного Ледовитого океанов на востоке (при этом на севере восточная граница принимается по границе Якутии и Чукотского автономного округа, которая не полностью совпадает с водоразделом) и от Северного Ледовитого океана на севере до границ Казахстана, Монголии и Китая на юге, а также прилежащие к этой территории острова.

3.2.1. Распространение на арктических побережьях Сибири

Север Сибири входит в циркумполярную часть ареала гольца. Этот вид здесь широко, хотя и неравномерно, распространен от Ямала до Колымы: обитает повсеместно в реках и озерах Ямала, в Обской губе встречается единично в северной осолоненной ее части, но в южную пресную часть, в дельту и в низовья Оби не заходит, встречается повсеместно в реках и озерах Гыданского п-ова и в небольших количествах в самом Гыданском заливе, обитает в низовьях Енисея, где несколько выше дельты имеет некоторое промысловое значение; повсеместно встречается в водоемах п-ова Таймыр – по побережью от Енисейского залива, Пясинского залива и залива Минина до Хатангского залива, где весьма обычен, и бухты Кожевникова. Обитает в Пясины, Хатанге, многих других реках и в особенности в многочисленных озерах полуострова, включая оз. Таймыр. В бассейне одной только Пясины имеется более 60 тысяч озер общей площадью 10450 км², многие из которых населены гольцом. С юга п-ов Таймыр граничит с плато Путорана, на котором и у подножия которого расположен целый ряд озер, где обитает арктический голец, в том числе такие крупные, как Лама, Капчук, Кета, Собачье, Аян, Хантайское, Виви и др. Далее на восток этот вид встречается в тундровых и горных озерах дельты Лены, в дельте и низовьях Яны, Индигрки, Алазеи, Чукочьей, Колымы, в озерах обширного Колымо-Индигирского междуречья. Арктические гольцы встречаются на островах, расположенных у сибирских побережий: Шхеры Минина, Большой Бегичев, Преображения, на Новосибирских о-вах, архипелаге Северная Земля. Здесь же можно отметить, что арктические гольцы многочисленны на Новой Земле, ограничивающей с запада Карское море, основная часть побережья которого относится к Сибири (Борисов, 1932; Дрягин, 1933; Есипов, 1935, 1952; Слестников, 1935; Остроумов, 1937; Логашев, 1940; Михин, 1941; Рудакова, 1941; Берг, 1948; Бурмакин, 1957; Пробатов, 1969; Кириллов, 1972; Савваитова и др., 1977б, 1980; Сиделев, 1981; Романов, 1983б; Савваитова, 1989; Павлов и др., 1999). В ряде водоемов этой части ареала описаны самостоятельные виды гольцов, входящие в состав *S. alpinus complex*, статус которых дискусионен.

Хотя сколько-нибудь полной ревизии популяций арктического гольца в северной части ареала на территории Сибири не проводилось, а многие сведения

имеют более, чем полувековую давность, широкая встречаемость здесь этого вида не вызывает сомнений. Поэтому в настоящей работе не ставилась цель уточнения его распространения в этой части ареала, и сборы из нее ограничены несколькими выборками, использованными в основном в генетическом анализе для сравнения с гольцами южных горных районов (табл. Б1, рис. 1а). Исключение составили более подробно изученные арктические гольцы Северной Земли, поскольку сведения о них ранее отсутствовали. Иначе обстоит дело с более южными горными популяциями, изолированными от северной части ареала. До начала этой работы сведения о таких популяциях были крайне отрывочными, и они представлялись единичными реликтами, разбросанными по огромной территории Сибири. К югу от Полярного круга было известно 8-9 популяций в Забайкалье, одна в бассейне верхней Индигирки и три в бассейне верхней Колымы. В связи с этим изучение распространения гольца в горных районах континентальной Сибири было одной из основных задач настоящего исследования.

3.2.2. Распространение в континентальных горных районах Сибири

Эти части ареала смыкаются с северной его частью там, где горные хребты подходят к побережьям, но в ряде районов простираются далеко на юг.

Урал. На восточных, сибирских склонах Уральских гор арктические гольцы пока отмечены только в оз. Бол. Щучье, расположенном на Полярном Урале (Амстиславский, 1976). Это горное озеро находится относительно близко от Обской губы и фактически входит в северную часть ареала. Однако, немного выходя за географические рамки данного раздела, нельзя не отметить, что на западных, европейских склонах Урала популяции арктического гольца имеются не только на севере (оз. Усваты), но и намного южнее, на приполярном Урале в бассейнах рек Уса, Кожим, Кось-ю (система Печоры) (Никольский и др., 1947; Берг, 1948; Пономарев, Лоскутова, 2006, Пономарев, 2009). Здесь голец обнаружен более, чем в полутора десятках небольших (от 0,1 до 3 км, обычно < 1 км длиной) озерах, расположенных на высоте от 580 до 1134 м (табл. Б3), а также в самих реках Кожим и Косью; возможно, встречается и в бассейне Щугора. Большинство находок было сделано в последние

годы. Вероятно, гольцы обитают и на восточных склонах Приполярного Урала, но пока здесь не обнаружены из-за их меньшей изученности.

Путорана. Плато Путорана – самый известный горный участок ареала гольца, граничащий с п-овом Таймыр. Здесь в бассейнах Пясины, Хатанги, Енисея и Нижней Тунгуски расположен ряд крупных (длиной до 110 км и глубиной до 420 м) озер, населенных арктическим гольцом (Berg, 1926; Берг, 1948; Логашев, 1940; Вершинин и др., 1963; Ольшанская, 1965; Савваитова и др., 1977б, 1980; Сиделев, 1981; Романов, 1983а,б, 2005; Павлов и др., 1999) (табл. Б3). Плато относительно низкое, высота озер над уровнем моря не превышает 500 м, а Норило-Пясинских 100 м. В бассейнах Пясины и Хатанги арктические гольцы населяют и северные равнинные участки этих рек на территории Таймыра, так что горные популяции в их верховьях на плато Путорана являются крайними точками распространения гольцов в их бассейнах. Популяции озер, относящихся к бассейнам Нижней Тунгуски и собственно Енисея, в настоящее время отделены значительными расстояниями (по водному пути) от северной части ареала на Таймыре.

Забайкалье. Забайкалье – самая южная, изолированная часть ареала арктического гольца, где он населяет горные олиготрофные озера, связанные с притоками Байкала и Лены (Карасев, 1987). Несмотря на то, что голец был обнаружен здесь более двухсот лет назад (Georgi, 1775), сведения о его распространении в этой части ареала долгое время оставались крайне скудными. Этот вид был известен из озер Фролиха, Орон, безымянного озера в верховьях р. Даватчанды, озер Леприндокан, Бол. Намаракит, Бол. и Мал. Леприндо, Даватчан (бассейн Угаргассы-Чары) и Гольцовое (Georgi, 1775; Berg, 1907; Соллертинский, 1936; Кожов, 1942, 1950; Мухомедияров, 1942; Томилов, 1954; Пронин, 1966, 1967, 1977; Редкозубов, Мовчан, 1974; Савваитова и др., 1977а, 1981а,б; Калашников, 1978; Карасев, 1987, Павлов и др., 1990, 1993).

Помимо этого, имелась информация о наличии арктического гольца еще в некоторых озерах, к настоящему времени либо опровергнутая, либо не проверенная, а также в ряде озер, точное географическое положение которых не указывалось. Соллертинский (1936) сообщал о наличии гольца в серии озер в верховьях Баргузина, "заканчивающейся системой озер Балантамур", а также в "северных Точинских" (бассейн Верхней Ципы, видимо, в первую очередь имеется в виду оз. Доронг, т.к.

другие озера в бассейне Точи мелководны (Кожов, 1950) и вряд ли пригодны для жизни гольца). Кожов (1950) также предполагал, что голец встречается в оз. Доронг и в озерах верховий Баргузина, включая самое большое - Амут, и по опросным данным указывал на наличие его в озерах Верх. и Ниж. Грамна в бассейне Тыи. При последующем обследовании этих озер (оз. Доронг - Скрыбин, 1977; Верх. и Ниж. Грамна - Мац и др., 1980; Балан-Тамур, Амут - Выркин, 1986; Каницкий, 1986) голец в них обнаружен не был. Попов (1951) отмечал арктического гольца в оз. Сигнайском и в одном из изолированных озер в районе Ничатки (без указания его положения). Карасев (1987) включил в ареал гольца в Забайкалье ряд перечисленных выше озер, в том числе Амут и Доронг, а также Малан-Зурхен (это озеро бессточное и, вероятнее всего, безрыбное - Выркин, 1986), озера Гулинга, Ничатка (однако Кожов (1950) в списке рыб этих озер гольца не приводил), Даватчан в бассейне Витима (видимо, имея в виду озеро в бассейне Каларского Калакана) и Мал. Намаракит. По опросным сведениям, полученным Прониным (1967), гольцом населены некоторые озера хребта Удокан; Калашниковым (1978) - многие озера бассейна Витима в пределах Байкальского горного пояса; Карасев (1987) указывал на наличие гольца в ряде мелких озер бассейна Олекмы в долинах хребтов Каларский и Удокан. Однако сведений о местоположении этих озер авторы не приводили.

Таким образом, учитывая, что в настоящее время уничтоженные крупные гольцы из озер Бол. и Мал. Леприндо, видимо, представляли единую популяцию (Пронин, 1966), до недавнего времени в Забайкалье было достоверно известно лишь восемь географически изолированных друг от друга популяций, хотя были основания полагать, что их существует значительно больше. Такое положение в значительной степени было связано с труднодоступностью горных районов Забайкалья, в которых могли существовать не обследованные популяции гольца.

Для уточнения распространения арктического гольца в этом регионе в 1995-2015 годах совместно с сотрудниками ИГУ и МГУ были обследованы около 80 горных озер на территории Иркутской области, Забайкальского края, республик Бурятия и Саха (Якутия) в Забайкалье в пределах предполагаемой области распространения гольца. В их число входили озера, в которых голец отмечался ранее, озера, в которых его наличие можно было предполагать по опросным данным и озера, по которым не имелось никакой информации, но пригодные для жизни гольца.

В 30 из них (в 28 - при непосредственном участии автора) был обнаружен арктический голец (Алексеев, Пичугин, 1997, 1998; Алексеев и др., 1997, 1999, 2000а,б; *Alekseyev et al.*, 1999, 2002, 2009а; Самусенок и др., 2006; наши неопубликованные данные) (Табл. Б1, рис. 1б).

Помимо этого, есть нуждающиеся в проверке данные о наличии гольца в трех безымянных бессточных озерах в бас. р. Правой Мамы, ($56^{\circ}58'-56^{\circ}58.5'$ с.ш., $112^{\circ}40'-112^{\circ}40.5'$ в.д.), расположенных вблизи озера, из которого вытекает р. Горбыляк (бас. Мамы – Витима), в безымянном озере в бас. р. Дулешмы ($55^{\circ}40.5'$ с.ш., $113^{\circ}36.5'$ в.д., бас. Уоакита – Горбылока – Ципы – Витима), в каскаде из двух безымянных озер в бас. р. Нерпинки ($57^{\circ}16.5'-57^{\circ}17.5'$ с.ш., $116^{\circ}06.5' - 116^{\circ}07.5'$ в.д., бас. Витима), в безымянном озере в бас. р. Таролир ($57^{\circ}27.5'$ с.ш., $117^{\circ}48.5'$ в.д., бас. Бургая – Эльгера – озера Ничатка – Сени – Чары – Олекмы), в оз. Апсатском ($57^{\circ}43'$ с.ш., $118^{\circ}28.5'$ в.д., бас. Мал. Торы – Чары – Олекмы), в озере вблизи левого берега Бол. Чуи чуть выше впадения р. Богодикты (примерно $56^{\circ}37'$ с.ш., $110^{\circ}52'$ в.д.); в озере Верхнем в бассейне р. Эбгахлир ($57^{\circ}12.5'$ с.ш., $119^{\circ}23'$ в.д., бассейн Курунг-Юряха-Чары); в двух озерах на водоразделе Верхнего (Чуйского) и Мамского Даваканов (видимо, это небольшие озера в бассейне первого правого притока Верхнего Давакана, примерно $56^{\circ}37.5'$ с.ш. и $110^{\circ}42'$ в.д.), в двух озерах в верховьях р. Катеры (бас. Верхней Ангары – Байкала, личное сообщение А.Н.Матвеева).

Не подтвердилась опросная информация о наличии гольца в озерах Круглое, Амалык 1-5, Аглан, Южноничатское 1,2, Кирылта 1,2, приведенная Алексеевым и др. (1999). Гонец не был обнаружен в оз. Мал. Намаракит, Орон (А.Н. Матвеев, В.П. Самусенок, А.Л. Юрьев, личное сообщение), Ничатка. Есть основания полагать, что в оз. Орон самовоспроизводящейся популяции гольца не было и ранее, а пойманные Ю.Е. Калашниковым (1978) экземпляры проникали в него по р. Култушной из оз. Крестаки. Отсутствие гольца в озерах Амут, Малан-Зурхен, Балан-Тамур и Доронг подтверждается сообщениями Н.М.Пронина, А.Н. Матвеева и В.А.Буянтуева.

Все забайкальские озера, в которых обнаружен арктический голец, являются горными холодноводными олиготрофными водоемами, современный облик которых сформирован ледником. Они расположены на высоте от 529 (Фролиха) до 1766 (Светлинское) метров над уровнем моря, как правило, выше 900 м, имеют длину от 0.25 (Леша) до 11.5 (Бол. Леприндо) километров, обычно не более 5, и глубину от 11

(Леша) до 80 (Фролиха) м, обычно 20-50 м. Часть из них - это водораздельные озера, расположенные в сквозных долинах (Бол. и Мал. Леприндо, Леприндокан, Даватчан, Ирбо и др.), часть озер находится в карах (Кудушкит, Токко, Огиендо-1 и др.). Площадь территории, на которой обитают или, предположительно, могут обитать забайкальские популяции гольца, равна примерно 75 тыс. км². Большая часть ее относится к бассейнам притоков Лены – Чаи, Витима и Олекмы, где находятся 27 из 30 известных на сегодняшний день населенных гольцом озер. Остальная часть территории относится к бассейну Байкала. Здесь находятся давно известная популяция оз. Фролиха и две недавно обнаруженные популяции в бассейне Верхней Ангары - в оз. Светлинском и в оз. Амут (верхнеангарский).

Полученные данные свидетельствуют о значительно более широком распространении арктического гольца в Забайкалье, чем было известно до сих пор. Учитывая, что пока еще не проведено ихтиологическое обследование больших территорий в горных районах Забайкалья, на которых расположено множество озер, можно полагать, что общее число популяций арктического гольца в этом регионе может превышать 100. В то же время, гольцы населяют лишь небольшую часть пригодных для их обитания озер Забайкалья. Видимо, в то время, когда происходило заселение горных озер Забайкалья, некоторые современные озера не существовали или были покрыты ледником, либо же на пути к ним имелись преграды. Заселив доступные озера, гольцы практически перестали выходить в реки. Поэтому колонизация гольцами новых удаленных озер, как и реколонизация тех, где они исчезли в силу климатических или иных причин, стала невозможной.

Северо-восток континентальной Сибири. В других внутренних районах Восточной Сибири арктические гольцы до недавнего времени были известны из оз. Лабынкыр в верховьях бассейна Индигирки (Кириллов, 1964, 1972; Савваитова, 1991), из озер Дарпир (Шапошникова, 1971), Макси, Джульетта и безымянных озер вблизи последнего (Радченко, 2003; Гудков и др., 2003) в верховьях бассейна Колымы; также сообщалось об их наличии в верховьях рек Тенке, Эльгенья, Берелех (притоки Колымы), без указания конкретных озер (Скопец, 1994). Помимо этого, по данным рыболовных и туристических интернет-сайтов, арктический голец обитает в оз. Индеркей (Верхоянский хребет, бас. средней Яны на водоразделе с бас. Лены) и в оз. Каскад в бас. Верхней Индигирки.

На основе сборов, проведенных преимущественно А.Ф. Кирилловым (ЯО Госрыбцентра), а также Д.Н. Красавиным (Росгидромет) и О.Л. Макаровой (ИПЭЭ РАН), и переданных автору для обработки, впервые были обнаружены три популяции в бассейне Алдана, три популяции в бассейне средней Яны, пять новых популяций в бассейне верхней и средней Индигирки и одна – в бассейне средней Колымы (Алексеев, Кириллов, 2001, 2003; Осинев и др., 2003; Гудков и др., 2003; Alekseyev *et al.*, 2009a). Эти популяции населяют горные олиготорфные озера длиной 0.5-10 км, расположенные в отрогах хребтов Сунтар-Хаята, Верхоянского, Черского на высоте 622-1380 м над уровнем моря (табл. Б1, рис. 1а). Несомненно, это лишь небольшая доля населенных гольцом горных озер в этих регионах, где предстоят дальнейшие исследования его распространения. Пока нет сведений о наличии арктического гольца в правых горных притоках верхнего Алдана, в географическом промежутке между Забайкальской и северо-восточной частями его ареала.

На основании собственных данных (табл. Б1), литературных данных по горным озерам Урала и Сибири (табл. Б3) и по дальневосточной части ареала за пределами Сибири (Таранец, 1933, 1936, Волобуев, 1976, 1977, Савваитова, 1976; Глубоковский, 1977; Глубоковский и др., 1979; Гудков, 1993; Черешнев и др., 2001; Черешнев, 2008) составлена карта распространения арктических гольцов *S. alpinus* complex (включая *S. tolmachoffi*, *S. boganidae*, *S. drjagini*, *S. taimyricus*, *S. jakuticus*, *S. czerskii*, *S. a. erythrinus*) и гольца Таранца на территории Сибири и сопредельных областей (рис. 5). Из неё видно, что распространение арктических гольцов в Сибири шире, чем было принято считать, его границы в континентальной части Сибири находятся в пределах горных областей (рис. 5а) и, как в Европе (Klemetsen *et al.*, 2003), в основном совпадают с границами плейстоценовых оледенений (рис. 5б). Таким образом, арктический гольц широко, хотя и мозаично, распространен в континентальных горных районах Восточной Сибири, где в силу исторических причин населяет лишь часть пригодных для его обитания холодноводных озер. Можно полагать, что этот ареал является остатком более древнего, более широкого и более густонаселенного ареала, существовавшего на территории Сибири в холодные периоды и включавшего, в том числе, и расположенные ниже водоемы (как мы это наблюдаем в настоящее время на севере Сибири), в которых гольц исчез после потепления.

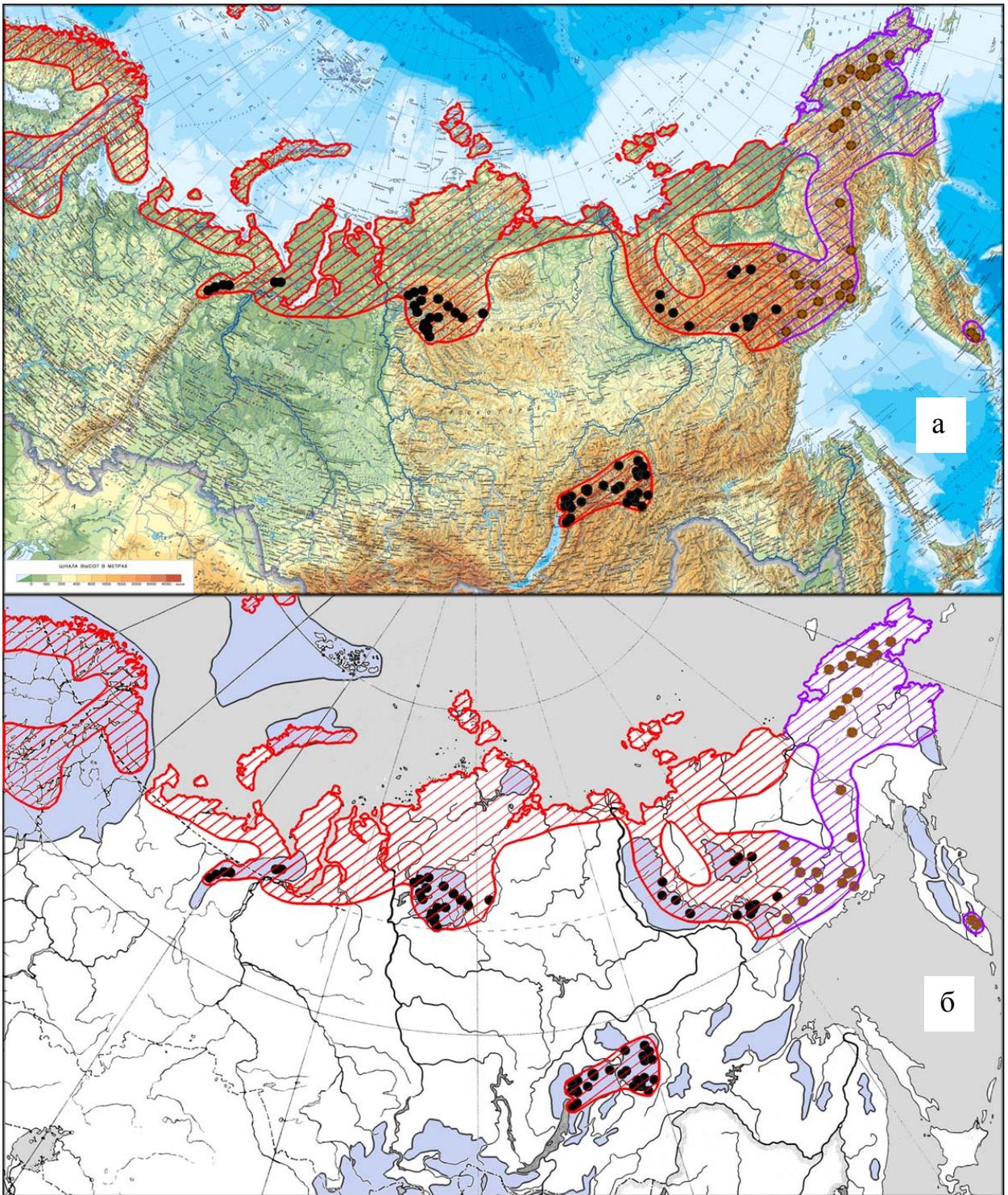


Рис. 5. Ареал арктического гольца на территории Сибири и сопредельных областей, наложенный на физико-географическую карту для иллюстрации приуроченности его южных частей к горным районам (а) и на карту распространения покровных и горно-долинных оледенений (показаны серо-голубым цветом) в поздневалдайскую-сартанскую ледниковую эпоху 20000-18000 лет назад (по: Динамика ландшафтных компонентов..., 2002) (б). Точки - горные популяции Красная штриховка, черные точки – арктический голец, фиолетовая штриховка, коричневые точки - голец Таранца (границы ареалов приблизительны). По оригинальным и литературным данным.

Глава 4. Арктические гольцы из водоемов Сибири

4.1. Арктические гольцы Забайкалья

4.1.2. Арктические гольцы из бассейна Байкала

Озеро Фролиха. Озеро Фролиха (55°26' С.Ш., 110°02' В.Д.) относится к наиболее крупным из населенных арктическим гольцом озер Забайкалья. Находится на территории Бурятии недалеко от северо-восточного берега Байкала (5.5 км напрямую от губы Аяя, 11 км от губы Фролиха) в западных отрогах Баргузинского хребта на высоте 529 м над уровнем моря (самое низкорасположенное из гольцовых озер Забайкалья). Имеет форму дуги, направленной концами на северо-восток и юго-восток, расстояние между концами которой 7.3 км, а длина по средней линии озера около 10.5 км. На северо-западном берегу имеются два крупных залива – Окуневый и Хобот. Расстояние от северо-западного конца зал. Окуневый до юго-восточной оконечности озера 7.8 км, что можно формально считать его максимальной длиной. Максимальная ширина озера без заливов – 1.5 км. Озеро имеет три впадины с крутым падением берегов и довольно плоским дном – северо-восточную глубиной до 75 м, центральную глубиной до 60 м и юго-восточную глубиной до 80 м (Кожов, 1942). В северо-восточный конец озера впадает р. Правая Фролиха, в юго-западный – реки Левая Фролиха и Даватчанда, текущие в широких долинах (последние две – в одной долине). Соответственно, берега северо-восточной и юго-восточной оконечностей озера плоские, восточный, северо-западный и юго-западный берега крутые. Помимо арктического гольца, в оз. Фролиха, обитают осторылый ленок *Brachymystax lenok*, обыкновенная щука *Esox lucius*, плотва *Rutilus rutilus*, обыкновенный гольян *Phoxinus phoxinus*, сибирская щиповка *Cobitis melanoleuca*, налим *Lota lota*, речной окунь *Perca fluviatilis*, песчаная широколобка *Paracottus kesslerii* (Пронин и др., 2007; А.Н. Матвеев, В.П. Самусенок – личное сообщение).

В 20-60-х и в начале 90-х гг. XX в. на озере эпизодически действовал промысловый лов (Дорогостайский, 1924; Кожов, 1942; Рыбы и..., 1958), однако он был в основном нацелен на соровых рыб и не получил развития. С 1986 г. озеро

находится на территории государственного природного заказника федерального подчинения "Фролихинский", которая с 2008 г. стала зоной ответственности Баргузинского государственного природного биосферного заповедника. К моменту введения специальных мер охраны состояние популяции гольца было удовлетворительным и остается таким в настоящее время, несмотря на возрастающую рекреационную нагрузку на озеро.

Арктический голец из оз. Фролиха был впервые описан по одному экземпляру Георги (Georgi, 1775) как самостоятельный вид *Salmo erythrinus*, Гюнтер (Günther, 1866) дал описание еще одного экземпляра, Берг (Berg, 1907) отнес его к роду *Salvelinus* и предложил рассматривать как подвид арктического гольца *S. alpinus erythrinus*. Сведения по морфологии и биологии гольцов из оз. Фролиха содержатся в работах Дорогостайского (1924), Кожова (1942), Мухомедиярова (1942), Шапошниковой (1971), Редкозубова и Мовчана (1974); Мамонтова и Карабань (1982); Савваитовой и др. (1977а), по генетике – в работах Бруннера с соавторами (Brunner *et al.*, 2001), Радченко (2003а, 2004, 2005), Алексеева с соавторами (Alekseyev *et al.*, 2009а) и Гордеевой с соавторами (Gordeeva *et al.*, 2015).

Состав выборки. В озере обитает одна форма гольца (рис. А10), модальная длина которой в выборках разных лет варьирует в пределах 32-37 см (рис. 6). По размерам эти гольцы промежуточны между мелкими и крупными формами гольца из других озер Забайкалья по принятому в настоящей работе делению. Савваитова и др. (1977а) также сообщают о поимке одного карликового самца длиной 23.5 см, однако в наших уловах такие рыбы не встречались.

Описание. Длина в выборке 15-43 см, масса 31-830 г. *D* 9-11 (10.2); *A* 8-10 (9.2); *P* 12-13 (12.6); *V* 9-9 (9.0); *rb1* 11-14 (12.2); *rb2* 11-13 (11.7); *sb* 28-33 (30.6); *ll* 131-138 (133.5); *vt* 64-67 (65.4); *pc* 36-50 (42.3). Внешний вид соответствует описаниям, приводимыми Мухомедияровым (1942) и Савваитовой и др. (1977а).

Возраст и рост. Возраст в выборках 3-12 лет, преобладают особи в возрасте 7-9 лет, самцы несколько крупнее самок того же возраста. Темп роста замедляется после 7 лет (табл. Б4, рис. 7). Полученные данные по возрастному составу и росту близки к данным Савваитовой и др. (1977а). Данные Мухомедиярова (1942) и Редкозубова и Мовчана (1974) основываются на заниженных оценках возраста, определенного по чешуе, а не по отолитам, и потому не сравнимы с нашими.

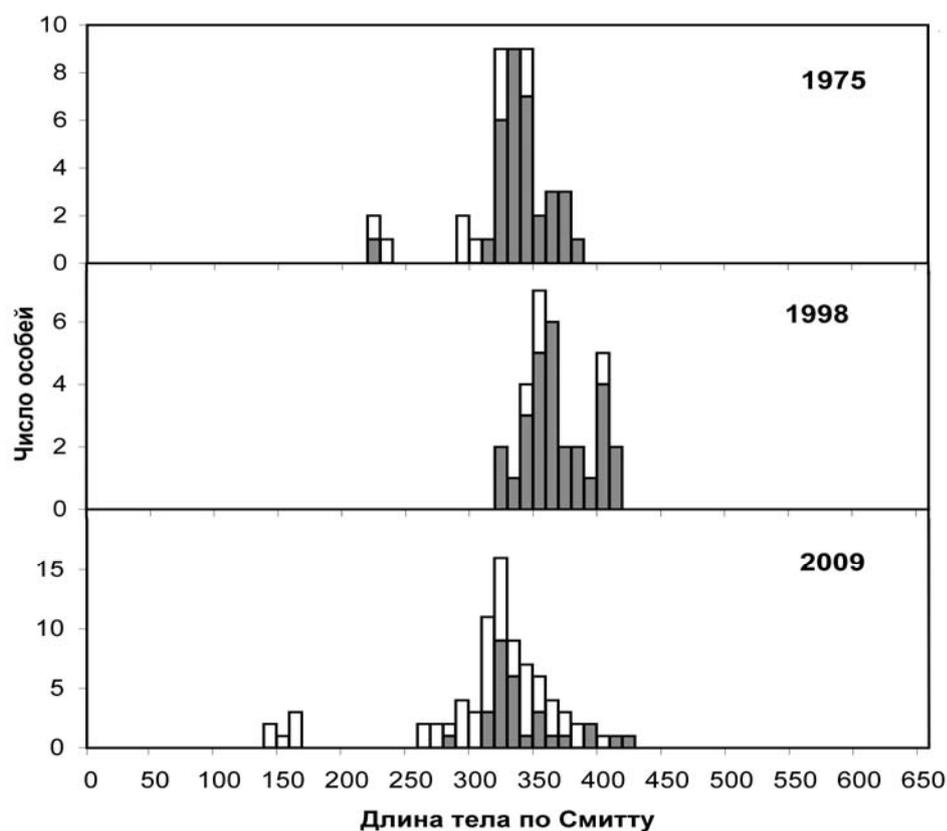


Рис. 6. Распределение гольцов в выборках разных лет из оз. Фролиха по длине тела. 1975 – по данным, предоставленным [К.А. Савваитовой](#); 1998 – по данным, предоставленным А.Н. Матвеевым и В.П. Самусенком; 2009 г. – по неопубликованным данным, полученным в ходе совместной экспедиции с ИГУ. Светлые столбцы – незрелые особи (стадии зрелости гонад I, II), темные – созревающие и зрелые (стадии II-III, III, IV, V, VI).

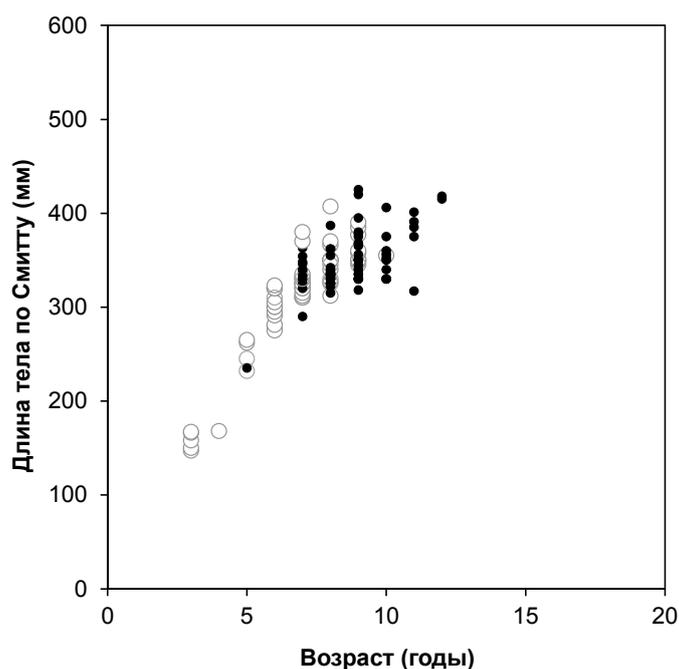


Рис. 7. Соотношение возраст-длина у гольцов из оз. Фролиха (по выборкам разных лет). Светлые кружки – незрелые особи (стадии зрелости гонад I, II), темные – созревающие, зрелые и отнерестившиеся (стадии II-III, III, IV, V, VI-II).

Размножение. Самцы и самки впервые созревают в возрасте 7 лет, отдельные рыбы пропускают нерест. По данным Савваитовой и др. (1977а), нерест происходит в верховьях рек Левая Фролиха и, вероятно, Даватчанда и Правая Фролиха. Нерест осенний, первые рыбы начинают размножаться в августе. Нами в августе 2009 г. также отмечен заход половозрелых гольцов в реки Правая и Левая Фролиха. Абсолютная плодовитость самок длиной 325-360 мм и массой 315-426 г 330-760(555) икринок, относительная 1.09-2.10(1.56) икринок на грамм массы. По данным Савваитовой и др. (1977а), абсолютная плодовитость самок длиной 315-352 мм 360-800 (516) икринок (n=14), диаметр икры 5.2 мм. Относительная плодовитость в изучавшейся этими авторами выборке, по предоставленным К.А. Савваитовой данным – 1.0-2.7 (1.7) икринок на грамм массы (n=6). По данным Мухомедиярова (1942) абсолютная плодовитость самок длиной 310-420 (354) мм и массой 375-728 (519) г 563-1300 (828) икринок (n=13), относительная – 1.41-1.95 (1.63) икринок на грамм массы (n=11), диаметр икры до 6 мм. По данным Кожова (1942), абсолютная плодовитость 700-1300 шт, относительная 1.68 икринок на грамм массы (n=12), диаметр зрелой икры до 5-6 мм. Судя по всему, Мухомедияров (1942) и Кожов (1942) использовали перекрывающиеся выборки.

Распределение в озере и реках. В период работ (середина августа 2009 г.) гольцы в озере держались в глубоководной зоне центральной части озера на глубине более 30 м (в основном, неполовозрелые особи – 86% пойманных рыб), отмечались в предустьевых пространствах рек Лев. и Прав. Фролиха, Даватчанда (здесь доля половозрелых рыб была выше, у устья Даватчанды – 44%) и в нижнем течении первых двух рек (только зрелые производители; в р. Даватчанда лов не проводился). Это указывает на концентрацию готовящихся к нересту производителей у устьев рек и заход в них на нерест, что совпадает с данными Савваитовой и др. (1977а). Голец, изредка встречающийся в Байкале (Соллертинский, 1936), видимо, попадает туда из оз. Фролиха по р. Фролиха.

Питание. Полифаги со склонностью к хищничеству. В выборке 1998 г. 92% массы пищевого комка составляла песчаная широколобка, определенную роль в питании играли куколки хирономид и планктон (Табл. Б5). По данным Мухомедиярова (1942), основу питания составляют мальки гольянов, широколобок и окуней; Редкозубова и Мовчана (1974) – мальки широколобок и других рыб, планктон, личинки хирономид,

ручейников и двустворчатые моллюски; Савваитовой и др. (1977) – в озере личинки широколобок и планктон, в реке – воздушные насекомые.

Общие замечания. Наиболее крупная, мономорфная, хорошо изученная и единственная озерно-речная популяция арктического гольца Забайкалья. Подвидовой статус *S. alpinus erythrinus* не подтверждается современными данными (Алексеев и др., 2000б).

Озеро Светлинское. В течение почти 230 лет популяция арктического гольца из оз. Фролиха оставалась единственной известной популяцией этого вида в бассейне Байкала. Указания на наличие его в некоторых других озерах бассейна (Соллертинский, 1936; Кожов, 1950; Карасев, 1987) не подтверждались (Смирнов, 1980; Выркин, 1986; Каницкий, 1986; подробнее см. раздел 3.2.2.). В 2004 г. арктический голец был найден в безымянном озере, названном Светлинским, экспедицией Иркутского гос. университета и затем изучен в совместных работах (Самусенок и др., 2006, Alekseyev *et al.*, 2009a; Gordeeva *et al.*, 2015).

Озеро Светлинское (55°38' с. ш., 110°31' в. д., 1.7*0.6 км, глубина 35 м, высота 1766 м над ур. м.) расположено на верхнем, перевальном участке межгорной впадины, ограниченной отрогами Баргузинского хребта, в одном из истоков р. Светлая (приток Верхней Ангары) (рис. 8). Озеро находится выше верхней границы лесной зоны; западный, северный и северо-восточный берега образованы крутыми склонами, покрытыми курумниками; юго-восточный берег пологий, здесь котловина озера открывается в сторону широкого плоскогорья, откуда начинается долина Светлой. Озеро состоит из глубоководной части и двух мелководных заливов глубиной до 3-5 м, значительно врезанных в сушу. Максимальные глубины находятся ближе к крутому северо-западному береговому склону. В последней декаде августа прозрачность воды 7 м, температура в приповерхностном слое 13.0°, на глубине 33 м 5.7°С. В литоральной зоне грунты представлены крупными каменными глыбами и валунами, на глубинах более 5 м отмечены серо-коричневые или серые илы с небольшой примесью растительной органики. В литорали полностью отсутствуют макрофиты. Помимо арктического гольца, в озере отмечены обыкновенный голец *Phoxinus phoxinus* и сибирский голец *Barbatula toni*. Следы пребывания человека на озере отсутствуют. В близлежащих озерах голец не найден (рис. 8).

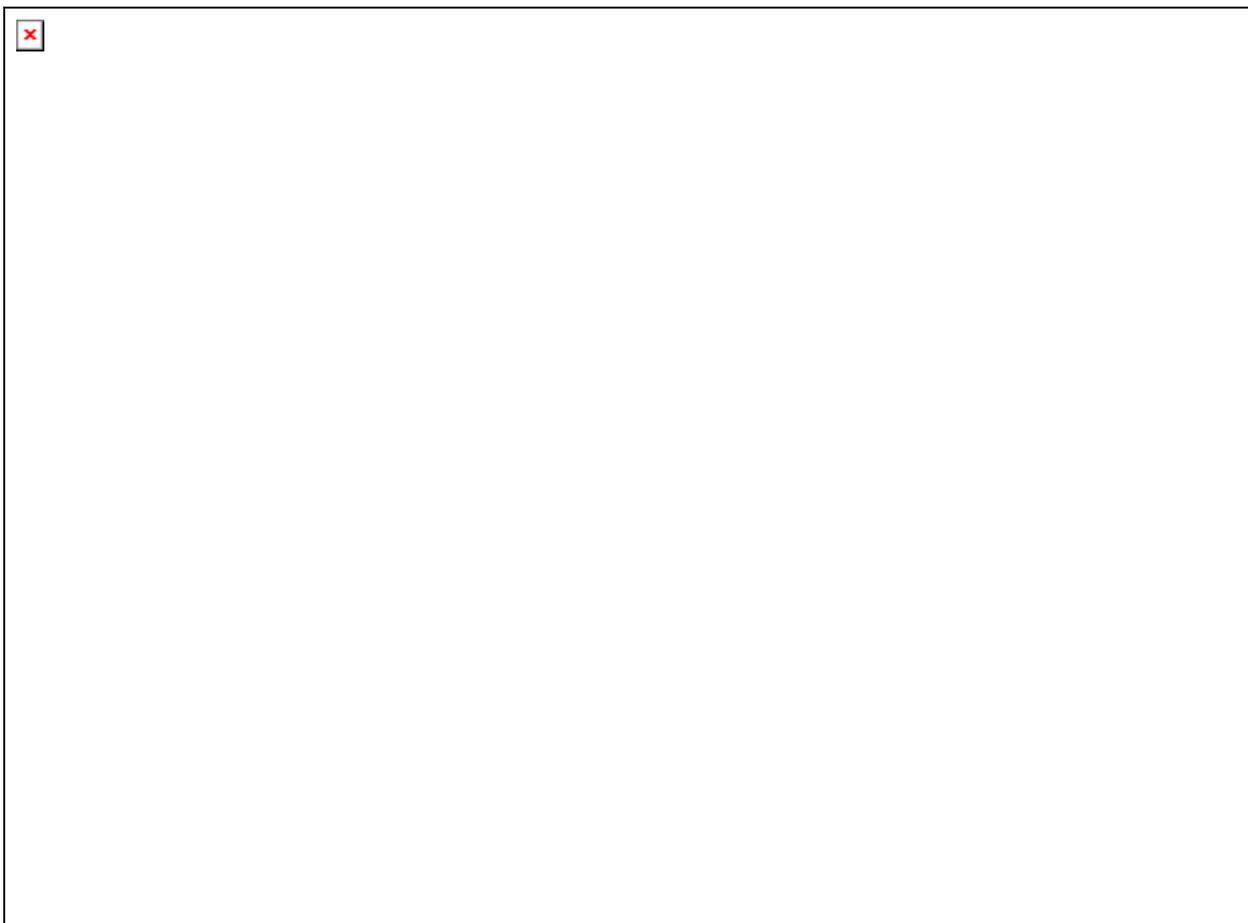


Рис. 8. Географическое положение оз. Светлинское (отмечено крупной стрелкой); мелкими перечеркнутыми стрелками отмечены озера, в которых арктический голец не обнаружен.

Состав выборки. Распределение голецов в выборке имело две выраженные моды (рис. 9), соответствующие карликовой и мелкой формам, разделенным по соотношению возраст-длина как показано на рис. 10. Две наиболее крупные особи в выборке соответствовали по размерам голецам крупной формы из других озер Забайкалья.

Карликовая форма. Длина особей в выборке 10-20 см, масса 4-57 г. *D* 9-10 (9.6); *A* 8-9 (8.2); *P* 12-14 (12.9); *V* 7-9 (8.0); *rb1* 12-14 (12.8); *rb2* 11-13 (11.9); *sb* 31-39(34.8); *ll* 124-136 (129.0); *vt* 65-67 (66.0); *pc* 31-47 (37.1). Длина наибольшей жаберной тычинки у рыб длиной 12-18 (14.8) см – 7-10 (8.2)% длины головы. Голова закругленная или закругленно-коническая, средних размеров, верхняя челюсть не заходит за вертикаль заднего края глаза, у многих особей несколько длиннее нижней (рис. 11а), реже челюсти равной длины, крюк и выемка на челюстях отсутствуют.

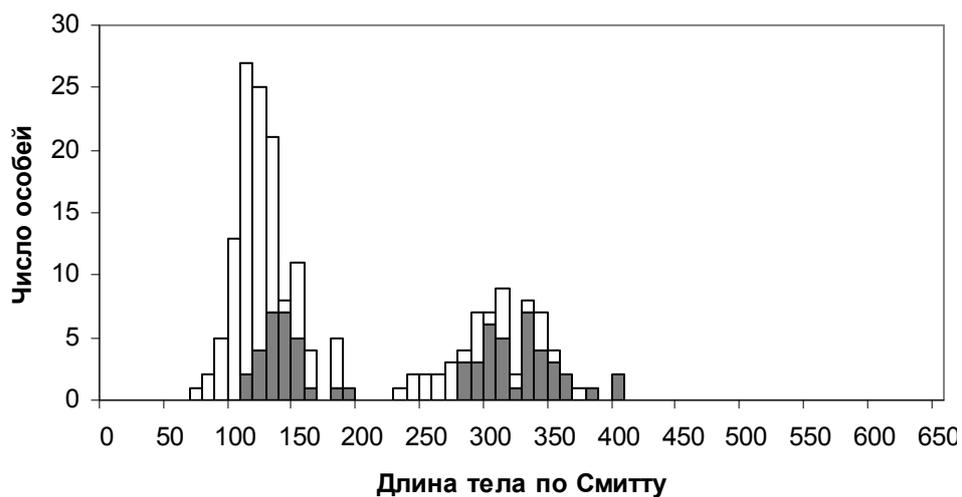


Рис. 9. Распределение гольцов из оз. Светлинское по длине тела. Обозначения как на рис. 6.

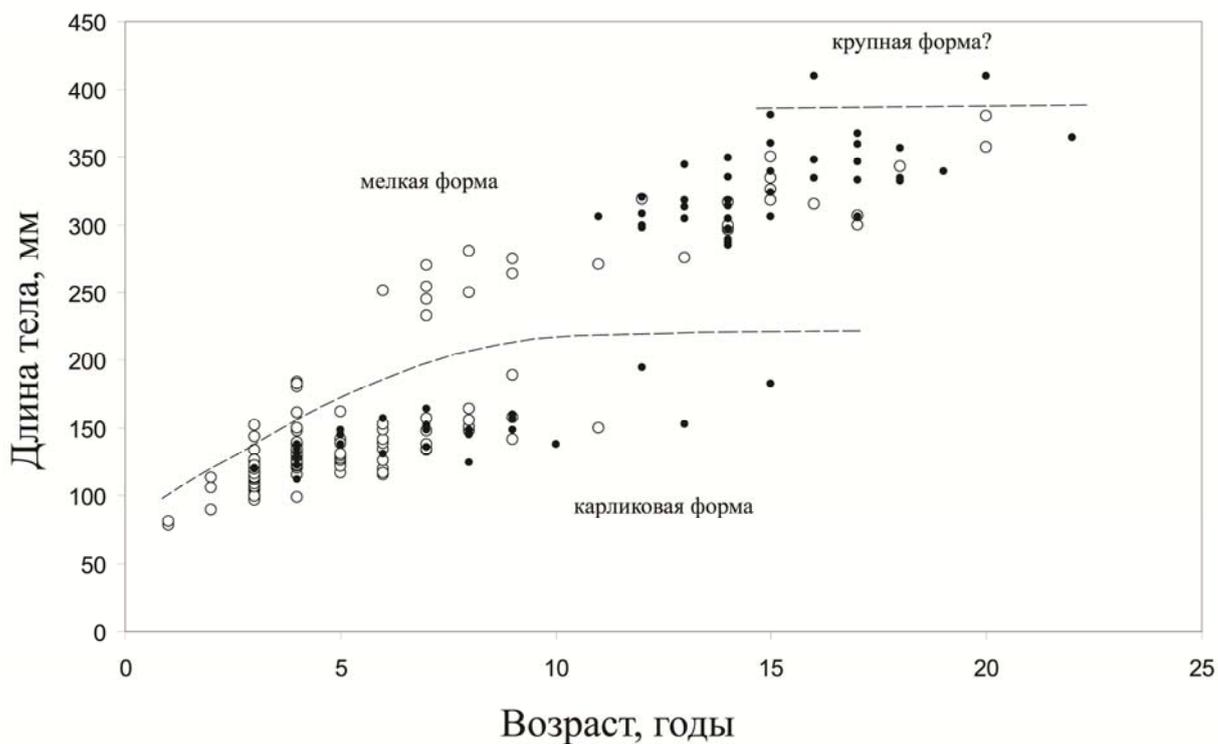


Рис. 10. Соотношение возраст-длина у гольцов из оз. Светлинское. Обозначения как на рис. 7. Граница между карликовой и мелкой формами в возрасте 1-4 лет проведена приблизительно.

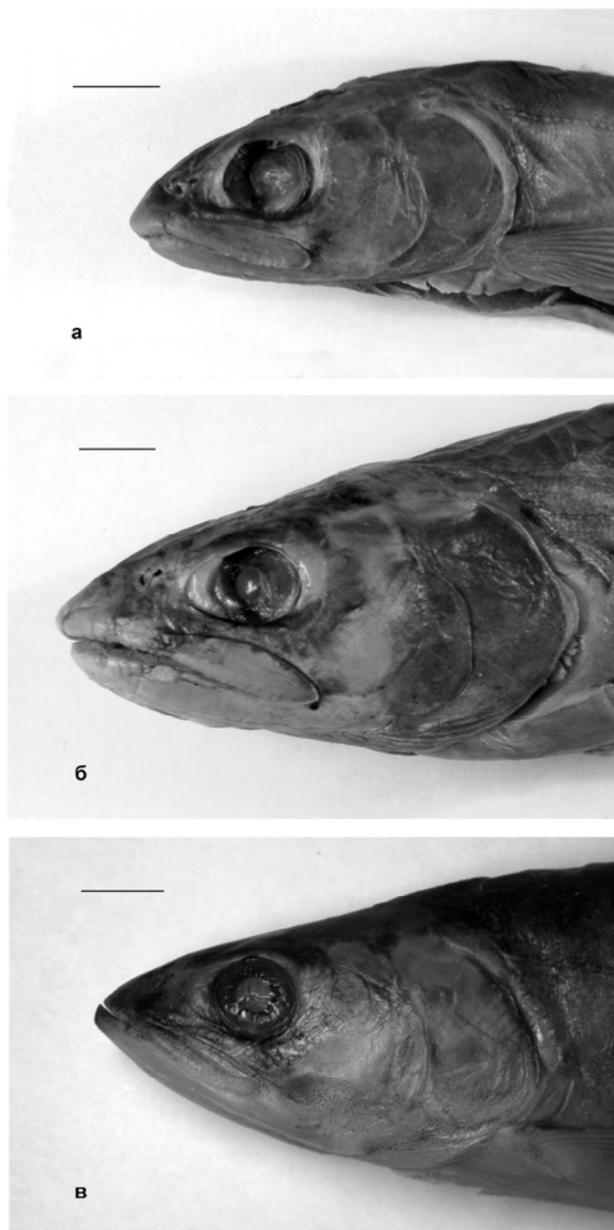


Рис. 11. Головы карликового (а) и мелкого (б) гольцов *Salvelinus alpinus* complex из оз. Светлинское (приведены фотографии особей с полунижним ртом). Для сравнения показана голова мелкого гольца-планктофага из оз. Леприндокан (в) с полуверхним ртом и менее массивными челюстями. Масштаб: 1 см.

Глаз большой, плавники средних размеров, хвостовой выемчатый. Мышцы оранжевые. Тело средней высоты, не прогонистое, истощенные особи не отмечены.

Возраст и рост. Возраст особей в уловах 1-15 лет, особи в возрасте 10 лет и старше встречались единично и были представлены только самками. Темп роста крайне низкий, это одни из наиболее медленно растущих карликовых гольцов Забайкалья. Имеется тенденция к несколько более высокому темпу роста у самок по сравнению с самцами (в возрасте 5-8 лет они больше самцов одинакового возраста в среднем на 5-8 мм и на 2-5 г) (рис. 10, табл. Б6, Б7).

Размножение. Впервые созревают в возрасте 4 лет, отдельные самцы – 3 лет, размер зрелых особей 112 мм и более. Нерест не ежегодный, что не характерно для

гольцов карликовой формы из других озер Забайкалья и, вероятно, связано с высокой плотностью популяции и бедной кормовой базой озера. Нерест, видимо, осенний, сроки его не известны. В уловах самки численно преобладали над самцами (74 : 51). Абсолютная плодовитость самок длиной 138-160 (149) мм и массой 19-38 (28) г – 32-59 (42) икринок, относительная – 1.11-1.81 (1.50) икринок на грамм массы. Диаметр зрелых ооцитов 4.0-4.6 (4.28) мм ($n = 5$). У нескольких самок, пропускающих нерест, обнаружена остаточная икра от прошлогоднего нереста.

Распределение в озере. Встречаются по всему озеру, преобладают в глубоководной зоне. В мелководных заливах ловились редко.

Питание. Зоопланктофаги, в конце лета питались преимущественно каланоидными веслоногими, а также многочисленной в этот период *Bosmina longispina*. В питании, помимо планктона, отмечены в небольших количествах постларвальные стадии амфибиотических насекомых, наземные насекомые, бентос, при этом примерно у 8% особей в желудках обнаружен только бентос и у такого же количества – только насекомые (табл. Б5, Самусенок и др., 2006).

Мелкая форма (рис. А11). Длина особей в выборке 14-38 см, масса 21-406 г. Одни из наиболее крупных представителей мелкой формы гольцов Забайкалья, несколько превышающие принятые ранее для этой формы размеры (Алексеев и др., 2000б; Alekseyev *et al.*, 2002). *D* 9-10 (9.6); *A* 8-9 (8.6); *P* 12-14 (13.0); *V* 8; *rb1* 12-13 (12.8); *rb2* 11-13 (12.4); *sb* 31-36(33.7); *ll* 126-135 (131.1); *vt* 66-67 (66.2); *pc* 34-49 (41.0). Длина наибольшей жаберной тычинки у рыб длиной 27-32(29.9) см - 7-9 (8.1)% длины головы (табл. 2). Голова большая, низкая, коническая, реже закругленно-коническая, рот большой, верхняя челюсть прямая, у рыб длиной 25-30 см достигает вертикали заднего края глаза, длиной более 30 см – заходит за нее. Нижняя челюсть массивная, челюсти равной длины или верхняя длиннее (рис. 11б). Крюк и выемка на челюстях отсутствуют. Тело низкое, прогонистое, плавники средней длины или длинные, хвостовой выемчатый. Мышцы интенсивного красно-оранжевого цвета. Многие особи лошальные, имеют крайне прогонистое тело, характерное для сильно истощенных рыб из перенаселенных популяций.

Возраст и рост. Возраст в уловах 3-22 лет, в выборке преобладают особи старше 10 лет, все рыбы старше 18 лет – самцы. По возрастной структуре сходны с карликовыми гольцами из оз. Большой Намаракит (Алексеев и др., 1997). Имеется

тенденция к более высокому темпу роста у самцов по сравнению с самками в старших возрастах (рис. 10, табл. Б6, Б7).

Размножение. Впервые созревают в возрасте 11, возможно, 10 лет, размер зрелых особей 287 мм и более. Нерест не ежегодный, видимо, осенний, сроки его не известны. Соотношение самцов и самок в уловах примерно равное (30:35). Абсолютная плодовитость самок длиной 285-348(312) мм и массой 217-280 (257) г – 287-436 (372) икринок ($n = 16$), относительная – 1.28-1.67 (1.49) икринок на грамм массы ($n = 5$). Диаметр зрелых ооцитов 3.4-4.5 (4.00) мм ($n = 16$). У нескольких самок, пропускающих нерест, обнаружена остаточная икра от прошлогоднего нереста.

Распределение в озере. Встречаются по всему озеру, преобладают в прибрежной мелководной зоне вдоль всей береговой линии.

Питание. Зоопланктофаги, в конце лета заметную роль в питании играли половозрелые циклопы *Cyclops scutifer*, а также *B. longispina*. В питании помимо планктона отмечены в небольших количествах бентос, постларвальные стадии амфибиотических насекомых, наземные насекомые и рыба – преимущественно арктические гольцы (карликовые и молодь), а также гольяны *Phoxinus phoxinus* и сибирские гольцы *Barbatula toni* (табл. Б5, Самусенок и др., 2006).

Крупная форма? В выборке имелись два зрелых самца в возрасте 16 и 20 лет, каждый длиной 410 мм, сходные с гольцами мелкой формы по внешнему виду и меристическим признакам, но соответствующие по размерам хищным гольцам крупной формы из ряда других забайкальских популяций. В связи с малочисленностью таких рыб в уловах и отсутствием четких отличий по соотношению возраст-длина от мелких гольцов (рис. 10), до получения дополнительных данных мы воздерживаемся от классификации этих особей.

Различия форм и их отличия от гольцов из оз. Фролиха. Значения меристических признаков и относительной длины жаберных тычинок у карликовых и мелких гольцов близки, наибольшие различия наблюдаются по числу пилорических придатков. Обе формы значительно отличаются от гольцов из оз. Фролиха по ряду меристических признаков (табл. 2), в частности, по числу жаберных тычинок и ветвистых лучей в брюшном плавнике. При анализе методом главных компонент значительные различия гольцов двух озер выявляются по первой ГК (рис. 12).

Таблица 2. Меристические признаки и относительная длина жаберных тычинок арктических гольцов из озер бассейна Байкала

Признаки	1. Светлинское, карликовые, АС 125-183(149), $n = 25^{1)}$			2. Светлинское, мелкие, АС 271-380(330), $n = 25^{2)}$			3. Фролиха, АС 330-418(364), $n = 20$			CD			r_{zh}		
	<i>lim</i>	$M \pm m$	σ	<i>lim</i>	$M \pm m$	σ	<i>lim</i>	$M \pm m$	σ	1-2	1-3	2-3	1-2	1-3	2-3
<i>D</i>	9-10	9.6 ± 0.10	0.51	9-10	9.6 ± 0.10	0.50	9-11	10.2 ± 0.13	0.59	0.004	<u>0.539</u>	<u>0.506</u>	0.999	<u>0.813</u>	<u>0.825</u>
<i>A</i>	8-9	8.2 ± 0.09	0.43	8-9	8.6 ± 0.10	0.51	8-10	9.2 ± 0.11	0.49	0.340	<u>0.984</u>	<u>0.592</u>	0.945	<u>0.438</u>	<u>0.669</u>
<i>P</i>	12-14	12.9 ± 0.10	0.49	12-14	13.0 ± 0.11	0.54	12-13	12.6 ± 0.11	0.51	0.039	0.369	0.391	0.998	0.915	0.898
<i>V</i>	7-9	8.0 ± 0.06	0.29	8	8.0 ± 0.00	0.00	9	9.0 ± 0.00	0.00	0.000	<u>3.464</u>	-	0.959	<u>0.200</u>	<u>0.000</u>
<i>rb1</i>	12-14	12.8 ± 0.11	0.58	12-13	12.8 ± 0.09	0.44	11-14	12.2 ± 0.16	0.75	0.039	0.491	0.516	0.957	0.831	<u>0.769</u>
<i>rb2</i>	11-13	11.9 ± 0.11	0.57	11-13	12.4 ± 0.13	0.64	11-13	11.7 ± 0.13	0.57	0.364	0.193	<u>0.546</u>	0.928	0.981	0.852
<i>sb</i>	31-39	34.8 ± 0.37	1.84	31-36	33.7 ± 0.29	1.46	28-33	30.6 ± 0.30	1.32	0.351	<u>1.358</u>	<u>1.126</u>	0.858	<u>0.299</u>	<u>0.419</u>
<i>ll</i>	124-136	129.0 ± 0.51	2.57	126-135	131.1 ± 0.46	2.31	131-138	133.5 ± 0.44	1.99	0.434	<u>0.978</u>	<u>0.542</u>	0.818	<u>0.336</u>	<u>0.555</u>
<i>vt.</i>	65-67	66.0 ± 0.12	0.61	66-67	66.2 ± 0.09	0.44	64-67	65.4 ± 0.18	0.82	0.191	0.447	<u>0.668</u>	0.917	0.862	<u>0.632</u>
<i>pc</i>	31-47	37.1 ± 0.74	3.70	34-49	41.0 ± 0.72	3.64	36-50	42.3 ± 0.81	3.64	<u>0.542</u>	<u>0.714</u>	0.177	0.787	<u>0.539</u>	0.856
<i>lsb, % c</i>	среднее 6.9-9.7	8.2 ± 0.14	0.72	7.1-9.2	8.1 ± 0.24	0.72				0.230	0.954	0.563	0.917	0.621	0.648

Примечание. ¹⁾ – для *pc* $n = 36$; ²⁾ – для *pc* $n = 62$; для *lsb* $n = 9$ (только особи < 320 мм, в среднем 299 мм); *lim* – пределы варьирования, $M \pm m$ – среднее значение и его ошибка, σ – среднее квадратическое отклонение. *D* – число ветвистых лучей в спинном, *A* – анальном, *P* – грудном, *V* – брюшном плавнике; *rb1* – число жаберных лучей слева, *rb2* – справа; *sb* – число жаберных тычинок, *ll* – число чешуй в боковой линии, *vt.* – число позвонков, *pc* – число пилорических придатков, *lsb* – длина наибольшей жаберной тычинки (в % длины головы). *CD* – коэффициент различия Майра, r_{zh} – показатель сходства (Животовский, 1979). При расчете r_{zh} число чешуй объединялось в классы по 2, пилорических придатков – по 3. Жирным шрифтом выделены значения *CD* в тех случаях, когда различия средних значимы, и значения r_{zh} , отличные от 1 по критерию идентичности *I* (Животовский, 1979), при $p < 0.05$ (жирный прямой шрифт), $p < 0.01$ (жирный курсив) и $p < 0.001$ (жирный подчеркнутый курсив).

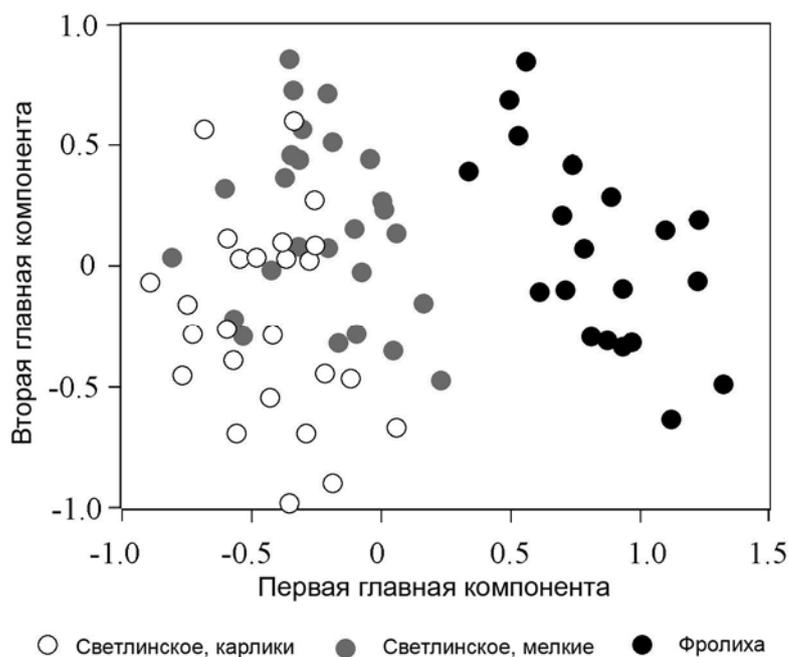


Рис. 12. Распределение гольцов из оз. Светлинское (карликовая и мелкая формы) и оз. Фролиха в пространстве первых двух главных компонент (10 меристических признаков)

Карликовые и мелкие гольцы различаются по темпу роста и продолжительности жизни, у последних она наибольшая среди всех мелких гольцов Забайкалья (Алексеев и др., 2000а; Алексеев, 2001) и вообще всех гольцов из этого региона, за исключением карликов из оз. Большой Намаракит.

В конце лета пищевые спектры карликовых и мелких гольцов сильно перекрываются (индекс Хорна 0.97) за счет почти полного перекрывания по основному виду пищи – планктону. Пищевая конкуренция ослабляется за счет потребления гольцами двух форм разных планктонных веслоногих на разных глубинах и за счет высокой численности *B. longispina*.

Общие замечания. Находка арктического гольца в оз. Светлинское свидетельствует о более широком распространении этого вида в бассейне Байкала, чем было известно ранее. Тем не менее, число его популяций здесь значительно меньше, чем в забайкальской части бассейна Лены. Видимо, это является следствием как меньшего размера байкальской части ареала, так и ограниченного проникновения гольцов в бассейн Байкала через водораздел из бассейна верхней Лены.

Озеро Светлинское – самое высокогорное из населенных арктическим гольцом

озер на территории Забайкалья и России в целом. Популяции гольца, обитающие на столь значительной и еще большей высоте (до 2792 м), известны в Альпах (Steinböck, 1949; Reisinger, 1953; Balon, Penczak, 1980; Reimer, 1985). Однако, по мнению Печланера (Pechlaner, 1984), в большинство высокогорных альпийских озер, расположенных выше границы леса, арктический голец был вселен человеком в 15-16 веках. Таким образом, популяцию оз. Светлинское можно отнести к числу самых высокогорных популяций арктического гольца в мире, естественное происхождение которых не вызывает сомнения.

Степень морфологической дивергенции карликовой и мелкой форм гольца в оз. Светлинское очень мала (среднее по меристическим признакам значение показателя сходства Животовского $r_{zh}=0.90$). В то же время, различия в частотах аллелей микросателлитных локусов и аллельном разнообразии (раздел 5.3.3.) свидетельствуют о наличии определенной степени репродуктивной изоляции между формами, что подтверждается и отсутствием трансформаций между ними (раздел 5.2.1.2).

Несмотря на питание планктоном, обе формы из оз. Светлинское морфологически более сходны с гольцами-бентофагами (Alekseyev *et al.*, 2002; Jonsson, Jonsson, 2001), т.к. имеют короткие и относительно немногочисленные жаберные тычинки, большую голову с массивными челюстями, часто полунижний рот. Возможно, это связано с относительно недавним заселением гольцами этого высокогорного озера, позднее освободившегося от ледника по сравнению с другими, расположенными на меньшей высоте, гольцовыми озерами Забайкалья, и меньшим временем их эволюции в сторону планктофагии.

Морфологические отличия гольцов из оз. Светлинское от гольцов из оз. Фролиха показывают, что в бассейне Байкала, так же как и в бассейне Лены (Alekseyev *et al.*, 1999; Алексеев и др., 2000б), имеет место значительная межпопуляционная изменчивость по меристическим признакам, хотя здесь пока не найдены многотычинковые формы гольцов со средним числом жаберных тычинок более 36, подобные тем, что встречаются в некоторых озерах бассейнов Витима и Олекмы.

Популяция озера Светлинское – единственная в Забайкалье, не испытавшая антропогенного воздействия в силу ее удаленности. Ее можно рассматривать как эталон полиморфной популяции гольца, не затронутой влиянием человека.

Озеро Амут. Оз. Амут (56°31.5' с.ш., 112°00' в.д., не путать с одноименным озером в бассейне р. Баргузин) – относительно крупное (4.1*0.7 км, глубина до 29 м) озеро, расположенное в бас. Верхней Ангары (Байкала) на высоте 936 м над ур. моря, вблизи от Байкало-Ленского водораздела. Озеро вытянуто в широтном направлении, южный и северный берега крутые, покрытые лесом и, в северо-западной части, курумниками. Мелководная зона практически не выражена, береговой свал начинается в 2-5 м от береговой линии, небольшое мелководье имеется только в западном конце озера. Максимальные глубины расположены в восточной части. Из восточного конца озера вытекает река Амутбира, впадающая в р. Чуро, крупный приток Верхней Ангары. Западная оконечность озера находится в 3 км от р. Правая Мама (бас. Витима-Лены), от которой отделена заболоченной равниной. Температура воды в конце июля-начале августа у поверхности 17-18°C, на глубине 10 м – 11°C. В 2010 г. в оз. Амут нами совместно с сотрудниками ИГУ обнаружена третья в бассейне Байкала популяция арктического гольца. В озере также отмечены обыкновенный *Phoxinus phoxinus* и озерный *Ph. percnurus* гольяны, сибирский голец *Barbatula toni* и пестроногий подкаменщик *Cottus poecilopus*.

Состав выборки. Несмотря на широкие пределы варьирования размеров зрелых особей в выборке (от 22 до 55 см, рис. 13), соотношение возраст-длина (рис. 14) не дает оснований для выделения форм, различающихся по темпу роста, хотя наличие нескольких зрелых рыб длиной 22-24 см в возрасте 6-7 лет, отстающих в росте от других особей этих возрастных классов, не позволяет исключить подразделенности популяции. В выборке преобладают экземпляры длиной по Смитту до 37 см, реже встречаются более крупные особи длиной 39-48 см (рис. А12).

Описание. Длина особей в выборке 14-48(55) см, масса 21-1022 г. *D* 9-10 (9.4); *A* 7-9 (8.2); *P* 12-14 (13.1); *V* 8-9(8.6); *rb1* 12-14 (12.7); *rb2* 11-13 (12.1); *sb* 32-41 (35.4); *ll* 129-144 (134.2); *vt* 63-67 (66.1); *pc* 37-59 (46.7). Длина наибольшей жаберной тычинки у особей длиной 14-25 см 9.5-13.5 (11.8)% длины тела.

Возраст и рост. Возраст рыб в уловах 3-14, преимущественно 7-8 лет, рост относительно равномерный, с небольшим замедлением после 7 лет (рис. 14; табл. Б8). В выборке также имеется сушеная голова гольца, имевшего длину около 550 мм и возраст 14 лет.

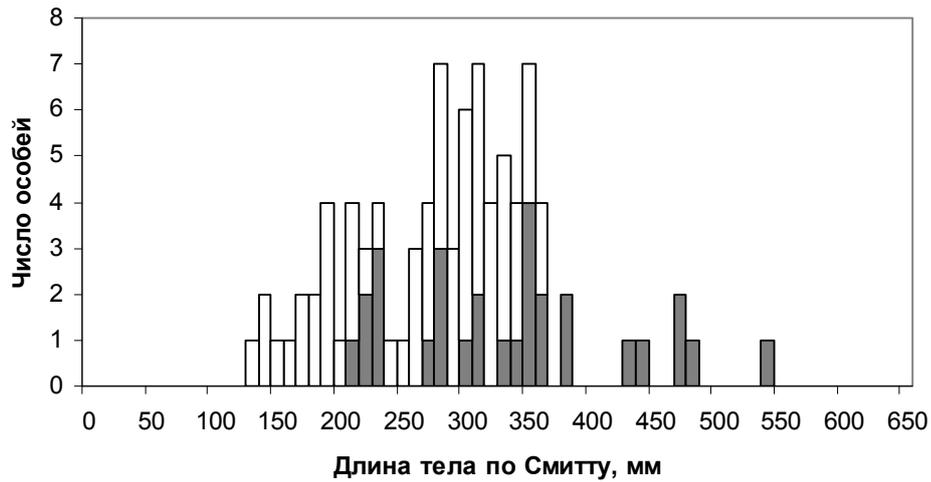


Рис. 13. Распределение гольцов из оз. Амут по длине тела. Обозначения как на рис. 6.

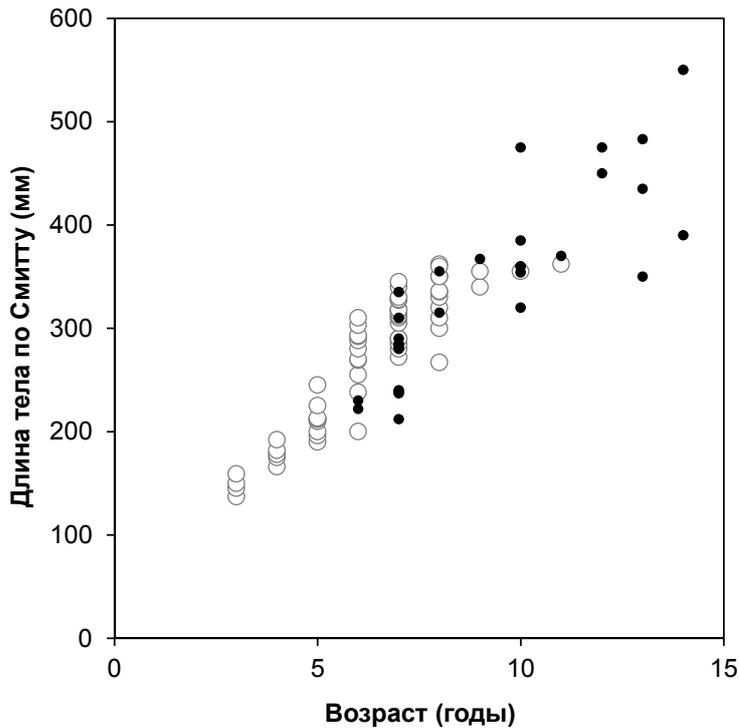


Рис.14. Соотношение возраст-длина у гольцов из оз. Амут. Обозначения как на рис.7.

Размножение. Созревают в возрасте 6-7 лет. Соотношение полов равное; половозрелые рыбы, составлявшие меньшую часть уловов, находились на II-III, III и III-IV стадиях зрелости; индивидуальная абсолютная плодовитость четырех самок 620-1055 икринок. Отмечены также пропускающие нерест самки с гонадами на VI-II стадии с остаточными икринками от прошлогоднего нереста в полости тела.

Общие замечания. Важная зоогеографическая находка. Судя по структуре водораздела и наличию популяций арктического гольца в бас. Правой Мамы, район

оз. Амут представляется тем местом, где этот вид мог проникнуть из бас. Лены в бас. Байкала. Популяция находится в удовлетворительном состоянии.

4.1.3. Арктические гольцы из бассейна Лены

Большинство известных населенных гольцом озер северного Забайкалья (27 из 30) относится к бассейнам трех притоков Лены - Чаи, Витима и Олекмы.

4.1.3.1. Арктические гольцы из бассейна Чаи

На бассейн Чаи приходится лишь небольшая часть забайкальского ареала арктического арктического гольца. Гольцы обнаружены в четырех озерах, расположенных в самых верховьях бассейна (рис. 1б); опубликованы данные по их морфологии, росту, питанию и генетике (Алексеев и др., 2000б; Алексеев, 2001; Alekseyev *et al.*, 1999, 2002, 2009; Gordeeva *et al.*, 2015).

Озеро Номама. Озеро Номама (56°16' С.Ш., 110°16.5' В.Д.) - одно из относительно крупных населенных гольцом озер Забайкалья, расположено в северных отрогах Верхнеангарского хребта в непосредственной близости от границы бассейна Байкала. Находится на высоте 1302 м над уровнем моря в узкой межгорной долине, вытянуто в направлении с юго-юго-востока на северо-северо-запад, имеет длину 5 км, ширину 0.6 км, максимальную глубину 35 м. Из озера вытекает короткая (3 км) р. Номама, впадающая в р. Асектамур, приток р. Чаи. Помимо арктического гольца, в нем обитают ленок *Brachymystax lenok* (острорылая форма), байкалоленский хариус *Thymallus arcticus baicalolenensis*, обыкновенный голяк *Phoxinus phoxinus*, налим *Lota lota* и пестроногий подкаменщик *Cottus poecilopus*. В 1960-1980-е годы в районе озера велись геологические изыскания, и оно активно облавливалось, в настоящее время антропогенная нагрузка на него снизилась.

Состав выборки. В озере многочисленна мелкая форма гольца и единично попадаются гольцы крупной формы, последняя представлена в выборке одной особью (рис. 15).

Мелкая форма (рис. А13). Длина в выборке 15-38 см, масса 24-550 г. *D* 9-10 (9.4); *A* 7-9 (8.0); *P* 12-13 (12.8); *V* 8-9 (8.2); *rb1* 11-13 (12.1); *rb2* 11-12 (11.3); *sb* 31-35 (32.8); *ll* 128-137 (132.3); *vt* 63-66 (65.1); *pc* 37-53 (43.4), длина наибольшей жаберной тычинки у рыб длиной 26-32 см 8.5-11.2 (9.8)% длины головы.

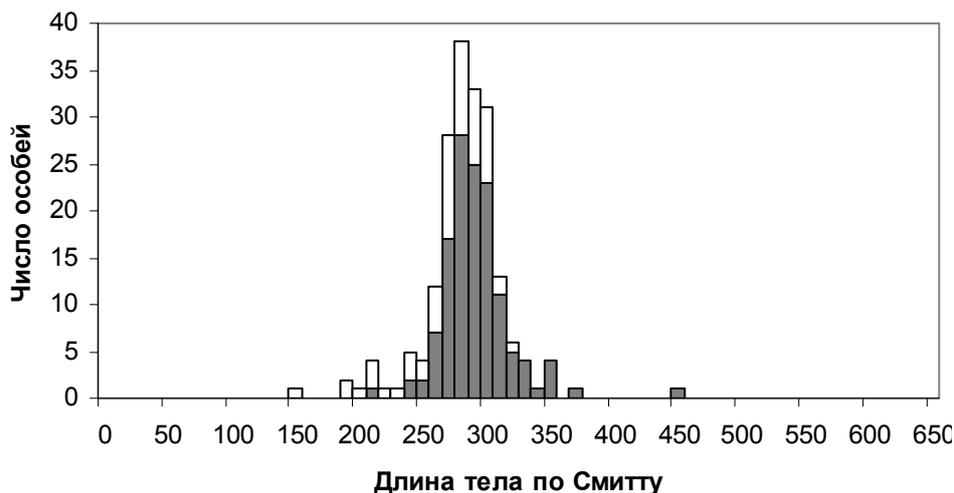


Рис.15. Распределение гольцов из оз. Номама по длине тела. Обозначения как на рис. 6.

Тело прогонистое, голова сравнительно небольшая, коническая, рот большой, челюсти равной длины, верхняя прямая, обычно достигает вертикали заднего края глаза или заходит за нее, крюк и выемка на челюстях отсутствуют. Плавники средней длины, хвостовой выемчатый. Окраска типичная: спина темная, бока серые, в нижней части серо-розовые или желтовато-серые, брюшко розовое, желтое, реже белое или ярко-красное. Мальковые полосы у взрослых рыб отсутствуют. Имеются светлые (розовые, желтоватые) пятна на теле – многочисленные или малочисленные. Спинной и хвостовой плавники серые, остальные красноватые, с серыми центральными областями, первые лучи брюшных и анального плавников белые.

Возраст и рост. Относятся к числу наиболее крупных и быстрорастущих гольцов мелкой формы. Возраст в уловах 3-13 лет, преобладают особи в возрасте 8-10 лет. Темп роста относительно высок, существенного его замедления после созревания не наблюдается (рис. 16). Самцы растут быстрее самок, в возрастных группах 8-11 лет они крупнее самок того же возраста в среднем на 1.5 см и 40 г. Особи старших возрастных групп (12, 13 лет) представлены в уловах только самцами (табл. Б9). Из 4 наиболее крупных гольцов мелкой формы в возрасте 10-13 лет, у которых были изучены срезы плавниковых лучей, у одного (возраст 11 лет) отмечено резкое ускорение роста после 9 лет.

Размножение. Самцов в уловах в 2.5 раза больше, чем самок (167:67). Самцы и

самки впервые созревают в возрасте 8 лет, после созревания большинство рыб нерестится ежегодно. По опросным данным, нерест происходит поздней осенью и продолжается до января.

Распределение в озере. Гольца ловили на береговом свале северо-западного берега на глубине до 20-25 м. В открытой части озера на глубине изредка ловилась молодь длиной около 20 см.

Питание. Типичные бентофаги. В питании в июне 1997 г. преобладали личинки жуков-плавунцов и моллюски, в июле 1999 г – моллюски; бентосные организмы в питании были также представлены личинками хирономид, ручейников и гаммарусами. На втором месте в пищевом комке находились субимаго ручейников и куколки хирономид, в июле 1999 г. определенную роль в питании играл планктон (табл. Б5, Самусенок, 2000; Alekseyev *et al.*, 2002).

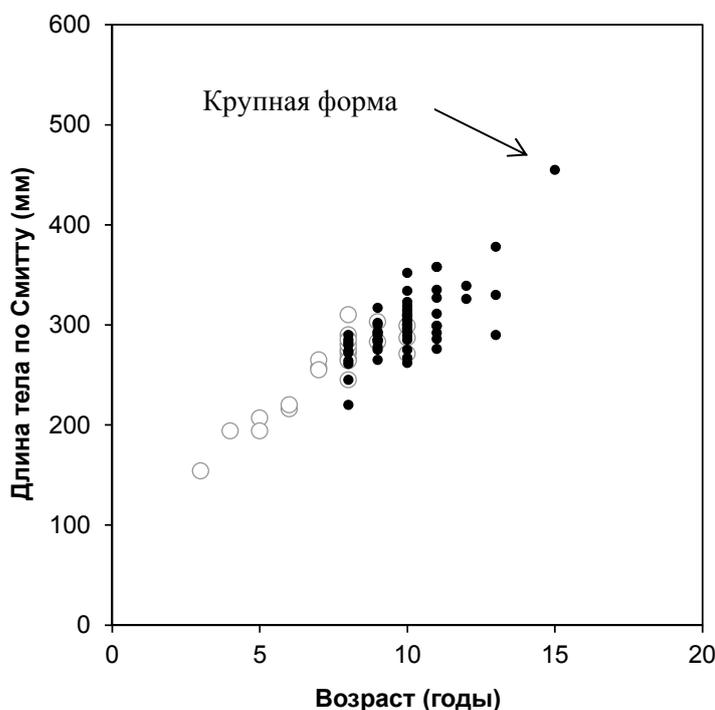


Рис. 16.

Соотношение возраст-длина у гольцов из оз. Номама. Обозначения как на рис. 7.

Крупная форма. В выборке имелась одна особь крупной формы, зрелый самец длиной 45.5 см и массой 1100 г в возрасте 15 лет (рис. А13). Его меристические признаки укладываются в пределы варьирования признаков у мелкой формы. Этот голец был очень высокотелым, имел коническую голову с большим ртом (верхняя челюсть заходила за вертикаль заднего края глаза) длинные плавники, слабо выемчатый, почти усеченный хвостовой плавник. Окраска неяркая: спина темно-серая, брюхо розовое, бока серые с мелкими (выше боковой линии) и среднего

размера (ниже боковой линии) светлыми пятнами. Моллюски составляли 95% массы пищевого комка, в желудке также обнаружены личинки жуков-плавунцов и один пестроногий подкаменщик. Судя по срезу плавникового луча, эта особь росла равномерно в течение жизни и не трансформировалась в крупную форму из мелкой. По сообщению оленеводов, в озере изредка ловятся гольцы массой более 2 кг.

Общие замечания. Находящаяся в относительно стабильном состоянии популяция гольцов-бентофагов с простой структурой.

Озера в верховьях р. Огиендо. В верховьях реки Огиендо (приток р. Нюсидек, впадающей в р. Чаю) расположен каскад из 4 озер, обозначенных нами (сверху вниз) как Огиендо 1-4. В нижнем озере Огиендо-4, по достоверным опросным сведениям, до 1960-х – 1970-х годов имелась популяция арктического гольца, видимо уничтоженная базировавшейся на его берегах геологической партией, нами голец в нем не найден. В оз. Огиендо-3 в 1997 г. мы ловили немногочисленных гольцов, в 1999 г. в нем их обнаружить уже не удалось. Озеро Огиендо-2 очень маленькое и населено только хариусом. Оз. Огиендо-1 наиболее труднодоступное и (по данным на 1999 г.) единственное в верховьях р. Огиендо, в котором сохранился арктический голец.

Оз. Огиендо-1. Оз. Огиендо-1 (56 °18'с.ш., 110 ° 31,5' в.д.) имеет длину 0.9 и ширину 0.5 км, максимальную глубину 17 м. Одно из наиболее высокогорных гольцовых озер Забайкалья, расположено на высоте около 1580 м над ур.м. Помимо арктического гольца, в нем обитают обыкновенный голяк *Phoxinus phoxinus* и пестроногий подкаменщик *Cottus poecilopus*.

Состав выборки. В выборке представлены весьма многочисленные гольцы мелкой формы и один крупный голец (рис. 17).

Мелкая форма (рис. А14). Длина в выборке 19-34 см, масса 60-315 г. *D* 8-9 (8.8); *A* 7-8 (7.6); *P* 12-13 (12.6); *V* 8-8 (8.0); *rb1* 10-11 (10.9); *rb2* 10-11 (10.5); *sb* 34-40 (36.9); *ll* 120-135 (126.7); *vt* 63-65 (63.8); *pc* 36-48 (43.2), длина наибольшей жаберной тычинки у рыб длиной 27-32 см 7.3-10.5 (9.1)% длины головы. Форма тела типичная для гольцов-бентофагов, без специфических черт. Голова среднего размера, закругленная или коническая, рот большой, челюсти равной длины, верхняя челюсть

прямая или слегка изогнутая, обычно достигает вертикали заднего края глаза, у мелких особей слегка не доходит до нее. Нижняя челюсть мощная. Плавники средних размеров или короткие, хвостовой выемчатый. Спина темная, верхняя часть боков серая или оливковая, нижняя часть и брюхо желтоватые, желто-оранжевые, реже красноватые, у некоторых незрелых рыб брюхо белое. На боках светлые желтоватые пятна, обычно мелкие, реже среднего размера. Мальковые полосы обычно отсутствуют, у некоторых мелких особей проступают на хвостовом стебле. Парные и анальный плавники красно-серые, с белыми первыми лучами.

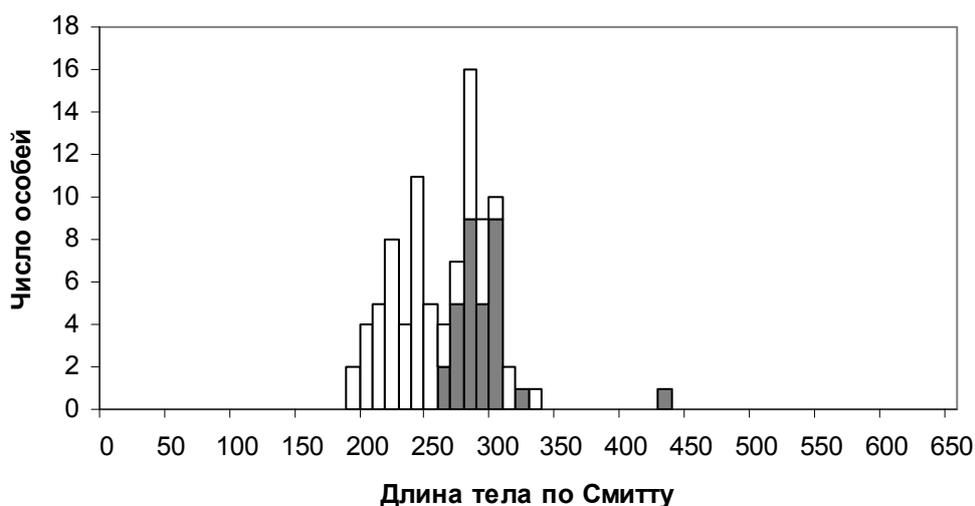


Рис. 17. Распределение арктических гольцов из оз. Огиендо-1 по длине тела.

Обозначения как на рис. 6.

Возраст и рост. Возраст в уловах 4-15 лет, преобладают особи в возрасте 8-11 лет (Рис. 18, Табл. Б10). При расчете данных для таблицы была исключена одна сильно отстающая в росте особь (возраст 12 лет, длина 248 мм, масса 125 г). Резкого замедления темпа роста после созревания не наблюдается. Наибольшие средние годовые приросты длины и массы отмечены с 8 до 10 лет.

Размножение. Не изучено. Половозрелые самки в уловах имели возраст 9 и более, самцы – 10 и более лет. Самцов в уловах в 2 раза больше, чем самок (60:29). У отдельных самок в полости тела имелась остаточная икра от прошлого нереста.

Распределение в озере. Многочисленны на береговом свале

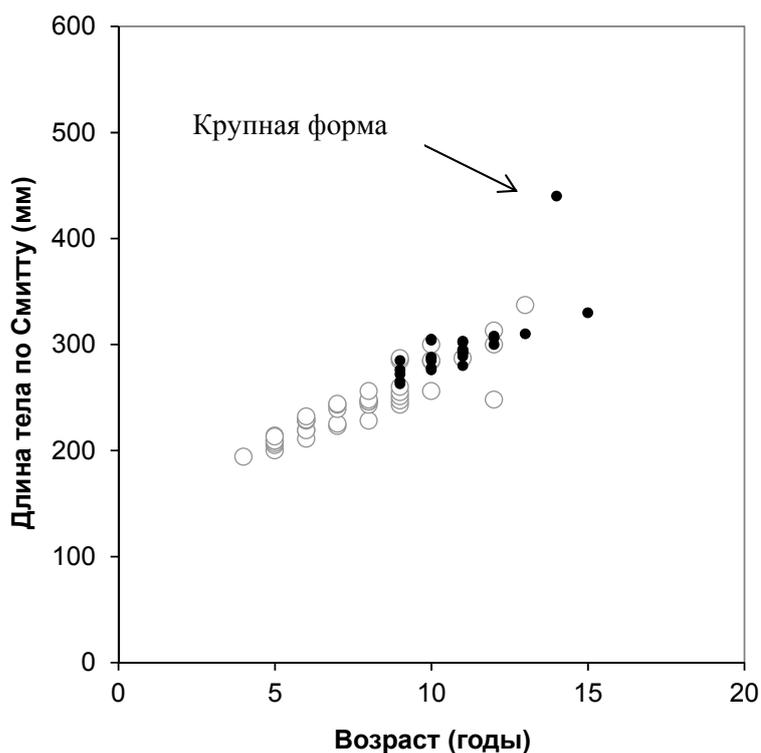


Рис. 18. Соотношение возраст-длина у гольцов из оз. Огиендо-1. Обозначения как на рис. 7.

Питание. Полифаги со склонностью к бентофагии. В питании преобладали собранные с поверхности воды наземные насекомые, на втором месте по массе в пищевом комке находился бентос – почти исключительно моллюски, а также личинки хирономид. Почти такую же долю пищевого комка составляла рыба (гольяны и подкаменщики), но она встречена лишь у немногих особей. Планктон потреблялся, но в небольших количествах (табл. Б5; Самусенок, 2000; Alekseyev *et al.*, 2002).

Крупная форма. Крупный голец (самец с гонадами на II-III стадии зрелости, длина 440 мм, масса 684 г, возраст 14 лет) был сходен с мелкими по внешнему виду (но верхняя челюсть заходила за вертикаль заднего края глаза), меристическим признакам и окраске.

Озеро Огиендо-3. Оз. Огиендо-3 (56 °18'с.ш., 110 ° 27,5' в.д.) меньших размеров, относится к числу самых маленьких из населенных гольцом озер Забайкалья. Находится в 4 км ниже по реке от оз. Огиендо-1, имеет длину 0.7 и ширину 0.3 км, максимальная глубина 14 м, высота над уровнем моря 1409.6 м. Помимо арктического гольца, в нем отмечены байкалоленский хариус *Thymallus arcticus baicalolenensis*, обыкновенный голяян *Phoxinus phoxinus* и сибирский голец *Barbatula toni*. К озеру идет дорога, по которой до него можно доехать на проходимых

грузовых автомобилях даже летом. В настоящее время, однако, в связи со сворачиванием геологических работ в этом районе ею пользуются лишь изредка, в основном, оленеводы.

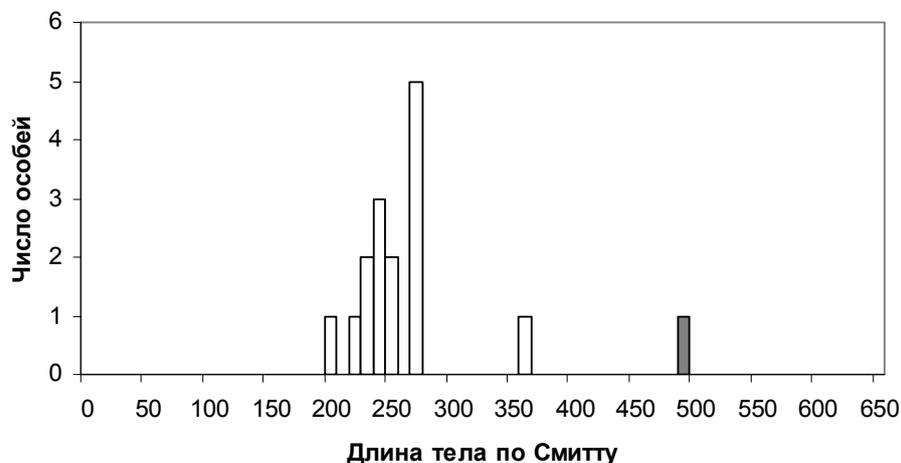


Рис. 19. Распределение гольцов из оз. Огиендо-3 по длине тела. Обозначения, как на рис. 6.

Состав выборки. Малочисленная выборка ($n=16$) включала одного зрелого крупного гольца длиной 49.5 см, одного незрелого длиной 36.5 см и 14 незрелых гольцов меньших размеров (21-28 см), предположительно молодь крупной формы (рис. 19).

Крупная форма (рис. А15). Длина в выборке 21-49.5 см, масса 90-1350 г. *D* 8-10 (8.7); *A* 7-8 (7.8); *P* 13-14 (13.3); *V* 8-9 (8.6); *rb1* 11-12 (11.6); *rb2* 11-12 (11.1); *sb* 34-40 (36.4); *ll* 122-130 (125.7); *vt* 63-65 (64.0); *pc* 38-50 (43.3), длина наибольшей жаберной тычинки у рыб длиной 21-28 см 7.2-10.5 (8.8)% длины головы. У самого крупного гольца тело средней высоты, голова небольшая плавники короткие, хвостовой слабо выемчатый. Верхняя челюсть слегка изогнутая, заходит за вертикаль заднего края глаза. Нижняя челюсть чуть длиннее верхней. Спина темно-оливковая, бока, щеки желто-оливковые, брюхо, верхняя челюсть, конец нижней челюсти желтые, горло, нижняя часть головы белые. На теле многочисленные желтовато-белые мелкие и среднего размера пятна. Спинной и хвостовой плавники серые, спинной с мелкими желтыми крапинками, на хвостовом такие крапинки имеются у основания средних лучей. Грудные, брюшные, анальный плавники красно-серые, с белыми первыми

лучами, нижний луч хвостового плавника светло-серый. У мелких неполовозрелых особей пропорции тела сходные, верхняя челюсть достигает вертикали заднего края глаза или заходит за него. Окраска тусклая, серебристо-серая, имеются мальковые полосы.

Возраст и рост. Возраст самого крупного гольца 12, остальных – 3-8 лет.

Размножение. Не изучено.

Распределение в озере. Ловились в наиболее глубокой центральной части озера.

Питание. Хищники. Все особи питались почти исключительно рыбой. Незначительную часть пищевого комка составлял планктон (табл. Б5; Самусенок, 2000; Alekseyev *et al.*, 2002).

Таблица 3. Меристические признаки и относительная длина жаберных тычинок арктических гольцов из озер бассейна р. Огиендо

Признаки	Огиендо-1				Огиендо-3				CD	r_{zh}
	lim	$M \pm m$	σ	n	lim	$M \pm m$	σ	n		
<i>D</i>	8-9	8.8±0.09	0.41	20	8-10	8.7±0.15	0.60	16	0.111	0.945
<i>A</i>	7-8	7.6±0.11	0.50	20	7-8	7.8±0.11	0.45	16	0.158	0.987
<i>P</i>	12-13	12.6±0.11	0.51	20	13-14	13.3±0.12	0.48	16	<u>0.771</u>	<u>0.615</u>
<i>V</i>	8-8	8.0±0.00	0.00	20	8-9	8.6±0.13	0.50	16	<u>1.250</u>	<u>0.612</u>
<i>rb1</i>	10-11	10.9±0.07	0.31	20	11-12	11.6±0.16	0.62	16	<u>0.782</u>	<u>0.553</u>
<i>rb2</i>	10-11	10.5±0.11	0.51	20	11-12	11.1±0.09	0.34	16	<u>0.792</u>	<u>0.627</u>
<i>sb</i>	34-40	36.9±0.36	1.60	20	34-40	36.4±0.35	1.41	16	0.158	0.949
<i>ll</i>	120-135	127±0.84	3.75	20	122-130	125.7±0.61	2.35	15	0.205	0.858
<i>vt.</i>	63-65	63.8±0.104	0.62	20	63-65	64.0±0.10	0.38	15	0.201	0.944
<i>pc</i>	36-48	43.2±0.82	3.66	20	38-50	43.3±0.92	3.58	15	0.009	0.879
	среднее								0.444	0.797
<i>lsb, % c</i>	7.3-10.5	9.1±0.22	0.98	20	7.2-10.5	8.8±0.25	1.00	14	0.152	

Примечание. Для оценки *lsb* использованы особи длиной 27-32 см (Огиендо-1) и 21-28 см (Огиендо-3). При расчете r_{zh} число чешуй объединялось в классы по 2, пилорических придатков – по 3. Обозначения как в табл. 2.

Общие замечания. Популяции с простой структурой. Гольцы из озер Огиендо-1 и Огиендо-3, несомненно, были связаны общим происхождением, однако между ними имеются различия по числу лучей в грудном и брюшном плавниках и жаберных лучей (Табл. 3). В оз. Огиендо-3 обнаружена только крупная хищная форма, в оз. Огиендо-1 преобладает мелкая. Все это свидетельство того, что в двух озерах существовали самостоятельные популяции и миграция гольцов между ними,

несмотря на относительную близость, была ограничена. Уничтожение гольцов в озерах Огиендо-4 и Огиендо-3 – пример уязвимости забайкальских популяций арктического гольца.

Озеро Кудушкит. Безымянное озеро, обследованное нами совместно с В.П. Самусенком в 1997 и 2009 гг. и названное Кудушкит (56 °33'с.ш., 110 ° 37' в.д.), расположено в северо-западной части хребта Бурпала на высоте 1573 м над уровнем моря. Одно из самых высокогорных населенных гольцом озер Забайкалья (вместе с озерами Североничатское и Огиендо-1). Длина 1 км, ширина 0.3 км, максимальная глубина 17 м. Расположено в горном каре недалеко от осевой части хребта; со всех сторон, за исключением северной оконечности, окружено крутыми каменистыми склонами. Из северной части озера вытекает ручей длиной 9 км, впадающий в р. Кудушкит в 6 км от ее слияния с Чаей. Из рыб в оз. Кудушкит отмечен только арктический голец.

Состав выборки. В уловах присутствуют карликовые и крупные гольцы (рис. А16), взрослые особи этих форм имеют длину, соответственно, менее 23 см и более 33 см (рис. 20). Расхождение ростовых каналов двух форм на графике возраст-длина (рис. 21) становится заметным с возраста 7 лет, но обособляются они с 9-10 лет. Поскольку четкие морфологические различия между формами отсутствуют, незрелые особи моложе 9 лет не могут быть однозначно разделены, приблизительная граница может быть проведена, как показано на рис. 21. В возрасте старше 9 лет имеется несколько промежуточных особей, не отнесенных ни к одной из форм, в частности, два зрелых самца длиной 26 и 30 см в возрасте 10 и 12 лет.

Карликовая форма. Длина в выборке 9-23 см, масса 5-129 г. *D* 9-11 (9.9); *A* 7-8 (7.7); *P* 12-14 (12.9); *V* 8-9 (8.2); *rb1* 11-13 (11.8); *rb2* 10-12 (11.2); *sb* 29-34 (31.3); *ll* 126-136 (130.8); *vt* 64-66 (64.9); *pc* 34-42 (38.7), длина наибольшей жаберной тычинки у рыб длиной 12-22 см 7.1-13.0 (9.6)% длины головы. Габитуально сходны с типичными карликами из ряда других озер Забайкалья, специфических внешних черт не имеют.

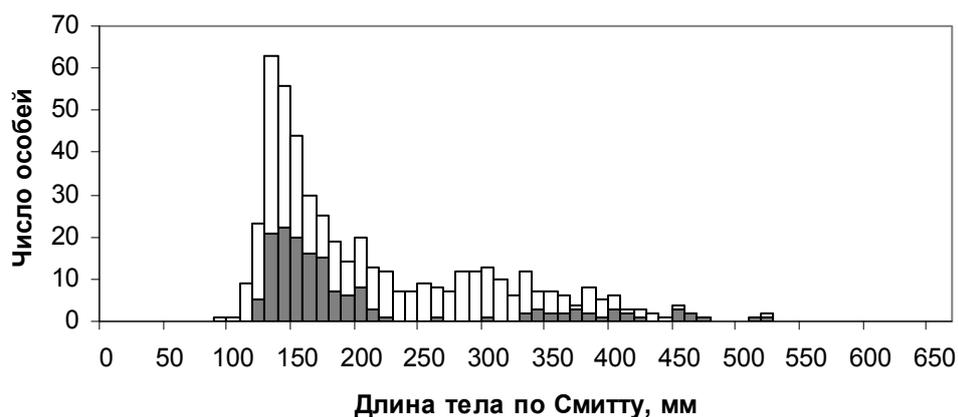


Рис. 20. Распределение арктических гольцов из оз. Кудушкит по длине тела.
Обозначения как на рис. 6.

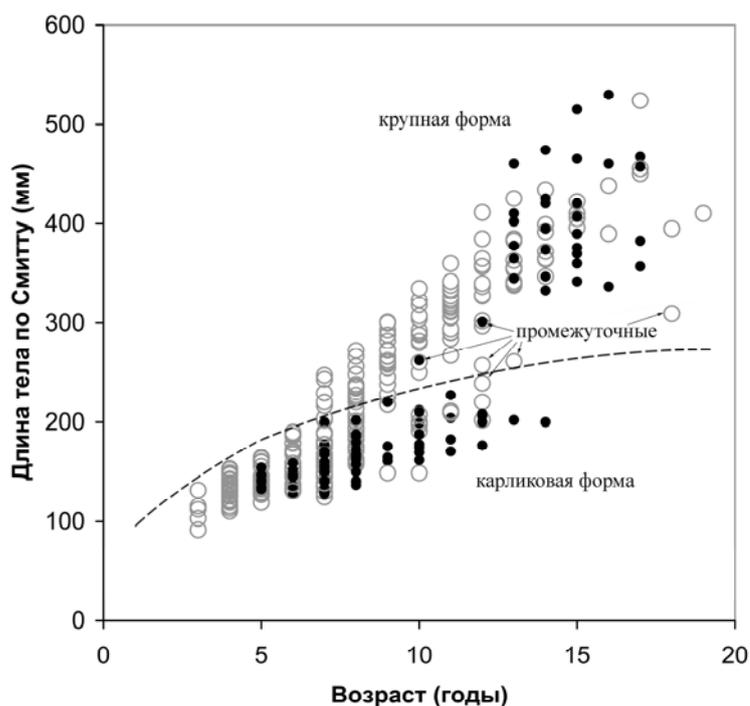


Рис. 21. Соотношение
возраст-длина у
гольцов из оз.
Кудушкит. Пунтирная
линия –
приблизительная
граница между
формами. Обозначения
как на рис. 7.

Возраст и рост. Возраст зрелых особей в уловах 5-14 лет, преобладают 7-летние рыбы. Темп роста низкий, рост замедляется после 5 лет, однако в выборке 1997 г. вновь наблюдается заметное увеличение средних размеров зрелых рыб после 7 лет (табл. Б11). Это связано с тем, что в возрастных группах 6 и 7 лет преобладали особи длиной 13-15 см, а в старших возрастах - длиной 16-20 см. Предполагалось (Алексеев 2000), что это может свидетельствовать о подразделенности карликовой формы. Однако в выборке 2009 г. такие различия не прослеживаются, видимо, они

были вызваны флуктуациями в темпе роста поколений разных лет. Темп роста несколько выше у самцов.

Размножение. Самцы впервые созревают в возрасте 5, самки – 7 лет при длине 13 и более см. Соотношение самцов и самок равное (134:126). В период наблюдений гонады у готовящихся к нересту самцов и самок находились на III, III-IV и IV стадиях зрелости, а у двух самцов – на V стадии (1997 г.), что свидетельствует о приближавшемся нересте. Абсолютная плодовитость самок длиной 138-227(172) мм и массой 22-129(48) г – 46-141(73) икринок ($n=17$), относительная – 1.05-2.14(1.43) икринок на грамм массы ($n = 15$). Диаметр зрелых ооцитов в выборке 1997 г 3.8-4.6 (4.3) мм ($n = 5$), в выборке 2009 г. 3.2-4.3 (3.8) мм ($n = 7$) (видимо, не окончательный размер икры). У нескольких самок, пропускавших нерест, обнаружена остаточная икра от прошлогоднего нереста.

Распределение в озере. Были многочисленны на береговом свале в северо-западной части озера, где проводился лов и, видимо, столь же многочисленны по всему его периметру.

Питание. Зоопланктофаги, на втором месте в питании находились куколки хирономид; доля бентоса в пищевом комке незначительна. 28% желудков оказались пустыми (табл. Б5, Самусенок, 2000; Alekseyev *et al.*, 2002).

Крупная форма. Длина в выборке 20-53 см, масса 56-1750 г. *D* 9-11 (10.1); *A* 7-9 (7.9); *P* 12-14 (13.5); *V* 8-9 (8.7); *rb1* 11-12 (11.7); *rb2* 11-12 (11.3); *sb* 30-34 (32.1); *ll* 129-140 (134.3); *vt* 64-66 (64.8); *pc* 37-50 (43.3), длина наибольшей жаберной тычинки у рыб длиной 20-26 см 7.4-11.2 (9.6)% длины головы. Тело прогонистое, самые крупные половозрелые экземпляры более высокотелые. Спина темная, бока оливковые, брюхо оранжевое. На боках многочисленные белые или розоватые пятна – выше боковой линии более мелкие, ниже – довольно крупные, неправильной формы.

Возраст и рост. Гольцы, которые не созревают при длине <22 см, с 9 лет практически перестают перекрываться с карликами по размерам. В связи с этим при расчете данных для табл. Б12 использованы рыбы 9 лет и старше. Максимальный отмеченный возраст 19 лет, в уловах преобладают 9-11-летние рыбы. Относятся к наиболее медленно растущим гольцам крупной формы Забайкалья, больших размеров достигают за счет большой продолжительности жизни. Самцы растут несколько быстрее самок. Судя по наблюдаемым данным (рис. 21, табл. Б12) и ростовым

паттернам на срезах плавниковых лучей, темп роста ускоряется после 5-7 лет и остается стабильным до конца жизни, либо у некоторых особей замедляется в последние годы. Изменения ширины годовых зон на срезах лучей указывают на то, что некоторые крупные гольцы трансформируются в течение жизни из карликовых (см. подробнее раздел 5.2.1.2.). В выборке 1997 г. обнаружено 4 крупные трансформировавшиеся особи из 22, у которых были сделаны срезы лучей, а также одна, отнесенная к промежуточным (отстающая в росте 18-летняя самка, которая, судя по срезу, нерестилась в возрасте 13 лет при размерах, близких к крупным карликам, после чего темп ее роста несколько увеличился). Три незрелые промежуточные особи в возрасте 12-13 лет, возможно, находились в процессе трансформации, однако срезы их плавниковых лучей не изучались.

Размножение. Самок в уловах в 1.2 раза больше, чем самцов (98:79). Минимальный возраст зрелых самок в выборке 13, самцов – 14 лет. В конце августа зрелые самцы имели гонады на III и IV, самки – на IV стадии зрелости. Плодовитость самки длиной 46.7 см и массой 980 г в выборке 1997 г. – 1420 икринок, относительная плодовитость – 1.45 икринок на грамм массы; диаметр икры – 4.2 мм; в выборке 2009 г. абсолютная плодовитость самок длиной 333-410(365) мм и массой 355-685(469) г – 320-630(447) икринок, относительная – 0.82-1.45(1.02) икринок на грамм массы, диаметр ооцитов у самок с гонадами на IV стадии зрелости в выборке 2009 г. 3.7-4.1 (3.9) мм ($n = 7$) - очевидно, не окончательный размер. Видимо, ближе к нему диаметр икры у самки из выборки 1997 г. – 4.2 мм. У ряда пропускающих нерест самок обнаружена остаточная икра. По опросным данным, 20 октября гольцы крупной формы имели выбитые гонады, т.е. нерест происходит между началом сентября и серединой октября.

Распределение в озере. По всему озеру: ловились на береговом свале там же, где карликовые гольцы, а также на ложе озера за пределами берегового свала, где были очень многочисленны.

Питание. Особи <37 см длиной питались в основном куколками хирономид (из амфибиотических насекомых также в небольших количествах потреблялись имаго и субимаго ручейников и веснянок), в меньшей степени бентосом и рыбой, особи >38 см – почти исключительно рыбой (гольцами) - карликовыми и молодь (табл. Б5, Самусенок, 2000; Alekseyev *et al.*, 2002).

Различия форм. Карликовые и крупные гольцы значительно различаются по числу ветвистых лучей в грудном и брюшном плавниках, жаберных тычинок, чешуй в боковой линии и пилорических придатков (табл. 4). Эти различия не очень велики (CD 0.34-0.87), но достаточны для того, чтобы при анализе главных компонент по 10 меристическим признакам они заметно, хотя и с большим перекрытием, различались по первой ГК (см. раздел 5.1.1.). Несмотря на различия в питании, различия по числу жаберных тычинок невелики, а по их длине отсутствуют (табл. 4). Карликовые гольцы – пример планктофагов с относительно небольшим для такого типа питания числом жаберных тычинок (как в оз. Светлинское).

Таблица 4. Меристические признаки и относительная длина жаберных тычинок арктических гольцов из озера Кудушкит

Признаки	Карликовая форма				Крупная форма				CD	r_{zh}
	<i>lim</i>	$M \pm m$	σ	<i>n</i>	<i>lim</i>	$M \pm m$	σ	<i>n</i>		
<i>D</i>	9-11	9.9±0.12	0.55	20	9-10	10.1±0.11	0.58	27	0.177	0.981
<i>A</i>	7-8	7.7±0.11	0.49	20	7-9	7.9±0.09	0.46	27	0.211	0.982
<i>P</i>	12-14	12.9±0.13	0.59	20	12-14	13.5±0.11	0.58	27	<u>0.513</u>	<u>0.847</u>
<i>V</i>	8-9	8.2±0.08	0.37	20	8-9	8.7±0.09	0.47	27	<u>0.595</u>	<u>0.827</u>
<i>rb1</i>	11-13	11.8±0.14	0.64	20	11-12	11.7±0.09	0.48	27	0.089	0.947
<i>rb2</i>	10-12	11.2±0.12	0.52	20	11-12	11.3±0.09	0.47	27	0.101	0.974
<i>sb</i>	29-34	31.3±0.30	1.34	20	30-34	32.1±0.20	1.05	27	0.335	0.890
<i>ll</i>	126-136	130.8±0.61	2.73	20	129-140	134.3±0.54	2.80	27	<u>0.633</u>	<u>0.765</u>
<i>vt.</i>	64-66	64.9±0.12	0.55	20	64-66	64.8±0.13	0.68	27	0.081	0.982
<i>pc</i>	34-42	38.7±0.44	1.98	20	37-50	43.3±0.64	3.31	27	<u>0.870</u>	<u>0.526</u>
	среднее								0.361	0.872
<i>lsb, % c</i>	7.1-13.0	9.6±0.08	0.72	80	7.4-11.2	9.6±0.12	0.54	20	0.00	

Примечание. Для оценки *lsb* использованы особи длиной 12-22 см (карликовые) и 20-26 см (крупные). При расчете r_{zh} число чешуй объединялось в классы по 2, пилорических придатков – по 3. Обозначения как в табл.2.

Общие замечания. Единственная известная в бассейне Чаи полиморфная популяция арктического гольца с двумя многочисленными формами. Карликовая и крупная формы имеют частично эпигенетическую природу, поскольку обнаружены горизонтальные трансформации первой во вторую. В то же время, они находятся на ранней стадии морфологической и, видимо, генетической дивергенции.

4.1.3.2. Арктические гольцы из бассейна Витима

К бассейну Витима относится основная часть области распространения арктического гольца в Забайкалье. В настоящее время здесь известно 12 озер, в которых встречается этот вид.

Озеро Каларский Даватчан. Относящееся к бассейну Витима озеро Даватчан (56°16.5' С.Ш., 119°39' В.Д.), в связи с наличием одноимённого озера в бассейне Чары-Олёкмы именуемое ниже Каларский Даватчан, расположено на высоте около 1250 м над уровнем моря в бассейне одного из наиболее крупных притоков Витима – р. Калар, в южных отрогах Каларского хребта. Вытекающий из озера ручей длиной около 2.5 км впадает в р. Каларский Калакан в 7 км от ее слияния с р. Калар. Озеро имеет размер 3*2 км, максимальная глубина 46 м. Южная часть длиной около 0.5 км представляет собой сужающийся к истоку вытекающего ручья залив с максимальными глубинами 20 м, ограниченный вдающимся с западного берега полуостровом и двумя островами, расположенными между его оконечностью и восточным берегом; глубина на этом трансекте составляет 3-4 м. Остальная часть озера имеет округлую форму, максимальные глубины обнаружены примерно в 400 м к северу от оконечности полуострова по средней линии озера, далее по направлению к северному берегу глубина постепенно убывает. Западный и восточный берега относительно крутые, северный низкий, к нему примыкает обширный заболоченный участок, по которому протекают впадающие в озеро ручьи. Помимо гольца, в озере встречаются байкалоленский хариус *Thymallus arcticus baicalolenensis*, обыкновенный голяк *Phoxinus phoxinus*, сибирский голец *Barbatula toni* и пестроногий подкаменщик *Cottus poecilopus*. Несмотря на удаленность от трассы БАМ и населенных пунктов, оз. Каларский Даватчан хорошо известно среди местного населения и периодически посещается охотниками, рыбаками и геологами для ловли гольца. Во время Великой Отечественной войны на озере производилась заготовка гольца, имелась взлетно-посадочная полоса для вывозившего рыбу самолета. Видимо, это озеро упоминается Карасевым (1987) в списке населенных арктическим гольцом озер Забайкалья, другие сведения в литературе по его ихтиофауне до начала настоящей работы отсутствовали. Выборки взяты в 2001 и 2014 гг., в работах: Alekseyev *et al.*, 2009a; Gordeeva *et al.*, 2015 опубликованы данные генетического анализа гольцов из первой выборки.

Состав выборки. В озере обнаружены две группировки гольца, различающиеся по соотношению числа и относительной длины жаберных тычинок (без четкого разрыва) (рис. 22) и по размерам взрослых особей (рис. 23). Многотычинковые гольцы представлены карликовой формой, малотычинковые – мелкой и крупной. Промежуточные по числу и длине тычинок особи разделены на основании сочетания других меристических признаков и соотношения возраст-длина, несколько экземпляров идентифицировать не удалось.

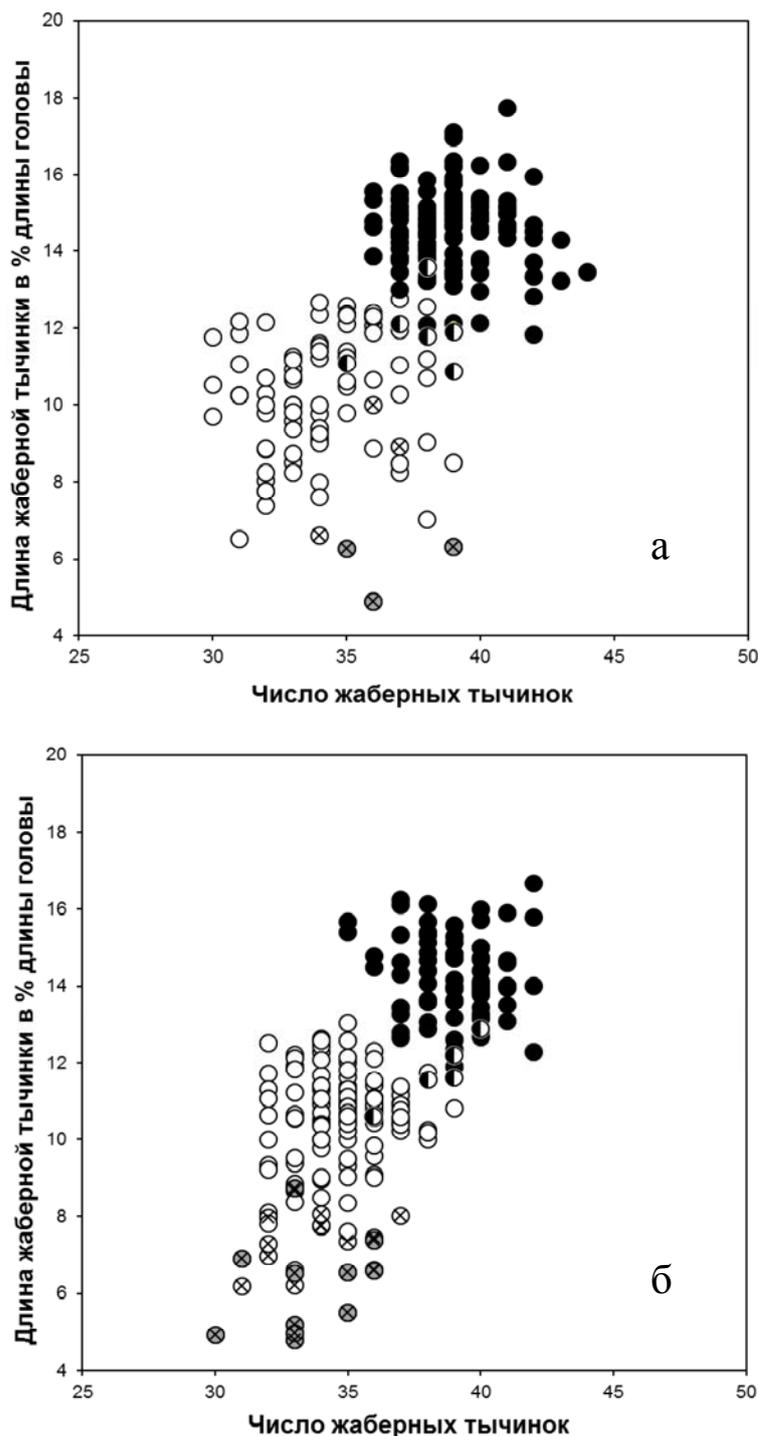


Рис. 22. Соотношение числа и относительной длины жаберных тычинок у арктических гольцов из оз. Каларский Даватчан: а – 2001 г., б – 2014 г. Чёрные кружки – карликовая форма, белые – мелкая и молодь крупной, серые – крупная, закрашенные наполовину – не идентифицированные промежуточные особи. Перечёркнуты кружки, соответствующие особям длиной > 320 мм (низкие значения индексов длины жаберных тычинок, связанные с аллометрической изменчивостью).

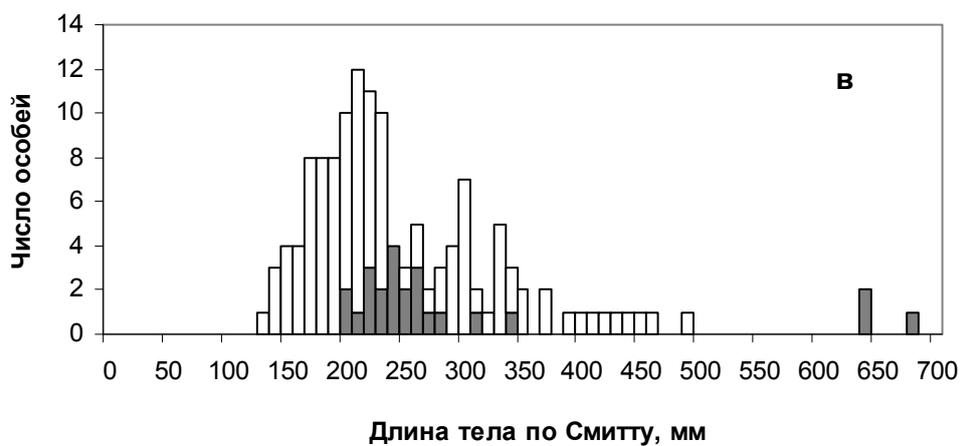
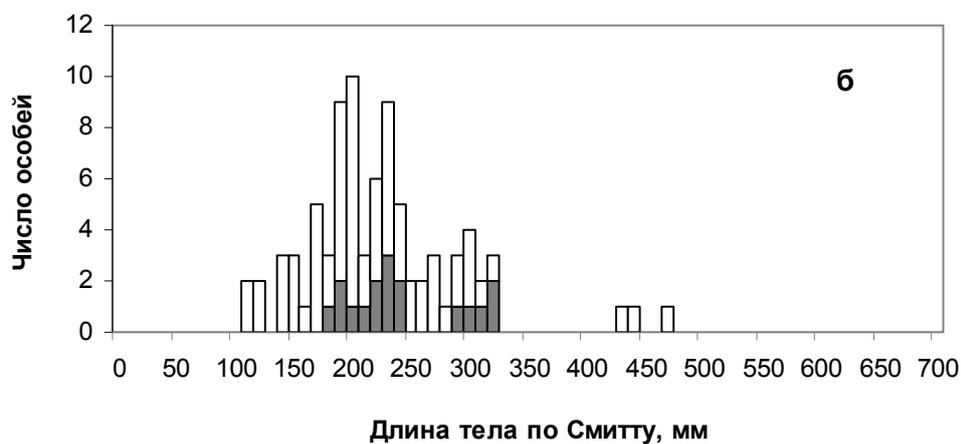
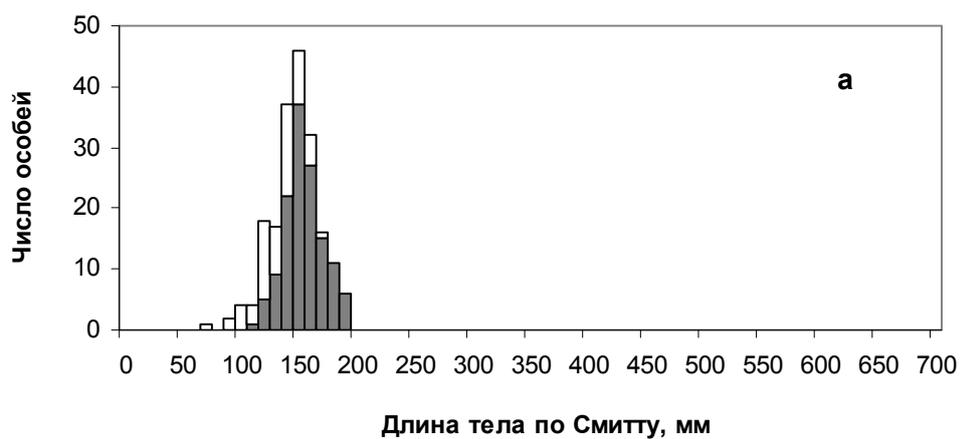


Рис. 23. Распределение арктических гольцов из оз. Каларский Даватчан по длине тела (а - карликовые многотычинковые, б – мелкие и крупные малотычинковые, 2001 г., в – то же, 2014 г.). Обозначения как на рис. 6.

Крупная и мелкая формы в связи с отсутствием морфологических различий и четких разрывов ростовых каналов (рис. 24) разделены приблизительно: к первой отнесены особи длиной более 40 см, ко второй – половозрелые особи длиной менее 35 см; незрелые экземпляры менее 40 см рассматриваются как смесь мелкой и молодой крупной формы. В выборке 2001 г. выделяются две размерные группы зрелых гольцов мелкой формы - длиной 18-25 и 29-33 см (рис. 23б), в выборке 2014 г. подразделенность мелкой формы не прослеживается.

Карликовая форма (рис. А17). Длина в выборке 8-20 см, масса 8-68 г. *D* 8-11 (9.3); *A* 7-9 (7.9); *P* 11-13 (11.6); *V* 7-9 (7.8); *rb1* 10-13 (11.4); *rb2* 10-12 (11.0); *sb* 35-44 (38.9); *ll* 116-129 (123.4); *vt* 62-67 (64.5); *pc* 35-60 (45.7), длина наибольшей жаберной тычинки у рыб длиной 8-20 см 12-18 (14.5)% длины головы. Весьма сходны по пропорциям тела с молодью мелких гольцов, отличаются от нее при близких размерах более длинным и высоким анальным плавником. Имеют также несколько более короткое рыло, больший глаз, большую высоту тела, длину парных и высоту спинного плавника, но различия средних не значимы. С ростом отмечено увеличение высоты головы, длины рыла, длины верхней челюсти и длины основания анального плавника (табл. Б13). Различия между полами практически отсутствуют, у самцов незначительно больше постдорсальное расстояние, выше спинной и длиннее парные плавники. Окрашены сходно с молодью мелких гольцов, имеют темную спинку, серовато-желтые бока с темно-серыми мальковыми полосами и мелкими светлыми пятнышками, светлое брюшко. Яркие цвета в июле-августе не отмечены; по опросным данным, во время нереста карлики приобретают очень яркую окраску.

Возраст и рост. Возраст в уловах 2-16 лет; преобладают 4-5-летние особи. Темп роста низкий, у самцов и самок не различается (рис. 24, табл. Б14).

Размножение. Самцы впервые созревают в возрасте 3 лет, самки 4-5 лет. Нерест ежегодный; по опросным данным, карликовые гольцы нерестятся в конце октября. Соотношение численности самцов и самок в уловах близко к 1:1 (100:97). Абсолютная плодовитость 2 самок с гонадами на IV стадии зрелости длиной 154 и 190 мм и массой 37.5 и 66.1 г. - 80 и 74 икринок, относительная 2.13 и 1.12 икринок на грамм массы, диаметр ооцитов 5.4 и 4.1 мм. У ряда самок в полости тела обнаружены остаточные икринки или их оболочки, оставшиеся от прошлогоднего нереста.

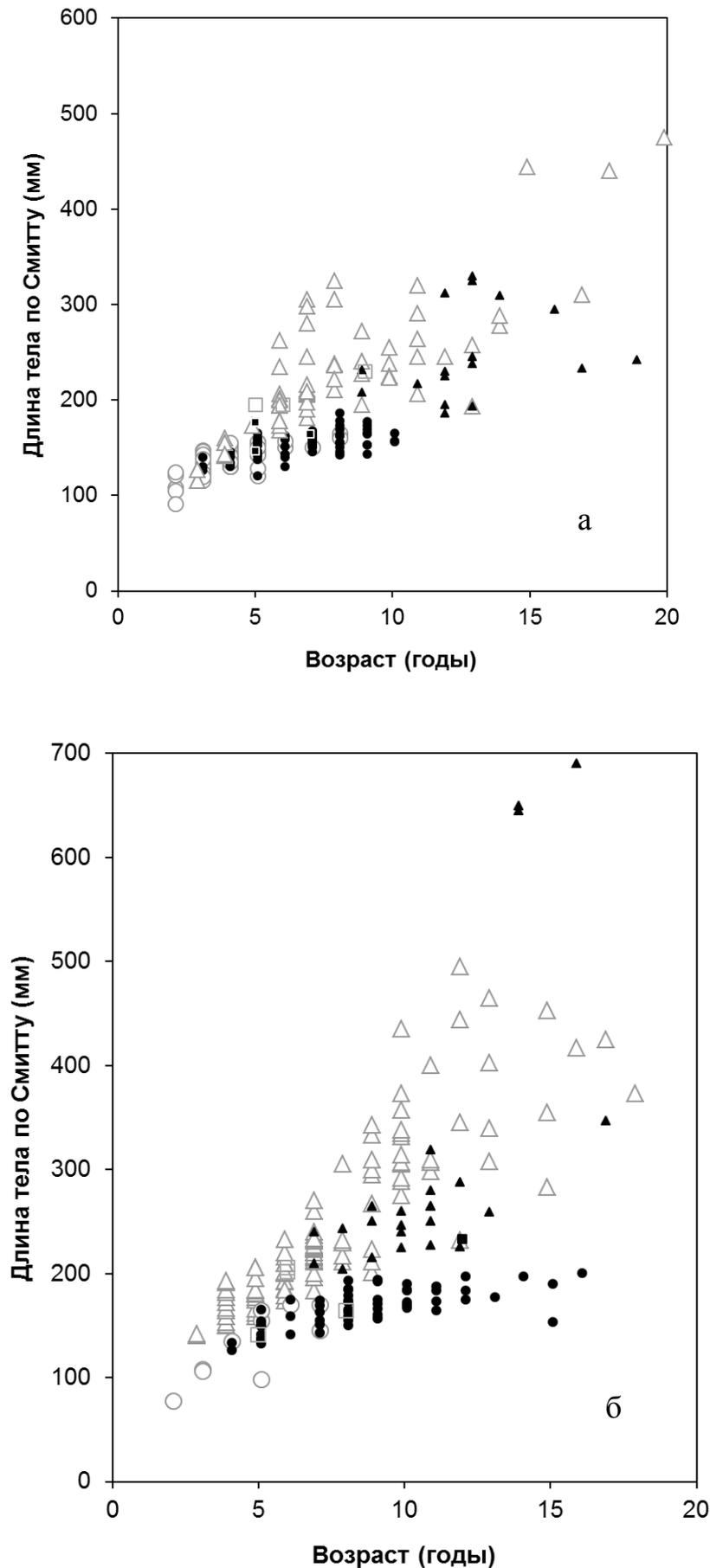


Рис. 24. Соотношение возраст-длина у арктических гольцов из оз. Каларский Даватчан. а – выборка 2001 г., б – выборка 2014 г. Круги – карликовая форма, треугольники – мелкая и крупная, квадраты – промежуточные особи; светлые фигуры – незрелые особи, темные – зрелые.

Распределение в озере. Встречаются на береговом свале совместно с другими гольцами, в массовых количествах ловятся на глубине 10-20 м у восточного берега в районе впадения мелких ключей. На глубине в открытой части озера отсутствуют.

Питание. Зоопланктофаги. По данным, предоставленным В.П. Самусенком, планктон составляет 96% массы пищевого комка, в незначительных количествах в питании отмечены бентос и постларвальные стадии амфибиотических насекомых.

Мелкая и крупная формы (рис. А17). *D* 9-10 (9.5); *A* 7-9 (8.1); *P* 12-14 (12.9); *V* 7-8 (7.8); *rb1* 11-13 (12.0); *rb2* 10-13 (11.7); *sb* 30-39 (34.4); *ll* 125-136 (131.3); *vt* 64-67 (66.1); *pc* 43-62 (52.5) (в связи с отсутствием различий по меристическим признакам, данные по мелкой и крупной формам объединены), длина наибольшей жаберной тычинки у рыб длиной 11-20 см 8-13 (11.2)% длины головы. Форма тела типична для арктических гольцов из большинства забайкальских популяций, специфические черты отсутствуют. Тело прогонистое, голова, плавники средних размеров. Различия в пропорциях тела между мелкой и крупной формами связаны с аллометрическим ростом. Как и в других популяциях, по мере роста увеличиваются относительная высота тела и головы, межглазничное и заглазничное расстояния, удлиняются челюсти, уменьшается относительный диаметр глаза, увеличивается высота анального плавника, незначительно удлиняются парные плавники (табл. Б13). Голова закругленная, у наиболее крупных экземпляров крупной формы – закругленно-коническая (самки) или коническая (самцы). Челюсти у рыб мелких и средних размеров равной длины, у некоторых крупных особей нижняя немного длиннее верхней. У мелких экземпляров верхняя челюсть не достигает вертикали заднего края глаза, у особей >30 см (в т.ч. у всех гольцов крупной формы) заходит за нее. Самцы и самки мелкой формы по пропорциям различаются мало, у зрелых самцов крупной формы по сравнению с самками больше голова и длиннее плавники.

Незрелые особи окрашены неярко: спина темная, бока желтоватые или серовато-желтые, брюшко светлое. На боках 9-13 мальковых полос, имеются мелкие светлые пятна меньше диаметра зрачка, у некоторых особей весьма многочисленные. Спинной и хвостовой плавники серые, грудные, брюшные и анальный красновато-серые, первые лучи брюшных и анального плавников белые. У зрелых особей краснеет брюшко, увеличиваются белые зоны на плавниках; у некоторых в белый цвет окрашены также первые лучи грудного и нижней лопасти хвостового плавника.

Мальковые полосы становятся менее заметными. У незрелых особей и зрелых самок крупной формы общий тон тела сероватый с хорошо заметными многочисленными мелкими пятнами; у зрелых самцов брюхо красное (рис. А17).

Возраст и рост. Минимальный возраст в выборке 3 года, максимальный – 19 (у мелкой формы) – 20 (у крупной формы). Преобладают 6- и 7-летние особи, однако рыбы старших возрастных групп также весьма многочисленны. Судя по имеющимся данным, в 4 года малотычинковые (мелкие и крупные) гольцы начинают обгонять многотычинковых карликовых в росте, начиная с 7 лет практически не перекрываются с ними по длине (рис. 24). На 6-7-м году жизни внутри них наблюдается значительная дифференцировка по размерам и начинается разделение на медленно-, средне- и быстрорастущих особей, в дальнейшем созревающих в разных размерных интервалах мелкой и крупной форм. Как показывает анализ срезов плавниковых лучей (см. подробнее раздел 5.2.1.2.), в этом возрасте у ряда особей наблюдается резкое ускорение роста, видимо, связанное с переходом к хищничеству. У других рыб подобное ускорение происходит позже, после созревания и размножения при мелких размерах. В этом случае происходит трансформация особи из мелкой формы в крупную или из меньшей размерной моды мелкой формы в большую. Как показывает анализ ростовых слоев на срезах плавниковых лучей, 4 из 15 крупных гольцов трансформировались из мелкой формы после 4-12 нерестов при малых размерах за счет ускоренного роста в последующие 4-6 лет жизни. Из 20 изученных особей, попадающих в размерный интервал второй (большей) моды мелких гольцов, 10 трансформировались из гольцов первой моды в результате 1-3 лет ускоренного роста после нескольких лет более медленного роста и 1-5 нерестов при мелких размерах. В результате рост многих особей мелкой и крупной форм в течение жизни неравномерен, что лишает смысла расчеты их роста по наблюдаемым данным и объясняет отсутствие дискретности их ростовых каналов.

Размножение. Самые молодые зрелые экземпляры гольцов мелкой формы имели возраст 7 лет, крупной – 14 лет. В уловах среди рыб длиной менее 40 см преобладали самцы в соотношении 1.5:1 (123:80), у гольцов крупной формы соотношение самцов и самок равное (8:7). Абсолютная плодовитость самок мелкой формы длиной 208-309(253) мм и массой 91-276(161) г -175-302(219) икринок, относительная 1.09–1.99 (1.46) икринки на грамм массы (n=5). У одной самки диаметр ооцитов в среднем 4.3

мм (IV стадия зрелости гонад). У некоторых самок мелкой и двух самок крупной формы в полости тела обнаружены остаточные икринки или их оболочки, оставшиеся от прошлогоднего нереста. В июле-августе гонады зрелых гольцов мелкой формы находились на III, II-IV и, редко, на IV стадиях зрелости, один самец имел яркую брачную окраску (рис. А17). У одной зрелой самки крупной формы гонады были на III, у самца – на IV стадии. По одним опросным данным, нерест мелкой и крупной форм происходит в сентябре, по другим – в конце октября.

Распределение в озере. Встречаются повсеместно на береговом свале, на глубине в открытой части озера отсутствуют.

Питание. Мелкие гольцы питаются преимущественно рыбой; по данным В.П. Самусенка (личное сообщение) она составляет 71% массы пищевого комка и встречается в желудках особей длиной 18 и более см. Второе место в питании занимает планктон (22%). Незначительную долю пищевого комка составляют бентос и наземные насекомые. В желудках крупных гольцов обнаружена рыба, в том числе карликовые гольцы.

Различия форм. В озере обнаружена очень значительная дивергенция двух группировок гольца по меристическим признакам и длине жаберных тычинок (Табл. 5, Рис. 25). У карликовых гольцов жаберные тычинки самые длинные (относительно длины головы) среди всех гольцов Забайкалья, в течение всей жизни (до длины 19 см) они растут изометрично с телом. При всех сходных размерах у гольцов малотычинковой группировки жаберные тычинки короче, при длине более 20 см их рост замедляется, а при длине более 30-32 см практически прекращается (см. раздел 5.1.2). Хотя эти гольцы более короткотычинковые по сравнению с симпатричными карликами, среди гольцов Забайкалья они занимают по индексу длины тычинок среднее положение. Значения коэффициента различия Майра CD между двумя группировками по числу ветвистых лучей в грудном плавнике, чешуей в боковой линии, относительной длине наибольшей жаберной тычинки превышают подвидовой уровень 1.28, по числу жаберных тычинок приближаются к нему, по числу позвонков, пилорических придатков и жаберных лучей также весьма высоки (табл. 5). Морфологическая дивергенция форм приближается к таковой в оз. Даватчан из бассейна Олекмы, где имеет место очень значительное обособление карликовой формы от мелкой и крупной (раздел 4.1.3.3). Однако, в отличие от этого озера, в оз.

Каларский Даватчан морфологический хиатус между формами отсутствует, а дивергенция по меристическим признакам и длине жаберных тычинок не сопровождается дивергенцией по пропорциям тела (табл. Б13, раздел 5.1.3.).

Таблица 5. Меристические признаки и относительная длина жаберных тычинок арктических гольцов из оз. Каларский Даватчан

При- знаки	карликовые				мелкие и крупные				CD	r_{zh}
	lim	M±m	σ	n	lim	M±m	σ	n		
<i>D</i>	8-11	9.3±0.09	0.60	43	9-10	9.5±0.06	0.50	62	0.19	0.946
<i>A</i>	7-9	7.9±0.08	0.54	43	7-9	8.1±0.07	0.52	61	0.22	0.976
<i>P</i>	11-13	11.6±0.05	0.52	123	12-14	12.9±0.04	0.42	97	1.34	0.418
<i>V</i>	7-9	7.8±0.07	0.46	42	7-8	7.8±0.05	0.42	62	0.04	0.988
<i>rb1</i>	10-13	11.4±0.11	0.70	43	11-13	12.0±0.07	0.53	62	0.49	0.872
<i>rb2</i>	10-12	11.0±0.10	0.69	43	10-13	11.7±0.07	0.52	61	0.56	0.858
<i>sb</i>	35-44	38.9±0.12	1.67	196	30-39	34.4±0.13	1.93	232	1.27	0.386
<i>ll</i>	116-129	123.4±0.55	3.61	43	125-136	131.3±0.30	2.37	62	1.32	0.336
<i>vt</i>	62-67	64.5±0.15	0.98	43	64-67	66.1±0.10	0.79	62	0.89	0.686
<i>pc</i>	35-60	45.7±0.70	5.60	64	43-62	52.5±0.49	4.22	75	0.70	0.718
	среднее								0.692	0.718
<i>lsb%с</i>	11.8-17.7	14.5±0.08	1.06	198	8.0-13.0	11.2±0.14	1.15	64	1.49	

Примечание. *lsb%с* оценивали у рыб длиной < 20см. При расчете r_{zh} число чешуй объединяли в классы по 2, пилорических придатков – по 3. Обозначения как в табл. 2.

Общие замечания. Крайне интересный случай внутриозерного полиморфизма у гольцов. В озере существуют две группировки, различающиеся по морфологическим признакам и размерам: одна них подразделяется на две размерные формы, близкие по морфологии. Расхождение двух группировок сопровождается глубокой морфологической дивергенцией на основе трофического полиморфизма (специализация карликовой многотычинковой формы к планктофагии, малотычинковых мелкой и крупной форм – к хищничеству). Данные анализа микросателлитной ДНК (раздел 5.3.3.) указывают на значительные генетические различия двух группировок и высокую степень репродуктивной изоляции между ними. В то же время, трансформации форм внутри малотычинковой группировки на основе ускорения роста вкупе с их морфологическим сходством свидетельствуют об их эпигенетической природе и отсутствии репродуктивной изоляции между ними.

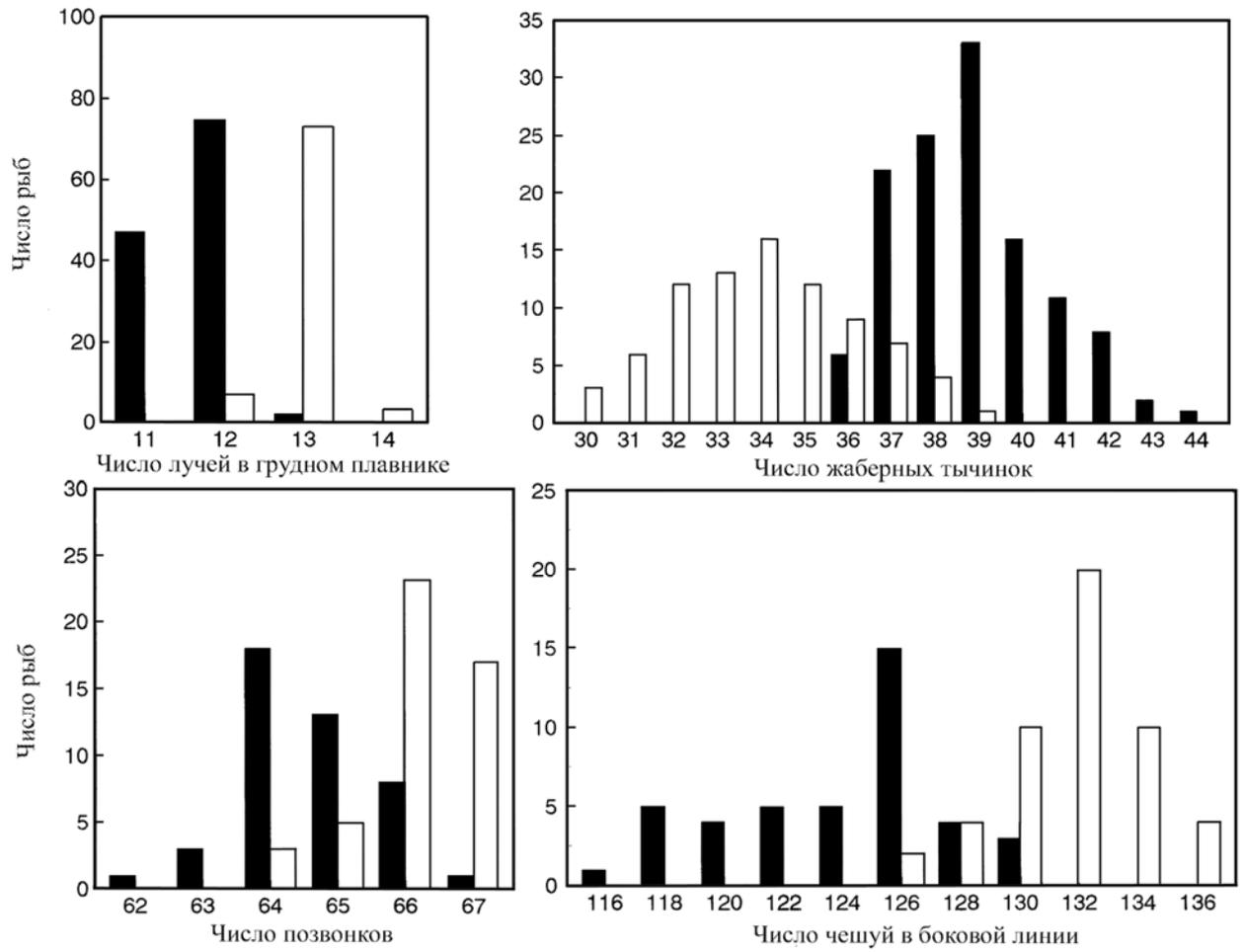


Рис. 25. Распределения арктических голецов из оз. Каларский Даватчан с разными значениями некоторых меристических признаков. Темные столбцы – карликовая форма, светлые – мелкая и крупная.

Озеро Джело. Относительно небольшое озеро, расположенное в южных отрогах Каларского хребта ($56^{\circ}14.5'$ С.Ш., $116^{\circ}57.5'$ В.Д.) на высоте 1284 м над уровнем моря в бассейне среднего течения р. Калар. Оно соединяется ручьем длиной около 2 км с рекой Джело, примерно через 40 км впадающей в Калар. Имеет размер 1.4×0.3 км; максимальная глубина – 25 м. Озеро располагается в расширении долины р. Джело, к южному берегу подходит горный склон, вдоль северного идет увал, отделяющий озеро от плоского заболоченного участка долины с небольшими озерцами; берега на западной и восточной оконечностях озера заболоченные. Помимо гольца, в озере обитают байкалоленский хариус *Thymallus arcticus baicalolenensis* и сибирский голец *Barbatula toni*. Оз. Джело – одно из наиболее труднодоступных из населенных арктическим гольцом озер Забайкалья, находящееся вдали от трассы БАМ и центра

Каларского района. Ближайший поселок - Средний Калар, расположенный на р. Калар недалеко от устья р. Джело, - невелик и имеет слабую связь с внешним миром; хороших вездеходных дорог к озеру не подходит. В связи с этим популяция гольца находится в хорошем состоянии. Тем не менее, озеро облавливается местными охотниками и членами геологических партий, что могло сказаться на ее структуре.

Состав выборки. В выборке присутствовали карликовые гольцы и один более крупный экземпляр (рис. 26).

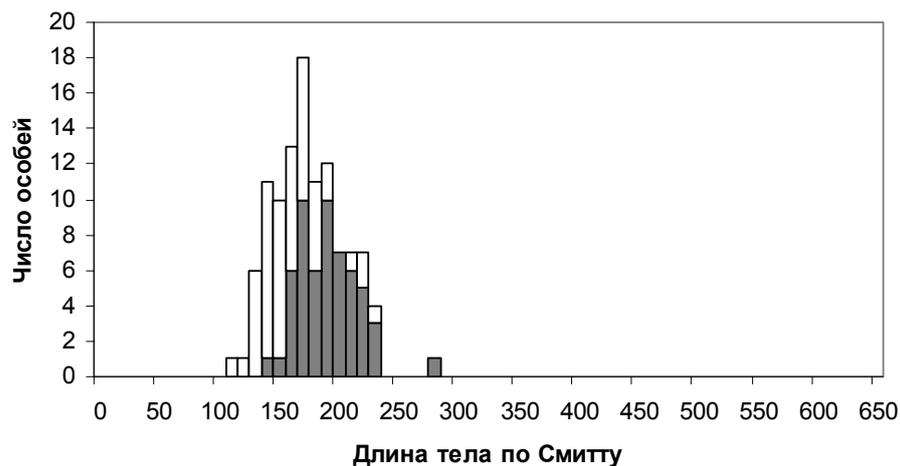


Рис. 26. Распределение арктических гольцов из оз. Джело по длине тела. Обозначения как на рис. 6.

Карликовая форма (рис. А18). Относительно крупные для карликовой формы рыбы, фактически промежуточные по размерам между карликовой и мелкой формами. Максимальная длина в выборке 24 см, масса 225 г. *D* 8-10 (9.0); *A* 7-8 (7.8); *P* 12-14 (12.3); *V* 8; *rb1* 11-13 (12.2); *rb2* 10-12 (11.3); *sb* 33-40 (36.5); *ll* 119-137 (129.2); *vt* 63-66 (64.1); *pc* 46-59 (53.2), длина наибольшей жаберной тычинки у рыб длиной 16-23 см 9-12 (10.8)% длины головы. Тело прогонистое, голова довольно большая, коническая или закругленная, с характерным перегибом (горбинкой) впереди глаза. Верхняя челюсть прямая, у молоди и взрослых самок немного не достигает вертикали заднего края глаза, у самцов достигает или слегка заходит за нее. Челюсти равной длины, крюк и выемка отсутствуют. Плавники средней длины или длинные, хвостовой выемчатый. Спина темная, бока желтовато- или розово-серые, низ боков, брюшко розовые, красные или желтоватые. На боках мелкие (меньше диаметра зрачка), светлые пятна, слабо проступают 8-11 мальковых полос, у некоторых рыб

они практически не видны. Спинной и хвостовой плавники серые, у некоторых особей с красноватой каймой по краю, либо в красновато-оранжевый цвет окрашена верхняя часть последних 1-2 лучей спинного плавника. Остальные плавники красно-серые, первые лучи брюшных и анального плавников белые. Почти половина особей в выборке (46%) имеет нарушения в строении позвоночника (сросшиеся позвонки, искривления позвоночника), у части из них эти нарушения проявляются внешне в виде укороченного либо искривленного туловища или хвостового стебля (рис. А19). Такие уроды составляют 12% выборки. У рыб без заметных внешних изменений отмечено до 6 срастаний по 2-5 позвонков в разных отделах позвоночника.

Возраст и рост. Возраст в уловах 3-14 лет; преобладают пятилетние особи. Самки несколько мельче самцов того же возраста. Темп роста резко замедляется после 7 лет, после 9 лет вновь несколько возрастает (рис. 27, табл. Б15).

Размножение. Самки впервые созревают в возрасте 5-6 лет, самцы – в 6-7 лет. Нерест ежегодный, судя по состоянию гонад (в августе у большинства зрелых рыб они имели III-IV, у некоторых самцов - IV стадию зрелости), осенний. У некоторых самок в полости тела обнаружена остаточная икра от прошлогоднего нереста. Соотношение численности самцов и самок в уловах близко к 1:1 (65:56). Абсолютная плодовитость самок длиной 163-185(171) мм и массой 49-64(54) г 65-103(87) икринок, относительная – 1.33-2.07(1.62) (n=5).

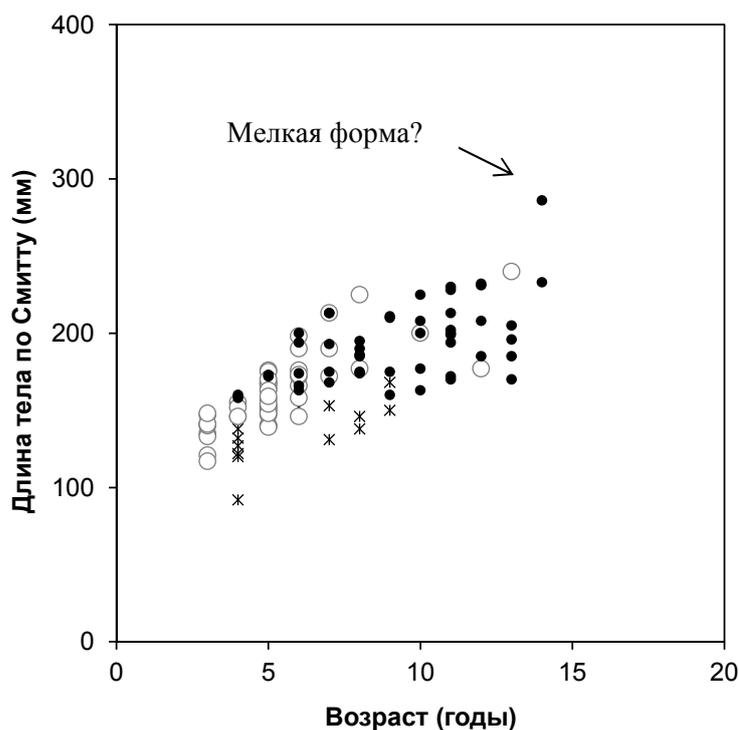


Рис. 27. Соотношение возраст-длина у гольцов из оз. Джелло. Звездочки – особи с искривлением позвоночника и срастанием позвонков. Остальные обозначения как на рис. 7.

Распределение в озере. Повсеместно. Очень многочисленны на береговом свале центральной части северного и южного берегов. В мелководной западной части преобладают хариус и сибирский голец.

Питание. Зоопланктофаги.

Мелкая форма(?). На основании имеющихся данных нет оснований считать, что в озере имеется сколько-нибудь многочисленная мелкая форма. Единственный экземпляр в выборке, существенно превосходивший карликов по размеру, имел длину 286 мм, массу 203 г и возраст 14 лет. Рост его в течение жизни, судя по срезу плавникового луча, был относительно равномерным, т.е. он не проходил через стадию карликовой формы.

Общие замечания. Многочисленная, мало затронутая антропогенным влиянием популяция с простой структурой. Массовые нарушения в строении позвоночника, видимо, связаны с неблагоприятными условиями раннего онтогенеза, причины этого явления нуждаются в дальнейшем изучении.

Озеро Леприндокан. Озеро Леприндокан (56°33' С.Ш., 117°29' В.Д.) расположено на высоте 1056 м над уровнем моря между отрогами Южно-Муйского хребта на севере и северо-западе и хребта Удокан на юго-востоке, в 5 км к югу от озера Бол. Леприндо. Максимальная длина 6.6 км, ширина - 2.5 км, глубина – 25.5 м. Из юго-восточного конца озера вытекает р. Куанда, приток Витима. Помимо арктического гольца, в озере обитают ленок р. *Brachymystax* (острорылая и тупорылая формы), байкалоленский хариус *Thymallus arcticus baicalolenensis*, обыкновенный голец *Phoxinus phoxinus*, голец Лаговского *Ph. lagowskii*, сибирский голец *Barbatula toni*, налим *Lota lota* и пестроногий подкаменщик *Cottus poecilopus*. Оз. Леприндокан, расположенное недалеко от трассы БАМ, легко доступное как для пеших рыбаков, так и (в осенне-зимний период) для проходимого автотранспорта, богатое рыбой, было излюбленным местом рыбалки строителей БАМ. В 1980-е годы, в разгар строительства БАМ, здесь на подледной рыбалке иногда собиралось до ста и более человек. Особенно интенсивно арктический голец вылавливался в преднерестовый и нерестовый период в конце октября-ноябре.

Арктические гольцы в озере обнаружены в 1932 г. экспедицией Сибирского отделения ВНИОРХа (Красноярск) под руководством Г.П. Петрова (Кожов, 1950), в

1948 г. отмечались экспедицией Биолого-Географического НИИ при ИГУ (Томилов, 1954), изучались экспедицией МГУ в 1978 г. (Савваитова и др., 1981; Багирян-Михайлова, 1981) и МГУ-ЦПАУ в 1986-1988 гг. (Павлов и др., 1990), а также в 1996-2014 гг. нами совместно с сотрудниками МГУ и ИГУ (Алексеев и др., 2000а,б, Alexseyev *et al.*, 1999, 2002, 2009а; Осинев, 2002). При написании раздела, помимо собственных, использованы материалы, предоставленные К.А. Савваитовой и коллегами из ИГУ.

Состав выборки. До строительства БАМ в озере были многочисленны гольцы мелкой и крупной форм (рис. 28а). За 8 лет, прошедших с 1978 по 1986 г., последняя была почти полностью уничтожена, с середины 1980-х годов встречалась единично, в настоящее время малочисленна (рис. 28б). Численность гольцов мелкой формы также значительно снизилась. Разделение двух форм в анализированных нами выборках 1996-2014 гг. проводилось на основании соотношения возраст-длина (рис. 29).

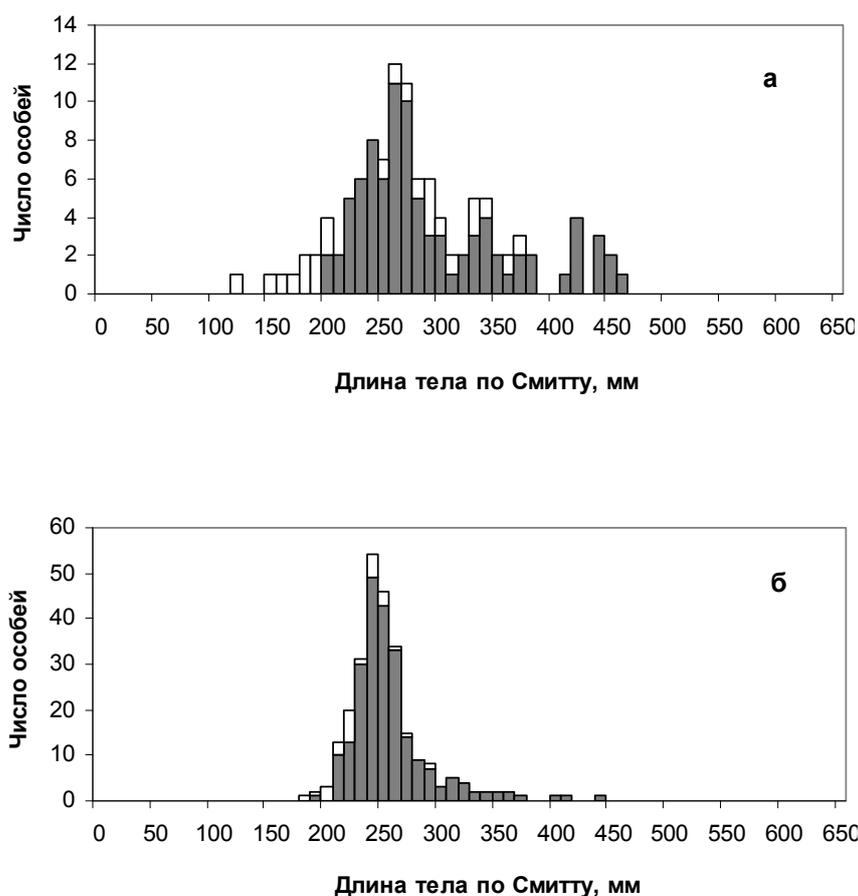


Рис. 28. Распределение арктических гольцов в выборках из оз. Леприндокан по длине тела: а – 1978 г., б – 1986-2014 гг. Обозначения как на рис. 6.

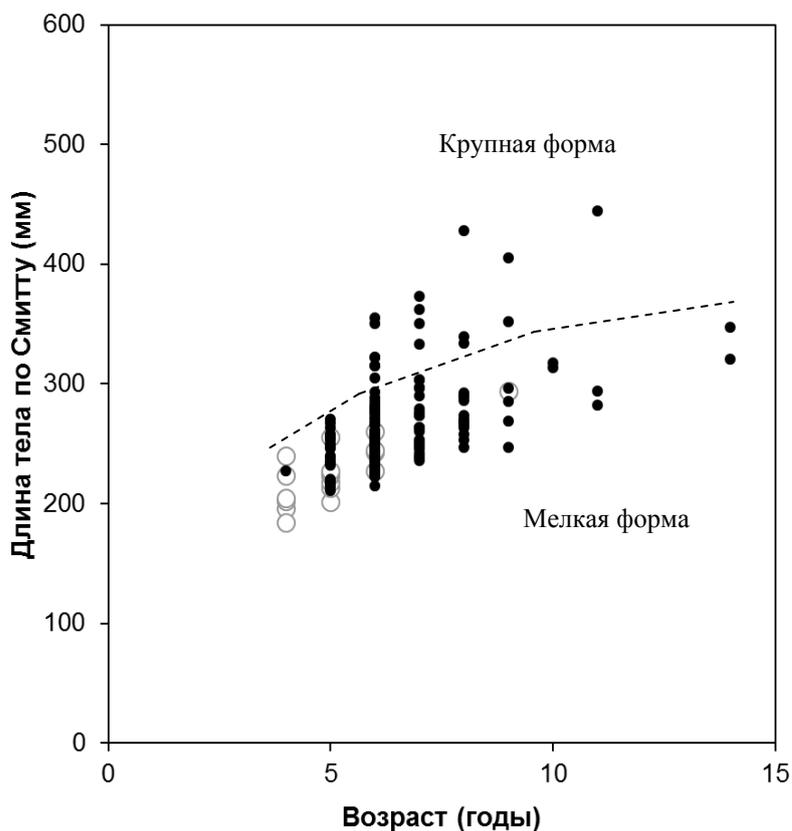


Рис. 29. Соотношение возраст-длина у арктических гольцов из оз. Леприндокан (выборки 1996-2014 гг.). Обозначения как на рис. 7.



Рис. 30. Головы арктического гольца из оз. Леприндокан (мелкая форма). Снимки иллюстрируют полуверхнее положение рта у некоторых особей.

Мелкая форма (рис. А20). Длина в выборке 19-30 см, масса 90-230 г. *D* 8-9 (8.9); *A* 7-9 (8.2); *P* 11-13 (12.3); *V* 8-9 (8.4); *rb1* 10-13 (11.3); *rb2* 10-12 (10.5); *sb* 36-42 (38.8); *ll* 127-139 (133.2); *vt* 63-66 (64.9); *pc* 37-50 (42.5), длина наибольшей жаберной тычинки у рыб длиной 22-29 см 10.0-14.6 (12.0)% длины головы. По внешнему виду – ярко выраженные пелагические планктофаги. Тело веретенообразное с относительно длинным хвостовым стеблем и небольшой закругленной или конической головой. Рот

маленький (верхняя челюсть не заходит за вертикаль заднего края глаза), конечный или полуверхний, челюсти равной длины или нижняя длиннее (рис. 30). Крюк и выемка на челюстях отсутствуют. Плавники относительно короткие, хвостовой выемчатый. Грудные, брюшные и анальный плавники розовые или красные, с серыми областями, брюшные и анальный с белыми первыми лучами. Спина темная, бока серебристые с серым или розовым оттенком, у молодых особей оливковые. Мальковые полосы слабо проступают на хвостовом стебле. Светлые пятна на теле у большинства особей отсутствуют, если имеются, то их мало, мелкие, розовые, оранжевые или белые. Брюхо розовое, красное, оранжевое или белое, в период нереста интенсивность окраски возрастает, брюшко становится ярко-красным.

Возраст и рост. Короткоцикловые представители мелкой формы. Возраст в уловах 4-14 лет, преобладают особи в возрасте 5-7 лет, особенно многочисленны 6-летние; рыбы старше 9 лет редки. Самки немного крупнее самцов того же возраста (табл. Б16, рис. 29).

Размножение. Самцы и самки впервые созревают в возрасте 5 лет при длине 21 и более см, отмечен один самец, созревший в 4 года. Почти все рыбы в возрасте 6 и более лет половозрелы. Нерест ежегодный, растянутый, обычно начинается в конце октября-начале ноября, в период замерзания озера или вскоре после него, но в отдельные годы раньше на месяц или более. 23-28 октября 1986 г. мы застали начало нереста (часть особей были текущими, часть - отнерестившимися, но массовый нерест еще не начинался), в 1987 г. нерест начался 7-9 ноября, в 1988 г. (по сообщению рыбаков) - примерно 3 ноября. И в 1987, и в 1988 г. он еще продолжался 25-26 ноября, когда мы завершали работы на озере; по сообщениям, в эти годы самки с невыметанной икрой попадались еще в середине января. В 1987 и 1988 годах текущие производители мелкой формы ловились в небольшом заливе в северо-западной части озера, напротив впадения перемерзающего зимой ключа, на глубине 2.5-3.5 м в 30-50 м от берега, но не далее, на площади диаметром около 50 м. Дно в этом месте покрыто слоем черного ила мощностью около 0.5 м, толщина льда достигала 20-40 см, температура воды на глубине 1 м была 1° С (Павлов и др., 1990; Алексеев и др., 2000а). В 1996 г. нерест начался задолго до ледостава и происходил уже 18-29 сентября. Температура воды у поверхности в это время снижалась с 7° до 3° С, а на глубине 3 м 26 сентября была 4.6° С. Нерест происходил в том же заливе, но на

большем удалении от берега, на глубине 15-20 м. На других, более мелководных участках озера, мелкие гольцы в это время не ловились. Абсолютная плодовитость самок длиной 218-265(248) мм и массой 130-250 (169) г 375-999 (588) икринок, относительная – 2.3-5.8 (3.5) икринок на грамм массы (n=27), диаметр зрелых ооцитов 3.0-4.5 (3.6) мм (n=8) (Алексеев и др., 2000а). Высокая плодовитость и малый диаметр икринок, видимо, связаны с нерестом на илистом грунте. В выборке 1978 г. соотношение полов равное, в объединенной выборке 1996-2001 гг. самцов больше, чем самок (67:48).

Распределение в озере. Ранее были распространены по всему озеру (на береговом свале и прилежащих частях озерного ложа), но в основном придерживались его юго-западной, более глубокой части. В последние годы ловятся почти исключительно в районе описанного выше нерестилища у северо-западного берега.

Питание. Высокоспециализированные планктофаги, в разные сезоны планктон составляет 83-100% массы пищевого комка. Некоторую роль в питании также играет рыба (табл. Б5).

Крупная форма (рис. А20). Длина в выборках 32-47 см, масса 340-1300 г. *D* 9-10 (9.2); *A* 8-9 (8.2); *P* 12-13(12.2); *V* 9; *rb1* 10-12(11.0); *rb2* 10-12 (10.7); *sb* 35-42 (37.7); *ll* 127-143(135.5); *vt* 64-66 (64.8); *pc* 38-59 (47.9). Голова у большинства рыб коническая, у некоторых самок закругленная, верхняя челюсть прямая, реже изогнутая, не заходит или едва заходит за вертикаль заднего края глаза. Челюсти чаще равной длины, но у части особей длиннее нижняя, реже верхняя. Крюк и выемка на челюстях отсутствуют или слабо развиты, встречаются и у самцов, и у самок. Хвостовой плавник выемчатый. Бока серебристые или оливковые. Мелкие, обычно многочисленные розовые, красные, оранжевые или белые пятна на боках есть у всех особей. Брюхо, парные и анальный плавники розовые, красные или оранжевые, у некоторых особей брюхо белое. Передние лучи грудных, брюшных и анального плавников белые или желтоватые, губы серые.

Возраст и рост. Быстрорастущие рыбы с малой продолжительностью жизни. Возраст в уловах 6-11 лет (рис. 29), в выборке 1978 г, изученной Савваитовой и др. (1981б) – 7-13 лет.

Размножение. Рано созревающие представители крупной формы. Зрелые особи отмечены начиная с возраста 7 лет. Нерест, видимо, происходит в то же время, что и у

мелкой формы, но в иных местах. Из четырех крупных гольцов, пойманных в 1986 и 1996 годах во время нереста мелкой формы, три были текучими и один готовым к нересту. Все они попались в восточной части озера, вдали от нерестилища мелкой формы. Впрочем, имеются опросные данные о том, что крупная форма нерестится раньше мелкой. Некоторые особи пропускают нерест.

Распределение в озере. Встречаются по всему озеру, в том числе в мелководной северо-восточной части, где питаются мелкой рыбой.

Питание. Хищники. Питаются преимущественно пестроногими подкаменщиками и речными гольянами.

Различия форм. Две формы весьма близки, хотя не идентичны по меристическим признакам, значимые различия обнаружены по числу ветвистых лучей в спинном плавнике и пилорических придатков (Табл. 6). Мелкая форма – высокоспециализированный планктофаг, крупная – специализированный хищник.

Общие замечания. Ранее многочисленная, но очень сильно сократившаяся в численности популяция, обе формы нуждаются в реальной охране, крупная встречается единично. Пример морфологически близких симпатрических форм.

Таблица 6. Меристические признаки и относительная длина жаберных тычинок арктических гольцов из оз. Леприндокан

Признак	Мелкая форма				Крупная форма				CD
	lim	M±m	σ	n	lim	M±m	σ	n	
<i>D</i>	8-9	8.9±0.07	0.31	20	9-10	9.4±0.18	0.52	8	0.57
<i>A</i>	7-9	8.2±0.12	0.52	20	8-9	8.3±0.16	0.46	8	0.05
<i>P</i>	11-13	12.3±0.13	0.57	20	12-13	12.5±0.19	0.53	8	0.18
<i>V</i>	8-9	8.4±0.11	0.50	20	8-9	8.6±0.18	0.52	8	0.22
<i>rb1</i>	10-13	11.2±0.20	0.88	20	10-12	10.9±0.23	0.64	8	0.21
<i>rb2</i>	10-12	10.5±0.14	0.60	20	10-12	10.5±0.27	0.76	8	0.00
<i>sb</i>	36-42	38.8±0.41	1.82	20	34-42	37.9±0.92	2.59	8	0.21
<i>ll</i>	127-139	133.2±0.71	3.17	20	131-143	135.6±1.64	4.63	8	0.31
<i>vt</i>	63-66	64.9±0.20	0.91	20	64-67	65.4±0.32	0.92	8	0.26
<i>pc</i>	35-50	42.6±0.59	3.81	42	40-52	46.9±1.65	4.45	8	0.53
<i>pc(1978)</i>	35-54	42.0±0.57	4.58	64	38-59	48.0±0.87	5.32	37	0.61
	среднее								0.29
<i>lsb%с</i>	10.0-14.6	12.0±0.21	1.02	24					

Примечание. *lsb%с* оценивали у рыб длиной < 30см. Обозначения как в табл. 2.

Озеро Большой Намаракит. Оз. Бол. Намаракит расположено в северных отрогах Каларского хребта на высоте 987 м над уровнем моря в бассейне среднего течения р. Куанды, притока Витима. Оно соединяется с Куандой ручьем длиной около 6 км, перепад высоты между озером и рекой в месте впадения ручья составляет 360 м. Имеет размер 7*4 км; максимальная глубина – 43 м. За исключением участка берега, прилегающего к мелководному заливу в южной части и района впадения ручьев в восточной, озеро имеет крутые покрытые крупновалунными каменистыми осыпями берега, уходящие резким свалом под воду. Помимо гольца, в озере очень многочислен окунь *Perca fluviatilis*, также имеется байкалоленский хариус *Thymallus arcticus baicalolenensis*, сибирский голец *Barbatula toni* и гольян Лаговского *Phoxinus lagowskii*. Бол. Намаракит – одно из наиболее крупных населенных гольцом озер Забайкалья; в 1950-х – 1960-х годах здесь проводился промышленный лов гольца и окуня для нужд Каларского района, улов вывозился самолетами, садившимися на лед озера. В настоящее время промышленный лов не производится; ввиду удаленности от населенных пунктов озеро мало доступно для рыбаков, однако к нему ведут вездеходные дороги, и те немногие рыбаки, которые имеют техническую возможность до него добраться, в осенний период весьма интенсивно заготавливают на нем гольца. Сведения о гольцах из оз. Бол. Намаракит имеются в работах Калашникова (1978) (максимальные размеры, время нереста) и Карасева (1987) (данные по росту и размножению). В соседнем мелководном озере Малый Намаракит голец, вопреки мнению Карасева (1987), отсутствует. Аллозимная изменчивость гольцов изучена Осиновым (2002). Нами озеро обследовалось в 1995 и 2003 гг., полученные морфо-экологические и генетические данные по гольцам опубликованы в работах Алексеева с соавторами (Алексеев и др., 1997, 2000б; Alekseyev *et al.*, 2002, 2009а), и Гордеевой с соавторами (Гордеева и др., 2010; Gordeeva *et al.*, 2015).

Состав выборки. В 1995 г. материал собирали в преднерестовый период, когда голец подходил к берегам; его ловили у западного и юго-восточного берегов, а также на глубине в открытой части озера; летом 2003 г. – только на максимальной глубине в открытой части, т.к. у берегов полностью доминировал окунь, а все гольцы концентрировались в наиболее глубоких частях озера. Распределение зрелых особей в объединенной выборке бимодально (рис. 31), в ней присутствовали карликовая и мелкая формы, разделенные на основании соотношения длина-возраст (рис. 32).

Девять гольцов не были отнесены ни к одной из них и были классифицированы как промежуточные. Мы также не можем исключить присутствие среди медленнорастущей молодежи младших возрастных групп, отнесенной к карликовой форме, отстающих в росте особей мелкой формы. Самый крупный голец, возможно, относится к крупной форме и также рассматривается отдельно. По сообщению охотников, в озере изредка попадаются гольцы массой до нескольких килограммов. На наличие в озере в прошлом более быстрорастущих, чем в нашей выборке, особей указывают и данные Карасева (1987) (рис. 32).

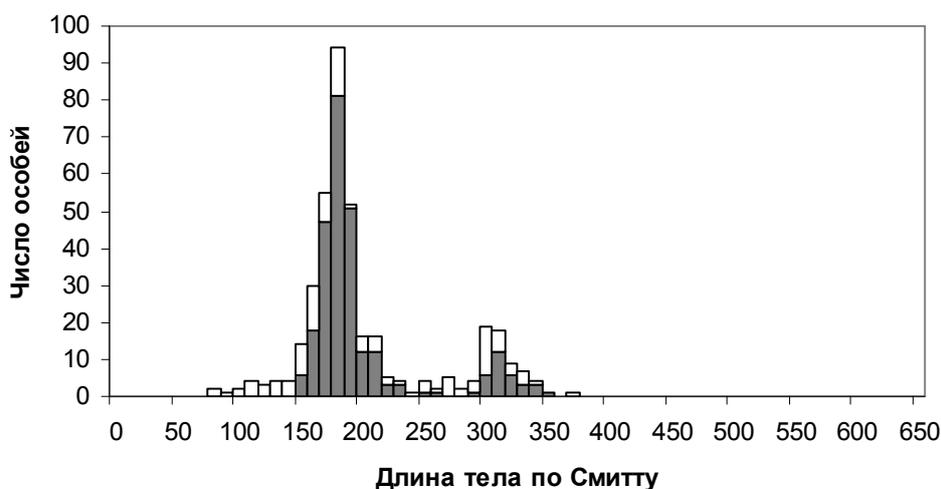


Рис. 31. Распределение арктических гольцов из оз. Бол. Намаракит по длине тела.

Обозначения как на рис. 6.

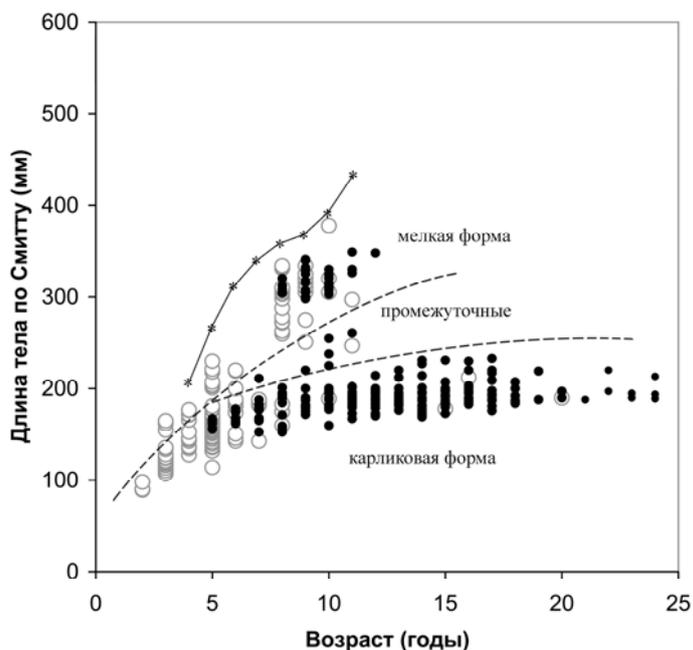


Рис. 32. Соотношение возраст-длина у арктических гольцов из оз. Бол. Намаракит. Звездочки – рост по данным Карасева (1987). Обозначения как на рис. 7.

Карликовая форма (рис. А21, А22). Длина в уловах 9-23 см, масса 7-140 г. *D* 8-10 (9.4); *A* 7-10 (8.6); *P* 11-13 (12.1); *V* 7-9 (8.1); *rb1* 10-12 (11.1); *rb2* 10-12 (10.6); *sb* 33-41 (37.0); *ll* 121-139 (130.4); *vt* 63-66 (65.0); *pc* 46-67 (52.2), длина наибольшей жаберной тычинки у рыб длиной 12-22 см 7.0-13.4 (10.4)% длины головы. Молодые особи по пропорциям тела сходны с карликовыми гольцами из ряда других озер; с ростом, созреванием и, особенно, с возрастом у самцов очень сильно увеличиваются относительные размеры головы, челюстей и плавников, уменьшается заглазничное расстояние (табл. Б17, Б19). В результате старые зрелые самцы имеют довольно необычный внешний вид – они большеголовые, большеротые, с большими плавниками, которые могут достигать размеров, изображенных на рис. А21; у отдельных карликовых самцов брюшные плавники достигают начала анального и немного заходят за него. Пропорции самок (рис. А21, А22) с возрастом меняются меньше. У них также, но в меньшей степени, увеличиваются челюсти, уменьшается заглазничное расстояние, а также уменьшается длина основания анального плавника. Длина головы и длины остальных плавников меняются мало. В результате между старыми самцами и самками, в отличие от молодых, имеются значительные различия в пропорциях тела (табл. Б17, Б19). У зрелых самцов спина и большая часть головы темные, бока оливковые или серые, брюшко от желто-оранжевого до ярко-красного. Встречаются также очень темные, почти черные самцы без красных тонов в окраске. Самки светлее и бледнее, красный цвет в их окраске отсутствует. На теле мелкие (меньше диаметра зрачка) светлые пятна. У всех рыб выражена мальковая окраска: вдоль средней линии тела идет ряд темных овальных пятен с четкими границами, не достигающих спины. Между их верхними краями располагается ряд более мелких округлых пятен, иногда одно-два таких пятна может встречаться между нижними краями. На передних краях грудных, брюшных, анального плавников сильно развиты белые зоны. Первый полный неветвистый луч нижней лопасти хвостового плавника также бывает белым, встречаются белые концы нижней, реже верхней лопасти хвостового плавника. В отличие от других гольцов Забайкалья и большинства других представителей р. *Salvelinus*, белая зона имеется и на спинном плавнике в виде белой оторочки в верхней части. У незрелых рыб и самок она

небольшая, занимает верхний передний угол плавника, у зрелых самцов увеличена, может занимать до трети плавника (рис. А21, А22).

Возраст и рост. Самые долгоживущие гольцы Забайкалья (вместе с мелкими гольцами из оз. Светлинское). Имеют сложную возрастную структуру с высокой долей старых особей. Возраст в уловах 2-24 года, наиболее многочисленны 5-летние особи, но большую часть выборки составляют рыбы в возрасте 10 и более лет. После 5-6 лет наблюдается замедление темпа роста, после 8-9 лет - почти полная его остановка. Темп роста самцов и самок до 14 лет примерно одинаков, в старших возрастах самки немного крупнее самцов (табл. Б20, Б21).

Размножение. Сбор материала в 1995 г происходил в преднерестовый период в конце сентября, в 2003 г – в августе, задолго до нереста. Соотношение численности самцов и самок в уловах 1995 г. 2.4:1 (121:51), в уловах 2003 г. близко к 1:1 (80:86). Самцы впервые созревают в 5 лет, самки в 6-7 лет; почти все особи старше 7 лет имеют зрелые или созревающие гонады; нерест ежегодный. В конце сентября 1995 г. большинство зрелых самок находились на IV, а самцов на IV или V стадиях зрелости, что указывало на близость начала нереста. Температура воды в озере в это время была 7-8° С. По свидетельству местного охотника, в 1995 г. с начала 20-х чисел октября, после завершения нереста мелкой формы, начался массовый подход карликов с глубины к берегам и их нерест на береговом свале; 5 ноября, когда на озере встал лед, их нерест еще продолжался. Абсолютная плодовитость самок длиной 159-227 (186) мм и массой 38-77 (57.4) г 68-127 (95) икринок, относительная – 1.2-2.1(1.70) икринок на грамм массы (n=21). Диаметр зрелых ооцитов 3.6-4.6 (4.19) мм (n=12).

Распределение в озере. Глубоководная форма, в массовых количествах встречается в профундали на озерном ложе, где является практически единственным представителем ихтиофауны; у берегов появляется только в преднерестовый и нерестовый период. В 1995 г. скопления карликов обнаружены в открытой части озера у дна на глубине 25 м, в небольших количествах подходящие к берегам производители ловились вместе с мелкими гольцами, хариусом и многочисленным окунем на береговом свале (рис. 33). В 2003 г. карлики, также в массовых количествах, найдены только в самой глубокой северо-западной части озера на максимальных глубинах 30-35 м. На береговом свале, где полностью доминировал окунь, они отсутствовали.

Питание. В желудках в 1995 г. содержался практически исключительно планктон (99.5% массы пищевого комка) (табл. Б5).

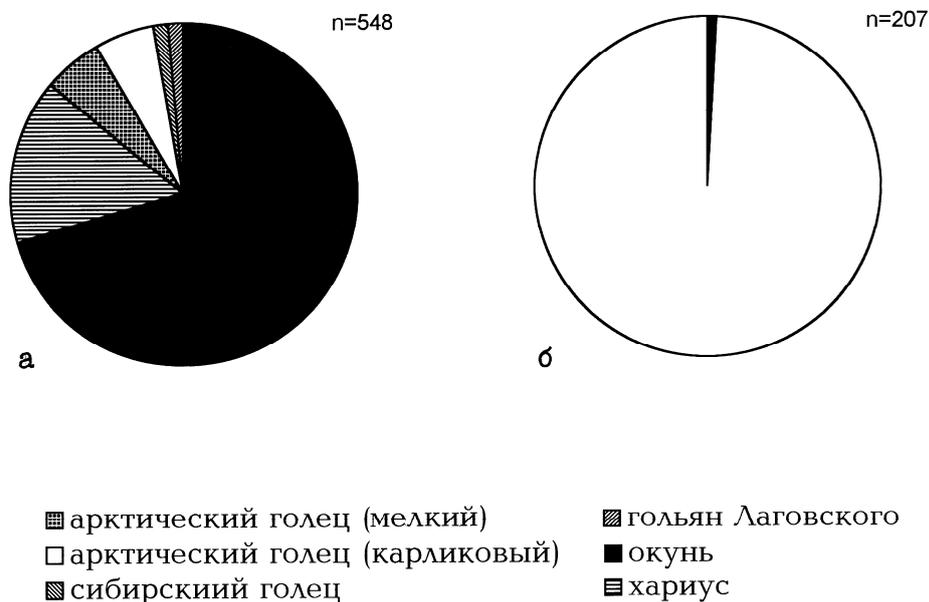


Рис. 33. Состав уловов в оз. Бол. Намаракит у берега на свале (а) и в центре на глубине 25 м (б) в сентябре 1995 г.

Мелкая форма (рис. А21, А22). Одни из наиболее крупных представителей мелкой формы, длина в уловах 15-35 мм, масса 40-470 г. *D* 8-10 (9.4); *A* 8-10 (8.6); *P* 12-13 (12.5); *V* 7-9 (8.0); *rb1* 10-12 (11.7); *rb2* 10-12 (10.5); *sb* 34-42 (38.0); *ll* 125-139 (131.4); *vt* 64-67 (66.3); *pc* 46-70 (57.1), длина наибольшей жаберной тычинки у рыб длиной 15-25 см 10.0-14.1 (12.1)% длины головы. Мелкие незрелые самцы и самки (<22 см) сходны по пропорциям тела, между ними имеются небольшие различия по высоте спинного и длине парных плавников, длине верхней челюсти. По мере роста и у тех, и у других увеличиваются относительные высота тела, высота головы на уровне затылка, ширина лба, длины челюстей, вентроанальное расстояние, уменьшаются относительный размер глаз, высота верхней челюсти, у самок уменьшается относительная длина головы. Различия между неполовозрелыми самцами и самками длиной около 30 см также невелики: у самцов несколько длиннее парные плавники,

спинной несколько больше смещен назад, немного длиннее голова. При созревании пропорции самцов сильно меняются; как у карликов, у них сильно удлиняются плавники, челюсти, увеличивается голова, становятся выше тело, хвостовой стебель становится короче и выше. Пропорции самок в связи с созреванием меняются в основном в том же направлении, но намного меньше, в результате зрелые самцы и самки длиной в среднем около 32 см значительно различаются по пропорциям – высоте тела, размерам головы, челюстей, плавников, хвостового стебля (табл. Б18, Б19, рис. А21, А22). Белые области на плавниках у особей в брачном наряде развиты еще в большей степени, чем у карликов, в том числе белая зона на спинном плавнике, которая у некоторых зрелых самцов распространяется на всю его верхнюю половину. Белые области на передних краях брюшных и анального плавников могут занимать более трети площади плавника, а на грудных плавниках заходить на концы нескольких первых лучей. Остальные части плавников темно-серые, а в задней части (за исключением спинного плавника) часто красные. У зрелых гольцов спина темно-серая или оливковая, брюхо оранжевое или красное (самцы) или желто-оранжевое (самки). Неполовозрелые особи серебристые или слегка розоватые с темной спиной. По телу разбросаны мелкие (меньше диаметра зрачка) светлые пятна, число которых варьирует. Все особи, в том числе зрелые, имеют типичные темные вертикальные мальковые полосы с размытыми краями, сливающиеся сверху с темной окраской спины (рис. А21, А22).

Возраст и рост. В уловах присутствовали особи в возрасте 3-12 лет, преобладали 8-9-летние. В этих возрастных группах самки несколько мельче самцов того же возраста. После 8 лет темп роста замедляется (рис. 32, табл. Б20, Б21). Карасев (1987) приводит данные по размерно-возрастному составу гольцов из оз. Бол. Намаракит в уловах 1968 г. В этих уловах присутствовали особи в возрасте 3+-10+, преимущественно 5-7-летки длиной 250-350 мм. Таким образом, карликовые гольцы в них не были представлены или доля их была невелика, максимальный возраст был таким же, как и в нашей выборке мелкой формы, однако преобладали более молодые рыбы. Средние размеры особей соответствующих возрастных групп были больше: например, средняя длина одиннадцатилеток была 426 мм, масса 796 г (рис. 32). Это различие, видимо, объясняется тем, что в выборке Карасева имелись особи крупной формы.

Размножение. В уловах незначительно преобладают самцы (50:40). Абсолютная плодовитость самок длиной 298-340 (317) мм и массой 297-426 (365) г 325-433 (373) икринок, относительная – 0.85-1.31(1.01) икринок на грамм массы (n=13), диаметр зрелых ооцитов 5.2-5.5 (5.39) мм (n=8). Все самцы в возрасте 8 лет (13 шт.) были незрелы, среди 9-годовалых зрелых было 36% (5 из 14), среди 10-годовалых 75% (3 из 4), из двух 11-годовалых зрелым был один. Среди 8-годовалых самок зрелых было 40% (4 из 10), среди 9-годовалых 50% (5 из 10), среди 10-годовалых 67% (6 из 9), две 11-годовалые и единственная 12-годовалая самка были зрелыми. Таким образом, самцы, очевидно, впервые созревают в возрасте 9 лет, самки 8 или, возможно, менее. Часть достигших половозрелости гольцов, видимо, пропускает нерест. У преднерестовых самцов, помимо описанных выше морфологических изменений и развития брачной окраски, наблюдается утолщение эпителия, так что чешуи оказываются частично погруженными в кожу, а плавники становятся более толстыми и непрозрачными. По свидетельству местного охотника, в 1995 г. нерест начался 8-10 октября на береговом свале и продолжался около недели.

Распределение в озере. Держатся у нижней части берегового свала, в профундали на озерном ложе отсутствуют (рис. 33).

Питание. Специализированные планктофаги, в небольших количествах потребляют также бентос (табл. Б5).

Промежуточные особи. Из трех промежуточных особей, у которых были изготовлены срезы плавниковых лучей, две, судя по ширине годовых слоев на срезах, росли в течение жизни без ускорения, а одна (10-летний зрелый самец длиной 26 см) имел ускорение роста на последнем году жизни, однако не настолько большое, чтобы можно было предполагать, что за этот год он вырос до таких размеров из карликовой формы. Таким образом, нет оснований рассматривать промежуточных гольцов как трансформированных за счет ускорения роста в позднем онтогенезе карликов (см. раздел 5.2.1.2.). Возможно, это гибриды карликовой и мелкой форм с промежуточным темпом роста, но в отсутствии данных об их кариотипах проверить это предположение не представляется возможным. В то же время, кариотипированные особи с 79 хромосомами, т.е. видимо, имевшие гибридное происхождение (см. раздел 5.3.1), были сходны по темпу роста либо с карликовыми, либо с мелкими гольцами, и не были промежуточны между ними ни по размерам, ни по внешнему виду.

Крупная форма. По данным Калашникова (1978), во второй половине 1960-х годов голец в оз. Бол. Намаракит достигал длины 46 см и массы 800 г, т.е. в нем, несомненно, имелась крупная форма. Как отмечено выше, опросные данные свидетельствуют о том, что она изредка встречается и в настоящее время; возможно, голец длиной 38 см в нашей выборке является мелким незрелым экземпляром этой формы.

Различия форм. Из меристических признаков карликовые и мелкие гольцы наиболее различаются по числу позвонков; есть различия по числу пилорических придатков, небольшие различия по числу жаберных лучей слева, ветвистых лучей в грудном плавнике. В выборке 1995 г. имелись различия по числу жаберных тычинок, в выборке 2003 г. таких различий не отмечено, в объединенной выборке двух лет у карликов в среднем на одну тычинку меньше (табл. 7). В целом, различия по меристическим признакам больше, чем в оз. Светлинском, но намного меньше, чем в оз. Каларский Даватчан; в пространстве первых двух главных компонент (10 меристических признаков) скаттеры двух форм значительно перекрываются (см. раздел 5.1.1.). У гольцов обеих форм до длины 25 см жаберные тычинки растут примерно пропорционально росту тела, их ростовые каналы перекрываются, после 25 см у мелких гольцов рост тычинок практически прекращается (см раздел 5.1.2.). Индекс длины жаберных тычинок (в % длины головы) у рыб < 25 см больше у мелких гольцов (табл. 7). Таким образом, мелкая форма несколько более много- и длиннотычинковая, чем карликовая.

Все карликовые гольцы (неполовозрелая молодь, половозрелые молодые и старые) отличаются от молоди мелких гольцов < 22 см относительно большими головой и глазом, молодь – также меньшим межглазничным расстоянием. Зрелые карликовые гольцы, и особенно старые, очень сильно отличаются от молоди мелких меньшим заглазничным расстоянием, более длинными челюстями и плавниками, более коротким хвостовым стеблем. Различия между половозрелыми особями двух форм обусловлены как этими изначальными различиями, так и размерной изменчивостью признаков и изменениями пропорций при созревании. В связи с отрицательным аллометрическим ростом головы и глаза у мелких гольцов, различия по этим признакам между формами с ростом еще более увеличиваются, также сохраняются и увеличиваются различия по меж- и заглазничному расстоянию,

формируются большие различия по высоте тела, головы у затылка и хвостового стебля, вентроанальному расстоянию (больше у мелких гольцов). В связи с удлинением челюстей и плавников у гольцов мелкой формы при созревании, различия по индексам промеров этих частей тела между зрелыми представителями двух форм уменьшаются или нивелируются. В пространстве первых двух главных компонент (27 абсолютных промеров тела) самые молодые и мелкие гольцы мелкой формы близки к мелким и молодым карликовым гольцам, затем онтогенетические каналы двух форм полностью расходятся. Канал мелкой формы имеет резкий перегиб в области размеров, соответствующих наступлению половой зрелости, что свидетельствует о значительном изменении пропорций; канал карликовых гольцов также имеет перегиб, но не столь резко выраженный. «Промежуточные» по темпу роста гольцы попадают в промежуток между каналами карликовой и мелкой форм (см. раздел 5.1.3.).

Таблица 7. Меристические признаки и относительная длина жаберных тычинок арктических гольцов из оз. Бол. Намарактит

При- знаки	карликовая форма				мелкая форма				CD	r_{zh}
	lim	M±m	σ	n	lim	M±m	σ	n		
<i>D</i>	8-10	9.4±0.08	0.56	50	8-10	9.4±0.09	0.64	50	0.05	0.989
<i>A</i>	7-10	8.6±0.09	0.61	50	8-10	8.6±0.08	0.54	50	0.02	0.988
<i>P</i>	11-13	12.1±0.08	0.53	50	12-13	12.5±0.07	0.50	50	0.33	0.928
<i>V</i>	7-9	8.1±0.04	0.31	50	7-9	8.0±0.03	0.25	50	0.07	0.996
<i>rb1</i>	10-12	11.1±0.09	0.67	50	10-12	10.7±0.08	0.54	50	0.31	0.939
<i>rb2</i>	10-12	10.6±0.08	0.57	50	10-11	10.5±0.07	0.50	50	0.13	0.976
<i>sb(1995)</i>	33-41	36.6±0.22	1.57	50	34-42	38.1±0.24	1.64	46	0.48	0.810
<i>sb(2003)</i>	33-41	37.5±0.36	2.20	37	35-42	37.8±0.39	1.59	17	0.08	-
<i>sb(общ.)</i>	33-41	37.0±0.19	1.82	87	34-42	38.0±0.20	1.56	63	0.15	0.901
<i>ll</i>	121-139	130.4±0.54	3.80	50	125-139	131.4±0.56	3.78	46	0.10	0.963
<i>vt</i>	63-66	65.0±0.14	1.02	50	64-67	66.3±0.12	0.81	50	0.72	0.583
<i>pc</i>	40-67	52.2±0.92	6.48	50	46-70	57.1±0.86	6.06	50	0.39	0.802
	среднее								0.23	0.907
<i>lsb%с</i>	7.0-13.4	10.4±0.14	1.29	84	10.0-14.1	12.1±0.25	1.07	18	0.72	

Примечание. Длину жаберных тычинок оценивали у рыб длиной < 25 см. При расчете r_{zh} число чешуй объединялось в классы по 2, пилорических придатков – по 3. Обозначения как в табл. 2.

Общие замечания. Гольцы из оз. Бол. Намаракит характеризуются значительным своеобразием. Они отличаются от других изученных забайкальских гольцов необычной окраской спинного плавника и другими особенностями окраски, увеличенными размерами плавников у самцов, сильно выраженными различиями между полами. Уникальная окраска спинного плавника, сходная у двух намаракитских форм и не встреченная в других озерах Забайкалья – синапоморфия, свидетельствующая в пользу их симпатрического происхождения. Судя по фотографиям, приводимым Сандлундом и др. (Sandlund *et al.*, 1992), подобные белые зоны на спинном плавнике имеются в брачный период у крупных гольцов-бентофагов из оз. Тингваллаватн в Исландии, что можно рассматривать как случай параллелизма.

Обе формы из оз. Бол. Намаракит имеют педоморфные черты, в частности, в окраске. У гольцов мелкой формы, в т.ч. зрелых производителей в брачной окраске, имеются мальковые полосы, обычно не характерные для (или не столь сильно выраженные у) гольцов такого размера из других озер Забайкалья, а у карликов сохраняется ювенильная пятнистая окраска тела, предшествующая в онтогенезе забайкальских гольцов типичным мальковым полосам. Окраска тела намаракитских карликов напоминает окраску тела сеголетков гольцов из оз. Леприндокан и Даватчан, изображенных на рис 3-5 в работе Павлова и др. (1993), в особенности экземпляра длиной 44 мм (рис. 4б в указанной работе), но сохраняется в течение всей жизни. Подобную пятнистую окраску имеет также молодь *S. namaycush* и *S. fontinalis* при длине около 10 см и менее; видимо, она вообще характерна для ранних стадий разных представителей *Salvelinus*. Окраска спинного плавника у двух форм из оз. Бол. Намаракит, видимо, также является ювенильным признаком: у некоторых экземпляров выращенной в лаборатории из икры молоди арктического гольца из оз. Леприндокан верхние части первого-третьего ветвистых лучей спинного плавника были белыми (Павлов и др., 1990; рис. А23), затем такая окраска исчезала. Другая педоморфная черта гольцов из оз. Бол. Намаракит – редукция ряда поздно закладывающихся окостенений (см. раздел 5.1.4.).

Между карликовыми и мелкими гольцами из оз. Бол. Намаракит обнаружены значительные кариотипические различия (в 2 хромосомы и 4 хромосомных плеча) (см. раздел 5.3.1). Такие различия могли возникнуть либо в результате, по крайней мере, четырех хромосомных перестроек - двух центральных слияний или разделений

и двух перицентрических инверсий, либо в результате нерасхождения хромосом в мейозе. Обнаруженные особи с промежуточным числом хромосом, скорее всего, должны рассматриваться как гибриды, хотя против этого в какой-то мере свидетельствует отсутствие их габитуальной промежуточности и фертильность. Обнаруженные кариологические различия свидетельствуют о значительной, хотя, возможно, и неполной репродуктивной изоляции форм из оз. Бол. Намаракит, которая подтверждается некоторым (хотя и небольшим) расхождением по срокам нереста, а также достоверными различиями по меристическим признакам. Как показывают данные анализа митохондриальной ДНК и микросателлитов (см. разделы 5.3.2., 5.3.3.), формы из оз. Бол. Намаракит имеют симпатрическое происхождение. Следовательно, значительные кариологические различия между ними сформировались в самом озере за относительно короткое время (после последнего оледенения). Данные анализа микросателлитов свидетельствуют о наличии определенных, но небольших генетических различий между формами и подтверждают гибридизацию между ними (раздел 5.3.3.).

Озеро Падоринское (57 080 'с.ш., 115 36' в.д.) расположено в осевой части Делюн-Уранского хребта на границе Бурятии и Иркутской области. Озеро вытянуто в меридиональном направлении, имеет размер 1.1*0.3 км, максимальную глубину 14 м, находится на высоте около 1300 м над ур.м. С запада и востока к нему подходят крутые горные склоны, из южного конца вытекает река Левая Падора, которая через 6 км впадает в р. Падору, а та еще через 23 км – в Витим. Озеро имеет значительную литораль глубиной до 2 м. Дно - крупный заиленный булыжник, обломочный материал. Помимо арктического гольца, в озере обнаружен байкалоленский хариус *Thymallus arcticus baicalolenensis*. Выборки собраны в 1996 и 2007 гг., некоторые результаты изучения первой опубликованы в работах Алексева (2001) и Алексева с соавторами (2000б, Alekseyev et al., 2002, 2009а,б).

Состав выборок. В выборках представлены нечетко обособляющиеся друг от друга мелкая и крупная формы. Распределение мелких гольцов по длине тела в выборке 1996 г. бимодально с модами 20-21 и 23-24 см, в выборке 2007 г. – унимодально, с модой 22-23 см (рис. 34).

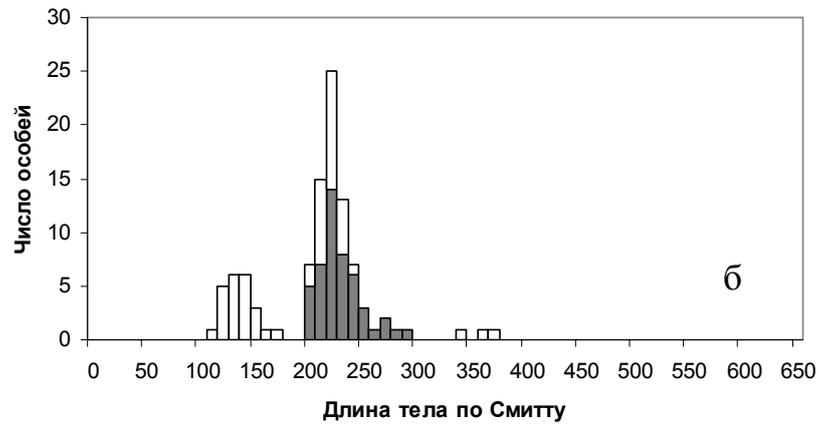
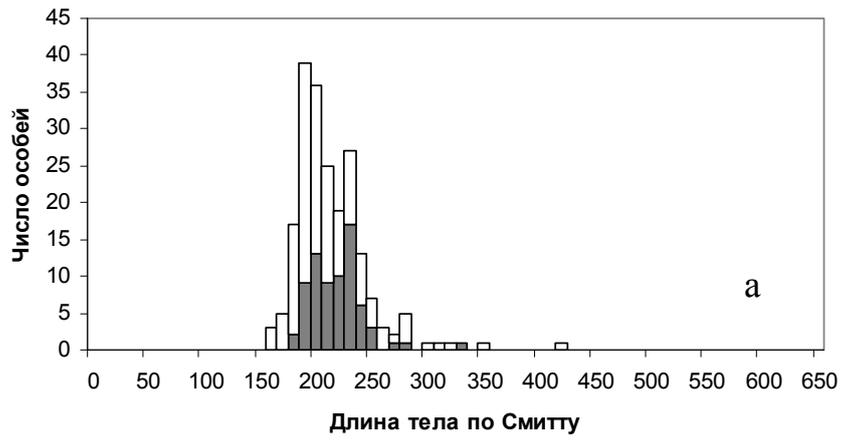


Рис. 34. Распределение арктических гольцов в выборках из оз. Падоринское 1996 г. (а) и 2007 г. (б) по длине тела. Обозначения как на рис. 6.

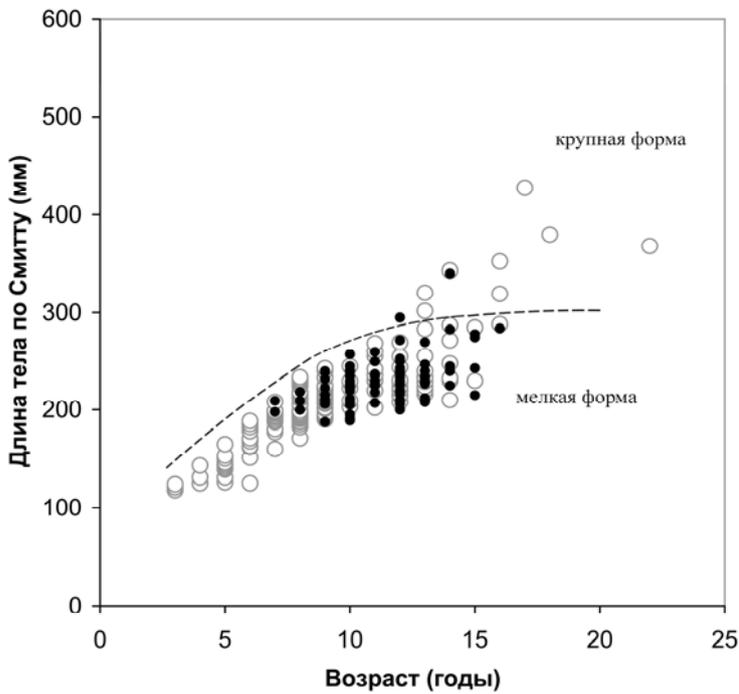


Рис. 35. Соотношение возраст-длина у арктических гольцов из оз. Падоринское. Обозначения как на рис. 7.

В выборке 2007 г. имеется молодь длиной 11-16 см, отсутствующая в выборке 1996 г. Как видно из распределения возраст-длина (рис. 35), до 11 лет гольцы в возрастных группах более или менее однородны по размерам, в старших возрастных группах появляются отдельные более крупные, чем основная масса мелких гольцов, особи, соответствующие по размерам и питанию гольцам крупной формы из других озер. Граница между крупной и мелкой формами проведена условно, как показано на рис. 35, при этом к крупной форме отнесено 10 гольцов длиной 30-43 см в возрасте 12-21 год.

Мелкая форма (рис. А24 б,в,д). Длина в выборке 12-29 см, масса 14-154 г. *D* 10-11 (10.4); *A* 8-10 (9.0); *P* 12-13 (12.3); *V* 7-8 (7.9); *rb1* 10-11 (10.4); *rb2* 9-11 (9.9); *sb* 27-33 (29.8); *ll* 128-145 (133.9); *vt* 65-67 (66.1); *pc* 42-73 (51.9), длина наибольшей жаберной тычинки у рыб длиной 12-26 см 6.8-9.4 (7.9)% длины головы. Голова небольшая, закругленная, рот большой, верхняя челюсть у наиболее крупных особей достигает вертикали заднего края глаза. Крюк и выемка отсутствуют. Глаз большой. Плавники средней длины, хвостовой выемчатый. В выборке 1996 г., взятой в июне, когда большая часть озера еще находилась подо льдом, многие гольцы, в особенности половозрелые особи, имели крайне истощенный дистрофный вид: тело плетевидное, живот втянутый, высота тела на уровне спинного плавника равна высоте головы на уровне затылка или меньше ее (рис. А24 в).

В выборке 2007 г., взятой в августе, такие особи также отмечены, но большинство имело нормальную форму тела. Окраска зрелых особей в выборке 1996 г. яркая: спина темная, бока оливковые, брюхо красное, оранжевое или желтое. На боках мелкие и среднего размера красные, оранжевые или желтые пятна. У многих особей имеются мальковые полосы. Парные и анальный плавники ярко-красные или оранжевые, с белыми первыми лучами, центральные части всех этих плавников или только грудных серые. Верхняя часть последнего луча спинного плавника оранжевая, конец нижней лопасти хвостового плавника оранжевый, либо имеется оранжевая или красно-оранжевая оторочка по краю всего хвостового плавника (может занимать до половины его площади, особенно развита на нижней лопасти). Неполовозрелые особи без яркой окраски. В выборке 2007 г. рыбы окрашены бледнее.

Возраст и рост. Возраст в уловах 3-15 лет, преобладают особи в возрасте 8-10 лет, но весьма многочисленны и 11-13-летние рыбы. С 3 до 5 и с 7 до 11 лет средние

годовые приросты длины около 1 см, с 5 до 7 лет – около 2.5 см. С 11 до 13 лет средняя длина мелких голец практически не меняется, если рассчитывать ее исходя из деления на формы, показанного на рис. 35; в возрасте 14-16 лет она вновь несколько увеличивается. Однако оценки размерно-весовых показателей в возрастных группах 11-15 лет весьма условны в связи с условностью разделения мелких и крупных голец. Темп роста самцов и самок до 7 лет сходен, начиная с 8 лет самцы несколько крупнее (табл. Б22).

Размножение. Все рыбы в возрасте до 6 лет включительно неполовозрелы; начало созревания гонад (стадия II-III), отмечено у некоторых 7-8-летних самок; среди рыб в возрасте 9 лет и старше имеются зрелые самки и самцы с гонадами на III, III-IV, IV, VI-II стадиях, но во всех возрастных группах присутствуют особи с незрелыми гонадами (стадия II), т.е. нерест не ежегодный. Время нереста неизвестно; в выборках и 1996, и 2007 гг. (июнь и август) у некоторых самок в полости тела обнаружена остаточная икра, сохранившаяся после предыдущего нереста, в выборке 1996 г. гольцы имели яркую брачную окраску, которая, однако, как и остаточная икра, могла сохраниться с предыдущей осени. Самцов в выборке в 1.3 раза больше, чем самок (160:125). Абсолютная плодовитость самок длиной 207-231 (220) мм и массой 60-124 (89) г 59-204 (123) икринок (n=15), относительная – 0.79-2.04 (1.37) икринок на грамм массы. Диаметр ооцитов в августе 3.5-4.2 (3.8) мм (n=14); видимо, это не окончательный размер.

Распределение в озере. Плотность популяции очень высока. В 1996 г. гольцы изобиловали по всему оттаявшему периметру озера, подходили к берегам и отстайвались у самого уреза воды. В 2007 г. ловились повсеместно на береговом свале. Пространственной сегрегации между хариусом и голцом не отмечено, они держались в одних и тех же местах и ловились в одни сети. По сообщению В.В. Булдыгерова (ВОСТСИБНИИГИМС), один голец был пойман на удочку в р. Лево́й Падоре в 2 км ниже озера.

Питание. Типичные бентофаги. В 1996 г. в питании преобладала икра нерестившегося в это время хариуса, на втором месте находился бентос (в основном, моллюски, также водные личинки насекомых), рыба (хариус, голец) обнаружена в 4 из 100 исследованных желудков, но составляла заметную часть пищевого комка. В

желудках также отмечены личинки хирономид и субимаго ручейников; планктон не играл в питании никакой роли (табл. Б5; Самусенок, 2000; Alekseyev *et al.*, 2002).

Крупная форма. Длина в выборке 30-43 см, масса 260-700 г. *D* 10-11 (10.1); *A* 8-9 (8.9); *P* 12-13 (12.4); *V* 7-8 (7.5); *rb1* 10-11 (10.6); *rb2* 10-10 (10.0); *sb* 29-31 (30.0); *ll* 128-136 (133.0); *vt* 65-67 (66.1); *pc* 39-59 (49.0). В выборке представлено 10 рыб, из них 9 – самцы. Самый крупный голец очень прогонистый, без яркой окраски, голова маленькая, закругленная, нижняя челюсть мощная, несколько длиннее верхней, плавники короткие, на теле довольно крупные (со зрачок и больше) светлые пятна (рис. А24а). Другие голецы более высокотелые, голова больше, закругленная или коническая, челюсти равны, у одного верхняя немного длиннее нижней, у всех конец верхней челюсти заходит за вертикаль заднего края глаза. Плавники средних размеров, пятна мелкие (преимущественно) или средние. У одного самца ярко-красные брюхо, бока и часть спины под и за спинным плавником, а также грудные, брюшные и анальный плавники (рис. А24г), несмотря на то, что эта особь имела незрелые гонады.

Возраст и рост. Старые особи, возраст в выборке 13-22 года, самый крупный экземпляр имел возраст 17 лет (рис. 35). У 6 рыб на срезах плавниковых лучей последние 3-8 годовых зон роста широкие, им предшествуют 3-7 узких зон, соответствующих годам нереста при мелких размерах. Таким образом, эти особи превратились в крупных из мелкой формы в результате прекращения размножения, перехода к хищничеству и ускоренному росту в позднем онтогенезе (см. подробнее раздел 5.2.1.2.).

Размножение. Не изучено. Два зрелых самца с гонадами на III стадии зрелости имели возраст 12 и 14 лет и длину 295 и 340 мм. Один из них, а также пять самцов с гонадами на II стадии, как указано выше, нерестились при размерах мелкой формы. Единственная самка длиной 352 мм в возрасте 16 лет была незрелой и, судя по характеру годовых слоев на срезе плавникового луча, при мелких размерах не нерестилась.

Распределение в озере. Преимущественно держатся на глубине.

Питание. Хищники (Табл. 5).

Различия форм. По меристическим признакам не различаются (табл. 8).

Таблица 8. Меристические признаки и относительная длина жаберных тычинок арктических гольцов из оз. Падоринское.

При- знаки	мелкая форма				крупная форма				CD
	lim	M±m	σ	n	lim	M±m	σ	n	
<i>D</i>	10-11	10.4±0.11	0.49	20	10-11	10.1±0.10	0.32	10	0.31
<i>A</i>	8-10	9.0±0.07	0.32	20	8-9	8.9±0.10	0.32	10	0.16
<i>P</i>	12-13	12.3±0.10	0.44	20	12-13	12.4±0.16	0.52	10	0.16
<i>V</i>	7-8	7.9±0.07	0.31	20	7-8	7.5±0.17	0.53	10	0.48
<i>rb1</i>	10-11	10.4±0.11	0.50	20	10-11	10.6±0.16	0.52	10	0.20
<i>rb2</i>	9-11	9.9±0.11	0.49	20	10-10	10.0±0.00	0.00	10	0.31
<i>sb</i>	27-33	29.8±0.30	1.37	20	29-31	30.0±0.21	0.67	10	0.12
<i>ll</i>	128-145	133.9±1.01	4.64	20	128-136	133.0±0.80	2.54	10	0.13
<i>vt</i>	65-67	66.1±0.13	0.60	20	65-67	66.1±0.23	0.74	10	0.04
<i>pc</i>	42-73	52.7±0.61	5.70	87	39-59	49.0±1.96	5.87	9	0.21
	среднее								0.21
<i>lsb%с</i>	6.8-9.4	7.9±0.06	0.60	86					

Примечание. Обозначения как в табл. 2. Длину жаберных тычинок оценивали у рыб длиной 12-26 см.

Общие замечания. Оз. Падоринское весьма труднодоступно и практически не посещается рыбаками, с чем связана высокая численность гольца. Результатом высокой плотности популяции являются медленный рост и крайняя истощенность отнерестившихся и перезимовавших производителей, не отмечавшаяся более ни в одном озере Забайкалья. Мелкие гольцы из оз. Падоринского – бентофаги с типичной для такого типа питания морфологией (большой рот, малое число коротких жаберных тычинок), крупные, как в большинстве других озер – хищники. Эти две формы эпигенетические, о чем свидетельствуют трансформации мелкой формы в крупную в позднем онтогенезе, а также отсутствие различий между ними по меристическим признакам и малая обособленность их ростовых каналов. Видимо, они находятся на самой ранней стадии генетической дивергенции.

Озеро Даватчанда. Под этим названием рассматривается небольшое безымянное озеро (56°48' С.Ш., 116°10,5' В.Д.), расположенное в осевой части Северо-Муйского хребта на севере Читинской области вблизи границы с Иркутской областью в истоке

реки Даватчанды (Девочанды). Озеро имеет длину 0.8 км, ширину 0.3 км, максимальную глубину 23 м, расположено на высоте 1174 м над уровнем моря. Оно находится в сквозной долине, выходящей на верховья р. Челолек, с запада и северо-востока к озеру подходят горные склоны, южный берег плоский, заболоченный. Вытекающая р. Даватчанда через 12 км впадает в р. Таллаи (Талую), приток Витима. Помимо арктического гольца, в озере обитает байкалоленский хариус *Thymallus arcticus baicalolenensis*, налим *Lota lota* и пестроногий подкаменщик *Cottus poecilopus*. Озеро труднодоступное, в настоящее время арктического гольца в нем эпизодически ловят только охотники. В 1950-60 годы голец значительно более интенсивно вылавливался членами базировавшейся поблизости геологической партии; имеются данные, что в озере проводился взрыв для сейсмологических целей. Сведения о гольце из оз. Даватчанда («безымянное озеро в верховье Даватчанды») приводятся в работах Калашникова (1978), Алексеева и др. (2000б; Alekseyev *et al.*, 2002, 2009а) и Алексеева (2001).

Состав выборки. В озере многочисленна мелкая форма гольца и единично попадаются гольцы крупной формы (рис. 36,37).

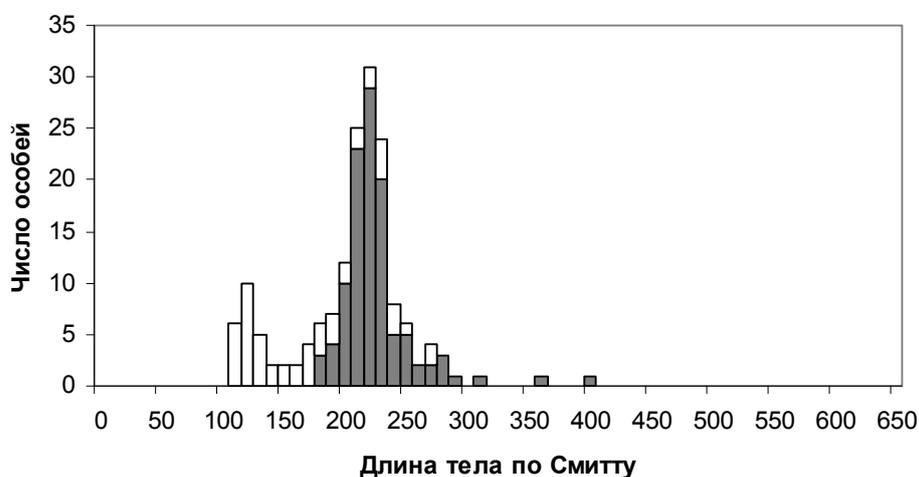


Рис. 36. Распределение арктических гольцов в выборке из оз. Давтчанда по длине тела. Обозначения как на рис. 6.

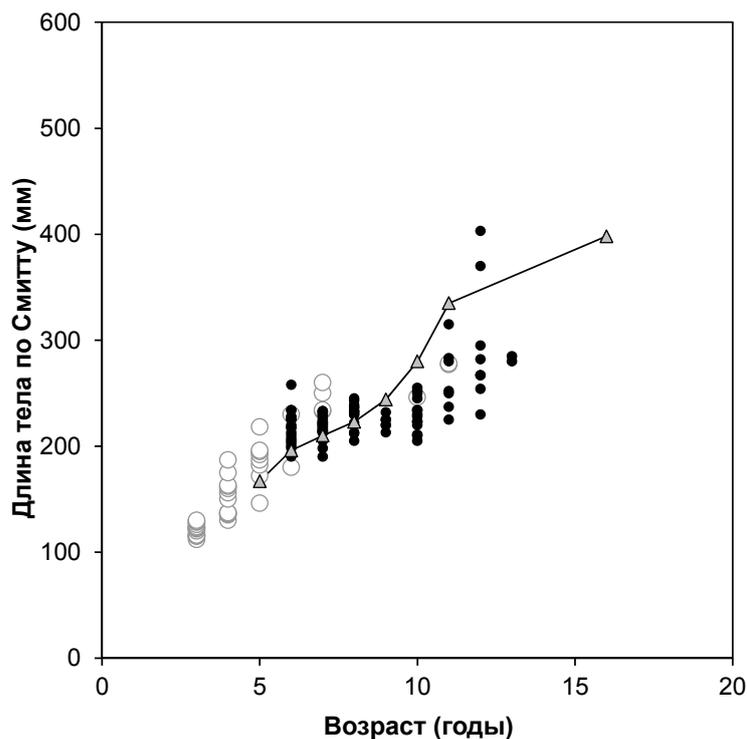


Рис. 37. Соотношение возраст-длина у гольцов из оз. Даватчанда. Треугольниками показан рост по данным Ю.Е. Калашникова (1978). Остальные обозначения как на рис. 7.

Мелкая форма (рис. А25). Длина в выборке 11-30 см, масса 13-300 г. *D* 9-10 (9.7); *A* 7-8 (7.7); *P* 12-14 (13.1); *V* 7-9 (8.0); *rb1* 11-13 (12.2); *rb2* 11-12 (11.6); *sb* 31-36 (33.6); *ll* 119-131 (126.1); *vt* 63-66 (64.4); *pc* 38-51 (45.4), длина наибольшей жаберной тычинки у рыб длиной 19-26 см 7.5-11.1 (9.5)% длины головы. Тело высокое, плотное, голова небольшая, закругленная, рот большой, челюсти равной длины, изредка нижняя чуть короче; верхняя достигает вертикали заднего края глаза или слегка заходит за нее. Плавники средней длины или длинные, хвостовой слабо выемчатый. Окраска довольно темная. Спина темно-серая или темно-оливковая, бока серые, оливковые, красновато-оранжево- или желто-серые со светлыми мелкими пятнами и широкими неправильной формы серыми или оливковыми мальковыми полосами, под которыми имеется ряд неправильной формы пятен того же цвета (обычно в задней части тела). Брюшко светло-желтое, желтое или оранжевое. Парные и анальный плавники оранжево-серые, с белыми первыми лучами, у некоторых особей оранжевая кайма по краю хвостового плавника. Встречаются очень яркие особи обоих полов с ярко-красным брюшком, красными грудными, брюшными и анальными плавниками и красной каймой по краю хвостового плавника. Мелкая молодь желтовато- или серовато-оливковая, с характерным рисунком, образованным серыми мальковыми полосами и пятнами.

Возраст и рост. Возраст в уловах 3-13 лет, преобладают особи в возрасте 6-7

лет (рис. 37, табл. Б23). Самцы и самки сходны по размерам в возрасте 3 и 6 лет, в возрасте 7-10 лет самцы немного крупнее. С 6 до 10 лет рост резко замедляется, после чего вновь несколько ускоряется, появляются единичные крупные особи. В конце 1960-х гг., по данным Калашникова (1978), до возраста 8-9 лет гольцы из этого озера росли примерно как в изученной нами выборке, а в дальнейшем их рост ускорялся в большей степени (рис. 37). Видимо, в выборке Ю.Е. Калашникова в старших возрастных группах было больше особей крупной формы, которых он объединял с мелкой при расчете средней длины и массы.

Размножение. Самцы и самки впервые созревают в возрасте 6 лет (по данным Калашникова (1978) – в 6-7 лет) и после этого нерестятся ежегодно (почти все рыбы в возрасте 6 и более лет зрелые). Соотношение самцов и самок в уловах равное (63:67).

Распределение в озере. Встречаются на береговом свале по всему периметру озера. В период сбора материала также были многочисленны в мелководной северной части озера. На глубине у дна в открытой части озера отсутствуют.

Питание. В питании преобладали куколки хирономид, существенную долю пищевого комка по массе составляла рыба (пестроногий подкаменщик, молодь налима), обнаруженная, однако, только в 4 желудках из 128. Бентос и планктон играли в питании меньшую роль. Бентос был представлен преимущественно моллюсками, а также личинками хирономид, ручейников, плавунцов, поденок и веснянок; планктон – в основном *Bosmina longispina* (табл. Б5, Самусенок 2000, Alekseyev *et al.*, 2002). Судя по пропорциям тела, по малому числу жаберных тычинок и по их относительно небольшой длине, в отсутствие сезонных компонентов пищи (куколки хирономид) гольцы мелкой формы должны в основном потреблять бентос.

Крупная форма (рис. А25). В выборке имелись три особи крупной формы длиной 32-40 см и массой 325-800 г в возрасте 11 и 12 лет. Таким образом, максимальный размер гольцов в нашей выборке близок к таковому в выборке 1960-х гг. Ю.Е. Калашникова (1978) (39.8 см и 640 г в возрасте 16(15+) лет). Меристические признаки крупных гольцов укладываются в пределы варьирования признаков у мелкой формы. Эти гольцы отличаются высоким брусковатым телом, небольшой головой, большим ртом (верхняя челюсть заходит за вертикаль заднего края глаза). Окраска темная, брюхо и нижняя часть боков розовато-серая, на боках многочисленные розовые пятна, на хвостовом стебле слабо просматриваются

мальковые полосы. Хищники. Питались почти исключительно пестроногим подкаменщиком, в желудках также обнаружены куколки хирономид, гаммариды и моллюски (табл. Б5, Самусенок 2000, Alekseyev *et al.*, 2002). Численность крупной формы по сравнению с 1960-ми годами, несомненно, значительно снизилась.

Общие замечания. Испытавшая значительное антропогенное воздействие в прошлом, но в настоящее время существующая в относительно стабильном состоянии популяция. Две формы находятся на ранней стадии дивергенции.

Озеро Крестаки-1. Верхнее из двух соединенных короткой протокой озер в истоке ключа Огородного (приток р. Култушной, впадающей в оз. Орон), имеющих местное название Крестаки. Озера расположены в сквозной долине, выходящей на долину р. Таллаи, в северных отрогах Северомуйского хребта (верхнее - 56°50.5' с.ш., 116°23' в.д., нижнее - 56°51' с.ш., 116°24.5' в.д.). Они находятся на территории Иркутской области в пределах природного заповедника «Витимский», в непосредственной близости от границы с Республикой Бурятия (проходит по юго-западной оконечности оз. Крестаки-1) на высоте 1400 м над уровнем моря. Имеют размеры 2*0.3 км и 1.1*0.2 км, соответственно, максимальная глубина верхнего озера 21 м. Озера имеют слабо изрезанную береговую линию, вытянуты с юго-запада на северо-восток, северо-западный и юго-восточный берега крутые, образованы горными склонами. В обоих обитает арктический голец, но выборка взята только в оз. Крестаки-1. Другие виды рыб в этом озере не отмечены. Сведения о гольцах этого озера приводятся в работах Алексеева и др. (2000б; Alekseyev *et al.*, 2002, 2009а), Алексеева (2001), Матвеева и др. (2006), Гордеевой и др. (Gordeeva *et al.*, 2015).

Состав выборки. Выборка включает карликовую (длина до 19 см, модальный размерный класс 15-16 см), крупную (>40 см) и две группировки мелкой (длиной 20-28 см и 28-38 см) формы (рис. 37), разделенные как показано на рис. 38. Гольцы первой группировки мелкой формы ранее (Алексеев, 2001) обозначались как промежуточные между карликовой и мелкой формами.

Карликовая форма (рис. А26). Длина в выборке 13-19 см, масса 20-57 г. *D* 9-11 (9.9); *A* 7-9 (8.1); *P* 12-13 (12.2); *V* 8; *rb1* 10-12 (10.7); *rb2* 9-11 (10.2); *sb* 26-32 (29.3); *ll* 121-137 (129.4); *vt* 64-66 (65.3); *pc* 45-62 (53.7), длина наибольшей жаберной тычинки у рыб длиной 13-18 см 6.9-9.7 (8.2)% длины головы. Форма тела и окраска типичны

для карликовых гольцов, специфические черты отсутствуют. Голова закругленная, средних размеров, плавники средние, тело оливковое, с мелкими светлыми пятнами и мальковыми полосами, яркие цвета не отмечены.

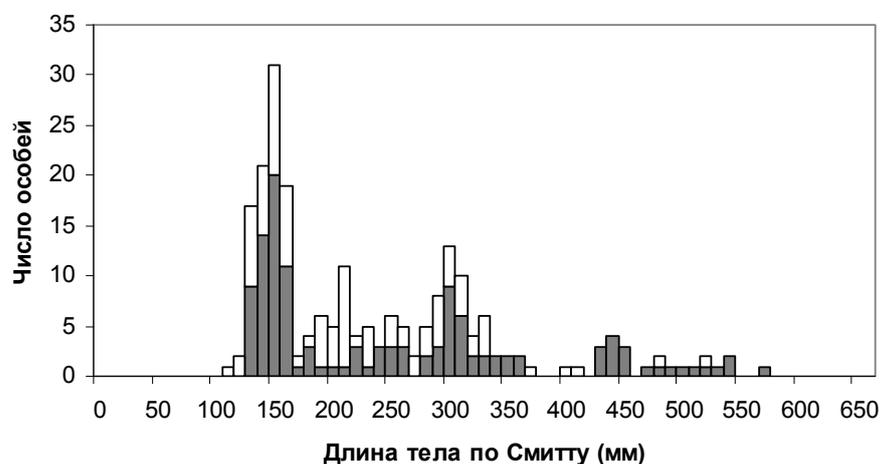


Рис. 37. Распределение арктических гольцов в выборке из оз. Крестаки-1 по длине тела. Обозначения как на рис. 6.

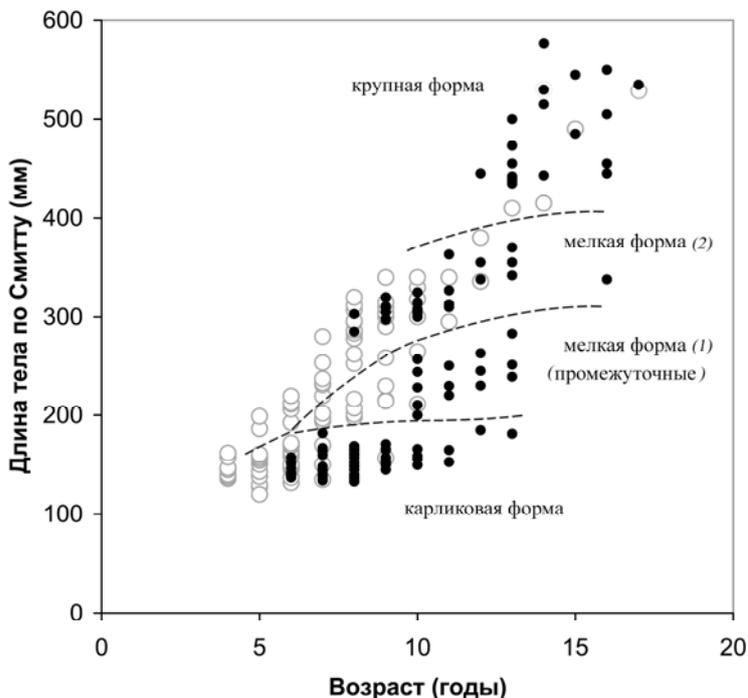


Рис. 38. Соотношение возраст-длина в выборке арктических гольцов из оз. Крестаки-1. Обозначения как на рис. 7.

Возраст и рост. Минимальный возраст в уловах 4 или 5 лет (идентификация особей в возрасте 4 лет не представляется возможной), максимальный - 13 лет. Преобладают особи в возрасте 6 лет, рыбы старше 10 лет встречаются единично (табл. Б24). Темп роста крайне низкий, с 5 до 11 лет вырастают в длину менее, чем на

1.5 см, т.е. среднегодовые приросты длины составляют не более 2.5 мм. Две самые старые особи в возрасте 12 и 13 лет были крупнее большинства остальных; возможно, в старших возрастах у некоторых карликов происходит ускорение роста (см. ниже данные о росте мелких гольцов первой группировки по результатам анализа срезов плавниковых лучей).

Размножение. Соотношение самцов и самок в уловах равное (43:49). Самцы впервые созревают в возрасте 6 лет, у некоторых самок в этом возрасте наблюдается начало созревания (стадия II-III); самки с гонадами на III стадии имеют возраст 7 и более лет. Нерест ежегодный, сроки его неизвестны. Абсолютная плодовитость двух самок длиной 158-164 (161) мм и массой 38-47 (43) г 52-59 (56) икринок, относительная – 1.1-1.6 (1.3) икринок на грамм массы. У некоторых самок в полости тела обнаружена остаточная икра от прошлогоднего нереста.

Распределение в озере. Многочисленны по всему береговому свалу.

Питание. Бентофаги, определенную роль в питании играют также планктон и амфибиотические насекомые, доля наземных насекомых в пищевом комке низка (табл. Б5, Самусенок 2000, Alekseyev *et al.*, 2002).

Мелкая форма (рис. А26). Длина в выборке 19-38 см, масса 47-490 г. *D* 9-10 (9.6); *A* 8-9 (8.3); *P* 11-13 (12.4); *V* 8; *rb1* 11-12 (11.4); *rb2* 10-12 (11.0); *sb* 26-33 (29.8); *ll* 128-139 (131.9); *vt* 64-66 (65.1); *pc* 47-70 (55.2), длина наибольшей жаберной тычинки у рыб длиной 21-32 см 6.3-8.5 (7.6)% длины головы. Тело прогонистое, голова коническая или закругленно-коническая, небольшая, плавники средних размеров, спина и бока оливковые, брюхо светлое или оранжевое, на теле многочисленные мелкие светлые пятна выше и ниже боковой линии. Плавники средних размеров, спинной и хвостовой серые, парные и анальный серые у основания и в средней части, красноватые по краям; брюшные и анальный с белыми первыми лучами. Специфические черты отсутствуют.

Возраст и рост. Возраст в уловах 7-13 (первая группировка) и 5-16 (вторая группировка) лет. В обеих группировках преобладают особи в возрасте 8-10 лет, рыбы старше 13 лет встречаются единично; темп роста гольцов второй группировки замедляется в возрасте 9-11 лет, после чего дальнейшем несколько возрастает (табл. Б25). Из 12 гольцов первой (более мелкой) группировки, у которых были сделаны срезы плавниковых лучей, 7 (58%), судя по ширине годовых зон,

трансформировались в мелкую форму из карликовой в результате 1-6 лет умеренного ускорения роста после 1-3 лет размножения и медленного роста при размерах карликов. Среди 8 гольцов второй размерной группировки, у которых изготавливались срезы лучей, один (самая старая особь в возрасте 16 лет), имел узкую 8-ю годовую зону, когда он, видимо, нерестился при размерах мелких гольцов первой размерной группировки, затем его рост ускорился, в течение 4 лет он, видимо, пропускал нерест и быстро рос (особенно быстро в первые два, медленнее – во вторые два года), после чего его рост вновь замедлился, и 4 последних года он размножался при более крупных размерах гольцов второй группировки (см. также раздел 5.2.1.2.). В наиболее многочисленных возрастных группах (8-10 лет) гольцов второй группировки самцы были в среднем немного крупнее самок (293 ± 6.04 ; 309 ± 5.17 . 319 ± 5.60 и 280 ± 14.8 . 306 ± 3.42 ; 309 ± 3.72 мм. соответственно. $n=9.8.7$ и $3.6.6$).

Размножение. Не изучено. Наиболее молодые зрелые особи первой группировки в выборке имели возраст 10 лет (самцы и самки), второй – 8 (самки) и 9 (самцы) лет. Соотношение самцов и самок в первой группировке равное (12:14), во второй преобладают самцы (40:26). У одной самки первой группировки длиной 245 мм и массой 115 г абсолютная плодовитость 180 икринок, относительная – 1.6 икринки на грамм массы. У некоторых самок в полости тела обнаружена остаточная икра от прошлогоднего нереста.

Распределение в озере. Многочисленны по всему береговому свалу

Питание. В период лова питались преимущественно наземными и амфибиотическими насекомыми, меньшую роль в питании играли бентос, планктон и рыба (табл. Б5, Самусенок 2000, Alekseyev *et al.*, 2002).

Крупная форма (рис. А26). Длина в выборке 41-58 см, масса 510-1910 г. *D* 9-11 (9.7); *A* 7-9 (8.0); *P* 12-13 (12.5); *V* 8; *rb1* 11-12 (11.5); *rb2* 10-12 (11.0); *sb* 29-32 (30.6); *ll* 127-136 (131.5); *vt* 64-66 (65.0); *pc* 45-67 (53.7). Тело прогонистое, голова коническая, большая, с длинными челюстями, верхняя челюсть прямая, заходит за вертикаль заднего края глаза. Спина и бока оливковые, брюхо желтое или оранжевое; на теле многочисленные светлые пятна - меньше диаметра зрачка (выше боковой линии) или со зрачок (ниже боковой линии). Характерная черта – наличие мелких светлых (белых или желтоватых) пятен на спинном плавнике, а также желтый цвет челюстей у ряда особей. У некоторых экземпляров имеются желтые области на щеках

и жаберной крышке. Парные и анальный плавники окрашены как у мелких гольцов, но красные области более обширные, у некоторых особей брюшные и анальный плавники почти целиком красные.

Возраст и рост. Возраст в уловах 12-17 лет, самцы достигают большего возраста и размеров, чем самки (17 лет, 577 мм и 13 лет, 473 мм, соответственно) (табл. Б26). Как показывает анализ срезов плавниковых лучей, 3 из 16 особей трансформировались в крупную форму из мелкой в результате 2-3 лет ускоренного роста после 1-3 лет размножения при размерах второй группировки мелкой формы. Еще у двух особей подобная трансформация могла иметь место, но характер годовых слоев на срезах лучей не позволяет с уверенностью это утверждать. Остальные рыбы не имели зон замедленного и ускоренного роста на срезах лучей, т.е. при мелких размерах не размножались и развивались в крупную форму напрямую (подробнее см. раздел 5.2.1.2).

Размножение. Не изучено. Самцов в уловах вдвое больше, чем самок (17:7). Из всех рыб только 4 самца имели незрелые гонады на II стадии зрелости, из них два – наиболее мелкие особи этой формы в выборке (41-42 см, возраст 13 и 14 лет), а один, судя по срезу плавникового луча, трансформировался в крупную форму из мелкой, т.е. размножался ранее при малых размерах. У остальных самцов и всех самок гонады были на II-III, III и VI-II стадиях, эти зрелые особи имели возраст 13 и более лет (одна самка с гонадами на II-III стадии – 12 лет) и длину 43 и более см. У некоторых самок в полости тела обнаружена остаточная икра от прошлогоднего нереста.

Распределение в озере. По всему береговому свалу, наиболее многочисленны в районе выхода протоки в оз. Крестаки-2.

Питание. Хищники. Определенную роль в питании играет также бентос (табл. Б5, Самусенок 2000, Alekseyev *et al.*, 2002).

Различия форм. Карликовая, мелкая и крупная формы из оз. Крестаки-1, в особенности последние две, близки по меристическим признакам. Карлики отличаются от двух других форм несколько меньшим числом жаберных лучей, от крупной – также несколько меньшим числом жаберных тычинок и лучей в грудном плавнике, от мелких (второй группировки) – незначительно меньшим средним числом чешуй в боковой линии. Средние по 10 меристическим признакам значения коэффициента различия Майра CD при сравнении карликовых гольцов с мелкими и

крупными больше, а значения индекса сходства Животовского g_{zh} меньше, чем при сравнении мелких и крупных гольцов друг с другом (табл. 9). При анализе методом главных компонент по 10 меристическим признакам скаттеры мелких и крупных гольцов полностью перекрываются, а карлики оказываются более обособленными от этих двух форм (см. раздел 5.1.1.). Анализ 27 промеров тела гольцов методом главных компонент показывает, что все формы укладываются в один онтогенетический канал (см. раздел 5.1.3.). Анализ микросателлитов демонстрирует определенные генетические различия форм (см. раздел 5.3.3.).

Таблица 9. Меристические признаки и относительная длина жаберных тычинок арктических гольцов из оз. Крестаки-1

При- знаки	Карликовые n=20 (1)			Мелкие (II гр-ка) n=20 (2)*			Крупные n=21** (3)			CD			rzh		
	lim	M±m	σ	lim	M±m	σ	lim	M±m	σ	1-2	2-3	1-3	1-2	2-3	1-3
<i>D</i>	9-11	9.9±0.11	0.49	9-10	9.6±0.11	0.51	9-11	9.7±0.13	0.58	0.30	0.11	0.17	0.942	0.975	0.979
<i>A</i>	7-9	8.1±0.10	0.45	8-9	8.3±0.11	0.47	7-9	8.0±0.12	0.55	0.22	0.29	0.1	0.960	0.914	0.987
<i>P</i>	12-13	12.2±0.08	0.37	11-13	12.4±0.13	0.59	12-13	12.5±0.11	0.51	0.21	0.11	0.37	0.929	0.973	0.935
<i>V</i>	8-8	8.0±0.00	0	8-8	8.0±0.00	0	8-8	8.0±0.00	0	0	0	0	1	1	1
<i>rb1</i>	10-12	10.7±0.13	0.59	11-12	11.4±0.11	0.5	11-12	11.5±0.11	0.51	0.69	0.12	0.80	0.716	0.992	0.674
<i>rb2</i>	9-11	10.2±0.13	0.59	10-12	11.0±0.10	0.46	10-12	11.0±0.08	0.38	0.81	0.06	0.83	0.702	0.995	0.712
<i>sb</i>	26-32	29.3±0.41	1.84	26-33	29.8±0.34	1.51	29-32	30.6±0.22	1.02	0.15	0.32	0.46	0.875	0.822	0.800
<i>ll</i>	121-137	129.4±0.98	4.38	128-139	131.9±0.66	2.95	127-136	131.5±0.58	2.69	0.35	0.08	0.30	0.839	0.929	0.875
<i>vt</i>	64-66	65.3±0.15	0.66	64-66	65.1±0.14	0.64	64-66	65.0±0.25	0.91	0.15	0.06	0.19	0.986	0.922	0.928
<i>pc</i>	45-62	53.7±0.99	4.43	47-70	55.2±1.25	5.58	45-67	53.7±1.09	4.99	0.15	0.14	0.01	0.925	0.827	0.919
<i>lsb%с</i>	6.9-9.7	8.2±0.18	0.81	6.3-8.5	7.6±0.10	0.59				0.30	0.13	0.32	0.887	0.935	0.881

* для *lsb%с* n=37 ** для *vt* n=13

Примечание. Длину жаберных тычинок оценивали у рыб длиной < 32 см. При расчете r_{zh} число чешуй объединялось в классы по 2, пилорических придатков – по 3. Обозначения как в табл. 2.

Общие замечания. Одно из немногих озер Забайкалья с тремя многочисленными симпатрическими формами арктического гольца и единственное населенное гольцом озеро на территории Витимского заповедника. В связи с удаленностью от населенных пунктов и транспортных путей слабо затронуто антропогенным влиянием, хотя спорадически гольца вылавливают оленеводы. В отличие от большинства других забайкальских озер, здесь высока численность

крупной формы гольца. Симпатрические формы близки морфологически, карликовая форма немного отличается от мелкой (2-й группировки) и крупной и, видимо, находится на ранней стадии обособления от них. Первая группировка мелкой формы, очевидно, представлена преимущественно трансформированными карликами, рост которых ускорился в старших возрастах. Несмотря на морфологическое сходство мелких (2-я группировка) и крупных гольцов, трансформации из мелкой формы в крупную относительно редки (<20%), т.е. эти формы не являются эпигенетическими, что подтверждается данными по микросателлитам (раздел 5.3.3.).

Озеро Орон (57 06' с.ш., 116 31' в.д.) – наиболее крупное из забайкальских озер (18*6,4 км, максимальная глубина 184 м), расположено в среднем течении Витима на территории Витимского заповедника (Иркутская область) на высоте 353 м над ур. моря. В озере обитает 17 видов рыб. А.А. Томилов (1954) указывал на наличие в нем в небольших количествах гольца, который, по его мнению, заходил в озеро из Витима; Ю.Е. Калашников (1978) приводит данные о 24 крупных гольцах (298-560 (437) мм, масса 0.3-1.8 кг), пойманных им в этом озере, а также упоминает о молодом экземпляре длиной 16 см. Однако в ходе последних обследований ихтиофауны оз. Орон этот вид в нем не был обнаружен (Русанов 2001; Толчин, Зиновьев, 2001; Матвеев и др., 2006). Было сделано предположение, что голец время от времени скатывался в оз. Орон во время сильных дождевых паводков из озер в верховьях притоков р. Култушной (т.е. из озер Крестаки-1,2 – С.А) (Матвеев и др., 2006). В пользу этого предположения свидетельствует практически полная идентичность гольцов из оз. Орон, описанных Ю.Е. Калашниковым, и гольцов крупной формы из оз. Крестаки-1 по меристическим признакам (табл. Б27). Небольшое различие средних наблюдается по числу жаберных лучей, если считать, что в работе Калашникова приведено их число слева (в ней не указано, с какой стороны проводился подсчет). Если же Ю.Е. Калашников приводит число лучей справа, различия по этому признаку гольцов из двух озер не значимы. Однако по пластическим признакам гольцы из оз. Орон очень сильно отличаются от крупных гольцов из оз. Крестаки-1 более короткой и высокой головой с более короткими челюстями и широким лбом, более высоким телом, более короткими плавниками (табл. Б27). Пределы варьирования индекса длины головы (c) у гольцов из двух озер

не перекрываются, а индексов максимальной высоты тела (H), высот и длин плавников (hD , hA , IP , IV) перекрываются незначительно. Значения коэффициента различия Майра CD по s , H , hD , IP превышают подвидовой критерий 1.28. Даже с учетом того, что промеры выполнялись разными операторами, наблюдаемые различия слишком велики, чтобы их можно было объяснить одним этим фактором. Помимо этого, гольцы из оз. Орон имели иную возрастную структуру и темп роста, чем крупные гольцы из оз. Крестаки-1: их максимальный возраст в выборке Ю.Е. Калашникова был 10+, и они достигали средней длины >40 см в возрасте 6+ и > 50 см в возрасте 9+. Возраст крупных гольцов в выборке из оз. Крестаки-1 12-17 лет, все гольцы более 40 см имеют возраст 12 и более лет, а средней длины >50 см гольцы крупной формы достигают в возрасте 15 лет. Эти различия свидетельствуют против принадлежности гольцов из оз. Орон к популяции из оз. Крестаки-1.

Озеро Соли (56°31'С.Ш., 110°56.5' В.Д.) – довольно крупное (4.6*1.2 км, максимальная глубина 48 м) озеро, расположенное на высоте 929 м над ур. м. в 6 км к юго-востоку от восточной оконечности хребта Бурпала в бассейне Мамы-Витима, недалеко от водораздела с бассейном Чаи. Озеро находится в сквозной долине, соединяющей долины рек Левая Мама и ее притока Майгунды. Из него вытекает ручей длиной около 4 км, впадающий в Майгунду. Озеро вытянуто в меридиональном направлении, западный и восточный берега образованы крутыми склонами, северный и южный пологие. С западного берега в озеро вдается большой Г-образный полуостров, отделяющий узкий залив; от полуострова до восточного берега идет мелководная перемычка, разделяющая северную и южную глубоководные части, северный берег изрезанный, с двумя заливами. Помимо арктического гольца, в озере обитают ленок р. *Brachymystax* (тупорылая форма), обыкновенный гольян *Phoxinus phoxinus* и крайне многочисленный речной окунь *Perca fluviatilis*, являющийся фоновым видом. Озеро Соли удалено от населенных пунктов и транспортных путей и в настоящее время не подвергается антропогенной нагрузке, но активно облавливалось в 1980-е годы членами геологических партий. Некоторые сведения о гольце этого озера приводятся в работах Алексеева и др. (Alekseyev *et al.*, 2002, 2009a).

Состав выборки. Популяция арктического гольца оз. Соли малочисленна, очевидно, вследствие браконьерского вылова в 1980е-1990-е гг., в нем удалось

поймать только 19 гольцов. По этой выборке трудно судить о ее структуре. Можно лишь утверждать, что карликовая форма в озере не обнаружена, а имеются крупная, представленная в уловах единственным экземпляром, и мелкая (возможно, с двумя размерными модами) формы, либо же популяция мономорфна и включает гольцов, созревающих в широком размерном диапазоне, как в оз. Амут (рис. 39,40).

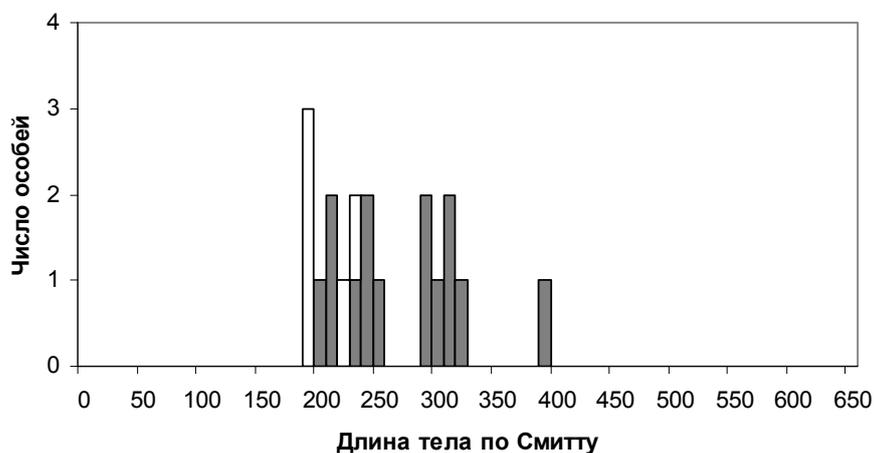


Рис. 39. Распределение арктических гольцов в выборке из оз. Соли по длине тела. Обозначения как на рис. 6.

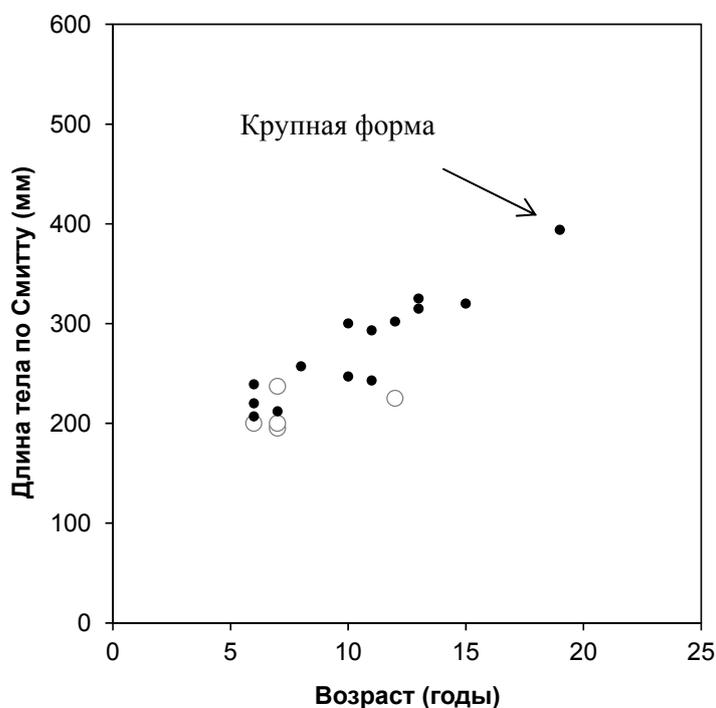


Рис. 40. Соотношение возраст-длина в выборке арктических гольцов из оз. Соли. Обозначения как на рис. 7.

Мелкая форма (рис. А27). Длина в выборке 195-325 мм, масса 62-290 г. *D* 8-10 (9.5); *A* 8-9 (8.3); *P* 13-14 (13.1); *V* 8-9 (8.4); *rb1* 11-13 (11.9); *rb2* 10-12 (11.2); *sb* 30-36

(32.3); *ll* 121-134 (127.4); *vt* 63-66 (64.3); *pc* 32-44 (38.1), длина наибольшей жаберной тычинки у рыб длиной 20-32 см 7.6-12.2 (10.9)% длины головы. По внешнему виду сходны с гольцами из ряда других озер Забайкалья.

Возраст и рост. Возраст в уловах 6-15 лет. К 10 годам гольцы достигают длины около 30 см, три медленно растущие особи в возрасте 10-12 лет имели длину 22-25 см (рис. 40).

Размножение. Зрелые самцы имели возраст 6 и более, самки – 8 и более лет. Нерест, видимо, ежегодный. У ряда самок в полости тела обнаружена остаточная икра от прошлогоднего нереста.

Распределение в озере. Ловились в разных частях озера на береговом свале, на глубине в открытой части озера не обнаружены.

Питание. Основную часть пищевого комка составлял планктон (33.6% по массе), на втором и третьем месте в питании примерно в равных долях находились рыба (24.1%) и наземные насекомые (23.5%); бентос составлял 10%, куколки, субимаго и имаго амфибиотических насекомых – 87.3%, прочие кормовые объекты – 0.5% веса пищевого комка ($n=18$, доля пустых желудков 5.6%) (табл. Б5; Самусенок, 2000; Алексеев и др., 2002).

Крупная форма. К ней, видимо, относится наиболее крупный экземпляр в выборке – половозрелая самка в возрасте 19 лет длиной 394 мм и массой 560 г. Значения меристических признаков этой особи укладываются в пределы их варьирования у мелкой формы. В полости тела обнаружена икра от прошлогоднего нереста. Малочисленность выборки гольца из оз. Соли не позволяет оценить степень обособленности крупной формы от мелкой.

Общие замечания. Немногочисленная популяция гольца, испытавшая значительное антропогенное воздействие. Интересный случай планктофагии у мелкой формы при относительно малом (для Забайкалья) числе жаберных тычинок. При этом малое число тычинок компенсируется их относительно большой длиной.

Озеро Ирбо (56 42'с.ш., 114 21' в.д.) расположено в отрогах Делюн-Уранского хребта, подходящих с юга к долине реки Средний Мамакан (бас. Мамакана-Витима), в пределах Иркутской области на границе с Республикой Бурятия. Озеро имеет длину 2.8 км, ширину 0.8 км, глубину до 60 м, вытянуто в меридиональном направлении и

соединено со Средним Мамаканом вытекающим из северного конца ручьем длиной около 2 км. К южному концу озера примерно на такое же расстояние подходят верховья р. Ирбо (бас. Муи-Витима), между этой рекой и оз. Ирбо располагается серия мелких озер, отделенных от него моренной грядой. Есть основания полагать, что ранее сток из озера шел на юг, в бассейн р. Ирбо. Озеро расположено на высоте 1181 м над ур. м., имеет небольшую мелководную зону с песчаным грунтом; береговой свал покрыт крупными блоками и булыжником, ложе озера илистое. Помимо арктического гольца, в озере обитают байкалоленский хариус *Thymallus arcticus baicalolenensis*, обыкновенный голец *Phoxinus phoxinus*, налим *Lota lota*, пестроногий подкаменщик *Cottus poecilopus*. Озеро Ирбо расположено примерно в 15 км от автомобильной трассы Таксимо-Бодайбо и соединяется с ней зимней дорогой. По этой дороге на проходимой технике на оз. Ирбо заезжают большие группы рыбаков, среди которых оно пользуется высокой популярностью как наиболее крупное и доступное из населенных арктическим гольцом озер этого района. В озере голец подвергался и подвергается интенсивному браконьерскому вылову, что крайне негативно сказывается на его численности и структуре популяции. Описание основано на результатах анализа выборок 1996 г. и 2003 г., последняя предоставлена коллегами из ИГУ. Результаты анализа выборки 1996 г. опубликованы (Алексеев и др., 2000б; Алексеев 2001; Alekseyev *et al.*, 2002, 2009a).

Состав выборок. В озере обнаружены мелкая и крупная формы гольца. Хотя и в 1996 г. голец в озере был немногочислен, в 2003 г. численность его по сравнению с 1996 г. резко сократилась. Основу выборки 1996 г. составляли зрелые особи мелкой формы длиной 21-29 см (модальная длина 25-26 см), в ней также имелось 4 особи крупной формы длиной 33-42 см (рис. 41). По полученным в тот год опросным данным, в озере изредка встречались гольцы крупной формы массой до нескольких килограммов. В 2003 г. в выборке преобладала молодь мелкой формы, имелись немногочисленные производители этой формы длиной до 30 см. К крупной форме может быть отнесен один голец длиной 33 см в возрасте 8 лет (рис. 41, 42). Граница между мелкой и крупной формами может быть проведена лишь приблизительно, отнесение к ней, а не к мелкой форме, четырех из пяти гольцов, за исключением самого крупного (рис. 42), условно.

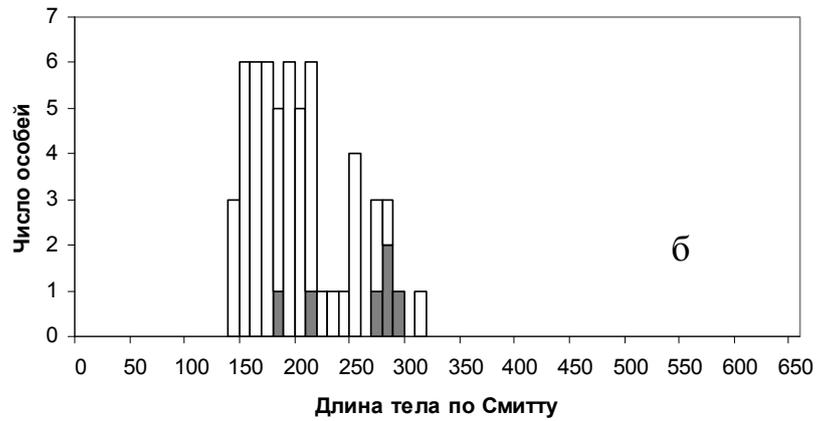
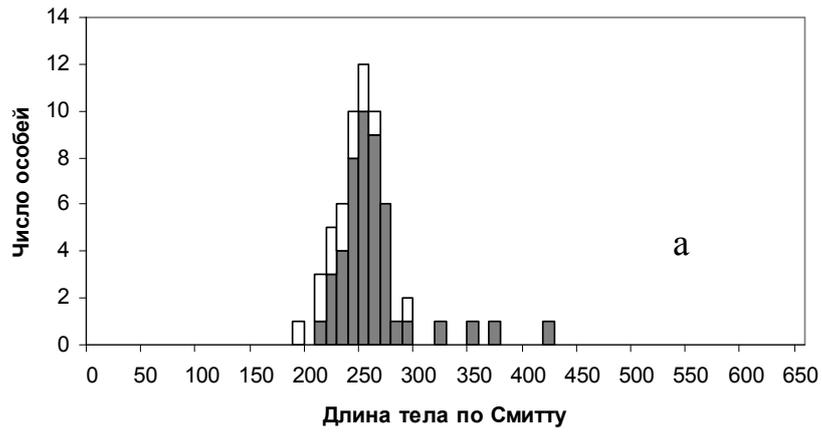


Рис. 41. Распределение арктических гольцов по длине тела в выборках из оз. Ирбо: а - 1996 г., б - 2003 г. Обозначения как на рис. 6.

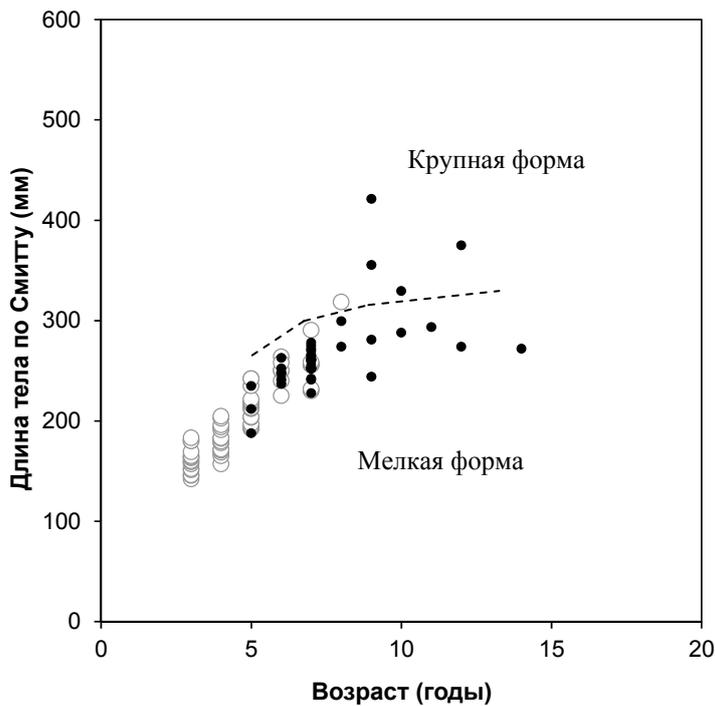


Рис.42. Соотношение возраст-длина в выборке арктических гольцов из оз. Ирбо (1996, 2003 гг.). Обозначения как на рис. 7.

Мелкая форма (рис. А28). Длина в выборке 14-30 см, масса 24-274 г. *D* 8-9 (8.3); *A* 7-9 (7.7); *P* 12-14 (13.2); *V* 7-9 (8.1); *rb1* 11-13 (12.0); *rb2* 11-12 (11.4); *sb* 34-40 (36.4); *ll* 124-136 (130.0); *vt* 63-65 (64.0); *pc* 33-46 (39.2), длина наибольшей жаберной тычинки у рыб длиной 24-28 см 9.8-12.9 (11.1)% длины головы. Тело довольно прогонистое, обтекаемой формы, голова маленькая, коническая, челюсти равной длины или нижняя длиннее, верхняя челюсть прямая, не достигает вертикали заднего края глаза. Крюк и выемка отсутствуют. Плавники короткие. Окраска темная, довольно тусклая. Спина темная, бока серые или темно-серые, брюхо желтоватое, грязно-оранжевое, иногда красноватое. У многих особей просматриваются мальковые полосы, на боках имеются мелкие желтые или оранжевые пятна. Хвостовой плавник выемчатый. Грудные, брюшные, анальный плавники красные, красно-серые, желтовато-серые с белыми первыми лучами.

Возраст и рост. Возраст в уловах 3-14 лет, в выборке 1996 г. преобладали особи в возрасте 7 лет, в выборке 2003 г. – 3-5 лет, рыбы 8 лет и старше в обеих выборках крайне малочисленны (табл. Б28). В выборке 2003 г. до 5 лет гольцы мельче рыб того же возраста из выборки 1996 г., пятилетние рыбы в двух выборках мало перекрываются по размерам. Значительных различий в темпе роста самцов и самок не обнаруживается: 7-летние самцы в выборке 1996 г. и 5-летние в выборке 2003 г. в среднем немного крупнее, а 3- и 4- летние в выборке 2003 г. – мельче самок. Темп роста замедляется после 6 лет (табл. Б28, рис. 42).

Размножение. Относятся к числу наиболее короткоцикловых мелких гольцов. Самцы и самки впервые созревают в возрасте 6, единичные особи – 5 лет. Соотношение полов равное. Сроки нереста неизвестны. У некоторых самок в полости тела обнаружена остаточная икра, сохранившаяся после предыдущего нереста, один самец был текучим.

Распределение в озере. Встречаются в небольших количествах в разных частях озера на береговом свале; по сообщениям, осенью концентрируются в юго-восточной части, здесь же обнаружены наиболее обильные следы пребывания рыбаков. При постановке донных сетей в открытой части озера на глубину около 50 м гольцы не обнаружены.

Питание. В питании преобладали имаго, субимаго и куколки амфибиотических насекомых и рыба; (табл. Б5; Самусенок, 2000; Alekseyev *et al.*, 2002).

Амфибиотические насекомые (75% по частоте встречаемости) были представлены в питании преимагинальными стадиями и имаго ручейников и хирономид, рыба (обыкновенный гольян, молодь гольца длиной 5-6 см) встречена только в 11% желудков. Планктон находился на 3 месте и составлял всего 14% массы пищевого комка, но присутствовал в 60% желудков (Самусенок, 2000). Учитывая высокую частоту встречаемости планктона в желудках и то, что морфология мелких гольцов характерна для планктофагов, можно полагать, что в иные сезоны планктон играет в их питании большую роль.

Крупная форма (рис. А28). Длина в выборке 33-42 см, масса 300-660 г. *D* 8-8 (8.0); *A* 7-8 (7.3); *P* 13-13 (13.0); *V* 8-8 (8.0); *rb1* 12-13 (12.3); *rb2* 11-12 (11.7); *sb* 36-36 (36.0); *ll* 133-139 (135.0); *vt* 64-66 (65.0); *pc* 36-52 (43.7). По пропорциям тела и окраске в целом сходны с мелкой формой, но верхняя челюсть длиннее (достигает вертикали заднего края глаза, но не заходит за нее), окраска еще более темная, на теле наряду с мелкими пятнами имеются более крупные (размером со зрачок или чуть больше), мальковые полосы не видны.

Возраст и рост. Возраст в уловах 8-12 лет, у трех из четырех особей, судя по срезам плавниковых лучей, в конце жизни имело место ускорение роста, следующее за периодом замедления роста, т.е. эти особи превратились в крупных гольцов из мелких после 2-5 лет размножения в размерном интервале мелкой формы. (см. раздел 5.2.1.2.).

Размножение. Все 4 экземпляра (2 самца и 2 самки), пойманные в 1996 г., были зрелыми или созревающими, самцы имели гонады на III и IV, самки на II-III стадиях зрелости. Единственный экземпляр в выборке 2003 г. был незрелым самцом с гонадами на II стадии.

Распределение в озере. Пойманы в северной оконечности озера.

Питание. В отличие от большинства крупных гольцов из других озер, в период наблюдений крупные гольцы из оз. Ирбо питались практически исключительно имаго крупных ручейников рода *Dicosmoecus*, составлявших более 97% массы пищевого комка, в то время как рыба (гольян) составляла лишь 0.5% (табл. Б5; Самусенок, 2000, Alekseyev *et al.*, 2002).

Общие замечания. Подвергающаяся сильному прессу браконьерского вылова, сокращающаяся в численности короткоцикловая популяция. За 7 лет с 1996 по 2003 г.

произошло сокращение численности и омоложение мелкой формы и почти полное исчезновение крупной формы. Мелкие гольцы из оз. Ирбо относятся к много- и длиннотычинковым гольцам Забайкалья, морфологические особенности которых в значительной степени объясняются эволюцией в направлении планктофагии. Помимо характерных для планктофагов многочисленных и длинных жаберных тычинок, они имеют невысокое обтекаемой формы тело с маленькой головой, небольшой конечный или полуверхний рот, не массивные челюсти, короткие плавники, длинный хвостовой стебель. Такие особенности характерны для целого ряда «пелагических» или «планктоноядных» форм гольцов как в разных озерах Забайкалья, так и за его пределами, и возникали в разных популяциях гольцов неоднократно и независимо. При этом в период наблюдений планктон составлял лишь часть рациона гольцов, значительная часть пищевого комка была представлена сезонными компонентами пищи. Крупная форма в настоящее время практически уничтожена, единичные крупные гольцы в основном вырастают из мелких за счет ускорения роста в позднем онтогенезе. Такое ускорение, скорее всего, связано с переходом к хищничеству. Хотя у изученных гольцов крупной формы рыба играла в питании незначительную роль, это, скорее всего, также сезонное явление.

Оз. Амудиса (57°01.5' С.Ш., 112°40' В.Д.) расположено на высоте 1088 м над уровнем моря на территории Иркутской области недалеко от границы с Бурятией. Максимальная длина 2 км, ширина 0.9 км, глубина 35 м. Из восточного конца озера вытекает р. Амудиса, впадающая через 18 км в р. Бол. Конкудери, которая в свою очередь впадает в р. Конкудери, а та – в Маму, приток Витима. Восточный и северо-восточный берега, обращенные к долине р. Амудиса и сквозной долине, выходящей на верховья р. Девчаин, а также значительная часть западного берега плоские, заболоченные, к южному и северо-западному подходят горные склоны. Помимо арктического гольца, в озере обитают обыкновенный гольян *Phoxinus phoxinus*, сибирский голец *Barbatula toni*, налим *Lota lota* и пестроногий подкаменщик *Cottus poecilopus*.

Состав выборки. В выборке представлены гольцы мелкой и единично – крупной формы (рис. 43). Граница между формами, как у гольцов из предыдущих озер, проведена условно как показано на рис. 44, так что к крупной форме отнесены

два гольца длиной более 45 см, однако наиболее крупные (30-36 см) и старые гольца, отнесенные к мелкой форме, имеют ряд признаков крупной.

Мелкая форма (рис. А29). Длина в выборке 14-36 см, масса 23-418 г. *D* 9-11 (9.6); *A* 8-9 (8.3); *P* 11-13 (12.1); *V* 7-9 (8.0); *rb1* 10-12 (11.3); *rb2* 10-12 (11.0); *sb* 29-34 (31.8); *ll* 124-139 (130.4); *vt* 64-67 (65.7); *pc* 34-63 (41.4), длина наибольшей жаберной тычинки у рыб длиной 24-26 см 9.6-12.2 (10.8)% длины головы.

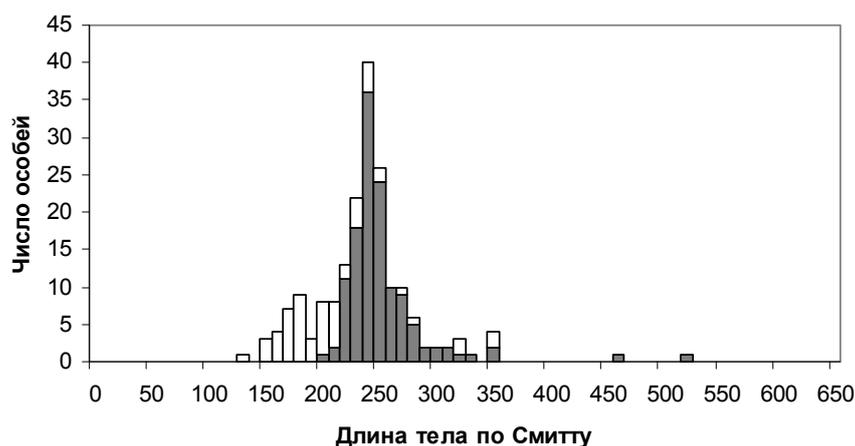


Рис. 43. Распределение арктических гольцов из оз. Амудиса по длине тела.

Обозначения как на рис. 6.

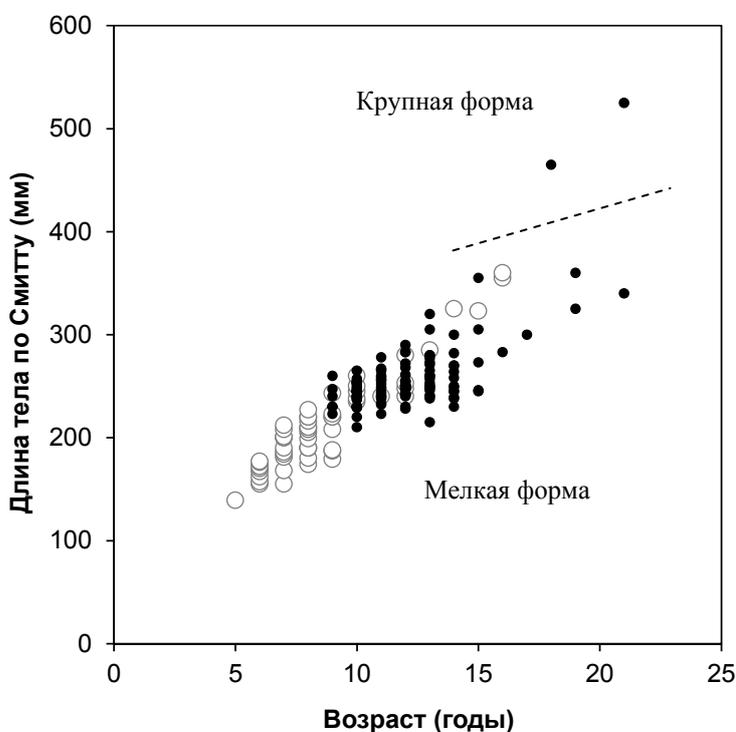


Рис. 44. Соотношение возраст-длина в выборке голец из оз. Амудиса. Обозначения как на рис. 7.

Возраст и рост. Долгоживущие рыбы с высокой долей старых особей в популяции. Возраст в уловах 5-21 лет, большую часть выборки составляют рыбы в

возрасте 10 лет и старше; наиболее многочисленные возрастные группы 10-13 лет. Темп роста замедляется с 10 до 14 лет, затем средние приросты длины вновь возрастают, что частично связано с начинающимся превращением некоторых особей мелкой формы в крупную. Самцы растут несколько быстрее самок и имеют большую продолжительность жизни: большинство рыб старше 12 лет и все старше 14 представлены самцами (табл. Б29, рис. 44).

Размножение. Отдельные самцы и самки созревают в возрасте 9, большинство – 10 лет. Нерест ежегодный, сроки неизвестны. Самцов в уловах в связи с большей продолжительностью их жизни вдвое больше, чем самок (120:64). Абсолютная плодовитость самок длиной 223-252(237) мм и массой 104-164 (129) г 140-208 (168) икринок, относительная – 1.2-1.5 (1.3) икринок на грамм массы (n=15). У некоторых самок в полости тела обнаружена остаточная икра, сохранившаяся после предыдущего нереста.

Распределение в озере. По всему береговому свалу

Питание. Не изучено

Крупная форма (рис. А29). Согласно принятому делению (рис. 44), к крупной форме отнесены два самца длиной по Смитту 465 и 525 мм, массой 1540 и 2110 г, в возрасте 18 и 21 год. Обе рыбы имели высокое тело, яркую окраску; их меристические признаки укладывались в пределы варьирования таковых у мелкой формы. Судя по ширине годовых слоев на срезах плавниковых лучей, обе эти особи трансформировались в крупную форму из мелкой: они до 4 раз участвовали в размножении при размерах мелкой формы и затем за 4-5 лет ускоренного роста превратились в крупную форму, после чего второй, более крупный, голец, видимо, нерестился еще в течение 7 лет (см. раздел 5.2.1.2.).

Озера Озерное-1 и Озерное-4. В верховьях ключа Озерного, впадающего в р. Бол. Конкудери в 3 км выше впадения р. Амудиса, расположен каскад из нескольких озер, два из которых - Озерное-1 (56°57.5' С.Ш., 112°46' В.Д. 0.8*0.3 км, ~1180 м над ур. м.) и Озерное-4 (56°59' С.Ш., 112°49' В.Д. 1,1*0.3 км, ~1090 м над ур. м.) были обследованы сотрудниками ИГУ, любезно передавшими автору результаты биоанализа гольца и собранные коллекции.

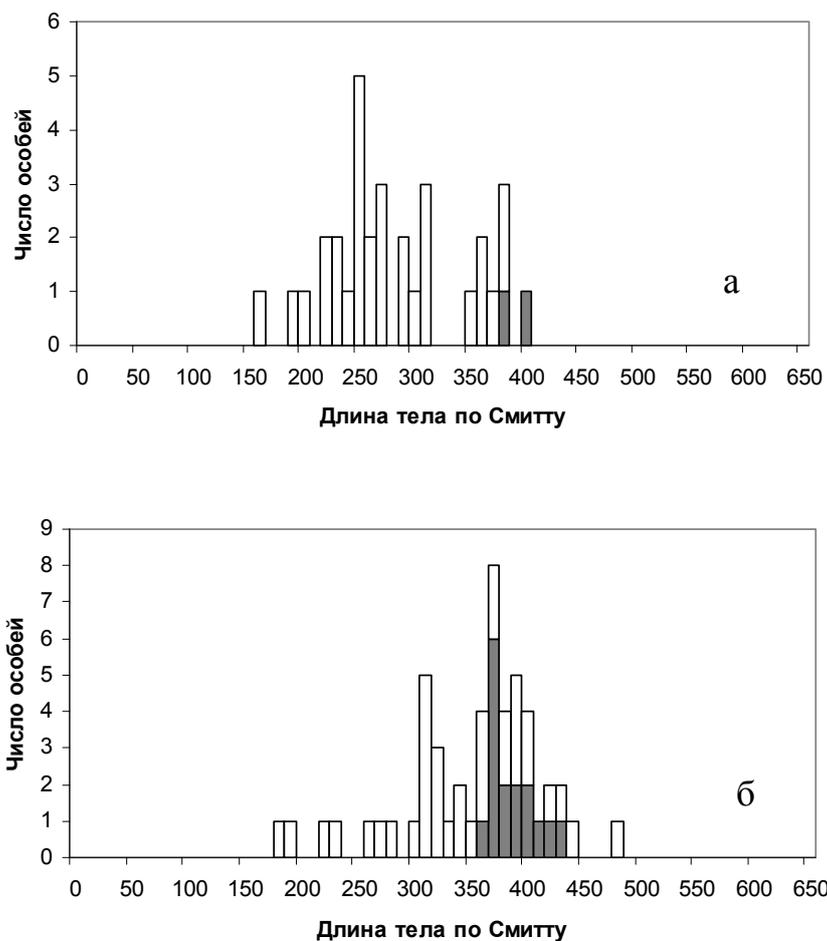


Рис. 45. Распределение арктических гольцов из оз. Озерное-1 (а) и Озерное-4 (б) по длине тела. Обозначения как на рис. 6.

Состав выборки. В обоих озерах обнаружена только крупная форма гольца, представленная в основном неполовозрелыми особями; немногочисленные половозрелые гольцы имели размер более 37 см (рис. 45).

Крупная форма. Озерное-1. Длина в выборке 16-40 см, масса 33-503 г. *D* 9-11 (10.1); *A* 7-9 (8.0); *P* 11-13 (12.1); *V* 8-9 (8.0); *rb1* 10-12 (11.3); *rb2* 9-12 (10.6); *sb* 29-34 (31.4); *ll* 127-135 (131.0); *vt* 64-67 (65.8); *pc* 30-44(37.6), длина наибольшей жаберной тычинки у рыб длиной 16-26 см 9.6-11.7 (10.7)% длины головы.

Озерное-4. Длина в выборке 19-49 см. масса 59-871 г. *D* 8-10 (8.8); *A* 7-9 (8.0); *P* 12-13 (12.3); *V* 7-9 (8.1); *rb1* 10-12 (11.2); *rb2* 10-12 (10.9); *sb* 30-33 (31.0); *ll* 127-135 (130.8); *vt* 65-67 (66.3); *pc* 39-46(38.3), длина наибольшей жаберной тычинки у рыб длиной 19-32 см 7.3-9.1 (7.9)% длины головы.

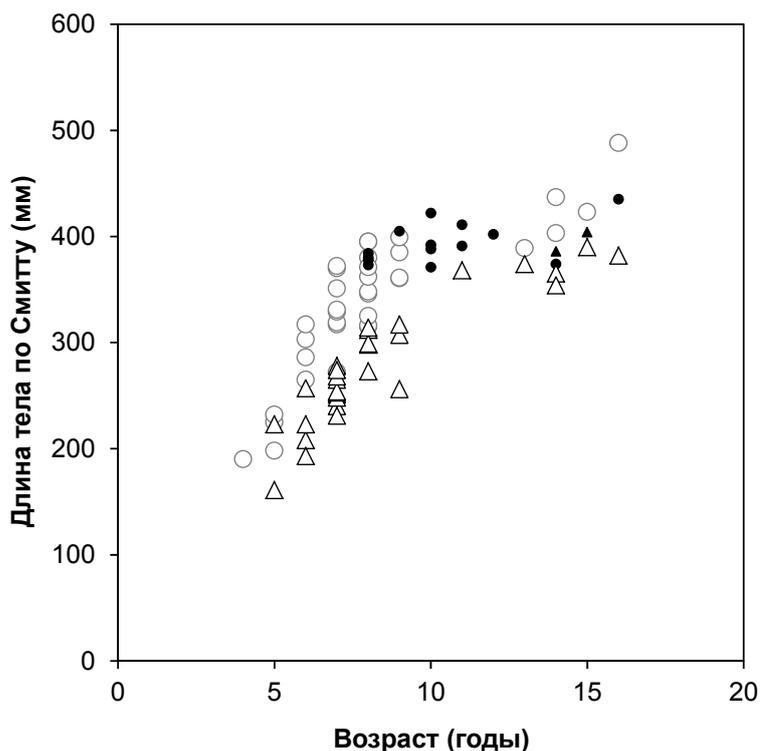


Рис. 46. Соотношение возраст-длина в выборке гольцов из оз. Озерное-1 (треугольники) и Озерное-4 (кружки). Светлые и темные фигуры соответствуют зрелым и незрелым особям, как на рис. 7.

Возраст и рост. Возраст в уловах 4-16 лет; в выборке из оз. Озерное-1 преобладают особи в возрасте 7, из оз. Озерное-4 – 8 лет. Темп роста в первом озере значительно ниже, чем во втором, так что во всех возрастных группах особи из двух озер в наших выборках не перекрываются или незначительно перекрываются по размерам. Средней длины 29-30 см в первом озере гольцы достигают в возрасте 8, во втором – 6 лет. Это, видимо, связано с более бедной кормовой базой и более коротким периодом активного питания в более высокогорном оз. Озерное-1. Рост гольцов из оз. Озерное-4 резко замедляется после 8 лет, в старших возрастах у некоторых особей, видимо, вновь ускоряется: в выборке имелась одна особь в возрасте 16 лет длиной 49 см, заметно превосходившая других старых гольцов по размеру. Гольцы из оз. Озерное-1 растут сходным образом; замедление роста, судя по имеющимся ограниченным данным, происходит в возрасте 9-10 лет (рис. 46, табл. Б30). В обоих озерах прослеживается тенденция к несколько большему темпу роста и большей продолжительностью жизни у самцов (табл. Б30).

Размножение. В выборке из оз. Озерное-4 половозрелые самки имели возраст 8 и более, самцы – 9 и более лет. Нерест не ежегодный. Абсолютная плодовитость самок длиной 380-411(393) мм и массой 542-704 (604) г 545-1003 (743) икринок, относительная – 1.0-1.4 (1.2) икринки на грамм массы ($n=3$), диаметр зрелых ооцитов

3.9-4.7 (4.4) мм (n=5). У некоторых самок в полости тела обнаружена остаточная икра, сохранившаяся после предыдущего нереста. Численность самцов в выборке меньше, чем самок (18:30). В выборке из оз. Озерное-1 присутствовали только две особи со зрелыми гонадами – самцы в возрасте 14 и 15 лет. Самцов в выборке вдвое больше, чем самок (21:11).

Распределение в озере. Не изучено

Питание. Хищники

Таблица 10. Меристические признаки и относительная длина жаберных тычинок арктических гольцов из трех озер в бассейне р. Бол. Конкудера

При- знаки	Амудиса, мелкие n=33* (1)			Озерное-1 n=25** (2)			Озерное-4 n=25*** (3)			CD			gzh		
	lim	M±m	σ	lim	M±m	σ	lim	M±m	σ	1-2	1-3	2-3	1-2	1-3	2-3
<i>D</i>	9-11	9.6±0.10	0.55	9-11	10.1±0.11	0.53	8-10	8.8±0.12	0.58	0.45	0.74	1.20	0.899	0.717	0.466
<i>A</i>	8-9	8.3±0.09	0.45	7-9	8.0±0.09	0.45	7-9	8.0±0.10	0.50	0.25	0.28	0.04	0.944	0.924	0.998
<i>P</i>	11-13	12.1±0.06	0.35	11-13	12.1±0.08	0.40	12-13	12.3±0.09	0.46	0.03	0.27	0.23	0.998	0.955	0.961
<i>V</i>	7-9	8.0±0.05	0.30	8-9	8.0±0.04	0.20	7-9	8.1±0.08	0.40	0.02	0.07	0.07	0.983	0.994	0.967
<i>rb1</i>	10-12	11.3±0.09	0.53	10-12	11.3±0.14	0.68	10-12	11.2±0.12	0.58	0.02	0.09	0.06	0.978	0.993	0.987
<i>rb2</i>	10-12	11.0±0.08	0.47	9-12	10.6±0.13	0.64	10-12	10.9±0.10	0.49	0.35	0.11	0.25	0.928	0.993	0.958
<i>sb</i>	29-34	31.8±0.23	1.31	29-34	31.4±0.21	1.15	30-33	31.0±0.15	0.89	0.17	0.37	0.20	0.973	0.845	0.890
<i>ll</i>	124-139	130.4±0.64	3.70	127-135	131.0±0.48	2.39	127-135	130.8±0.42	2.08	0.11	0.07	0.05	0.857	0.846	0.953
<i>vt</i>	64-67	65.7±0.13	0.76	64-67	65.8±0.14	0.69	65-67	66.3±0.11	0.54	0.08	0.42	0.36	0.994	0.892	0.925
<i>pc</i>	34-54	41.3±0.50	4.32	30-44	37.6±0.73	3.84	29-46	38.3±0.44	3.16	0.45	0.40	0.10	0.855	0.868	0.991
				среднее							0.19	0.28	0.26	0.941	0.903
<i>lsb%с</i>	9.6-12.2	10.8±0.18	0.71	9.6-11.7	10.7±0.17	0.62	7.3-9.1	7.9±0.16	0.54	0.08	2.32	2.41			

* для *pc* n=74, для *lsb%с* n=16; ** для *sb* n=31, для *pc* n=28, для *lsb%с* n=13; *** для *sb* n=36, для *pc* n=52, для *lsb%с* n=11

Примечание. Длину жаберных тычинок оценивали у рыб длиной < 32 см. При расчете g_{zh} число чешуй объединялось в классы по 2, пилорических придатков – по 3. Обозначения как в табл. 2.

Различия гольцов. Хотя гольцы из озер Озерное-1 и Озерное-4, несомненно, имеют общее происхождение, они значительно различаются по числу лучей в спинном плавнике. Несмотря на близость значений других меристических признаков, по средним (по 10 счетным признакам) значениям коэффициента различия Майра CD и показателя сходства Животовского g_{zh} гольцы из оз. Озерное-1

оказываются более сходными с мелкими гольцами из оз. Амудиса, чем с гольцами из оз. Озерное-4 (табл. 10). Различия наблюдаются также по длине жаберных тычинок: при одинаковых размерах тела гольцы двух популяций перекрываются по их абсолютной длине незначительно (раздел 5.1.2.), а по средним значениям индекса длины жаберных тычинок (в % длины головы) гольцы из оз. Озерное-1 также ближе к гольцам из оз. Амудиса, чем из оз. Озерное-4. Это свидетельствует об изоляции и независимой эволюции гольцов из двух близкорасположенных озер в течение некоторого времени, несмотря на отсутствие физических барьеров между ними.

Общие замечания. Находящиеся в удовлетворительном состоянии и в настоящее время мало эксплуатируемые изолированные популяции гольцов, представленные одной (крупной) формой.

4.1.3.3. Арктические гольцы из бассейна Олекмы

Озера Малое и Большое Леприндо. Озера Малое (56°36,5' С.Ш., 117°22' В.Д., 7*1.5 км, максимальная глубина 62.5 м) и Большое (56°37' С.Ш., 117°31' В.Д., 11.5*2.8 км, максимальная глубина 64 м) Леприндо относятся к группе так называемых озер Куандо-Чарского водораздела. Они расположены на высоте, соответственно, 978 и 975 м над уровнем моря в вытянутой с запада на восток долине - юго-западной оконечности Чарской тектонической впадины. Северный край долины окаймлен крутыми склонами хребта Кодар, спускающимися непосредственно к северному берегу оз. Мал. Леприндо; его южный берег и юго-западный берег оз. Бол. Леприндо образованы отрогами Южно-Муйского хребта; вдоль остальной части берегов оз. Бол. Леприндо тянутся гряды моренных холмов (Томилов, 1954). Озера соединены короткой протокой, из западной оконечности оз. Бол. Леприндо вытекает р. Чара, крупный приток Олекмы. Помимо арктического гольца, в обоих озерах обитают многочисленный сиг-пыжьян *Coregonus lavaretus pidschian*, байкалоленский хариус *Thymallus arcticus baicalolenensis*, обыкновенный гольян *Phoxinus phoxinus*, гольян Лаговского *Ph. lagowskii* сибирская щиповка *Cobitis melanoleuca*, сибирский голец *Barbatula toni*, налим *Lota lota*, и пестроногий подкаменщик *Cottus poecilopus*. Помимо этого, в оз. Бол. Леприндо изредка встречаются ленок *Brachymystax lenok* (острорылая форма) и таймень *Hucho taimen*, а в мелководных заливах восточной

части обитают обыкновенная щука *Esox lucius*, плотва *Rutilus rutilus*, серебряный карась *Carassius auratus gibelio*, речной окунь *Perca fluviatilis* (Томилов, 1954; Пронин, 1977; Савваитова и др., 1981а; Матвеев и др., 2004). Доминирующими видами в обоих озерах являются сиг, налим, пестроногий подкаменщик, в Бол. Леприндо – окунь (в восточной части), в нерестовый период в районе нерестилища в юго-западной части наблюдаются массовые скопления карликового гольца. Хариус в озерах попадает редко, в основном концентрируется в верхней части Мал. Леприндо у устья впадающей речки, также отмечен в небольшом озере недалеко от западного конца Бол. Леприндо. Острорылый ленок встречается в Бол. Леприндо единично, а таймень нами никогда не отмечался, но есть сообщения рыбаков о поимке отдельных экземпляров молоди в приустьевых частях впадающих в северо-восточную часть озера ручьев. Мы специально не обследовали мелководные части Бол. Леприндо и не отмечали в нем щуку, плотву и карася.

Озера Бол. и Мал. Леприндо относятся к наиболее крупным, популярным и доступным из населенных гольцом озер Забайкалья. Трасса БАМ прошла по южному берегу оз. Мал. Леприндо и северному берегу оз. Бол. Леприндо; в период строительства БАМ на берегу оз. Бол. Леприндо существовал довольно крупный пос. Леприндо, недалеко от оз. Мал. Леприндо – пос. Кодар; в настоящее время поселки демонтированы, на их месте остались железнодорожные разьезды, на которых останавливаются местные рабочие пассажирские поезда.

Гольцы в озерах обнаружены в 1932 г. экспедицией Сибирского отделения ВНИОРХа (Красноярск) под руководством Г.П. Петрова, отмечались экспедицией Биолого-Географического НИИ при ИГУ (Томилов, 1954) и М.А. Заплатиным (1964), изучались Н.М. Прониным (1966, 1967) и экспедицией МГУ под руководством В.А. Максимова в 1977, 1978 гг. (Савваитова и др., 1981а,б; Багирян-Михайлова, 1981); мтДНК карликовых гольцов из оз. Бол. Леприндо изучалась Бруннером с соавторами (Brunner *et al.*, 2001), аллозимная изменчивость Осинным (2002). В ходе настоящей работы проведено исследование морфологии, экологии и генетики гольцов (Алексеев и др., 2000а,б; Alekseyev *et al.*, 2002; Гордеева и др., 2010; Alekseyev *et al.*, 2013; Gordeeva *et al.*, 2015). При написании данного раздела, помимо собственных данных, использованы результаты анализа сборов 1977 и 1978 гг., любезно предоставленные

К.А. Савваитовой.

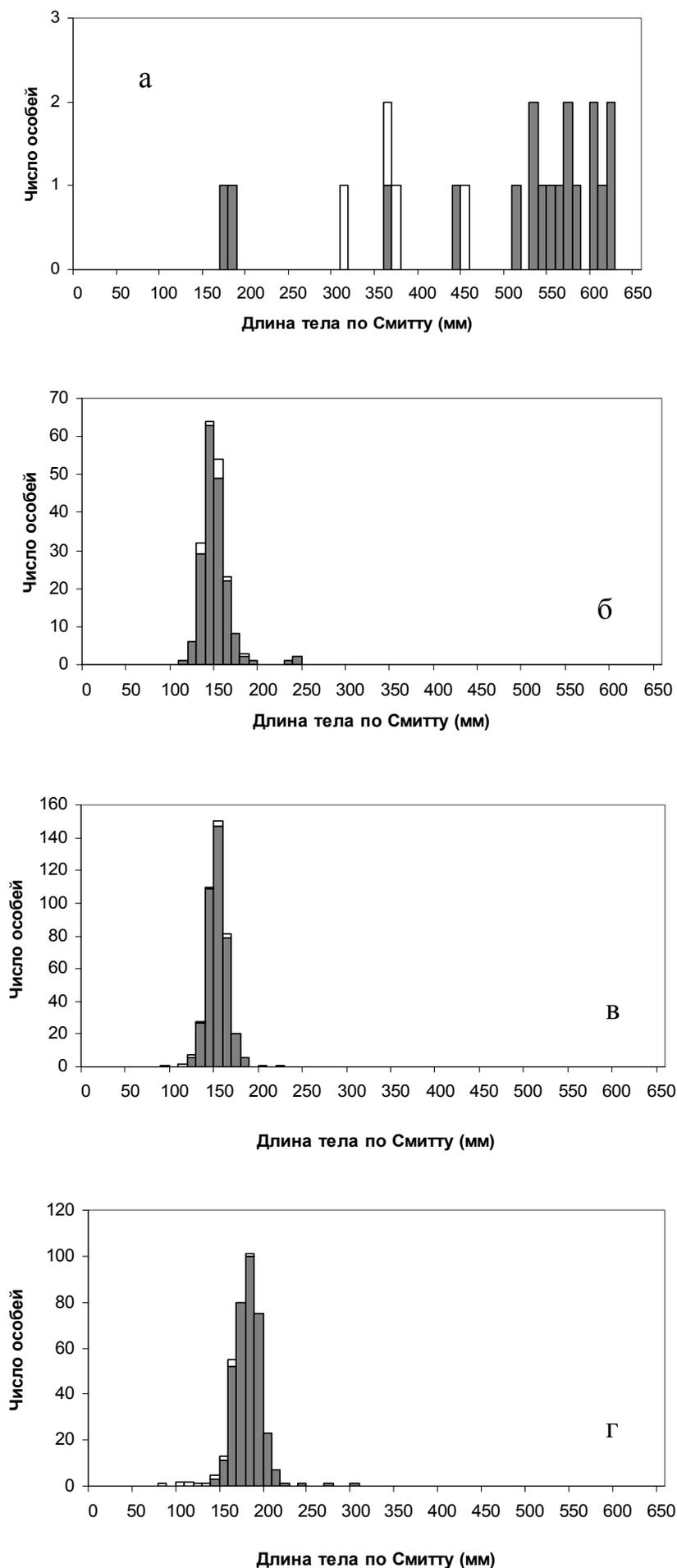


Рис. 47. Распределение арктических гольцов из оз. Бол. и Мал. Леприндо по длине тела в выборках 1977, 1978 гг. (оба озера, преимущественно Мал. Леприндо - по данным, предоставленным К.А. Савваитовой) (а); 1996-2005 гг. (Бол. Леприндо) (б); 2013 г. (Бол. Леприндо) (в); 2008-2015 гг. (Мал. Леприндо) (г). Обозначения как на рис. 6.

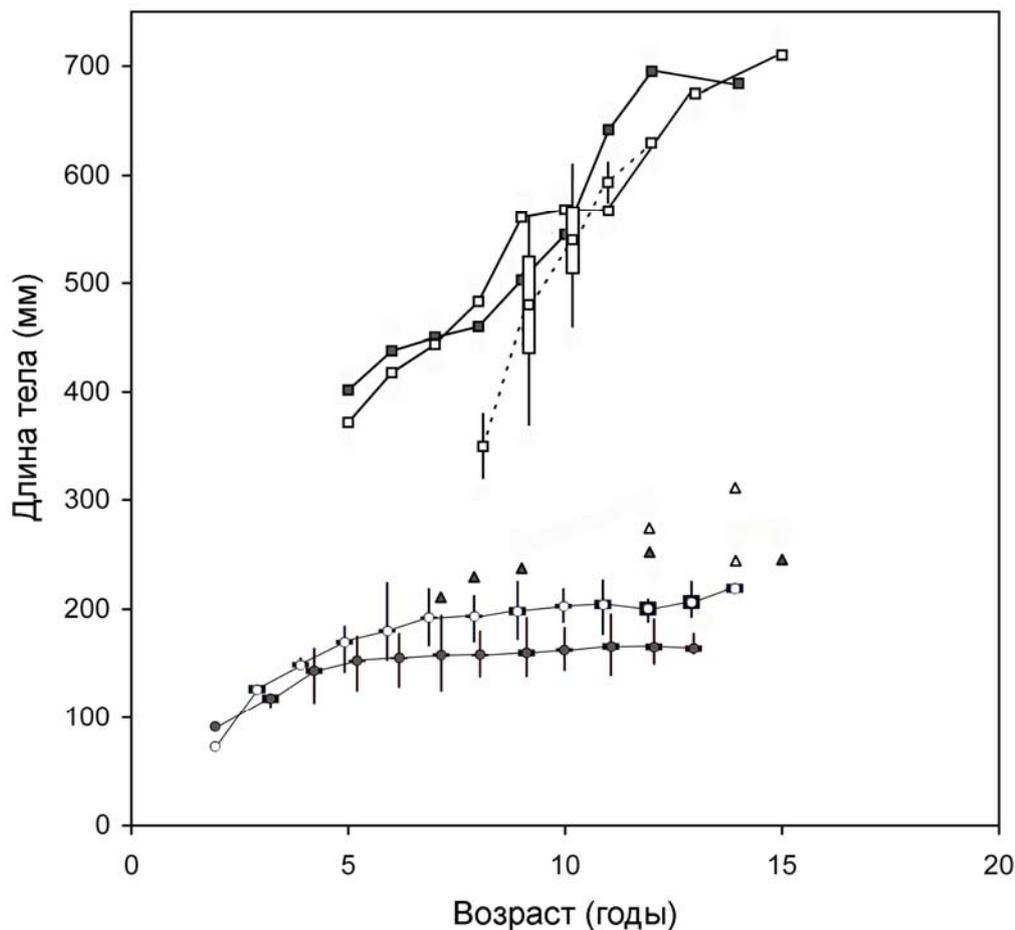


Рис. 48. Рост арктического гольца из озер Бол. и Мал. Леприндо. Вертикальные линии – пределы варьирования, прямоугольники – удвоенные ошибки среднего, кружки, треугольники, квадраты – средние значения и индивидуальные точки, соответствующие карликовой, «мелкой» и крупной формам (тёмные – Бол. Леприндо, светлые – Мал. Леприндо). Данные по крупной форме взяты из работы Пронина (1967) (квадраты, соединенные сплошной линией) или основаны на материалах, предоставленных К.А. Савваитовой (квадраты, соединенные пунктирной линией). Для крупных гольцов, изученных Прониным (1967), приводится общая длина тела, для остальных – длина тела по Смитту; индивидуальные значения этих длин у них близки ввиду усеченной формы хвостового плавника.

Состав выборки. До строительства БАМ в озерах была довольно обычна крупная быстрорастущая форма гольца, все опубликованные до 1981 г. данные относятся к ней. Ниже приводятся материалы по крупным гольцам, собранным в 1977 и 1978 гг; данные по ним, за исключением нескольких особей, вошли в статью

Савваитовой и др. (1981б). Гольцы пойманы в западной части оз. Бол. Леприндо (2 экз.) и в оз. Мал. Леприндо (20 экз.), данные по этим рыбам объединены в связи с тем, что крупные гольцы из двух озер, видимо, представляли единое стадо (Пронин, 1966), нерестившееся на одном нерестилище в оз. Мал. Леприндо. В период строительства БАМ крупная форма полностью исчезла в результате браконьерского вылова, достоверных свидетельств ее существования в озерах в настоящее время нет.

Помимо крупной, в озерах обитает карликовая форма. Она была обнаружена Савваитовой и др. (1981б), но материал по ней авторам собрать не удалось. В наших выборках из двух озер 1996-2015 гг. представлены карликовые гольцы и несколько более крупных экземпляров, которых формально можно отнести к мелкой форме. В конце 1970-х годов подобные мелкие гольцы в озерах не отмечались. Изменения в соотношении форм в уловах в 1977-2005 гг. иллюстрирует рис. 47.

Карликовая форма (рис. А30г-ж). Оз. Бол. Леприндо. Длина в выборке 11-19 см (модальная длина 14-15 см), масса 12-58 г. *D* 8-10 (9.0); *A* 8-9 (8.4); *P* 11-13 (12.1); *V* 8-9 (8.2); *rb1* 11-13 (11.9); *rb2* 11-13 (11.5); *sb* 38-43 (40.6); *ll* 122-139 (129.3); *vt* 63-66 (64.6); *pc* 31-45 (38.1), длина наибольшей жаберной тычинки у рыб длиной 13-17 см 10.6-16.3 (12.8)% длины головы. Оз. Мал. Леприндо. Длина в выборке 12-23 см (модальная длина 18-19 см), масса 14-72 г. *D* 8-10 (9.2); *A* 8-9 (8.5); *P* 11-13 (12.0); *V* 8-9(8.0); *rb1* 10-13 (11.6); *rb2* 10-12 (11.0); *sb* 38-44 (40.8); *ll* 123-134 (128.2); *vt* 63-66 (64.4); *pc* 30-46 (37.2), длина наибольшей жаберной тычинки у рыб длиной 16-21 см 11.3-14.3 (12.9)% длины головы.

Тело прогонистое, голова сравнительно небольшая, низкая, закругленная или слегка коническая, глаз большой, рот маленький, челюсти не массивные, одинаковой длины, верхняя прямая, не достигает вертикали заднего края глаза, крюк и выемка на челюстях отсутствуют. Плавники средней длины, хвостовой выемчатый. Окраска довольно светлая, без ярких цветов даже в брачный период (за исключением отдельных самцов из оз. Мал. Леприндо). Спинка серая, бока светло-серые с розоватым или желтоватым оттенком, либо без него, брюшко серовато- или желтовато-белое. Имеется 9-11 слабо проступающих мальковых полос (у некоторых особей не видны) и мелкие желтоватые пятна на теле. Спинной и хвостовой плавники серые, остальные желтоватые, розовые или красноватые, первые лучи анального плавника обычно белые, на других белая окраска обычно не выражена, концы

последнего луча спинного плавника у некоторых особей оранжевые. По своей довольно тусклой окраске занимают промежуточное положение между интенсивно окрашенными карликами из озер Бол. Намаракит, Гольцовое, Токко с одной стороны и однотонными карликами из оз. Даватчан с другой.

Возраст и рост. Возраст в уловах 3-13 (Бол. Леприндо) и 2-14 (Мал. Леприндо) лет. В выборках преобладают особи в возрасте 5-8 лет, наиболее многочисленны 6-летние (табл. Б31). Темп роста в оз. Бол. Леприндо крайне низкий, в оз. Мал. Леприндо выше, так что начиная с 5 лет карлики из Малого Леприндо в среднем на 2-3 см длиннее, чем карлики из Большого Леприндо того же возраста. Темп роста самцов и самок существенно не различается (табл. Б31, рис. 48).

Размножение. В оз. Бол. Леприндо самцы и самки впервые созревают в возрасте 4 лет (возможно, и ранее, но более молодые особи в уловах отсутствовали). Нерест ежегодный, подавляющее большинство рыб в выборках половозрелы. Нерестилище обнаружено в южной части озера в заливе недалеко от впадения р. Половинка и в прилегающей открытой части озера за его пределами. Массовый нерест происходит в июле-августе в профундальной зоне на илистом дне на глубине 25-55 м на расстоянии 150-700 м от берега, возможно и дальше. В сентябре нерест в основном заканчивается, хотя встречаются не отнерестившиеся особи, и большая часть гольцов покидает нерестилище. Температура воды в районе нерестилища в июле-сентябре на глубине 5, 10 и 20 м поднимается, соответственно до 18°, 14° и 10° С, на глубине 40 и 50 м – лишь до 6° С. Абсолютная плодовитость самок длиной 128-189 (154) мм и массой 16-46 (30) г 68-146 (110) икринок, относительная – 2.7-6.1 (3.7) икринок на грамм массы (n=36). Диаметр зрелых ооцитов 3.0-4.6 (3.6) мм (n=57). На пике нереста (июль-август) резко преобладают самцы (79-88%), в сентябре их доля снижается до 42%.

В оз. Мал. Леприндо нерест очень растянутый, с пиком в подледный период в январе-марте. К июню большинство особей заканчивает нерест и снова начинает созревать, однако до июля попадаются отдельные нерестящиеся самки и самцы. В августе текущие производители не отмечены, но уже в сентябре вновь начинают встречаться текущие самцы, а в октябре их доля резко возрастает – видимо, в связи с приближающимся следующим нерестом. Размножение происходит на береговом свале на глубине более 25 м, в основном, на 30-40 м, вдоль северо-западного и юго-

восточного берегов, на илистом субстрате. Наибольшие концентрации производителей обнаружены у юго-восточного берега в 3 км от восточной оконечности озера. Численность производителей на нерестилище невысока, в 5-6 раз ниже, чем в Бол. Леприндо – видимо, в связи с большей продолжительностью нереста. В январе-марте самцы составляют 71-85% уловов, в июне-августе – 44-52%. Самые молодые зрелые самки имели возраст 4, самцы – 5 лет. Абсолютная плодовитость самок длиной 146-217(186) мм и массой 33-88 (52) г - 104-325 (184) икринок, относительная – 2.4-5.6 (3.6) икринок на грамм массы (n=17). Диаметр зрелых ооцитов 3.1-4.4 (3.5) мм (n=34).

Высокая относительная плодовитость и малый диаметр икринок карликов из оз. Бол. и Мал. Леприндо, а также местоположение нерестилищ указывают на то, что в обоих озерах икра откладывается на ил озерного ложа.

Распределение в озерах. Держатся в профундальной части берегового свала обоих озер и на прилежащих участках озерного ложа на глубине 25-55 м, в центральной части озер отсутствуют, за исключением попадающихся в небольших количествах гольцов в центре более мелководной западной части Малого Леприндо на глубине 30-35 м. В Большом Леприндо летом образуют массовые скопления в глубоководной западной части в районе нерестилища. После ледостава в небольших количествах встречаются в более мелководной восточной части озера.

Питание. В обоих озерах высокоспециализированные планктофаги, по числу жаберных тычинок среди гольцов Забайкалья уступают только мелкой форме из озер Кирылта-3 и Кирылта-4. В разные месяцы планктон составляет 95-100% массы пищевого комка. Исключение составила выборка 2001 г. из оз. Бол. Леприндо, взятая сразу после катастрофического схода в озеро селя с Кодара, который вызвал замутнение воды, что затруднило гольцам питание планктоном. В этой выборке планктон также был наиболее потребляемым кормом (39%), но на бентос, куколок хирономид и детрит приходилось по 19-21% массы пищевого комка (табл. Б5; Самусенок, 2000; Алексеев и др., 2000а; Alekseyev et al., 2002, 2013).

«Мелкая форма» (рис. А30б,в). В выборках 1996, 2001 и 2005 гг. из оз. Бол. Леприндо, 2008, 2010 и 2015 гг. из оз. Мал. Леприндо имелось по одному зрелому экземпляру (соответственно, три самца длиной 238-252 мм в возрасте 9-15 лет и три самки длиной 244-310 мм в возрасте 11-14 лет), которые были крупнее всех

пойманных в этих озерах карликов и превосходили принятую в работе верхнюю размерную границу карликовой формы. Судя по ширине годовых слоев на срезах плавниковых лучей (см. раздел 5.1.2.1), эти рыбы большую часть жизни были типичными карликами. Они впервые созрели в возрасте 4-5 лет, в результате чего рост их замедлился, и они 2-9 лет нерестились, оставаясь в размерном диапазоне карликовой формы. После этого у них произошло резкое ускорение роста за счет перехода к хищничеству, и в конце жизни они достигли крупных размеров. Таким образом, эти особи не имеют отношения к обитавшей ранее в озерах Бол. и Мал. Леприндо крупной форме; значения их меристических признаков укладываются в пределы варьирования соответствующих признаков у карликов из двух озер (табл. 11).

Один самец из оз. Бол. Леприндо имел яркую брачную окраску – ярко-красное брюшко и нижнюю часть боков, красные пятна на боках, в том числе довольно крупные (размером со зрачок), молочно-белые первые лучи анального и брюшных плавников, белые кончики грудных плавников (рис. А30б). У карликовых гольцов из оз. Бол. Леприндо такая окраска не отмечалась. Остальные «мелкие» гольцы были серебристо-серые, без ярких цветов, со слабо проступающими на боках мелкими светлыми пятнышками (рис. А30в) или без них, у одной самки также проступали мальковые полосы. Один самец имел гонады на IV стадии зрелости, два других, включая ярко окрашенного, - на V стадии, они были пойманы в одну сеть с текучими карликами и, видимо, нерестились вместе с ними. Две самки были отнерестившимися, у одной гонады находились на III стадии зрелости, в них было 640 икринок диаметром 2.9 мм, относительная плодовитость 3.12 икринок на грамм массы. В желудках гольцов обнаружена рыба (подкаменщики, гольяны). В выборке 2013 г. из оз. Бол. Леприндо имелись 4 гольца длиной 185-225 мм в возрасте 8-12 лет, видимо, также трансформировавшиеся из карликов. В конце 1970-х гг. подобные гольцы в озерах Бол. и Мал. Леприндо не отмечались. Можно полагать, что они стали выщепляться из карликовой формы в связи с исчезновением крупной хищной формы и снижением конкуренции за рыбную пищу.

Крупная форма (рис. А30а) (Бол. и Мал. Леприндо, описание дается по Савваитовой и др. (1981б) и по Пронину (1967) (в квадратных скобках). Длина в выборках 32-63 [34-71 – общая (зоологическая) длина] см, масса 300-2700 [355-4200]

г. *D* 9-11 (9.6) [10-11 (9.4)]; *A* 8-9 (8.2) [8-9 (8.6)]; *P* 10-14 (12.0) [10-11 (11.2)]; *V* – [7-8 (7.8)]; *rb1* 12-15 (12.9) [12-13 (12.2)]; *rb2* 11-13 (12.1) [-]; *sb* 33-38 (34.8) [35-37 (36.0)]; *ll* 133-167 (146.4) (явно завышенные оценки – С.А.) [135-143 (139)]; *vt* 64-67 (65.8) [64-66 (65)]; *pc* 40-50 (45.0) [45-49 (47)]. Голова у самцов и большинства самок коническая, удлинённая, но небольшая; верхняя челюсть далеко (у самцов и половины самок) или едва (у остальных самок) заходит за вертикаль заднего края глаза, верхнечелюстная кость прямая или изогнутая, челюсти у большинства рыб равной длины, у отдельных особей верхняя длиннее, крюк и выемка на челюстях отсутствуют или слабо развиты. Хвостовой плавник слабо выемчатый, почти усечённый. Бока тела оливковые или серебристые, реже красные, с крупными и мелкими красными, розовыми или оранжевыми пятнами. Брюхо розовое, красное, оранжевое или белое, у нерестящихся самцов красные брюхо и бока до боковой линии. Губы серые, у некоторых нерестящихся самцов пасть и губы черные. Плавники яркие, розово-красные, наружные лучи парных, анального и нижний луч хвостового плавника белые, по краю хвостового плавника розовая кайма; на спинном плавнике много розовых, красных, желтых, белых округлых пятен.

Возраст и рост. Возраст в уловах от 8-12 [5-15] лет. Самые быстрорастущие гольцы Забайкалья. К возрасту 9 лет достигали длины более 50 см и массы более 1 кг, к возрасту 14-15 лет – около 70 см и 4 кг соответственно (рис. 48). Столь высокий темп роста, видимо, объяснялся тем, что в рацион этих гольцов входили высококалорийные суги, отсутствующие в других населённых гольцом забайкальских озерах. Одна зрелая самка в выборке 1977 г. отличалась более низким темпом роста (в возрасте 11 лет имела длину 37 см), возможно, она принадлежала к иной, более тугорослой группировке.

Размножение. Самцы и самки впервые созревали в возрасте 9 [5-6 – возможно, заниженные данные] лет. Нерест происходил в сентябре на крутом каменистом береговом склоне восточной части оз. Мал. Леприндо в районе впадения ключей. В 1963 г. он продолжался с 15 по 25 сентября (Пронин, 1967); в 1978 г мы ловили здесь текущих самцов 7 сентября на глубине примерно 10-15 м. Перед нерестом наблюдалась нерестовая миграция гольца из оз. Большое Леприндо в оз. Малое Леприндо через протоку (Заплатин, 1964; Пронин, 1966). Таким образом, есть все основания считать вслед за Н.М. Прониным, что крупные гольцы из двух озёр

составляли единое стадо. Абсолютная плодовитость самок длиной 450-612 (546) мм и массой 800-2220 (1620) г 1484-4200 (2935) икринок, относительная – 1.7-1.9 (1.8) икринок на грамм массы (n=3) [самок в возрасте 5+ длиной 335-373(360) мм и массой 480-600(535) г - 772-922(885) икринок, n=3, самок в возрасте 6+ - 373-400 (391) мм и 605-750 (700) г – 924-1056 (1022) икринок, n=3; относительная плодовитость – 1.4-1.8 (1.6) икринок на грамм массы (n=6, вычисления автора)]. Диаметр зрелых ооцитов 4.4-4.9 (4.6) мм, (n=5) [5.7-6.3 мм]. Упомянутая более тугорослая самка длиной 37 см и массой 450 г имела очень низкую плодовитость (346 икринок, относительная плодовитость – 0.8 икринки на грамм массы) и более мелкую икру (диаметр 3.9 мм).

Распределение в озерах. Преимущественно держались в глубокой части озер в районе протоки.

Питание. Хищники. Питались пестроногими подкаменщиками, сигаи длиной до 25-27 см, бокоплавами (Пронин, 1967).

Различия форм. Карликовые и крупные гольцы значительно различаются по числу жаберных тычинок, пилорических придатков, позвонков, чешуй в боковой линии; имеются различия по числу жаберных лучей, лучей в спинном и брюшном плавниках. Карликовые гольцы из двух озер близки по меристическим признакам, однако отмечены небольшие, но значимые различия по числу жаберных лучей слева и справа, ветвистых лучей в анальном и грудном плавниках, чешуй в боковой линии, позвонков. «Мелкие» гольцы по меристическим признакам близки к карликам, но одна самка по числу жаберных тычинок слева (36) более близка к крупным гольцам (рис. 49, табл. 11). Справа эта особь имела 38 тычинок, по числу чешуй в боковой линии (129) она также ближе к карликовым гольцам. «Мелкие» гольцы отличаются от карликовых относительно более короткими жаберными тычинками, что связано с размерными различиями.

Общие замечания. Озера Бол. и Мал. Леприндо были широко известны популяцией крупных гольцов, долгое время представления об арктических гольцах Забайкалья были связаны в основном с гольцами из этих озер и из оз. Фролиха. Уничтожение крупной формы гольца в озерах Леприндо было одной из важных причин внесения арктических гольцов Забайкалья в Красную Книгу СССР (1983).

Крупные гольцы значительно отличались от карликовых по экологическим, морфологическими и генетическим (микросателлиты, раздел 5.3.3.) характеристикам.

Эти формы нерестились в разное время, и данные микросателлитного анализа указывают на то, что они были репродуктивно изолированы друг от друга. Карликовые гольцы из двух озёр лишь незначительно различаются по фенотипу, но генетически различны (раздел 5.3.3.), а также характеризуются разным темпом роста. Несмотря на отсутствие физических барьеров между озёрами, они представляют изолированные парапатрические популяции, обмен генами между которыми ограничен вследствие ограниченной миграции между озёрами или отсутствия таковой, поскольку карликовые гольцы придерживаются глубоководной части озёр и избегают мелководий вблизи соединяющей их протоки.

Степень репродуктивной изоляции гольцов крупной формы из двух озёр неизвестна. Паразитологические данные (Пронин, 1966) и наблюдения за нерестовой миграцией крупных гольцов из оз. Большое Леприндо в оз. Малое Леприндо (Заплатин, 1964; Пронин, 1966) свидетельствуют о том, что они принадлежали к одной популяции и совместно нерестились в оз. Малое Леприндо. “Мелкие” гольцы сходны с карликовыми по меристическим признакам (табл. 11) и по микросателлитам (Alekseyev *et al.*, 2013). Наши данные показывают, что в начале жизни они являются типичными карликами и несколько лет размножаются при малых размерах, но затем в результате перехода к хищничеству их рост ускоряется. После этого они продолжают размножаться на тех же нерестилищах и в то же время, что и карликовые гольцы и могут скрещиваться с ними. Видимо, “мелкие” гольцы появились после исчезновения крупной формы и снижения конкуренции за рыбную пищу. Они не достигают столь больших размеров, как крупные гольцы, поскольку период быстрого роста у них короток, и они умирают прежде, чем успевают достичь размеров, при которых смогли бы, подобно крупным гольцам, питаться высококалорийными сига́ми. В отличие от карликов, “мелкие” гольцы, видимо, мигрируют между озёрами, что может обеспечивать некоторый обмен генами между двумя популяциями карликовых гольцов. Дифференциация карликовых и “мелких” гольцов – это случай “онтогенетического полиморфизма” *sensu* Adams (1999), который может представлять начальную стадию симпатрической дивергенции генетически различных форм (Alekseyev *et al.*, 2009 б). В настоящее время “мелких” гольцов следует рассматривать не как форму, эквивалентную крупной и мелкой формам арктического гольца из озёр Леприндо, а как форму *in statu nascendi*.

Таким образом, “пучок” симпатрических и парапатрических форм из системы озёр Леприндо включал быстрорастущую крупную хищную форму, видимо, не подразделённую на популяции озёр Большое и Мало Леприндо, и карликовую планктоноядную форму, представленную изолированными популяциями двух озёр. Помимо этого, имеются указания на возможное возникновение новой хищной формы. Уровень морфологической, экологической и генетической дивергенции между крупной и карликовой формами ставит гольцов из озёр Леприндо в ряд наиболее глубоко дифференцированных “пучков форм” арктического гольца на ареале.

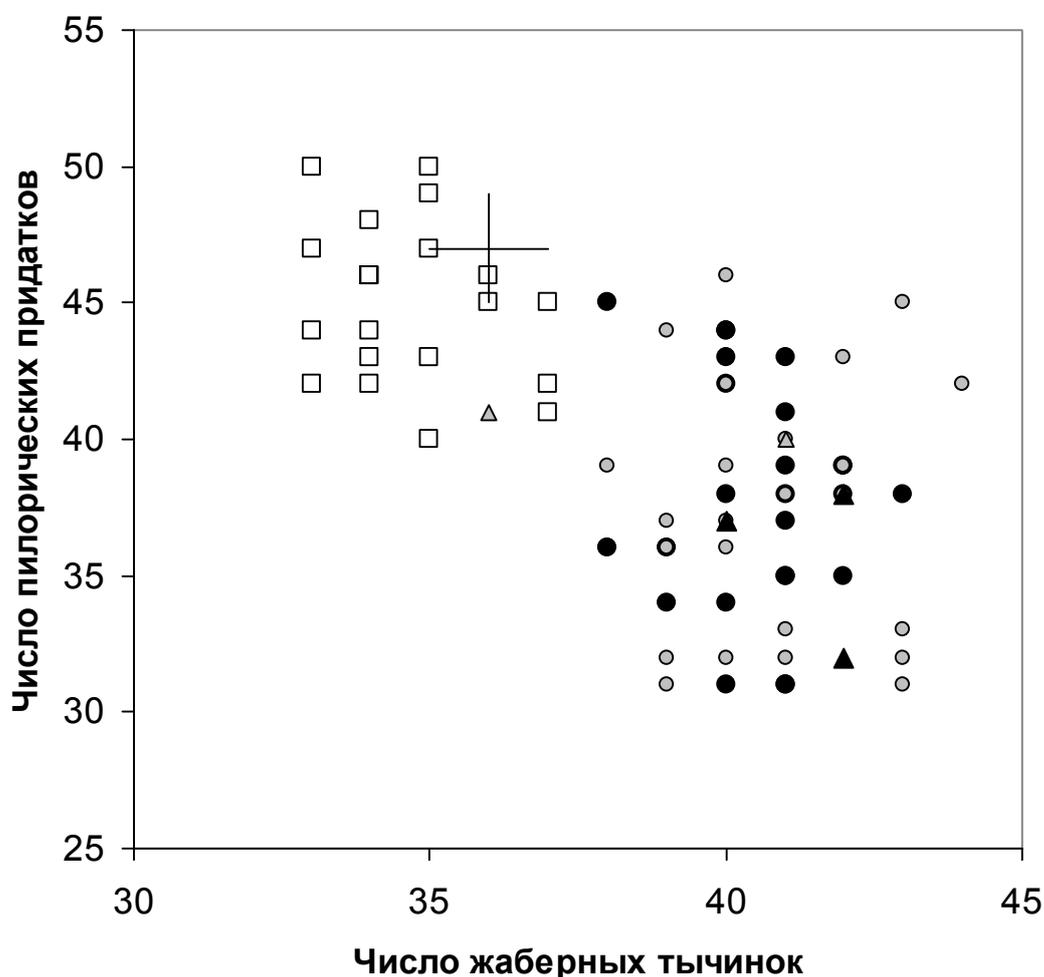


Рис. 49. Распределение гольцов из оз. Мал. Леприндо (белые, серые фигуры) и Бол. Леприндо (черные фигуры) по числу жаберных тычинок и пилорических придатков. Квадраты – крупная форма (по данным, предоставленным К.А. Савваитовой), треугольники – «мелкая» кружки – карликовая. Линии показывают пределы варьирования признаков у крупной формы по данным Пронина (1967).

Таблица 11. Меристические признаки и относительная длина жаберных тычинок арктических гольцов из озер Большое и Малое Леприндо

При- знак и	Карликовая форма		“Мелкая форма”	Крупная форма		CD и уровень значимости различий средних (t-критерий)					
	Б. Леприн- до, n=50 ^{a)}	М. Леприн- до, n=50	Б.,М. Леп- риндо, n=5	Б. Леприн- до, n=14 ^{б)}	М. Леприн- до, n= 20 ^{б)}						
	<u>1</u>	<u>2</u>	<u>3</u>	<u>4</u>	<u>5</u>	1-2	1-3	2-3	1-5	2-5	3-5
<i>D</i>	<u>8-10</u> 9.0±0.07	<u>8-11</u> 9.1±0.10	<u>8-10</u> 9.0±0.45	<u>10-11</u> 10.4	<u>9-11</u> 9.7±0.15	0.12	0.01	0.07	<u>0.59</u>	<u>0.38</u>	0.39
<i>A</i>	<u>7-9</u> 8.3±0.07	<u>8-10</u> 8.6±0.08	<u>8-9</u> 8.6±0.24	<u>8-9</u> 8.6	<u>8-9</u> 8.2±0.09	<u>0.30</u>	0.32	0.02	0.06	<u>0.40</u>	0.42
<i>P</i>	<u>11-13</u> 12.2±0.08	<u>11-13</u> 11.9±0.06	<u>11-12</u> 11.8±0.20	<u>10-11^{р)}</u> 11.2	<u>10-14</u> 12.0±0.22	<u>0.24</u>	0.36	0.14	0.11	0.06	0.14
<i>V</i>	<u>8-9</u> 8.1±0.05	<u>7-9</u> 8.0±0.05	<u>8-8</u> 8.0±0.00	<u>7-8</u> 7.8	-	0.18	0.40	0.06	-	-	-
<i>rb1</i>	<u>11-14</u> 12.2±0.10	<u>10-13</u> 11.7±0.12	<u>11-13</u> 12.2±0.37	<u>12-13</u> 12.2	<u>12-15</u> 13.0±0.21	<u>0.33</u>	0.03	0.33	<u>0.48</u>	<u>0.73</u>	0.42
<i>rb2</i>	<u>10-13</u> 11.6±0.09	<u>10-13</u> 11.2±0.11	<u>10-12</u> 11.4±0.40	-	<u>11-13</u> 12.2±0.13	<u>0.32</u>	0.16	0.13	<u>0.42</u>	<u>0.70</u>	<u>0.51</u>
<i>sb</i>	<u>38-44</u> 40.8±0.19	<u>38-44</u> 40.5±0.20	<u>36-42</u> 40.2±1.11	<u>35-37</u> 36.0	<u>33-38</u> 34.8±0.34	0.10	0.16	0.08	<u>2.11</u>	<u>1.96</u>	<u>1.35</u>
<i>ll</i>	<u>122-142</u> 130.3±0.62	<u>122-135</u> 128.5±0.48	<u>125-134</u> 129.4±1.81	<u>135-143</u> 139	-	<u>0.23</u>	0.11	0.12	-	-	-
<i>vt</i>	<u>63-66</u> 65.0±0.11	<u>63-66</u> 64.6±0.13	<u>64-65</u> 64.6±0.24	<u>64-66</u> 65	<u>64-67</u> 65.8±0.24	<u>0.23</u>	0.29	0.01	<u>0.45</u>	<u>0.62</u>	<u>0.76</u>
<i>pc</i>	<u>31-48</u> 38.1±0.50	<u>30-46</u> 37.1±0.61	<u>32-40</u> 37.6±1.57	<u>45-49</u> 47	<u>40-50</u> 45.1±0.72	0.12	0.07	0.07	<u>0.96</u>	<u>1.07</u>	<u>1.14</u>
<i>lsb%с</i>	<u>10.6-16.3</u> 12.8±0.29	<u>11.3-14.3</u> 12.9±0.15	<u>9.0-12.4</u> 10.4±0.59	-	-	0.01	<u>1.15</u>	<u>1.22</u>	-	-	-

^{a)} для *pc* n=70; ^{б)} по Пронину (1967); ^{в)} рассчитано по данным, предоставленным [К.А. Савваитовой] и [В.А. Максимовым]; ^{р)} 10-12?

Примечание. Обозначения как в табл. 2.

Озеро Гольцовое, или Малое Гольцовое (56°36,5' С.Ш., 117°25' В.Д.) – местное название небольшого безымянного озера, расположенного к югу от перешейка между Мал. и Бол. Леприндо и соединяющегося с последним ручьем длиной около 2 км. Озеро находится на высоте 1100±20 м над ур. м., имеет размер 0.8*0.6 км; максимальная глубина 25 м. Берега поросшие лесом, кедровым стлаником, карликовой березой; в северо-восточном и юго-западном концах крутые, с участками курумников. Дно каменистое, мелководная часть небольшая, местами поросшая водной растительностью. Кроме арктического гольца, другие виды рыб в озере не отмечены. Гольцы из оз. Гольцовое впервые были изучены экспедицией МГУ в 1977 и 1978 гг. (Савваитова и др., 1981а,б), их мтДНК изучалась Бруннером с соавторами (Brunner *et al.*, 2001), аллозимная изменчивость Осиновым (2002). Морфо-экологические и генетические данные, полученные в ходе настоящего исследования, опубликованы в следующих работах: Алексеев и др., 2000а,б; Alekseyev *et al.*, 2002, 2009а; Гордеева и др., 2010; Gordeeva *et al.*, 2015. При написании данного раздела, помимо собственных данных, использованы результаты анализа сборов 1977, 1978, 1987 гг., любезно предоставленные К.А.Савваитовой и А.Ю. Шаниным.

Состав выборки. В 1977 и 1978 гг. в озере встречались крупная (> 35см), мелкая (зрелые особи 25-35 см) и карликовая (<24 см) формы (в работе Савваитовой и др. (1981б) карликовая форма называется «мелкой карликовой», а мелкая и крупная объединены под названием «крупной»). В 1987 г. отмечались гольцы карликовой и изредка мелкой форм; в наших выборках 1995-2013 гг. присутствовали только карлики (за исключением пойманного в 2008 г. гольца длиной 26 см), их численность заметно возросла (рис. 50). Создавалось впечатление, что в период строительства БАМ крупная и мелкая формы были полностью уничтожены (по сообщениям, геологической партией, базировавшейся вблизи озера). Поимку более крупного гольца в 2008 г. было трудно рассматривать как начало восстановления мелкой формы, поскольку в последующие годы такие особи не отмечались. Однако в 2014 г. от местных рыбаков были получены достоверные сведения о поимке двух экземпляров крупной формы и фотография одного из них.

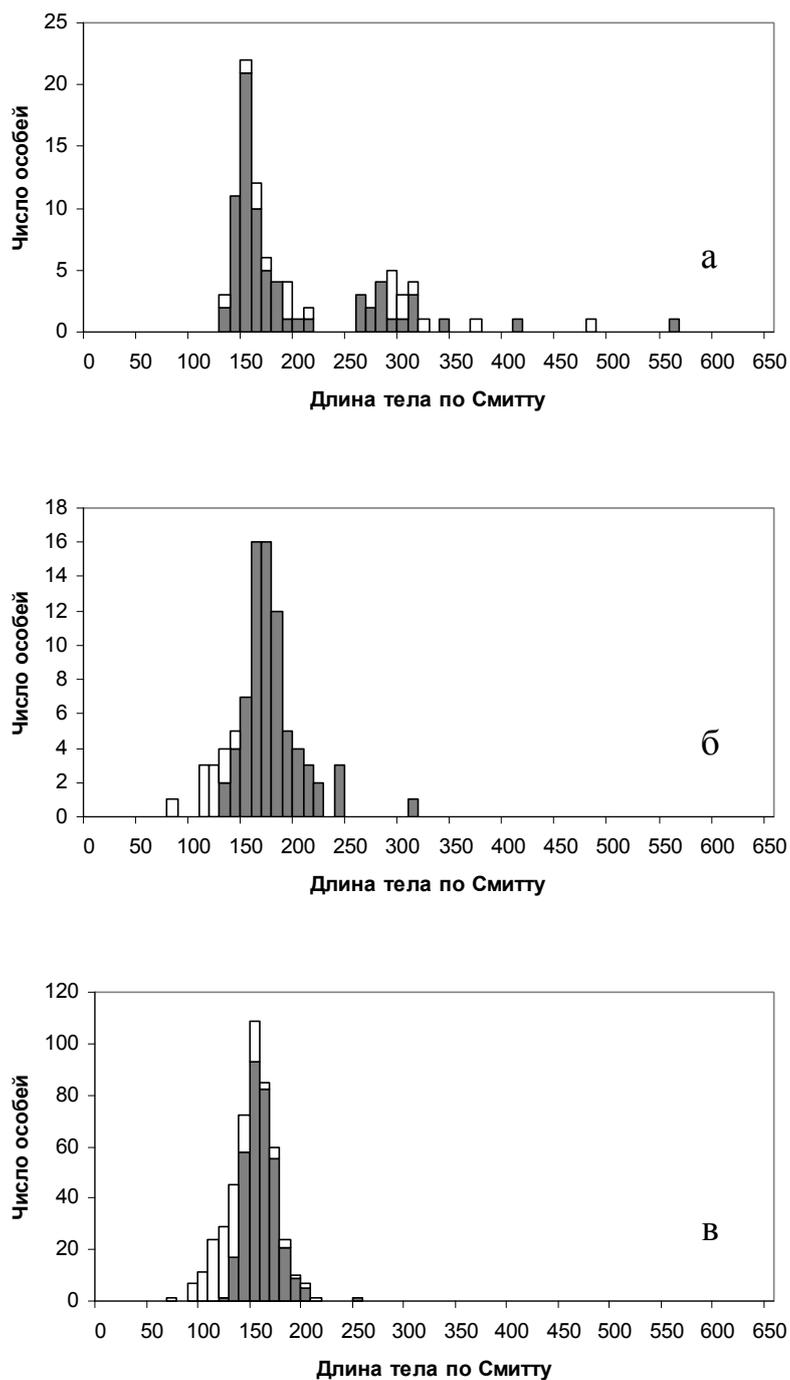


Рис . 50. Распределение арктических гольцов из оз. Гольцовое по длине тела в выборках 1977-1978 гг. (а), 1987 г. (б) и 1995-2008 гг. (в). Обозначения как на рис. 6.

Карликовая форма (рис. А31а,б). Длина в выборке 9-22 см, масса 7-97 г. По нашим данным: *D* 8-10 (9.3); *A* 8-10 (8.6); *P* 12-13 (12.6); *V* 8-9 (8.0); *rb1* 11-12 (11.7); *rb2* 10-12 (11.0); *sb* 36-41 (38.9); *ll* 117-132 (126.2); *vt* 61-66 (64.0); *pc* 36-58 (43.7), длина наибольшей жаберной тычинки у рыб длиной 13-21 см 5.4-11.9 (9.6)% длины головы. По данным 1977-1978 гг., предоставленным К.А.Савваитовой (n=80,

курсивом выделены оценки, которые представляются сильно смещенными): *D* 8-11 (9.5); *A* 8-10 (8.6); *P* 11-14 (12.8); *rb1* 10-14 (12.2); *rb2* 9-13 (11.3); *sb* 30-42 (36.9); *ll* 114-141 (125); *vt* 61-67 (64.6); *pc* 27-58 (42.5). По данным 1987 г., предоставленным А.Ю. Шаниным и К.А.Савваитовой (n=57): *D* 8-10 (9.2); *A* 7-9 (8.5); *P* 13-14 (13.8); *rb1* 11-14 (12.1); *rb2* 10-12 (10.7); *sb* 33-42 (37.3); *pc* 32-48 (40.0).

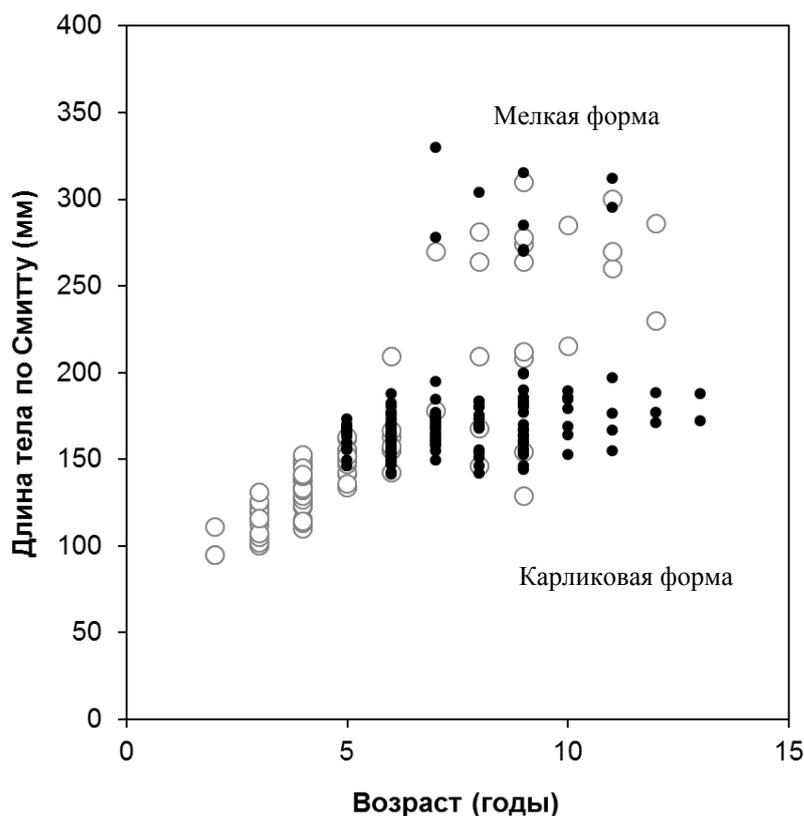


Рис. 51. Соотношение возраст-длина у гольцов из озера Гольцовое (выборки 1978-1999 гг.). Обозначения как на рис. 7.

Тело довольно высокое, плотное, голова большая, закругленная, челюсти массивные, обычно равной длины или верхняя чуть нависает над нижней, верхняя челюсть обычно прямая, заходит за вертикаль заднего края глаза только у самых крупных самцов, крюк и выемка на челюстях отсутствуют. Плавники средней длины, у некоторых самцов длинные. Спина темная, бока у молоди серебристо-серые, у взрослых оливковые, с 9-12 темными мальковыми пятнами, сливающимися или не сливающимися сверху с темной окраской спины. Брюшко и нижняя часть боков у самцов в нерестовый период красные, оранжевые или желто-оранжевые, у самок желтоватые, у молоди брюшко светло-серое или белое. На теле мелкие светлые (желтые, оранжевые, красные, у молоди белые) пятна, число которых варьирует. Спинной и хвостовой плавники серые, верхняя часть последнего луча спинного

плавника у многих рыб оранжевая, у некоторых самцов хвостовой плавник с красно-оранжевой оторочкой (особенно нижняя лопасть). Остальные плавники у самцов красные или оранжевые, с серыми областями в центральной части и белыми первыми лучами, у самок желтовато- или оранжево-серые. Губы серые. В целом, карлики из оз. Гольцового окрашены намного интенсивнее, чем карлики из озер Б. и М. Леприндо.

Возраст и рост. Возраст в уловах 2-13 лет, преобладают особи в возрасте 6 лет (табл. Б32). В объединенной выборке 1996-1999 гг. самцы значительно крупнее самок в возрасте 5 лет (соответственно, 161 ± 1.8 мм, $n=17$ и 150 ± 2.8 мм, $n=13$) и 6 лет (164 ± 2.6 мм, $n=28$ и 157 ± 1.5 мм, $n=35$). Темп роста резко замедляется после 5 лет (табл. Б32, рис. 51).

Размножение. Самцы и самки впервые созревают в возрасте 5 лет, нерест ежегодный, начинается в начале сентября и в основном заканчивается в течение двух недель (наблюдения 1987 и 1996 гг.). В конце августа (1977, 1978, 2010 гг.) текущих особей еще не было, а в начале октября (1995 г.) все особи были отнерестившимися. Температура воды у поверхности в период нереста в 1996 г. была $8-10^{\circ}$ С, текущие особи ловились на двух небольших по площади участках, покрытых каменными блоками и булыжником, на глубине более 7-10 м (Алексеев и др., 2000а). Икра, видимо, откладывается в щели между камнями. Абсолютная плодовитость самок длиной 140-205(165) мм и массой 30-100 (55) г - 47-151 (81) икринок, относительная – 0.8-2.2 (1.5) икринок на грамм массы ($n=31$). Диаметр зрелых ооцитов 4.1-5.0 (4.6) мм ($n=20$). В выборках, взятых в августе-октябре (1977-1996, 1999 гг.), т.е. в период нереста, незадолго до или вскоре после него, несколько преобладают самцы - в объединенной выборке этих лет их в 1.25 раза больше, чем самок (270:216, $p<0.001$), однако в выборке 1997 г., взятой в июне, численность самцов и самок одинакова.

Распределение в озере. Встречаются по всему озеру, но наиболее многочисленны на береговом свале на глубине более 5 м. На озерном ложе в центральной части озера попадаются единично.

Питание. Полифаги со склонностью к планктофагии. В выборках, взятых в августе 1977 и 1978 гг., планктон встречался в подавляющем числе желудков (табл. Б33). В июне 1997 г. численность и биомасса зоопланктона были низки, и основной пищей в это время являлись куколки и имаго хирономид, интенсивный выплод которых начинался на озере. Помимо этого, в желудках довольно часто встречались

Hydrachnellidae и личинки мокрецов Heleidae (Ceratopogonidae), хотя их доля по массе была невелика. Среди прочих пищевых компонентов, имевших незначительную долю в питании по массе, встречались бентосные организмы (моллюски, личинки веснянок и водяных жуков), гаммариды, наземные членистоногие (жесткокрылые, перепончатокрылые, клопы, пауки). Из планктонных организмов в желудках в незначительных количествах отмечен лишь *Acanthocyclops viridis*. В июле 1999 г. пищевой спектр был наиболее разнообразным. Как и в июне, в питании преобладали личинки и преимагинальные стадии амфибиотических насекомых (стрекоз, ручейников, хирономид) и наземные насекомые (перепончатокрылые, жесткокрылые, прямокрылые). Несмотря на то, что в июле в озере отмечался пик численности и биомассы зоопланктона, роль его в питании была невысока. Очевидно, это связано с наличием более крупных и доступных пищевых объектов. В желудке одного экземпляра обнаружена молодь собственного вида. В августе 1999 г., после завершения цикла развития амфибиотических насекомых, карликовый гольц питался почти исключительно планктоном, в основном, *D. longiremis*. В сентябре 1996 г., в период нереста, несмотря на довольно высокую численность и биомассу зоопланктона, основу пищевого комка составляла икра собственного вида. Из зоопланктона, занимавшего в этот период в рационе карликового гольца второе место, в основном выбирался наиболее крупный вид - *Heterocope appendiculata*. Многочисленные в это время *Daphnia longiremis* и *Cyclops scutifer wigrensis* потреблялись менее интенсивно. В октябре (1995 г.) гольцы вновь переходили на преимущественное питание планктоном. Доля *Heterocope appendiculata* в рационе резко снижалась, что предположительно связано со снижением численности этого вида в зоопланктоне, а потребление *Daphnia longiremis*, *Holopedium gibberum* и *Bosmina obtusirostris* увеличивалось. По-видимому, по сравнению с другими озерами, в оз. Гольцовое эти виды остаются в составе планктона наиболее долго. Бентосные организмы в основном были представлены в питании личинками амфибиотических насекомых, вместе с которыми захватывались растительные остатки (табл. Б5, Б33; Самусенок, 2000; Alekseyev *et al.*, 2002).

Мелкая форма (рис. А31а). По данным 1977-1978 гг., предоставленным К.А.Савваитовой (n=50, курсивом выделены оценки, которые представляются сильно смещенными): длина в выборке 20-33 см, масса 60-460 г. *D* 9-11 (9.5); *A* 8-10 (8.7); *P*

12-15 (13.6); *rb1* 12-14 (12.9); *rb2* 10-13 (11.9); *sb* 32-46 (37.2); *ll* 123-155 (136.7); *vt* 64-67 (65.3); *pc* 34-57 (47.4). Голова коническая, верхняя челюсть прямая или изогнутая, чаще нависает над нижней или челюсти равны; у большинства рыб, за исключением некоторых самок, задний конец верхней челюсти заходит за вертикаль заднего края глаза. Крюк и выемка на челюстях у половины рыб отсутствуют, у остальных слабо выражены (имеются и у самцов, и у самок). Хвостовой плавник выемчатый. Бока тела серебристые, у четверти рыб имеются мальковые пятна. На боках относительно крупные и мелкие белые, розовые, редко оранжевые и красные округлые и неправильной формы пятна. Брюхо белое или розовое. Плавники яркие – розовые, красные и оранжевые. Губы серые.

Возраст и рост. Возраст в уловах 7-12 лет, после 7 лет, насколько можно судить по малочисленной выборке, рыбы мало увеличивались в размерах. (рис. 51).

Размножение. В выборках 1977 и 1978 гг. имелось 28 самок, из которых зрелыми было больше половины (15 экз.), в том числе самая молодая самка в возрасте 7 лет, и 18 самцов, из которых зрелыми были только два. Судя по этим данным, многие особи пропускали нерест. В выборке 1987 г. все 4 особи (три самца и самка) были зрелыми, три из них текучими и одна готовая к нересту, т.е. нерест происходил в те же сроки, что и у карликовой формы. Абсолютная плодовитость самок длиной 312-330 (321) мм и массой 300-460 (380) г 592-614 (603) икринок, относительная – 1.3-2.1 (1.7) икринок на грамм массы тела (n=2). Диаметр зрелых ооцитов 4.2 мм (n=1).

Распределение в озере. Встречались по всему озеру.

Питание. Планктофаги. На втором месте после планктона по частоте встречаемости в желудках находились рыба и водные личинки насекомых (табл. Б33)

Крупная форма (рис. А31а,в). По данным 1977-1978 гг., предоставленным К.А.Савваитовой (n=5): Длина в выборке 35-57 см, масса 420-2000 г. *D* 9-10 (9.8); *A* 9-9 (9); *P* 12-14 (13); *rb1* 11-13 (12); *rb2* 11-13 (11.6); *sb* 33-40 (36.4); *ll* 135-138 (136.4); *vt* 65-67 (66.3); *pc* 40-43 (41.0). Голова коническая, верхняя челюсть у самого крупного экземпляра (самец) далеко, у остальных рыб едва заходит за вертикаль заднего края глаза, верхнечелюстная кость прямая или изогнутая, челюсти равной длины, у одного экз. верхняя длиннее, крюк и выемка на челюстях отсутствуют или имеются. Хвостовой плавник слабо выемчатый, у самого крупного самца усеченный. Зрелый крупный самец окрашен ярко: бока, брюхо, парные и анальный плавники красные, на

боках много крупных и мелких округлых и неправильной формы красных пятен; у остальных рыб бока серебристые, брюхо белое, розовое или розово-оранжевое, пятен на боках много или мало, крупные и мелкие, округлые или неправильной формы, белые, розовые, оранжевые или красные, плавники красные или розовые. Губы у всех серые. Один голец, пойманный в 2014 г. (зрелая самка, рис. А31в), имел массу около 5 кг, брусковатое тело с небольшой закругленной головой, неяркою окраску (белое брюхо, серые спина и бока, светлые пятна), второй был мельче (около 2 кг).

Размножение. Самый крупный самец (57 см), пойманный 20 августа 1977 г, имел гонады на III-IV стадии зрелости, пойманная в тот же день самка (42 см) – на II-III, три остальных рыбы (35-49 см) были незрелыми самцами с гонадами на II стадии. У самки, пойманной в августе(?) 2014 г., гонады находились на III стадии.

Питание. Хищники. Питались карликовыми гольцами и молодь.

Различия форм. Между формами из оз. Гольцового имелись определенные различия по меристическим признакам, но об их величине трудно судить из-за того, что оценки некоторых признаков в выборках 1977 и 1978 гг., изучавшихся в поле, видимо, смещены. Мелкие гольцы имели больше позвонков и пилорических придатков, чем карликовые, а крупные, насколько можно судить по малой выборке, больше позвонков, чем мелкие. Однако не ясно, имелись ли различия между формами по числу жаберных тычинок. Если у гольцов разных размеров они недосчитывались в одинаковой степени, таких различий не было; в любом случае, эти различия, если они имелись, и в целом различия по меристическим признакам были меньше, чем между карликовыми и крупными гольцами из оз. Бол. и Мал. Леприндо.

Общие замечания. Гольцы могли попасть в оз. Гольцовое только из оз. Большое Леприндо. В настоящее время миграция между озерами, видимо, отсутствует, поскольку соединяющий их ручей мало проходим для гольцов, и в нем они не отмечались (М.Ю. Пичугин, личное сообщение). Отсутствие обмена генами между карликовыми гольцами из двух озер подтверждается морфологическими различиями между ними и данными микросателлитного анализа (Гордеева и др., 2010; раздел 5.3.3), а также анализа аллозимов (Осинов, 2002). Карлики из оз. Гольцового отличаются от карликов из оз. Бол. и Мал. Леприндо иным габитусом (более плотное, менее прогонистое тело, относительно большая и более закругленная голова с более мощными челюстями, более интенсивная окраска – оливковый, а не

серебристо-серый фон тела, хорошо выраженные мальковые полосы и мелкие светлые пятна, более яркие плавники, наличие брачной окраски у самцов (красное или оранжевое брюшко), меньшим числом и меньшей длиной жаберных тычинок. Иными словами, в отличие от карликов из озер Леприндо, они не имеют признаков крайней морфологической специализации пелагических планктофагов. Помимо этого, карлики из оз. Гольцового отличаются от карликов из оз. Бол. и Мал. Леприндо большим числом пилорических придатков. Их нерест происходит позднее, чем в Бол. Леприндо и в более сжатые сроки. Несомненно, это самостоятельные, значительно дивергировавшие за время раздельной эволюции группировки.

Гольцы, подобные гольцам мелкой формы из оз. Гольцового, в Бол. и Мал. Леприндо вообще не отмечались, и вполне очевидно, что эта форма возникла в самом оз. Гольцовом. Крупные гольцы из оз. Гольцового отличались от крупных гольцов из оз. Бол. Леприндо отсутствием светлых пятен на спинном плавнике, и также, скорее всего, имели автохтонное происхождение.

Гольцы из оз. Гольцового – интересный пример симпатрической дивергенции трех форм и сосуществования двух форм-планктофагов (карликовой и мелкой) в очень маленьком озере. Уничтожение в нем мелкой и крупной форм показывает, насколько уязвимы популяции гольцов Забайкалья.

Озера Кирылта-3 и Кирылта-4. Озера Кирылта-3 (57°08.5' С.Ш., 119°27' В.Д., 1360 м на ур. моря, 2*0,25 км, глубина 20 м) и Кирылта-4 (57°06.5' С.Ш., 119°28' В.Д., 1317 м на ур. моря, 3,6*0,6 км, глубина 34 м) - два нижних озера в каскаде из 4 озер, расположенных в истоке р. Кирылта (впадает в р. Курунг-Юрях, приток р. Чары (бас. Олекмы)) в отрогах хребта Удокан на территории Забайкальского края недалеко от границы с Республикой Саха (Якутия). В двух верхних озерах каскада арктический голец не обнаружен. Озера Кирылта-3 и Кирылта-4 соединены короткой (около 300 м) протокой с большим уклоном, которая извергается из первого во второе в виде бурного порожистого водотока с крутыми сливами и небольшими (до 1-1.5 м) водопадами и представляет труднопреодолимое препятствие для миграции рыб, во всяком случае, из нижнего озера в верхнее. Озера расположены в межгорной долине, вытянутой в меридиональном направлении. Западный и северо-западный берега оз. Кирылта-3 и, наоборот, восточный берег оз. Кирылта-4, крутые, противоположные

несколько более пологие. Берега оз. Кирылта-3 безлесные, на берегах оз. Кирылта-4 имеются небольшие участки лиственничного редколесья; каменистые, местами заросшие кедровым стлаником, в ряде мест покрыты курумниками и мелкообломочными каменистыми осыпями. Район истока р. Кирылта в юго-западной части оз. Кирылта-4 низкий, заболоченный. Дно озер на береговом склоне покрыто крупными каменными глыбами, блоками, булыжником. Южный конец оз. Кирылта-3, прилегающий к истоку протоки, представляет собой закругленную чашу с дном, покрытым более мелкими камнями. Кроме арктического гольца, в озерах отмечены речной гольян *Phoxinus phoxinus* и пестроногий подкаменщик *Cottus poecilopus*, в оз. Кирылта-4 также изредка встречается байкалоленский хариус *Thymallus arcticus baicalolenensis*. Результаты анализа гольцов из озёр Кирылта-3,4 опубликованы в работах: Алексеев и др., 2000б; Алексеев 2001; Alekseyev *et al.*, 1999, 2002, 2009а,б; Гордеева и др., 2010; Gordeeva *et al.*, 2015.

Состав выборки. В озерах встречаются по две группировки арктического гольца, различающиеся по числу и длине жаберных тычинок – весьма четко в оз. Кирылта-3 и менее четко – в оз. Кирылта-4 (рис. 52). Мало- и короткотычинковая группировка соответствует крупной форме, а много- и длиннотычинковая включает небольших гольцов, у которых распределение зрелых особей по длине в оз. Кирылта-3 имеет две моды - 14-15 и 20-22 см, (рис. 53), причем первая представлена только в одной выборке (июнь 1999 г.), а в оз. Кирылта-4 - одну моду, варьирующую в выборках разных лет от 18-19 до 20-21 см (рис. 54). Размер большинства многодлиннотычинковых гольцов из двух озер не превышает 24 см, но несколько экземпляров имели длину 25-30 см.

Принимая модальную длину зрелых рыб 20 см за границу между карликовой и мелкой формами, многотычинковых гольцов из оз. Кирылта-4 следовало бы идентифицировать как промежуточных между ними, многотычинковых гольцов первой размерной группы из оз. Кирылта-3 – как типичных карликовых, а второй – как мелкоразмерных представителей мелкой формы. Однако учитывая межгодовую вариацию размерного состава выборок и не желая использовать разные наименования для в целом сходных гольцов из двух озер, мы будем называть всех пойманных в них многотычинковых гольцов мелкими, имея ввиду условность этого обозначения и фактическую пограничность этих гольцов между мелкой и карликовой формами.

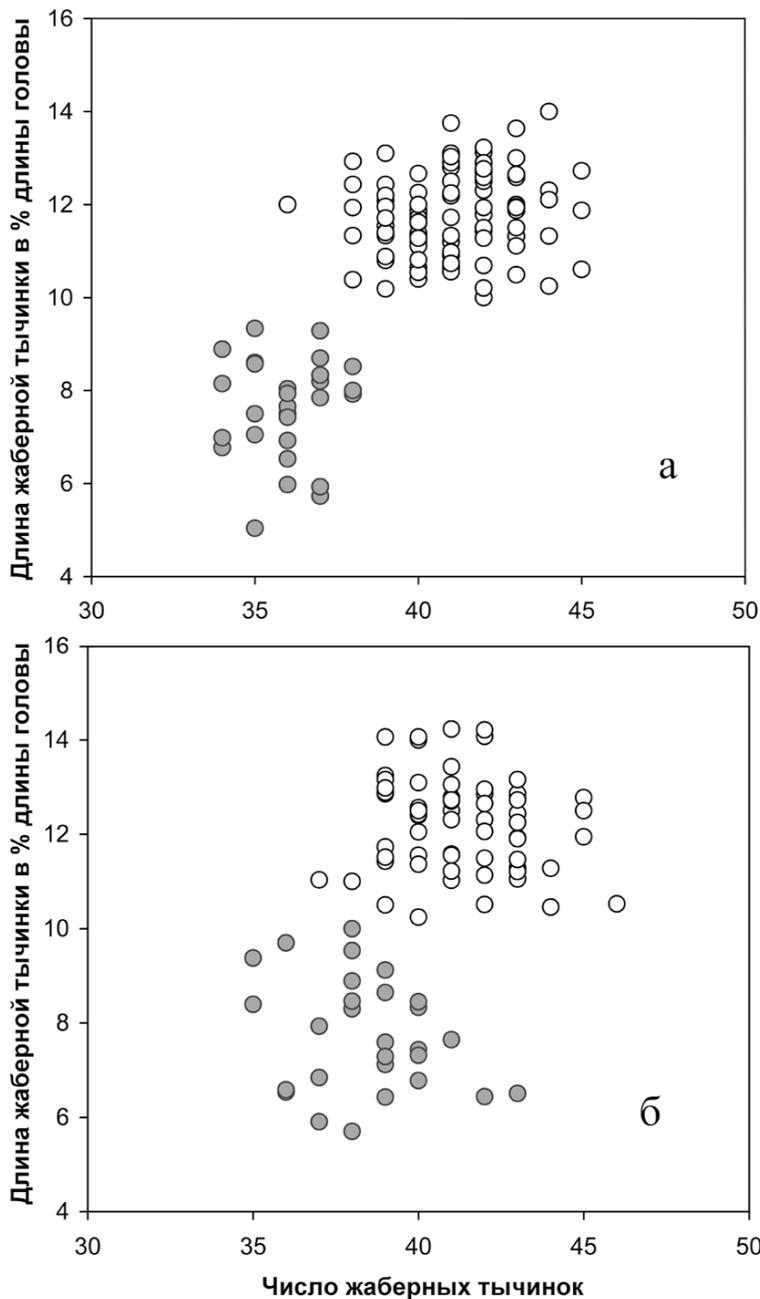


Рис. 52. Распределение по числу и относительной длине жаберных тычинок арктических гольцов из оз. Кирялта-3 (а) и Кирялта-4 (б). Светлые кружки – мелкая форма, серые – крупная.

Мелкая форма. Кирялта-3 (рис. А32). Длина в выборке 12-27 см, масса 18-192 г. *D* 8-10 (9.2); *A* 7-9 (8.3); *P* 11-12 (11.8); *V* 8-8 (8.0); *rb1* 12-14 (12.6); *rb2* 11-13 (11.9); *sb* 37-45 (41.1); *ll* 126-140 (131.1); *vt* 64-66 (65.0); *pc* 32-48(38.6), длина наибольшей жаберной тычинки у рыб длиной 13-20 см 10.0-14.0 (11.8)% длины головы (данные по гольцам двух размерных групп объединены в связи с их идентичностью по меристическим признакам и длине жаберных тычинок).

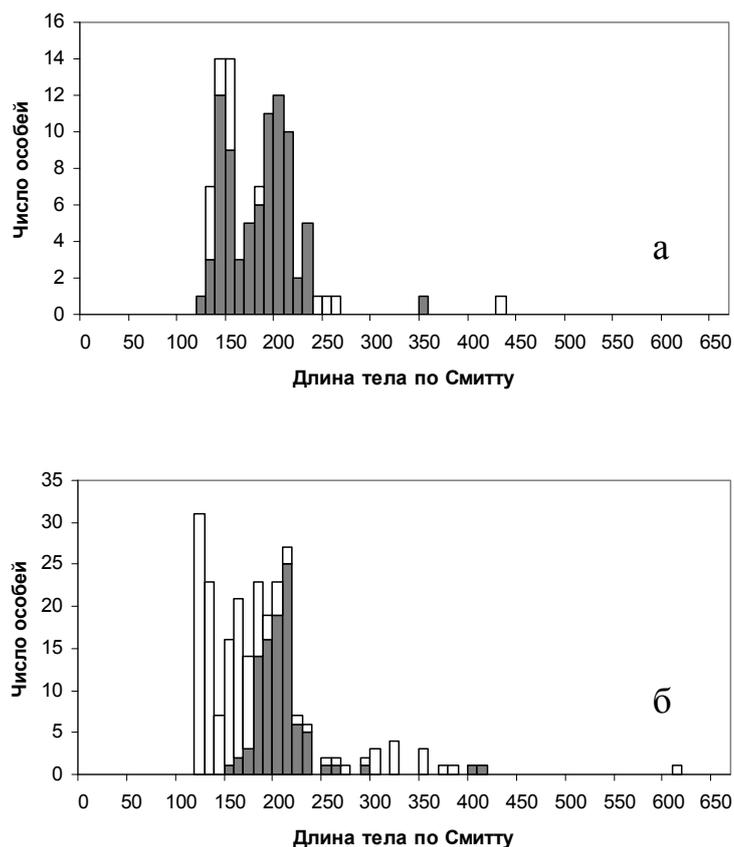


Рис. 53. Распределение арктических гольцов из оз. Кирялта-3 по длине тела в выборках 1999 г. (а) и 2000-2005 гг. (б). Обозначения как на рис. 6.

Спина и верхняя часть боков серые или оливковые, бока розовато-серые, розовато-оливковые, брюшко белое, желтоватое или розовое. У некоторых особей на боках хорошо видны 10-12 мальковых полос, у других полосы проступают слабо или незаметны; имеются мелкие (меньше диаметра зрачка) светло-розовые пятна. Грудные, брюшные, анальный плавники красные, серовато-красные с белыми первыми лучами, спинной серый, хвостовой – серый с красным. Грудные плавники примерно равны половине расстояния между основаниями грудных и брюшных. Голова закругленно-коническая, челюсти равной длины, верхняя прямая, у зрелых особей достигает вертикали заднего края глаза, но не заходит за нее. У некоторых половозрелых самцов голова, рыло, челюсти, плавники удлинены.

Кирялта-4 (рис. А32). Длина в выборке 10-30 см, масса 9-260 г. *D* 8-11 (9.5); *A* 8-10 (8.3); *P* 11-12 (11.9); *V* 7-9 (8.0); *rb1* 11-14 (12.9); *rb2* 10-14 (12.0); *sb* 37-46 (41.3); *ll* 125-146 (133.5); *vt* 64-66 (65.0); *pc* 27-51 (40.5), длина наибольшей жаберной тычинки у рыб длиной 11-24 см 10.3-14.2 (12.0)% длины головы.

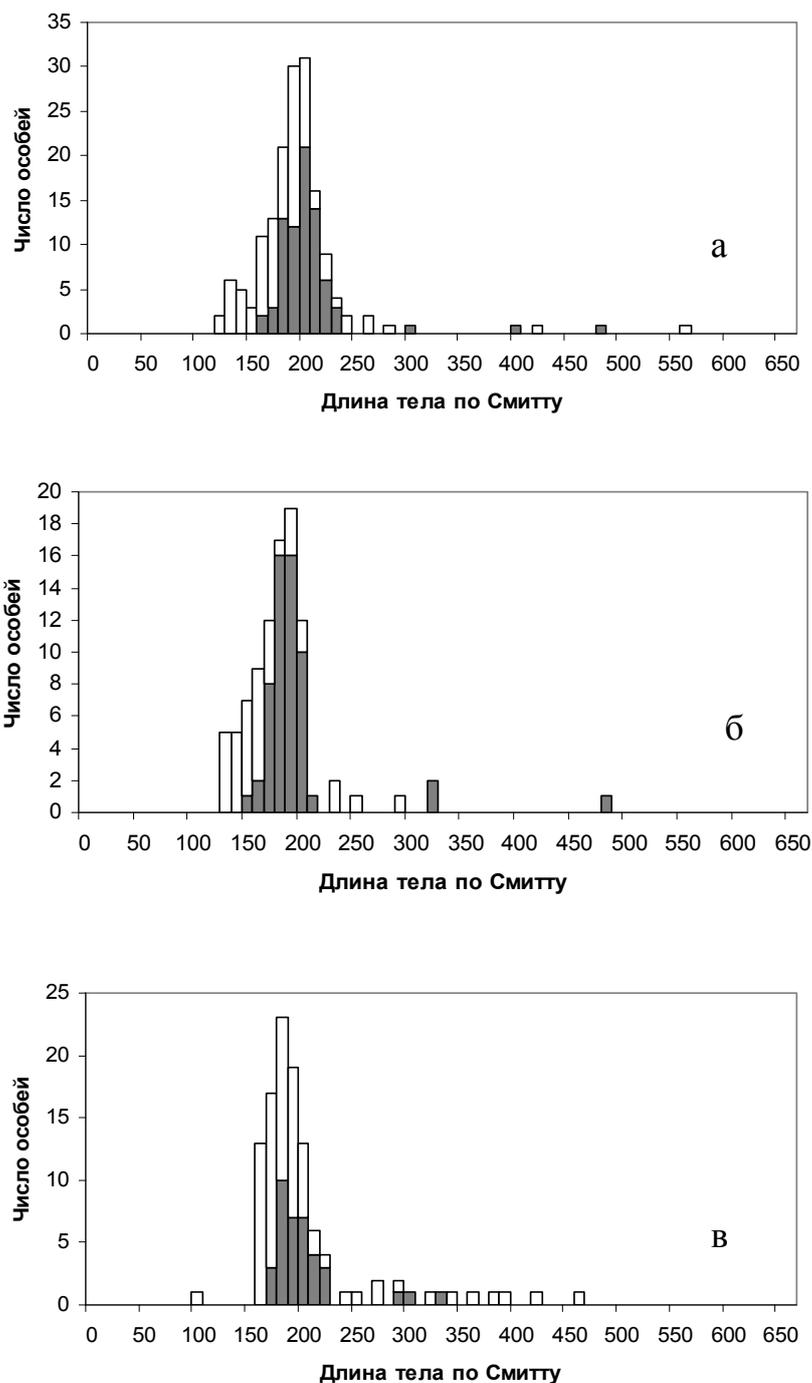


Рис. 54. Распределение арктических гольцов из оз. Кирылта-4 по длине тела в выборках 1997 г. (а), 1999 г. (б) и 2000-2005 гг. (в). Обозначения как на рис. 6.

От мелких гольцов из оз. Кирылта-3 отличаются менее интенсивной, «пелагической» окраской: у многих особей бока серебристо-серые, брюшко светлое или бледно-розовое (но встречаются и ярко окрашенные экземпляры), а также более короткими плавниками (грудные существенно короче половины расстояния между основаниями грудных и брюшных).

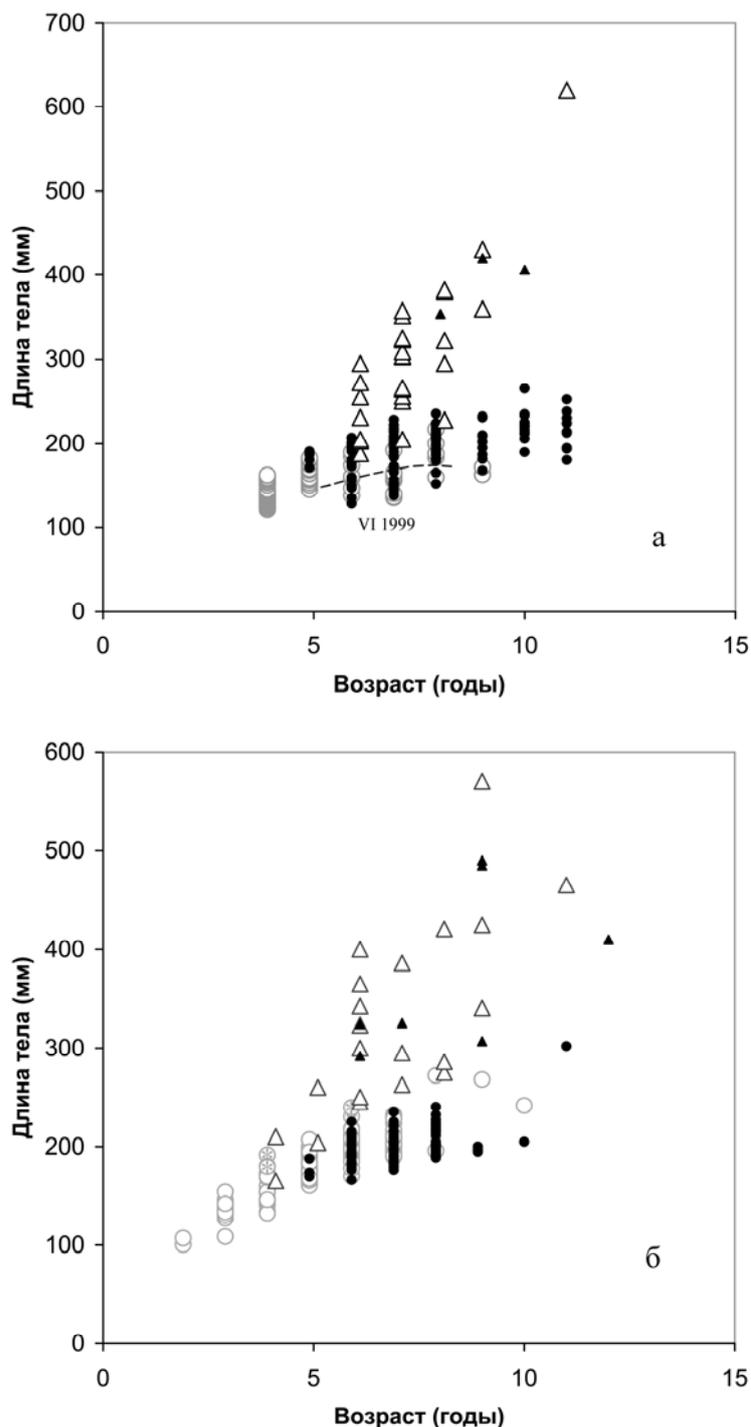


Рис. 55. Соотношение возраст-длина в выборках гольцов из озер Кирылта-3 (а, пунктирная линия отделяет особей из выборки, взятой в июне 1999 г. и представляющих меньшую размерную группу) и Кирылта-4 (б). Кружки – мелкая форма, треугольники – крупная, кружки со звездочками – особи сомнительной принадлежности. Светлые фигуры – незрелые особи (стадии зрелости гонад I, II), темные – созревающие, зрелые и отнерестившиеся (II-III, III, IV, V, VI-II).

Возраст и рост. Рыбы с малой продолжительностью жизни, особенно в оз. Кирылта-4. Возраст в уловах 4-11 (Кирылта-3) и 2-11 (Кирылта-4) лет, рыбы в возрасте 9 и более лет в оз. Кирылта-4 встречаются единично. В уловах из оз. Кирылта-3 преобладают особи в возрасте 4 лет, а среди рыб репродуктивного возраста - 7 лет (первая размерная группа) и 8 лет (вторая размерная группа), из оз. Кирылта-4 - 6 лет (табл. Б34, рис. 55). При анализе роста гольцов из оз. Кирылта-3 выборки, взятые в июле 1999 г. и в августе 2005 г. и представленные целиком или преимущественно

гольцами второй размерной группы, были объединены и рассматривались отдельно от выборки, взятой в июне 1999 г. и представленной гольцами первой размерной группы (примерное разделение особей, относящихся к двум группам, показано пунктиром на рис. 55а). Все выборки разных лет из оз. Кирылта-4 в связи с отсутствием существенных различий гольцов по темпу роста были объединены (табл. Б34). Темп роста гольцов в оз. Кирылта-4 немного выше, чем у гольцов второй размерной группы из оз. Кирылта-3, особенно в первые годы жизни. Самцы начиная с 5 (Кирылта-3) и 4 (Кирылта-4) лет растут заметно быстрее самок; в выборках из обоих озер все, кроме одной, особи более 22 см – самцы. В старших возрастах некоторые из них достигают длины 25-30 см, выходя за пределы ростового канала своей формы. Видимо, это происходит за счет перехода отдельных рыб в конце жизни к хищничеству и ускорения их роста. Анализ ширины годовых зон на срезе плавникового луча самого крупного и старого самца из оз. Кирылта-4 (длина 30.2 см, возраст 11 лет) показывает, что он достиг такого размера за счет ускоренного роста в последний год жизни.

Размножение. Раносозревающие представители мелкой формы. В обоих озерах отдельные самцы и самки впервые созревают в возрасте 5, большинство - 6 лет при длине более 13 (Кирылта-3, первая размерная группа), 17 (Кирылта-3, вторая размерная группа) и 16 (Кирылта-4) см. В уловах самцы численно в полтора раза преобладают над самками (Кирылта-3: 178:111, Кирылта-4: 197:138). В оз. Кирылта-3 абсолютная плодовитость самок длиной 173-243 (195) мм и массой 60-75 (67) г (вторая размерная группа) 72-115 (93) икринок, относительная – 1.1-1.8 (1.4) икринок на грамм массы, диаметр зрелых ооцитов 4.6-5.0 (4.7) мм (n=5); у одной самки первой размерной группы длиной 153 мм и массой 28 г диаметр зрелой икры 4.3 мм, у другой длиной 165 мм и массой 43.5 г – 4.7 мм, ИОП 1.03. В оз. Кирылта-4 абсолютная плодовитость самок длиной 179-216 (195) мм и массой 58-100 (74) г 170-295 (231) икринок (n=9), относительная – 2.2-3.8 (3.2) икринок на грамм массы, диаметр зрелых ооцитов 3.1-3.5(3.5) мм (n=5). Таким образом, в оз. Кирылта-3 мелкие гольцы имеют большую икру и малую ИОП, а в оз. Кирылта-4 – мелкую икру и высокую ИОП, как мелкие гольцы из оз. Леприндокан и карликовые из озер Даватчан, Бол. и Мал. Леприндо. Можно полагать, что первые откладывают икру в щели между камней, а вторые – на илистый или песчаный грунт, где икра и личинки доступны для питающихся ими рыб.

Нерест не ежегодный, его сроки и места нереста неизвестны. В конце июня 1999 г. в юго-западном конце озера Кирылта-3 были отмечены гольцы меньшей (первой) размерной группировки, а в начале июля в северо-восточном конце – большей (второй) группировки в посленерестовом состоянии, при этом одна самка меньшей группировки и один самец большей были текучими; два текучих самца были также пойманы в конце августа 2000 г. Вряд ли эти скудные данные можно рассматривать как серьезное свидетельство летнего нереста мелкой формы в оз. Кирылта-3, хотя такая возможность не исключена. В оз. Кирылта-4, по опросным данным, текучие производители попадаются в начале ноября. В обоих озерах в разные годы в июне-августе встречались отдельные самки с остаточной икрой (до 13 шт.) в полости тела. Имеется сообщение рыбака, наблюдавшего в ноябре сквозь лед нерест мелкой формы в оз. Кирылта-4. Нерест происходил на глубине 3-4 м. Самка, сопровождаемая несколькими (до 5) самцами, выметывала икру в полуметре над дном, покрытым песком и мелкими камнями, находившиеся сзади самцы выпускали сперму. Икра опускалась на дно, где находилось несколько пестроногих подкаменщиков с раскрытыми ртами, видимо, питавшихся икрой.

Распределение в озерах. В обоих озерах повсеместно на береговом свале. В оз. Кирылта-3 все гольцы меньшей размерной группы были пойманы в одну ночь и в одном месте в конце июня 1999 г. в южном конце озера - возможно, на посленерестовом скоплении, гольцы второй (большей) размерной группы в этом улове отсутствовали. Однако только они ловились двумя неделями позже в других частях озера и, в последующие годы, на том месте, где были пойманы гольцы меньшей группы, а последние более не отмечались. В оз. Кирылта-4 на глубине 27 м за пределами берегового свала отмечена молодь гольца.

Питание. Планктофаги. В июне доля планктона в питании составляет 30-35% по массе из-за обилия сезонных компонентов пищи – преимагинальных стадий амфибиотических насекомых. Но уже в июле у гольцов из оз. Кирылта-4 она поднимается до 91% (табл. Б5), а в конце августа – примерно 100%, а в оз. Кирылта-3 в конце августа до 80% (В.П. Самусенок, личное сообщение).

Крупная форма (рис. А32). Кирылта-3. Длина в выборке 19-62 см, масса 58-2720 г. *D* 8-10 (9.2); *A* 7-11 (8.5); *P* 11-13 (12.0); *V* 8-9 (8.0); *rb1* 11-13 (11.9); *rb2* 10-12 (11.3); *sb* 34-38 (35.9); *ll* 124-139 (133.3); *vt* 65-70 (66.4); *pc* 36-53 (45.6), длина

наибольшей жаберной тычинки у рыб длиной 23-32 см 6.8-9.8 (8.2)% длины головы. Кирылта-4. Длина в выборке 17-57 см. масса 36-1860 г. *D* 8-10 (9.1); *A* 7-9 (8.2); *P* 11-12 (12.0); *V* 8-8 (8.0); *rb1* 11-14 (12.2); *rb2* 10-13 (11.2); *sb* 35-43 (38.5); *ll* 128-138 (133.5); *vt* 65-68 (66.0); *pc* 35-46 (40.7), длина наибольшей жаберной тычинки у рыб длиной 21-32 см 7.1-10.0 (8.5)% длины головы. Окраска неяркая. Спина, бока, верх головы серые, брюхо светлое, у некоторых особей со слабым розовым оттенком. На боках характерные крупные (больше диаметра зрачка) светлые (беловатые, бледно-розовые) пятна неправильной формы, на спине пятна мелкие. Плавники серые, парные и анальный с розовым оттенком. В оз. Кирылта-4 у некоторых особей тело окрашено бледнее, чем в оз. Кирылта-3: бока серебристые, пятна просматриваются слабо; парные и анальный плавники, напротив, более яркие, розовые или красные. Голова коническая, челюсти равной длины, верхняя заходит за вертикаль заднего края глаза. Плавники короткие.

Возраст и рост. Быстрорастущие, весьма короткоцикловые (в сравнении с гольцами крупной формы из ряда других озер) рыбы. Возраст в уловах 6-11 (Кирылта-3) и 4-12 (Кирылта-4) лет (табл. Б35, рис. 55), преобладают особи в возрасте, соответственно, 6 и 7 лет. Судя по срезам плавниковых лучей, у большинства особей происходит ускорение темпа роста в возрасте 3-5 лет. Темп роста в оз. Кирылта-4 несколько выше, чем в оз. Кирылта-3, однако самая крупная особь поймана в последнем. Различия по темпу роста между полами на имеющемся материале не прослеживаются.

Размножение. Из всех пойманных рыб зрелыми были 3 экз. из оз. Кирылта-3 в возрасте 8-10 лет и 7 экз. из оз. Кирылта-4 в возрасте 6-12 лет. У одной самки с гонадами на IV стадии зрелости из оз. Кирылта-3 длиной 406 мм и массой 652 г. абсолютная плодовитость 880 икринок, относительная – 1.35 икринок на грамм массы, диаметр зрелой икры у другой самки – 4.7 мм.

Распределение в озерах. Встречаются по всей акватории озер, но концентрируются в районе выхода (Кирылта-3) и впадения (Кирылта-4) протоки, т.е., соответственно, в юго-западном и северо-западном концах озер.

Питание. Хищники. В выборках 1997-1999 гг. (табл. Б5) и в выборке 2005 г. (В.П. Самусенок, личное сообщение) рыба составляла более 99% массы пищевого комка.

Различия форм. Многотычинковые гольцы двух размерных мод из оз. Кирылта-3 идентичны по меристическим признакам и длине жаберных тычинок и при анализе объединены. Мелкие (многотычинковые) гольцы из двух озер также очень близки по этим признакам, крупные различаются по числу жаберных тычинок (в оз. Кирылта-3, в среднем, на 2.5 тычинки меньше) и пилорических придатков (соответственно, на 5 больше) (Табл. 12). Мелкие и крупные гольцы из двух озер различаются без перекрывания по относительной длине жаберных тычинок (мелкие – >10%, крупные < 10% длины головы), имеются различия по числу тычинок, жаберных лучей, позвонков, в оз. Кирылта-3 – также по числу пилорических придатков, чешуй в боковой линии, лучей в грудном плавнике, в оз. Кирылта-4 – по числу лучей в спинном плавнике (Табл. 12). Различия между формами по меристическим признакам намного больше в оз. Кирылта-3, чем в оз. Кирылта-4, так что первое попадает в число забайкальских озер, в которых наблюдаются наибольшие морфологические различия между симпатрическими формами.

Степень различия между формами в двух озерах по меристическим признакам иллюстрируют результаты анализа методом главных компонент. Скаттеры мелких и крупных гольцов из оз. Кирылта-3 в пространстве первых двух главных компонент соприкасаются, но не перекрываются, а из оз. Кирылта-4 – трансгрессируют. Наибольшие нагрузки на первую ГК, вдоль которой идет основное разделение форм, имеют в оз. Кирылта-3 число жаберных тычинок, пилорических придатков и позвонков, в оз. Кирылта-4 – жаберных лучей (см. раздел 5.1.1.). При многомерном анализе абсолютных значений промеров тела мелкие и крупные гольцы из оз. Кирылта-3 образуют в пространстве первых двух ГК два разных онтогенетических канала, различаясь по пропорциям тела при любых размерах; гольцы из оз. Кирылта-4 образуют один канал. Наибольшие различия между мелкими и крупными гольцами в оз. Кирылта-3 наблюдаются по размерам плавников и длине хвостового стебля, имеющим наибольшие нагрузки на вторую главную компоненту. Один небольшой экземпляр из этого озера (длина 19 см), определенный по длине и числу тычинок как молодь крупной формы, по пропорциям тела попадает в канал мелкой формы и, возможно, является гибридом (см. раздел 5.1.3.). Мелкие гольцы из двух озер различаются по длине плавников (длиннее в оз. Кирылта-3).

Таблица 12. Меристические признаки и относительная длина жаберных тычинок арктических гольцов из озер Кирылта-3 и Кирылта-4.

При- знаки	Кирылта-3, мелкие (n=45*)(1)			Кирылта-4, мелкие (n=25**)(2)			Кирылта-3, крупные (n=31***)(3)			Кирылта-4, крупные (n=25****)(4)			CD				gzh			
	lim	M±m	σ	lim	M±m	σ	lim	M±m	σ	lim	M±m	σ	1-2	3-4	1-3	2-4	1-2	3-4	1-3	2-4
<i>D</i>	8-10	9.2±0.07	0.47	8-11	9.5±0.14	0.71	8-10	9.2±0.10	0.58	8-10	9.1±0.09	0.44	0.27	0.04	0.01	0.31	0.915	0.986	0.991	0.895
<i>A</i>	7-9	8.3±0.08	0.56	8-10	8.3±0.11	0.54	7-11	8.5±0.13	0.70	7-9	8.2±0.09	0.47	0.05	0.14	0.01	0.06	0.929	0.980	0.959	0.955
<i>P</i>	11-12	11.8±0.05	0.37	11-12	11.9±0.07	0.33	11-13	12.0±0.04	0.26	11-12	12.0±0.04	0.20	0.05	0.09	0.25	0.17	0.999	0.961	0.902	0.986
<i>V</i>	8-8	8.0	0	7-9	8.0±0.06	0.29	8-9	8.0±0.03	0.18	8-8	8.0	0	0.00	0.18	0.18	0.00	0.956	0.981	0.981	0.956
<i>rb1</i>	11-14	12.6±0.09	0.68	11-14	12.9±0.15	0.73	11-13	11.9±0.11	0.62	11-14	12.2±0.15	0.76	0.22	0.24	<u>0.54</u>	0.41	0.923	0.950	<u>0.763</u>	0.888
<i>rb2</i>	11-13	11.9±0.07	0.50	10-14	12.0±0.18	0.89	10-12	11.3±0.11	0.52	10-13	11.2±0.12	0.60	0.02	0.06	<u>0.55</u>	0.44	0.915	0.959	<u>0.866</u>	0.879
<i>sb</i>	37-45	41.1±0.17	1.71	37-46	41.3±0.23	1.86	34-38	35.9±0.21	1.18	35-43	38.5±0.39	2.05	0.05	<u>0.81</u>	<u>1.78</u>	<u>0.77</u>	0.974	<u>0.620</u>	<u>0.117</u>	<u>0.615</u>
<i>ll</i>	126-140	131.1±0.42	2.79	125-146	133.5±0.92	4.60	124-139	133.3±0.57	3.16	128-138	133.5±0.52	2.58	0.33	0.03	<u>0.37</u>	0.01	0.852	0.978	<u>0.801</u>	0.885
<i>vt</i>	64-66	65.0±0.08	0.56	64-66	65.0±0.12	0.61	65-70	66.4±0.17	0.92	65-68	66.0±0.17	0.87	0.03	0.22	<u>0.94</u>	<u>0.59</u>	0.996	0.882	<u>0.510</u>	<u>0.798</u>
<i>pc</i>	32-48	38.6±0.65	3.92	27-51	40.5±1.09	5.32	36-53	45.6±0.88	4.42	35-46	40.7±0.74	3.14	0.21	<u>0.65</u>	<u>0.84</u>	0.06	0.847	0.802	<u>0.619</u>	0.931
				среднее									0.12	0.25	0.55	0.28	0.931	0.910	0.751	0.879
<i>lsb%с</i>	10.0-14.0	11.8±0.07	0.84	10.3-14.2	12.0±0.08	0.94	6.8-9.8	8.2±0.18	0.76	7.1-10.0	8.5±0.22	0.87	0.10	0.20	<u>2.29</u>	<u>1.93</u>				

* для *sb* n=101, для *rb1,2* n=56, для *pc* n=36, для *lsb%с* n=132; ** для *sb* n=67, для *pc* n=22, для *lsb%с* n=145; *** для *pc* n=24, для *lsb%с* n=27; **** для *sb*, *lsb%с* n=28, для *pc* n=19. При вычислении gzh значения *ll* сгруппированы в классы по 2, *pc* – по 3. У крупных гольцов *lsb%с* определялось у особей <32 см. Обозначения как в табл. 2.

Общие замечания. В системе озер Кирылта-3 и Кирылта-4 симпатрические формы дивергировали независимо от других озер, однако имеющиеся данные по морфологии и микросателлитам (см. раздел 5.3.3.) указывают на то, что внутри нее видимо, были не две независимые дивергенции, а одна, т.е. сначала один раз произошло расхождение мелкой и крупной форм, а затем деление каждой из них на популяции двух озер. Возможно, формы возникли в нижнем оз. Кирылта-4, а затем обе заселили верхнее Кирылта-3. Также возможно, что ранее вследствие подпруживания реки Кирылта ледником уровень воды во впадине, где располагаются два озера, был выше, и они были единым водоемом, как, в свое время, озера Бол. и Мал. Леприндо. В этом водоеме и могли обособиться друг от друга крупная и мелкая формы, прежде чем произошло снижение уровня и деление озер. Далее в условиях частичной изоляции между озерами в каждом из них происходило дальнейшее расхождение форм. Оно привело к возникновению больших морфологических различий между симпатрическими формами в оз. Кирылта-3, чем в оз. Кирылта-4. Аналогичные формы из двух озер также в определенной степени дивергировали друг от друга: крупные гольцы – по меристическим признакам, мелкие - по пластическим, а также по биологическим показателям (размер икры и плодовитость, свидетельствующие о различиях в характере нереста; размерно-возрастная структура). В настоящее время маловероятна миграция между озерами гольцов мелкой формы, за исключением случайного сноса гольцов из верхнего озера Кирылта-3 в нижнее Кирылта-4. Крупные гольцы, видимо, могут в поисках добычи активно мигрировать через протоку, особенно из оз. Кирылта-3 в оз. Кирылта-4. Заметим в этой связи, что в оз. Кирылта-3 пока не обнаружены крупные гольцы с числом жаберных тычинок более 38, встречающиеся в оз. Кирылта-4, наличие которых могло бы рассматриваться как свидетельство миграции крупной формы из второго в первое.

Озеро Камканда (57°05,5' С.Ш., 119°48.5' В.Д.) расположено в отрогах хребта Удокан на территории Якутии недалеко от границы с Читинской областью. Находится на высоте 1119 м над уровнем моря в узкой межгорной долине, вытянуто с запада-северо-запада на восток-юго-восток, имеет длину 3.8 и ширину 0.7 км, максимальную глубину 32 м. С запада в озеро впадает ручей, переходящий в узкую, мелкую (глубина около 20 см), сильно заиленную западную часть озера с

несколькими небольшими островами, изобилующую личинками ручейников и другими донными беспозвоночными. За последним к востоку островом начинается резкий свал. В восточном конце озера также имеется мелководная зона, хотя и не столь обширная, как в западном, глубина в ней постепенно увеличивается от менее метра до 1.5-2 м, дно покрыто песком и мелким гравием. Вытекающая из восточного конца короткая протока соединяет озеро с р. Кабакан, через 4 км сливающейся с р. Камканда, которая впадает в р. Эвонокит, а тот, в свою очередь, в р. Хани (приток Олекмы). Северный и южный берега озера крутые, береговой свал начинается близко от берега, северный берег покрыт лесом, южный безлесный, каменистый. В конце июля 2004 г. температура воды у поверхности составляла на глубине 7 м - 8° С; в начале августа после шторма и перемешивания воды ее температура в центре озера было одинаковой от поверхности до глубины 25 м - 9° С; в апреле у дна на глубине 12 м - 4° С. Кроме арктического гольца, в озере отмечены ленок р. *Brachymystax* (тупорылая форма, единичные заходы из реки), байкалоленский хариус *Thymallus arcticus baicalolenensis*, обыкновенный голяк *Phoxinus phoxinus* и сибирский голец *Barbatula toni*. Результаты анализа голецов из оз. Камканда опубликованы в работах: Alekseyev *et al.*, 2002, 2009а,б; Алексеев и др., 2014, Gordeeva *et al.*, 2015.

Состав выборки и диагностика форм гольца. В озере обнаружены три формы гольца – крупная и две мелкоразмерные, значительно перекрывающиеся по длине зрелых особей. Модальная длина зрелых особей этих двух форм 16-17 и 20-21 см (рис. 56), и они были классифицированы, соответственно, как карликовая и мелкая. При этом последняя, так же, как и мелкие голецы из озер Кирылта-3 и Кирылта-4, фактически промежуточна по размерам между типичными карликовыми и мелкими голецками. Гольцы разных форм хорошо различаются по внешнему виду (см. ниже) и морфологическим признакам: мелкие отличаются от карликовых и крупных по соотношению числа (sb) и относительной длины ($lsb, \%c$) жаберных тычинок (рис. 57а), карликовые от крупных – по соотношению относительного диаметра глаза (o) и относительной высоты спинного плавника (hD) (рис. 57б,в). Несмотря на аллометрический рост жаберных тычинок, глаза и спинного плавника, различия по этим признакам сохраняются между рыбами любых изученных размеров, с той оговоркой, что из-за отсутствия в выборке голецов крупной формы < 17 см четкость их отличий от карликовых в этом размерном диапазоне по o и hD пока остается

неясной. На основании рис. 57 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.

Карликовая форма (рис. А33а,д). Длина в выборке 6-21 см, масса 2-80 г. D 9-11 (9.9); A 7-9 (8.1); P 12-14 (13.1); V 8-9 (8.2); $rb1$ 11-12 (11.2); $rb2$ 10-11 (10.8); sb 28-39 (34.3); ll 122-135 (127.5); vt 63-67 (65.0); pc 40-65 (51.4), длина наибольшей жаберной тычинки у рыб длиной 6-21 см 5.1-9.4 (7.7)% длины головы.

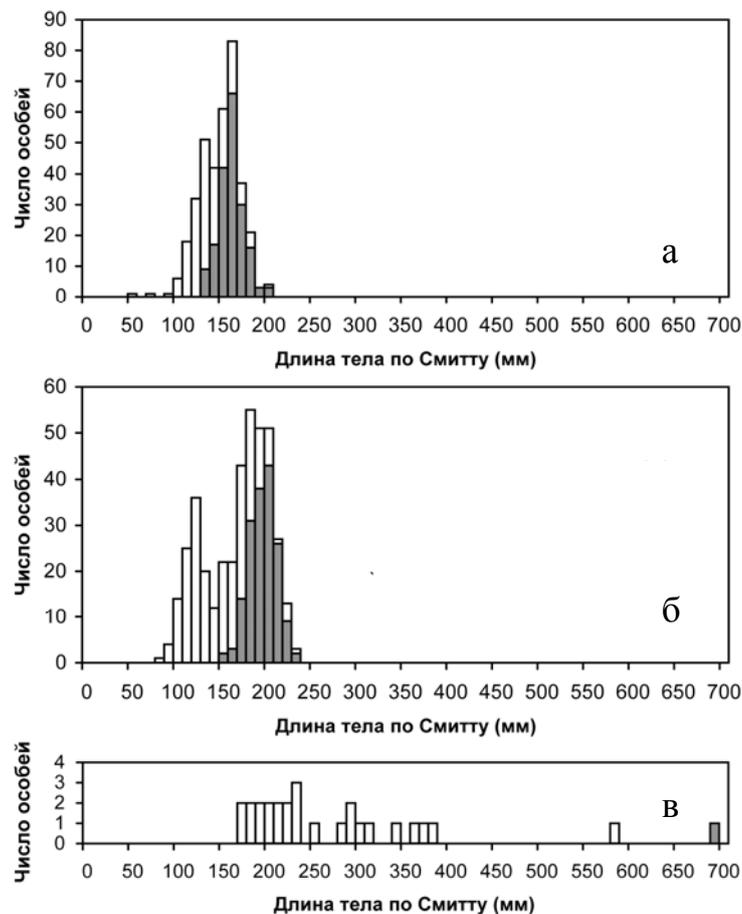


Рис. 56. Распределения трех форм арктического гольца из оз. Камканда по длине тела. а – карликовая форма, б – мелкая, в – крупная. Обозначения как на рис. 6.

Голова большая, закругленная, с большим конечным или полунижним ртом и довольно массивными челюстями, глаз большой с крупным зрачком, тело плотное, относительно высокое, с коротким хвостовым стеблем и длинными плавниками.

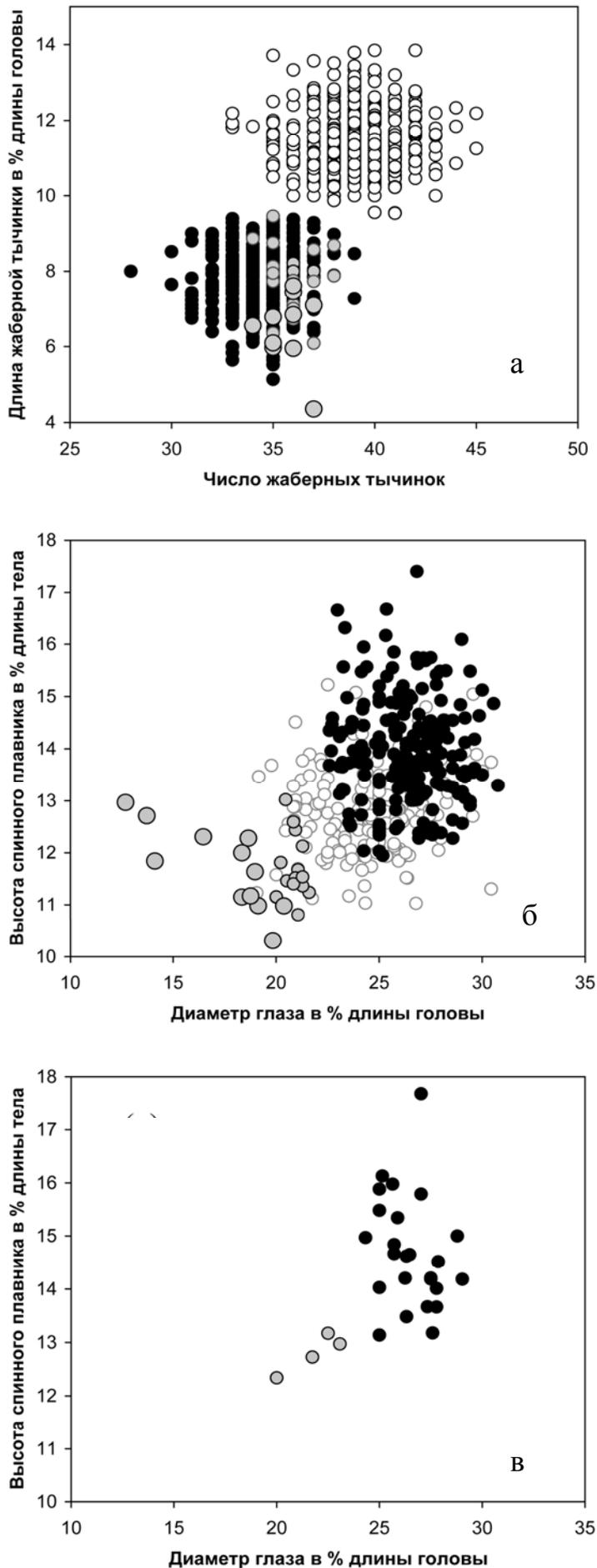


Рис. 57. Идентификация трех форм арктического гольца из оз. Камканда: двумерные распределения по морфологическим признакам, использованным для диагностики. Черные кружки – карликовая форма, белые – мелкая, серые – крупная (маленькие кружки – рыбы < 25 см, большие - >25 см). а – отделение мелкой формы от карликовой и крупной (выборки 2000-2013 гг.), б – разделение карликовой и крупной форм (выборки 2000-2004 гг.), в – то же (выборка 2013 г., мелкая форма не показана).

Окраска типичная для карликов, пестряточная, фон тела оливковый или сероватый, спина темная, брюшко серое, у зрелых самцов от розоватого до красно-оранжевого, на боках 10-13 мальковых пятен и мелкие светлые (белые, желтоватые, розовые) пятнышки, парные и анальный плавники у молоди желтовато-серые, с возрастом и созреванием становятся оранжево-красными или красными, у ряда особей с сероватой средней частью, наиболее интенсивно окрашены у зрелых самцов, брюшные и анальный, реже грудные, с белыми первыми лучами.

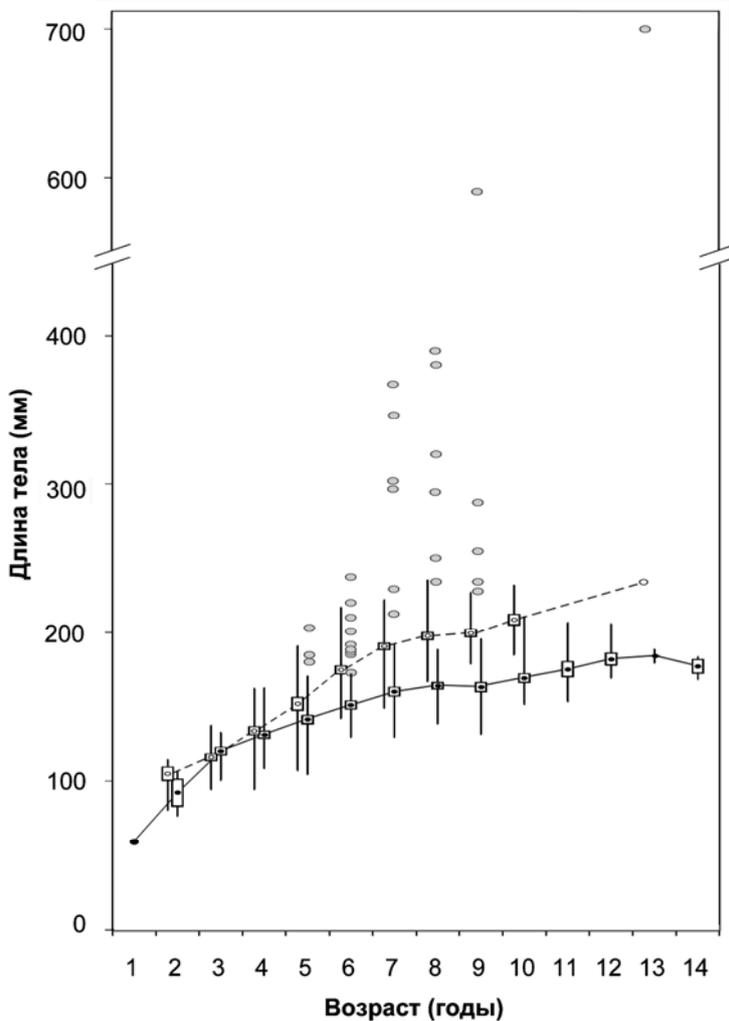


Рис. 58. Линейный рост арктических гольцов из оз. Камканда. Вертикальные линии — пределы варьирования, прямоугольники — удвоенная ошибка среднего, кружки — средние. Фигуры с черными кружками, соединенные сплошной линией, соответствуют карликовой форме, с белыми, соединенные пунктирной линией — мелкие. Серые овалы — особи крупной формы.

Спинной и хвостовой плавники серые, с розоватыми краями, у некоторых особей почти половина хвостового розовая или красноватая, последний луч спинного бывает оранжево-красным в верхней части. После смерти жаберные крышки приобретают фиолетовый оттенок. Мясо белое, плавательный пузырь бесцветный. Различия между полами по пропорциям тела небольшие: у самцов длиннее голова, плавники, Имеются значимые, но небольшие различия по *op*, *lmd*, *PD*, *P-V* (Табл. Б36). С увеличением

размеров у рыб удлиняются рыло, челюсти, плавники, становятся выше тело и голова, увеличиваются ширина лба, антевентральное, антеанальное, пектоventральное и вентроанальное расстояния, хвостовой стебель немного укорачивается, при этом начиная с 10 см относительная длина головы, диаметр глаза, заглазничное, постдорсальное расстояния практически не меняются (табл. Б37, Б38).

Возраст и рост. Возраст в уловах 2–14 (6.8 ± 0.14) лет, преобладают 8-летние особи, рыбы старше 12 лет встречаются единично. 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 значения 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. 58, табл. Б39). Самцы несколько отстают в росте от самок, особенно в первые годы жизни. Характерно наличие крайне тугорослых особей, например, экземпляров, достигших в возрасте 5 лет длины 105 мм или в возрасте 9 лет – 132 мм.

Размножение. Соотношение самцов и самок в уловах равное (187:186). Отдельные самцы впервые созревают в возрасте 4–5 лет при длине более 13 см, самки – в возрасте 6 лет при длине более 14.5 см, возраст 50%-ного созревания самцов и самок – 7 лет. В возрастных группах 8–14 лет большинство рыб зрелые, 15.6% имеют незрелые гонады, из них 79% – самки - в основном, это пропускающие нерест особи. Средний возраст всех зрелых рыб 8.50 ± 0.15 лет. Различия между зрелыми самцами и самками по длине, массе и возрасту отсутствуют. Абсолютная плодовитость самок длиной 149-196(169) мм и массой 33-80(45.8) г – 38-113(65) икринок, относительная – 0.94-2.02(1.43) икринок на грамм массы ($n=38$); диаметр икры у зрелых самок 4.8-5.6 (5.1) мм ($n=13$). Нерест происходит в сентябре.

Распределение в озере. Встречаются по всему озеру: многочисленны по всему береговому свалу, хотя несколько более тяготеют к его нижней части, встречаются на глубине (25 м) у дна в открытой части озера, а также на мелководье в восточной и (в том числе молодь) в западной части озера в районе устья впадающего ручья.

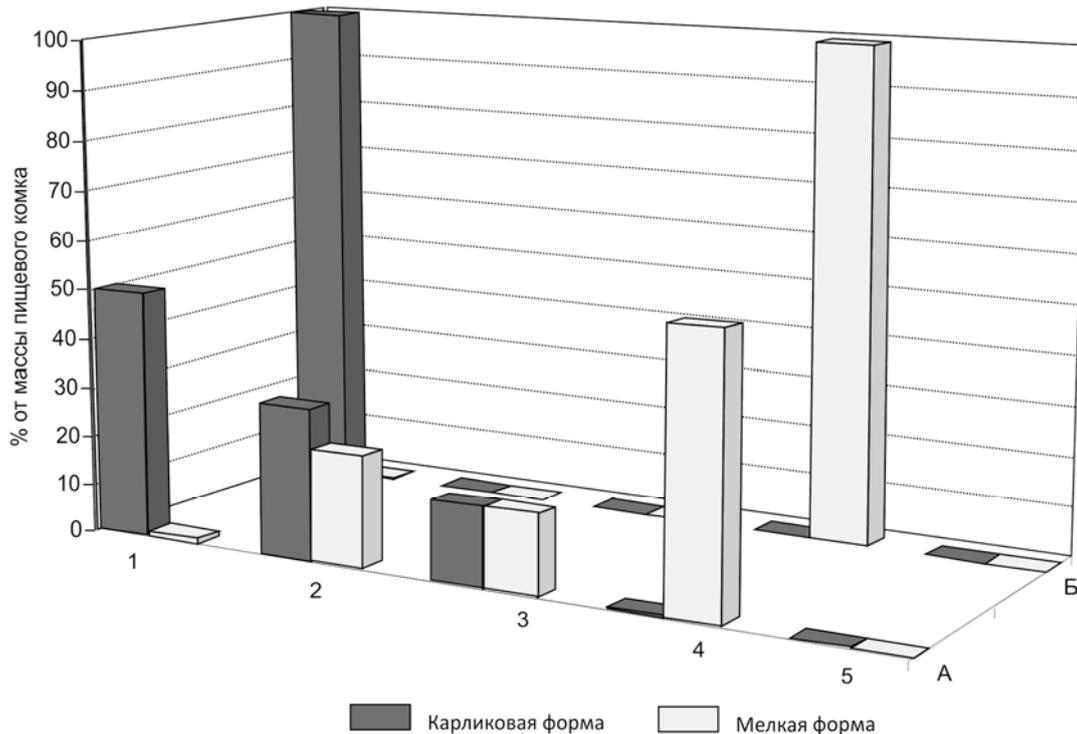


Рис. 59. Значение основных групп организмов (доля от массы совокупного пищевого комка) в питании карликовой и мелкой форм арктического гольца из оз. Камканда в период открытой воды (июль-август) (А) и в подлёдный период (апрель) (Б). 1 – бентос, 2 – постларвальные стадии амфибиотических насекомых, 3 – воздушноназемные членистоногие, 4 – планктон, 5 – прочие. Из Алексеев и др. (2014).

Питание. Бентофаги. В летнем питании значительную роль также играют куколки и имаго амфибиотических насекомых (преимущественно хирономид и ручейников), собираемые с поверхности или в толще воды, а также крылатые наземные насекомые (в основном, перепончатокрылые и жесткокрылые), в подледный период питаются исключительно бентосом – личинками хирономид и моллюсками сем. *Euglesidae*, (рис. 59; табл. Б5; Самусенок, 2000; *Alekseyev et al.*, 2002; Алексеев и др., 2014).

Мелкая форма (рис. А33б,е). Длина в выборке 8-24 см, масса 5-122 г. *D* 9-11 (9.5); *A* 7-9 (8.0); *P* 12-14 (12.8); *V* 8-9 (8.0); *rb1* 11-13 (11.9); *rb2* 10-12 (11.3); *sb* 33-45 (39.0); *ll* 126-137 (130.9); *vt* 63-67 (65.1); *pc* 43-69 (56.1), длина наибольшей жаберной тычинки у рыб длиной 8-24 см 9.5-13.8 (11.4)% длины головы. Голова небольшая, коническая или закругленно-коническая, с не столь большим, как у карликов, глазом и некрупным зрачком, с не массивными челюстями, тело прогонистое, с длинным хвостовым стеблем и короткими плавниками. Окраска серебристая, мальковые

полосы и пятнышки отсутствуют или слабо проступают. У зрелых особей брюшко розоватое, у некоторых – розово-красное. Плавники окрашены как у карликов, но обычно менее интенсивно, хотя белая окраска первых лучей брюшных, анального и часто грудных плавников бывает выражена сильнее. В брачном наряде окраска становится более темной и интенсивной. Мясо красное, плавательный пузырь фиолетовый. Различия между полами, как и у карликов, небольшие. У самцов также длиннее плавники; голова такой же длины, как у самок. Имеются небольшие значимые различия по Hc , ao , io , lrm , lmx , lmd , AD (табл. Б36, Б38). С увеличением размеров, как у карликов, удлиняются рыло, челюсти и верхняя становится более узкой, становятся больше ширина лба, антеанальное, пектоцентральное и вентроанальное расстояния, другие же пропорции тела меняются иначе: уменьшаются длина головы, диаметр глаза, увеличивается постдорсальное расстояние, хвостовой стебель не укорачивается, а несколько удлиняется, высота спинного плавника, наоборот, уменьшается, а размеры других плавников, так же как высота тела и головы, не меняются (табл. Б37, Б38).

Возраст и рост. Возраст в уловах 2–13 (6.3 ± 0.11) лет, но лишь у одной особи превышал 10 лет (средний возраст значимо меньше, чем у гольцов карликовой формы, $p < 0.01$); преобладают особи в возрасте 7 лет. 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. 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 – $p < 0.05$. (рис. 58, табл. Б40).

Размножение. Самцов в уловах в 1.5 раза больше, чем самок (252 : 177, $p < 0.001$). Некоторые самцы и самки впервые созревают в возрасте 5(единично)–6 лет при длине более 15 (самки) – 16 (самцы) см, обычно более 17 см; возраст 50%-ного созревания, как у карликов, – 7 лет. В возрастных группах 8–13 лет незрелые гонады имеют 26.4% особей, однако эта цифра представляется завышенной за счёт рыб, пойманных в июне 2000 г., у которых, видимо, ещё продолжался период посленерестового покоя гонад. У большинства особей репродуктивного возраста они были незрелыми и лишь у некоторых начинали созревать (стадия II–III). Среди рыб, пойманных в июле–августе, доля 8–13-летних особей, имеющих незрелые гонады, такая же, как у карликов – 15.1%, но самок среди них только 12.5%. Средний возраст

всех зрелых рыб 7.83 ± 0.09 лет. Зрелые самцы и самки значительно 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 длиной 168-218(192) мм и массой 52-96(70.8) г – 64-189(114) икринок ($n=107$), относительная – 0.94-2.34(1.56) икринки на грамм массы ($n=95$); диаметр зрелых ооцитов 4.3-5.6(5.0) мм ($n=64$). Нерест происходит во второй половине ноября – первой половине декабря в литоральной зоне на глубине 2-10 м при температуре воды 2.5-3° С, текущие самцы встречаются с сентября.

Распределение в озере. Как и карлики, встречаются по всему озеру: повсеместно на береговом свале, особенно в верхней его части, в открытой части на глубине 25 м, в западной части озера у устья ручья (в том числе молодь), на мелководье восточной части озера.

Питание. Планктофаги. Летом потребляют планктон, а также, как и карлики, наземных и амфибиотических насекомых, в подледный период питаются исключительно планктоном - каланоидными ракообразными, в основном, *Acanthodiptomus tibetanus*, циклопами *Cyclops scutifer wigrensis* и ветвистоусыми *Bosmina longispina*. (рис. 59; табл. Б5; Самусенок, 2000; Alekseyev *et al.*, 2002; Алексеев и др., 2014).

Крупная форма (рис. А33в,г,ж). Длина в выборке 17-70 см, масса 52-3870 г. *D* 9-11 (9.8); *A* 7-9 (8.1); *P* 12-14 (12.9); *V* 7-8 (7.9); *rb1* 11-13 (11.7); *rb2* 10-12 (10.8); *sb* 34-38 (36.0); *ll* 125-133 (128.7); *vt* 63-65 (64.3); *pc* 42-56(47.8), длина наибольшей жаберной тычинки у рыб длиной 17-24 см 6.6-9.5(8.0)% длины головы. Неполовозрелые особи длиной менее 25 см сходны по внешнему виду и окраске с гольцами мелкой формы; отличаются от них большей головой, отсутствием ярких цветов в окраске брюшка и плавников, белым мясом и бесцветным плавательным пузырем. По мере роста становятся более высокотелыми, уменьшаются относительные размеры плавников, головы (последняя приобретает все более коническую форму), увеличиваются размеры челюстей, парные и анальные плавники из желтовато-серых становятся розовыми или красноватыми, мясо становится красным. Окраска тела незрелых, в том числе очень крупных, особей, остается серебристой или серовато-серебристой, со слабыми светлыми пятнышками, без мальковых полос. У некоторых особей нижняя часть боков имеет розоватый оттенок.

Наиболее заметное различие между самцами и самками заключается в большем антевентральном расстоянии у первых (табл. Б36). Изменения пластических признаков с размерами по сравнению с двумя другими формами выражены сильнее, в связи с большим интервалом длин, на котором эти изменения происходят. С ростом становится относительно более короткой, высокой и широкой голова, удлиняются челюсти, верхняя становится более узкой, уменьшается относительный размер глаза, увеличиваются длина рыла и заглазничное расстояние; тело становится более высоким, увеличиваются антедорсальное, антевентральное, антеанальное, пектовентральное и вентроанальное расстояния, длина основания спинного плавника, уменьшается длина хвостового стебля; относительные размеры плавников, за исключением ID , практически не меняются (табл. Б37, Б38).

Возраст и рост. В выборке имелись особи в возрасте 5–13 (7.4 ± 0.32) лет, преобладали 6-летние. Малой продолжительностью жизни сходны с гольцами крупной формы из озер Кирылта-3, Кирылта-4, Бол. и Мал. Леприндо и отличаются вместе с ними от гольцов из ряда других озер Забайкалья, достигающими большего возраста и, как правило, представленных более старыми рыбами, чем симпатрические с ними формы. Темп роста разных особей очень сильно различается, отмечены быстро- и медленнорастущие особи. Так, рыбы в возрасте 9 лет имели длину от 23 до 59 см. Самый крупный экземпляр гольца, отмеченный в озерах Забайкалья в рамках настоящего исследования (длина 70 см, возраст 13 лет), пойман в оз. Камканда. Такая гетерогенность, видимо, связана с разным возрастом перехода к хищничеству и ускорения роста. Возможно, она свидетельствует о подразделенности крупной формы. Среди 18 особей, у которых были изучены срезы плавниковых лучей, у 11, судя по ширине годовых слоев на срезах, происходило ускорение роста в возрасте 5-7 лет, две из них были квалифицированы как трансформировавшиеся из карликов, одна – как сомнительный трансформер, остальные – как претерпевшие ускорение роста без трансформаций (Alekseyev *et al.*, 2010; раздел 5.1.2.1.). Однако учитывая генетические (раздел 5.3.3.) и морфологические различия карликовых и крупных гольцов, трансформации первых во вторых представляются маловероятными. Видимо, в двух отмеченных случаях замедление роста перед ускорением не было связано с размножением при малых размерах.

Размножение. Соотношение самцов и самок равное (13:12). Из всех рыб в выборке половозрелой была только самая крупная самка длиной 70 см и массой 3870 г в возрасте 13 лет.

Распределение в озере. Ловились на береговом свале северо-восточного и юго-восточного берега, на мелководье восточной части озера (мелкие особи); один экземпляр пойман в открытой части озера на глубине 25 м.

Питание. Хищники, уже начиная с длины 18-20 см питаются рыбой - мелкими экземплярами собственного вида, сибирским гольцом и обыкновенным гольяном (табл. Б5, Самусенок, 2000; Alekseyev *et al.*, 2002).

Различия форм. Все три формы из оз. Камканда хорошо отличаются друг от друга. Карликовые и мелкие гольцы значительно различаются внешне, а также по числу жаберных тычинок и, без перекрывания, по их относительной длине; имеются различия по числу жаберных лучей, чешуй в боковой линии, пилорических придатков (мелкие гольцы относятся к числу наиболее многопридатковых гольцов Забайкалья), небольшие, но значимые различия по числу лучей в спинном и грудном плавниках (табл. 13). Различия в пластических признаках отражают описанные выше габитуальные различия и соответствуют различиям между тугорослыми карликами и быстрорастущими мелкими гольцами в других озерах: уже при длине 10-15 см у карликов длиннее и выше (на уровне глаза) голова, выше верхняя челюсть, больше глаз, длиннее плавники, короче задняя часть туловища по сравнению с передней (меньше постдорсальное и вентроанальное расстояния, длина хвостового стебля, но больше антедорсальное и антевентральное расстояния). С ростом (длина >15 см) эти различия усиливаются и к ним прибавляются различия по ширине лба, заглазничному расстоянию (больше у мелких), высоте тела и хвостового стебля (больше у карликов). Значение коэффициента различия Майра между карликовыми и мелкими гольцами длиной более 15 см по постдорсальному расстоянию превышает условный подвидовой критерий (1.28), по длине головы приближается к нему и еще по 6 признакам превышает 0.9 (табл. Б38).

Крупные гольцы по числу жаберных тычинок промежуточны между карликами и мелкими, но ближе к первым, при этом пределы варьирования данного признака не выходят за пределы его варьирования этих двух форм. По длине жаберных тычинок при сходных размерах они идентичны карликам и отличаются без перекрывания от

гольцов мелкой формы; также оказываются ближе к карликам по числу пилорических придатков и чешуй в боковой линии. При этом число позвонков у них меньше по сравнению как с карликовыми, так и с мелкими гольцами. Усредненное по 10 признакам значение CD между крупными и мелкими гольцами (0.46) почти такое же, как между карликовыми и мелкими (0.47), а между карликовыми и крупными меньше (0.29) (Табл. 13). Наоборот, по пропорциям тела мелкие экземпляры крупных гольцов намного более отличаются от сходных по размерам карликовых, чем от мелких гольцов. Значения коэффициента различия Майра между карликовыми и крупными гольцами длиной 15-24 см по шести признакам (o , PD , pl , hD , hA , lP) лежат в пределах 1.23-2.28, а усредненное по 26 признакам CD равно 0.77, в то время как между крупными и мелкими лишь по одному признаку (o) CD незначительно превышает 1, а усредненное равно 0.37 (Табл. Б38). Основные отличия мелких экземпляров крупной формы от крупных экземпляров мелкой заключаются в меньшем размере глаза, более длинном рыле, большем заглазничном расстоянии, более прогонистом теле с более длинным хвостовым стеблем, более коротких плавниках и меньшем пектоventральном расстоянии. По всем этим признакам, связанным с темпом роста, кроме последнего, различия по направлению совпадают с различиями между карликовыми и мелкими гольцами.

Канонический дискриминантный анализ 26 преобразованных логарифмов промеров тела, пересчитанных по уравнению аллометрической зависимости для рыб средней длины, показывает, что три формы значимо различаются 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%). 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 – 59.1; между мелкой и крупной – 30.9, между карликовой и мелкой – 17.8 (Алексеев и др., 2014).

Таблица 13. Меристические признаки и относительная длина жаберных тычинок арктических гольцов из оз. Камканда, значения коэффициента различия Майра CD с оценкой значимости различий средних (t-тест) и показателя сходства rzh с оценкой значимости их отличий от 1 по критерию идентичности *I* (Животовский, 1979).

При- знаки	1. Карликовая форма, n=50 ¹⁾				2. Мелкая форма, n=50 ²⁾				3. Крупная форма, n=30 ³⁾				CD			rzh		
	lim	M	m	σ	lim	M	m	σ	lim	M	m	σ	1-2	1-3	2-3	1-2	1-3	2-3
<i>D</i>	9-11	9.9	0.08	0.58	9-11	9.5	0.08	0.54	9-11	9.8	0.11	0.63	<u>0.36</u>	0.08	0.26	<u>0.938</u>	0.992	0.972
<i>A</i>	7-9	8.1	0.08	0.53	7-9	8.0	0.08	0.57	7-9	8.1	0.10	0.53	<u>0.13</u>	0.05	0.09	0.991	1.000	0.986
<i>P</i>	12-14	13.1	0.04	0.31	12-14	12.8	0.07	0.48	12-14	12.9	0.08	0.45	<u>0.38</u>	0.18	0.22	<u>0.917</u>	<u>0.900</u>	0.945
<i>V</i>	8-9	8.2	0.06	0.40	8-9	8.0	0.03	0.20	7-8	7.9	0.06	0.31	0.27	0.42	0.27	0.966	<u>0.849</u>	0.930
<i>rb1</i>	10-12	11.2	0.09	0.64	11-13	11.9	0.08	0.58	11-13	11.7	0.12	0.65	<u>0.57</u>	0.39	0.16	<u>0.811</u>	<u>0.873</u>	0.981
<i>rb2</i>	10-11	10.8	0.06	0.43	10-12	11.3	0.09	0.65	10-12	10.8	0.08	0.46	<u>0.52</u>	0.10	0.42	<u>0.759</u>	0.982	0.866
<i>sb</i>	28-39	34.3	0.08	1.57	33-45	39.0	0.09	1.87	34-38	36.0	0.19	1.08	<u>1.37</u>	<u>0.64</u>	1.02	<u>0.362</u>	<u>0.746</u>	0.485
<i>ll</i>	122-135	127.5	0.41	2.92	126-137	130.9	0.38	2.68	125-133	128.7	0.37	2.04	<u>0.60</u>	0.20	<u>0.51</u>	<u>0.800</u>	0.883	0.869
<i>vt</i>	63-67	65.0	0.13	0.95	63-67	65.1	0.09	0.65	63-65	64.3	0.11	0.58	0.06	0.46	<u>0.65</u>	0.929	<u>0.823</u>	<u>0.741</u>
<i>pc</i>	40-65	51.4	0.64	5.32	43-69	56.1	0.61	5.60	42-56	47.8	1.00	3.46	<u>0.43</u>	0.41	<u>0.92</u>	0.897	0.802	<u>0.580</u>
	среднее												0.47	0.29	0.46	0.837	0.885	0.835
<i>lsb%с</i>	5.1-9.4	7.7	0.04	0.84	9.5-13.8	11.4	0.04	0.82	6.6-9.5	8.0	0.15	0.66	<u>2.24</u>	0.19	<u>2.18</u>			

¹⁾ для *sb*, *lsb%с* n=364, для *pc* n=68; ²⁾ для *sb*, *lsb%с* n=458, для *pc* n=84; ³⁾ для *sb*, *lsb%с* n=31, для *pc* n=12. (определялось у особей <24 см). При вычислении rzh значения *ll* сгруппированы в классы по 2, *pc* – по 3. Обозначения как в табл. 2.

Морфологические взаимоотношения форм, в частности, значительные различия карликовой и мелкой по меристическим и пластическим признакам, большее сходство крупной формы по первым с карликовой и по вторым с мелкой иллюстрируют результаты многомерного анализа методом главных компонент (см. разделы 5.1.1., 5.1.3.).

Все формы различаются по темпу роста. При этом различия по размерам между карликовыми и мелкими гольцами выявляются начиная с 5 лет и в дальнейшем не достигают столь большой величины, как в других озерах, за счет низкого темпа роста мелкой формы. Темп роста крупных гольцов выше, чем у двух других форм, по крайней мере, начиная с 4 лет (видимо, и с более раннего возраста), но его гетерогенность и различия в размерах между особями одного возраста столь велики, что нуждаются в дополнительном изучении, как и однородность крупной формы в целом. Между карликовыми и мелкими гольцами имеются различия в возрастной и половой структуре, во времени и периодичности нереста.

Между формами имеет место четкая сегрегация по питанию. В период открытой воды в питании карликовой и мелкой формы значительную роль играют насекомые, однако даже в это время перекрывание их пищевых ниш невелико (значение индекса Хорна 0.28). В подледный период насекомые исчезают из рациона карликовых и мелких гольцов, и их пищевая специализация проявляется особенно отчётливо: соответственно бентос и планктон составляют более 99% массы их совокупного пищевого комка, значение индекса Хорна снижается до 0.08. Крупные гольцы питаются рыбой.

Общие замечания. Одно из озер Забайкалья с очень высоким уровнем дивергенции симпатрических форм гольца. Характерными особенностями дивергенции является формирование морфо-экологических различий между всеми тремя обитающими в озере формами и значительное перекрывание по размерам зрелых особей двух из них – карликовой и мелкой. Генетические различия форм подтверждаются данными анализа микросателлитных локусов (раздел 5.3.3.).

Озеро Лёша. Небольшое озеро, расположенное на высоте около 1300 м над уровнем моря в долине р. Олонгдо (57°09' С.Ш., 119°38' В.Д.). Самое маленькое из забайкальских озер, в которых найден арктический голец (длина 250 м, ширина 150 м,

максимальная глубина 11 м). Соединяется короткой узкой протокой с р. Олонгдо, которая впадает в р. Хани, приток Олекмы. Помимо арктического гольца, в озере отмечены байкалоленский хариус *Thymallus arcticus baicalolenensis* и сибирский голец *Barbatula toni*. Северная часть озера более мелководная, в ней в основном держится хариус. Озеро расположено рядом с недавно положенной автомобильной дорогой, идущей от трассы БАМ к прииску Таборное, хотя и скрыто от нее. Таким образом, оно стало легко доступно для рыбаков, знающих об его существовании. Полученные результаты анализа гольца опубликованы в работах: Алексеев и др., 2000а; Алексеев, 2001; Alekseyev *et al.*, 2002, 2009а.

Состав выборки. Озеро населено тугорослыми гольцами, габитуально сходными с карликами-бентофагами, но несколько более крупными (модальная длина 21-22 см), что по принятым в работе критериям соответствует мелкой форме. В то же время, подавляющее большинство особей в выборке имеет длину менее 24 см, которая в настоящей работе рассматривается как верхний предел размеров карликовой формы. Таким образом, эти гольцы находятся вблизи границы между карликовой и мелкой формами и были условно отнесены к последней. Помимо этого, в выборке имеются 2 более крупных гольца длиной 27-29 см, которые рассматриваются вместе с мелкой формой, а также экземпляр длиной 36 см, который может быть отнесен к крупной форме.

Мелкая форма (рис. А34). Длина в выборке 11-29 см, масса 13-200 г. *D* 8-10 (8.7); *A* 7-8 (7.7); *P* 13-14 (13.3); *V* 8-9 (8.8); *rb1* 10-12 (11.0); *rb2* 10-11 (10.5); *sb* 30-34 (31.6); *ll* 119-134 (128.0); *vt* 62-66 (64.7); *pc* 35-55 (48.6), длина наибольшей жаберной тычинки у рыб длиной 18-24 см 5.8-9.2 (7.6)% длины головы.

Тело плотное, брусковатое, голова большая, закругленная, рот большой, верхняя челюсть достигает вертикали заднего края глаза или заходит за нее. Челюсти равной длины, крюк и выемка на челюстях отсутствуют. Плавники средней длины, хвостовой выемчатый. Спина темная, верхняя часть боков оливковая, нижняя часть и брюшко желтоватые. На боках 9-12 крупных контрастных оливковых мальковых пятен, часто с выраженным верхним контуром (т.е. не сливающихся с темной окраской спины); в этом случае между верхними краями имеются более мелкие темные пятна, образующие верхний ряд, отдельные подобные пятна, иногда сливающиеся в неправильной формы продольную полосу, есть и ниже основного

ряда, на нижней части боков. Имеются мелкие желтоватые пятна меньше диаметра зрачка, у ряда особей довольно многочисленные. Молодые незрелые рыбы более светлые, с желтовато-серебристыми боками и менее контрастными мальковыми пятнами. Спинной и хвостовой плавники серые, остальные красноватые (у незрелых рыб желтоватые) с белыми первыми лучами. Наиболее крупные гольцы (25-29 см) в целом сходны по форме тела с остальными, но тело несколько более прогонистое. Бока серые, мальковые пятна слабо просматриваются только на хвостовом стебле, брюшко розоватое, на боках многочисленные мелкие светлые пятна.

Возраст и рост. Возраст в уловах 3-13 лет, преобладают особи в возрасте 8-11 лет. Темп роста самцов и самок существенно не различается. Темп роста замедляется начиная с 7 лет (табл. Б42, рис. 60). Выделяются два быстрорастущих незрелых гольца длиной 27-29 см в возрасте 9 и 12 лет. Возможно, это трансформирующиеся в крупную форму особи.

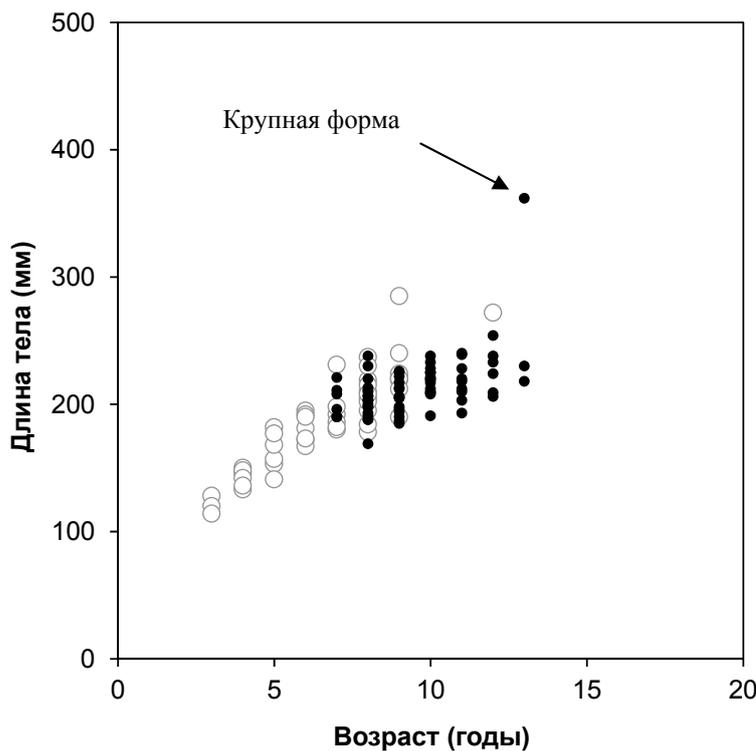


Рис. 60. Соотношение возраст-длина у арктических гольцов из оз. Лёша. Обозначения как на рис. 7.

Размножение. Самцы и самки впервые созревают в возрасте 7 лет. Нерест ежегодный: начиная с 10 лет практически все особи зрелы. Абсолютная плодовитость самок длиной 204-238 (223) мм и массой 85-147 (103) г - 131-221 (185) икринок, относительная - 1.3-2.1 (1.8) икринок на грамм массы (n=14). Диаметр зрелых ооцитов 4.3-4.7(4.5) мм (n=3). Соотношение самцов и самок в уловах равное (57:63).

Распределение в озере. Держатся в более глубокой южной части озера, преимущественно на глубине 5 м и более; на мелководье в северной части, где концентрируется хариус, отсутствуют. В свою очередь, хариус не ловится на глубине. Таким образом, несмотря на малый размер озера, в нем существует четкая пространственная сегрегация между этими видами.

Питание. Бентофаги. В июне 1999 г. и в июле 1997 г. бентос (преимущественно личинки хирономид и моллюски) был основным компонентом питания, также в желудках были обычны субимаго ручейников, куколки хирономид, планктон, изредка встречалась рыба (в июне 1999 г. у двух экз., в июле 1997 г. – у одного экз. (голец длиной 75 мм, что составило 24.5% массы пищевого комка)). В августе 1999 г. доля бентоса в питании снизилась, а доля планктона возросла (Табл. Б5, Самусенок, 2000; Alekseyev *et al.*, 2002).

Крупная форма. (рис. А34). Единственный голец в выборках, который может быть с достаточными основаниями отнесен к этой форме - зрелый самец длиной 362 мм в возрасте 13 лет, пойманный в августе 2005 г. Этот экземпляр имел брусковатое тело с большой головой, большим ртом, оливковую спину и бока, розоватое брюшко, светлые пятна на теле, проступающие мальковые полосы, молочно-белые первые лучи парных и анального плавников. Гонады в находились на IV стадии зрелости.

Общие замечания. Гольцы из оз. Лёша отличаются простой структурой популяции, подобной таковой гольцов из оз. Джело. Здесь фактически обитает одна форма, отдельные особи могут достигать крупных размеров, но, видимо, не образуют самовоспроизводящейся группировки. Не ясно, однако, не является ли малочисленность крупных гольцов результатом антропогенного влияния, как в оз. Гольцовом. Учитывая малые размеры озера и, соответственно, малую абсолютную численность популяции гольца, крупная форма легко могла быть уничтожена браконьерским ловом. Среди гольцов Забайкалья гольцы из оз. Лёша выделяются как одна из группировок с наиболее выраженными морфологическими чертами бентофагов (плотное тело, крупная голова, большой рот, «бентическая» ювенильная окраска.)

Озеро Северничатское. Небольшое безымянное озеро (57°48,5'с.ш., 117°38.5'в.д.), расположенное в 2 км от северо-западного берега одного из наиболее

крупных озер Забайкалья – оз. Ничатка - и соединенное с ним ручьем. Озеро имеет размеры 0.7*0.6 км и максимальную глубину 25 м, находится на высоте 686 м над ур. моря в небольшом межгорном расширении между Ничаткой и расположенным дальше к северо-западу оз. Деканда. Берега низкие, слегка заболоченные. Помимо гольца, в озере обитают многочисленный озерный голяк *Phoxinus phoxinus*, сибирская щиповка *Cobitis melanoleuca* и сибирский голец *Barbatula toni*.

Состав выборки. В озере обнаружены карликовая и крупная формы арктического гольца (рис. 61), разделенные в выборке на основании соотношения возраст-длина как показано на рис. 62 (три экземпляра классифицированы как промежуточные).

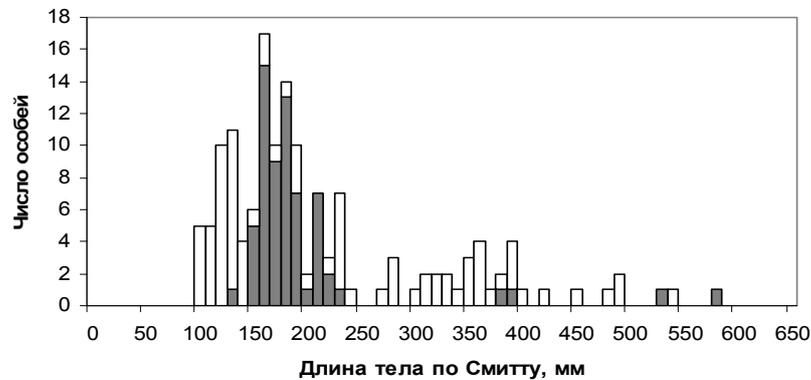


Рис. 61. Распределение гольцов из оз. Северничатское по длине тела. Обозначения как на рис. 6.

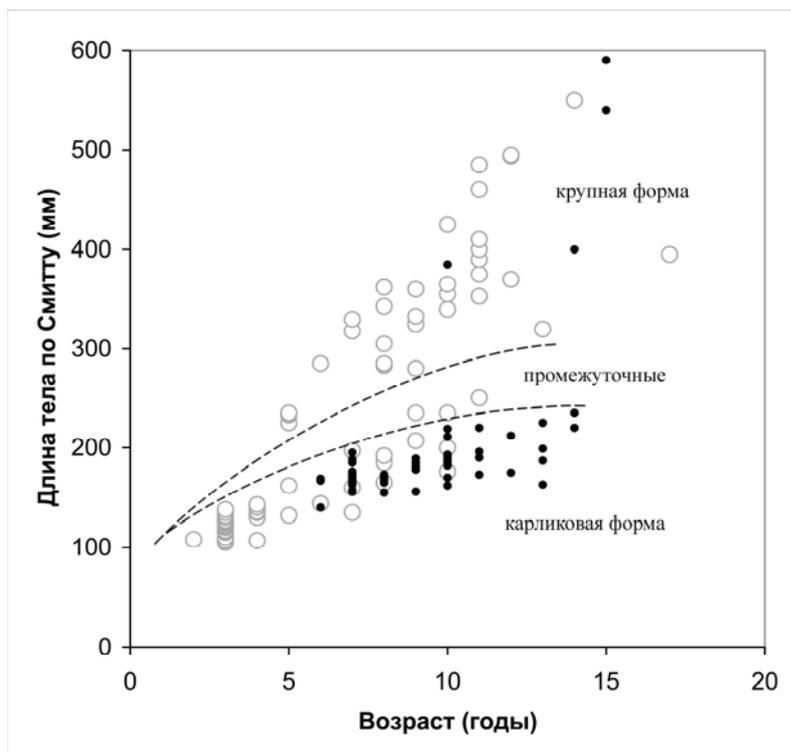


Рис. 62. Соотношение возраст-длина у арктических гольцов из оз. Северничатское. Обозначения как на рис. 7.

Карликовая форма (рис. А35) Длина в выборке 10-24 (17) см, масса 10-119 (46) г. *D* 8-10 (9.4); *A* 8; *P* 12-14 (12.9); *V* 7-8 (7.9); *rb1* 10-12 (11.1); *rb2* 10-12 (10.9); *sb* 31-40 (34.9); *ll* 120-131 (125.4); *vt* 62-66 (63.6); *pc* 33-54 (43.2), длина наибольшей жаберной тычинки у рыб длиной 10-15 см 7.8-10.7 (9.4)%, 15-20 см - 6.3-10.3 (8.9)% длины головы. Тело плотное, относительно короткое и высокое, голова большая, закругленная, с массивными челюстями, у наиболее крупных особей верхняя достигает заднего края глаза или заходит за него. Плавники средней длины, хвостовой выемчатый. Окраска темная – спина, верхняя часть боков, большая часть головы черные или темно-серые, бока, брюшко красновато-серые, низ головы, горло светло-серые или грязно-белые. На боках мелкие светлые пятнышки и 11-12 темных мальковых полос или пятен. Плавники серые; концы лучей анального, реже спинного красноватые. Первые лучи брюшных и анального плавников белые, грудных – серовато-белые.

Возраст и рост. Возраст в выборке 2-14 лет, преобладают особи в возрасте 3 и 7 лет. Рост медленный, начиная с 9 лет замедляется еще более (табл. Б43, рис. 62). Самки в начале жизни отстают в росте от самцов, после 10 лет догоняют их (в возрасте 3 года длина самок 105-130(116.5), n = 8; самцов 115-135(125.4), n= 12; в 7 лет – 135-165(156.2), n= 6 и 163-197(178.2), n=11; в 10-14 лет – 162-220 (193.8), n=10 и 163-225(191.4), n=12, соответственно).

Размножение. Соотношение полов равное. Самцы и самки впервые созревают в возрасте 6 лет. Начиная с этого возраста большинство, а с 11 лет – все рыбы в выборке имели созревающие или зрелые гонады (стадии II-III, III, III-IV, IV), что свидетельствует о ежегодном нересте. Пропуск нереста у нескольких особей с незрелыми (II стадия) гонадами в возрасте 7-10 лет, возможно, связан с началом трансформации в крупную форму. Индивидуальная абсолютная плодовитость двух самок длиной 22-23 см и массой 93-97 г – 116-155 икринок, относительная – 1.20-1.55 (1.43) икринок на грамм массы, диаметр зрелых ооцитов у одной самки в среднем 4.3 мм.

Распределение в озере. В период наблюдений (1-3 августа 2000 г.) держались исключительно в профундальной зоне в связи с тем, что вода у поверхности прогревалась до 19.6⁰ С, в то время как на максимальной глубине ее температура была 6.6⁰ С.

Питание. Основу питания составляют планктон (51,5% от массы пищевого комка) и бентос (17,8%); у одного экземпляра в желудке найдена рыба (30,7%) (табл. Б5; Самусенок, 2000; Alekseyev *et al.*, 2002).

Крупная форма (рис. А35). Длина в выборке 23-59 (357) см, масса 108-2220 (527) г. *D* 9-10 (9.3); *A* 7-9 (8.0); *P* 12-14 (12.9); *V* 8; *rb1* 11-12 (11.3); *rb2* 10-12 (10.9); *sb* 31-38 (34.6); *ll* 123-132 (127.6); *vt* 62-65 (63.8); *pc* 40-53 (46.2), длина наибольшей жаберной тычинки у рыб длиной 23-32 см 7.4-8.9 (8.1)% длины головы. Тело прогонистое, по мере роста высота его увеличивается, так что среди наиболее крупных особей встречаются довольно высокотелые рыбы. Голова закругленно-коническая или коническая, челюсти большие, верхняя заходит за вертикаль заднего края глаза; у наиболее крупных особей челюсти удлиненные, нижняя несколько длиннее верхней, имеются крюк и выемка. Плавники у молоди средних размеров, хвостовой выемчатый; у более крупных особей большие (у самцов), хвостовой усеченный. Окраска, как у карликов, темная, с переходом от темно-серой, у некоторых особей почти черной, спины к розово-серому или красно-серому брюшку, низ головы от темно- до светло-серого; на боках светлые, розовые или красноватые пятна, у некоторых особей довольно многочисленные, отдельные размером со зрачок или чуть больше, большинство – меньше диаметра значка. Спинной и хвостовой плавники серые, остальные серо-розовые с белыми передними лучами, особенно яркими у наиболее крупных половозрелых самцов, у некоторых особей нижние лучи хвостового плавника серовато-белые.

Возраст и рост. Возраст в выборке 5-18 лет, преобладают особи в возрасте 11 лет (табл. Б43, рис. 62). Судя по срезам плавниковых лучей, около 40% крупных гольцов – трансформированные карлики, у которых произошло вторичное ускорение роста после 1-6 лет нереста при малых размерах (см. раздел 5.1.2.1.).

Размножение. Самцы незначительно преобладают по численности над самками. Нерест не ежегодный. В выборке имелось только 4 особи с созревающими (III, III-IV стадии зрелости) гонадами, которые готовились к нересту в 2000 г. – три самки длиной 38-54 см в возрасте 10-18 лет и самец длиной 59 см в возрасте 15 лет. У остальных рыб гонады были на II стадии. Индивидуальная относительная плодовитость двух самок длиной 38-40 см и массой 570-690 г – 775-850 икринок, относительная – 1.23-1.36 (1.29) икринок на грамм массы.

Распределение в озере. Держались, как и карлики, исключительно на глубине.

Питание. Хищники. Доля рыбы (преимущественно озерный голянь, но также арктический голец, сибирский голец и сибирская щиповка) в питании – 99% по массе (табл. Б5; Самусенок, 2000; Alekseyev *et al.*, 2002).

Промежуточные особи. Три экземпляра длиной 23.5-25 см в возрасте 9-11 лет с незрелыми гонадами – очевидно, не успевшие вырасти до размеров крупной формы трансформирующиеся карлики, недавно прекратившие размножаться и вступившие в фазу ускоренного роста. Из них срезы плавникового луча изучены у одной рыбы в возрасте 9 лет. У нее, судя по ширине годовых зон на срезах, ускорение роста произошло на последнем году жизни после 3 лет нереста при размерах карликов.

Различия форм. Две формы практически не различаются по меристическим признакам (табл. 14) – лишь по числу чешуй в боковой линии и пилорических придатков имеются значимые, но небольшие, различия.

Таблица 14. Меристические признаки и относительная длина жаберных тычинок арктических голецов из оз. Североничатское

Признаки	Карликовая форма (n=25)			Крупная форма (n=25*)			CD	rzh
	lim	M±m	σ	lim	M±m	σ		
<i>D</i>	8-10	9.4±0.12	0.58	9-10	9.3±0.09	0.46	0.15	0.954
<i>A</i>	8-8	8.0±0.00	0.00	7-9	8.0±0.07	0.35	0.11	0.938
<i>P</i>	12-14	12.9±0.08	0.40	12-14	12.9±0.09	0.44	0.05	0.998
<i>V</i>	7-8	7.9±0.06	0.28	8-8	8.0±0.00	0.00	0.29	0.959
<i>rb1</i>	10-12	11.1±0.13	0.67	11-12	11.3±0.10	0.48	0.18	0.916
<i>rb2</i>	10-12	10.9±0.12	0.60	10-12	10.9±0.08	0.40	0.04	0.972
<i>sb</i>	31-40	34.9±0.40	2.02	31-38	34.6±0.46	1.78	0.09	0.965
<i>ll</i>	120-131	125.4±0.57	2.84	123-132	127.6±0.50	2.48	0.42	0.867
<i>vt</i>	62-66	63.6±0.18	0.92	62-65	63.8±0.15	0.76	0.14	0.923
<i>pc</i>	33-54	43.2±0.91	4.55	40-53	46.2±0.77	3.87	0.36	0.849
		среднее					0.18	0.934
<i>lsb%с</i>	6.3-10.3	8.9±0.19	0.95	7.4-8.9	8.1±0.11	0.36	0.61	

* для *lsb%с* n=11.

Примечание. При вычислении rzh значения *ll* сгруппированы в классы по 2, *pc* – по 3.

У крупных голецов *lsb%с* определяли у особей <32 см. Обозначения как в табл. 2.

Общие замечания. Небольшое, относительно низко расположенное, мало затронутое антропогенным влиянием озеро с многочисленными карликовой и крупной формами арктического гольца. Высокая частота трансформаций из карликовой формы в крупную и их сходство по меристическим признакам свидетельствуют о том, что эти формы в значительной степени являются эпигенетическими, их можно рассматривать как пример начальной стадии дивергенции симпатрических форм гольцов в озерах Сибири. Арктические гольцы могли попасть в оз. Северничатское только из оз. Ничатка, в котором в настоящее время отсутствуют. Видимо, этот вид обитал в оз. Ничатка в период более холодного климата, но исчез в нем в результате изменения условий обитания и конкуренции со стороны более теплолюбивых представителей ихтиофауны.

Озеро Даватчан (56°27' С.Ш., 117°33' В.Д., размер 4.4*1.4 км, максимальная глубина 46 м) вместе с озерами Бол. и Мал, Леприндо, Гольцовое, Леприндокан относится к так называемым озерам Куандо-Чарского водораздела, расположенным в юго-западной оконечности Чарской тектонической впадины. Находится на высоте 1101 м над уровнем моря в сквозной Куандо-Лурбунской долине у подножия окаймляющих ее с севера гольцов, являющихся отрогами Южно-Муйского хребта; с юга ограждено грядой моренных холмов, за которыми находится хребет Удокан. Соответственно простиранию долины вытянуто с востока на запад, в северной части имеется узкий залив Исток длиной около 400 м, из которого вытекает р. Угаргасса (Учаргоса), впадающая в р. Лурбун недалеко от его впадения в р. Чару, приток Олекмы. Северный берег образован крутыми каменистыми склонами гольцов, спускающихся к самой воде, по южному вдоль подножия моренных холмов местами тянутся узкие песчаные полосы, усеянные булыжником, с болотистых склонов стекают ключи; береговой свал начинается близко от берега и покрыт крупными камнями. Восточный и западный берега песчаные, как и прилегающие участки пологого дна; с них в озеро впадают два довольно больших ключа – соответственно, Бирокан и Безымянный (Томилов, 1954). В этом озере обитают наиболее дивергировавшие и наиболее изученные (Савваитова и др., 1981б; Павлов и др., 1990, 1993; Алексеев, Пичугин, 1998; Алексеев и др., 2000 а,б; Пичугин, 2001, 2009; Осинев, 2002; Павлов, Осинев, 2008; Alekseyev *et al.*, 2009а,б; Гордеева и др., 2010,

Gordeeva, 2015) симпатрические группировки арктического гольца Забайкалья. Другие виды представлены байкало-ленским хариусом *Thymallus arcticus baicalolenensis*, обыкновенным гольяном *Phoxinus phoxinus*, гольяном Лаговского *Ph. lagowskii*, налимом *Lota lota* и пестроногим подкаменщиком *Cottus poecilopus*.

Арктический голец был обнаружен в озере в 1932 г. экспедицией Сибирского отделения ВНИОРХа (Красноярск) под руководством Г.П. Петрова (Кожов, 1950), в 1948 г. отмечался экспедицией Биолого-Географического НИИ при ИГУ (Томилов, 1954), изучался экспедициями МГУ в 1978 г., 1990 г. (совместно с Центральным Производственно-Акклиматизационным Управлением Минрыбхоза СССР), 2006 г.; ИГУ (1997, 1999 гг.) и нами совместно с сотрудниками МГУ и ИГУ в 1996, 2001, 2005, 2011 гг. Полученные в ходе совместных экспедиций материалы опубликованы (Алексеев, Пичугин, 1998; Alekseyev *et al.*, 1999, 2002, 2009a; Алексеев и др., 2000a,б; Гордеева и др., 2010; Gordeeva *et al.*, 2015). При написании данного раздела помимо собственных, использованы данные по выборке 1978 г, любезно предоставленные К.А.Савваитовой.

Состав выборок. В 1978 г. в озере обнаружены две симпатрические формы – крупная, хищник длиной по Смитту до 54 см, и мелкая длиной до 32 см (Савваитова и др., 1981б) (рис. 63а). В период строительства БАМ численность крупной формы резко снизилась из-за браконьерского лова, и в 1990 г она не встречалась ни в уловах экспедиции МГУ-ЦПАУ, ни в уловах местных рыбаков, в которых было просмотрено около 200 экз., и все они относились к мелкой форме (Алексеев и др., 2000а). Однако и в дальнейшем она вновь стала попадаться в небольших количествах (Алексеев, Пичугин, 1998; Алексеев и др., 2000а). В 1996 г. в озере была найдена третья, глубоководная карликовая форма, резко отличающаяся от крупной и мелкой по внешнему виду, морфологии и экологии (Алексеев, Пичугин, 1998). Видимо, при предыдущих обследованиях оз. Даватчан эта форма не была найдена из-за того, что не применялись мелкоячейные сети и не проводился лов в открытой части озера на глубине. С этого времени в наших выборках и в сборах коллег из ИГУ и МГУ присутствуют все три формы, но крупная – единично (рис. 63б), а при последнем обследовании озера в 2011 г. не было поймано ни одного крупного экземпляра. Гольцы карликовой формы при всех изученных размерах легко отличаются от двух других форм, в том числе от их молоди, по экстерьеру и меристическим признакам, в

частности, с большим разрывом - по числу жаберных тычинок и чешуй в боковой линии (рис. 64). Крупная и мелкая формы морфологически близки, и были условно разделены на основании соотношения возраст-длина и распределения по длине тела, примерно по длине по Смитту 32 см (максимальный размер половозрелых гольцов мелкой формы в этом озере) (рис. 65). При этом среди молодежи длиной <32 см, представленной преимущественно мелкой формой, могут присутствовать не идентифицируемые особи крупной, но в небольшой пропорции. Помимо этого, в 1997 г. было пойман голец, сходный по внешнему виду и морфологии с карликовой, а по размерам – с мелкой формой (Алексеев и др., 2000а).

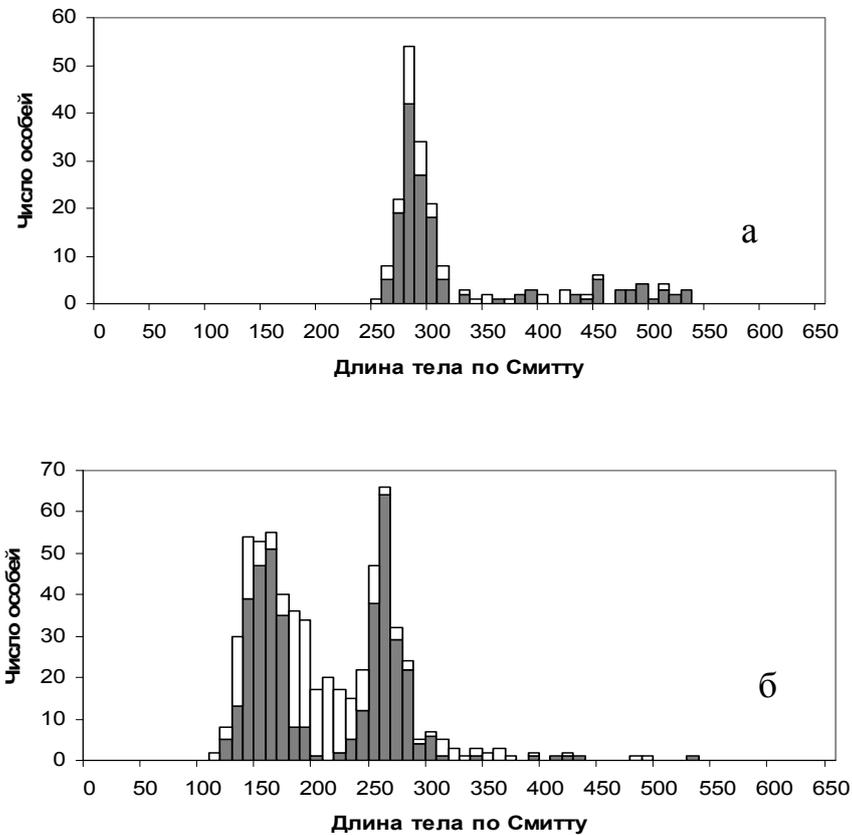


Рис. 63. Распределение гольцов из оз. Даватчан по длине тела выборках 1978 г. (а) и 1996-2005 гг. (б). Обозначения как на рис. 6.

Карликовая форма (рис. А36, А37). Длина в выборке 11-21 см, масса 12-71 г. *D* 7-10 (9.2); *A* 8-10 (9.0); *P* 11-14 (12.5); *V* 7-9 (8.1); *rb1* 10-13 (11.6); *rb2* 10-12 (10.8); *sb* 25-32 (28.0); *ll* 114-125 (120.2); *vt* 60-64 (62.4); *pc* 30-46 (37.2), длина наибольшей жаберной тычинки 5.3-12.5 (8.9)% длины головы.

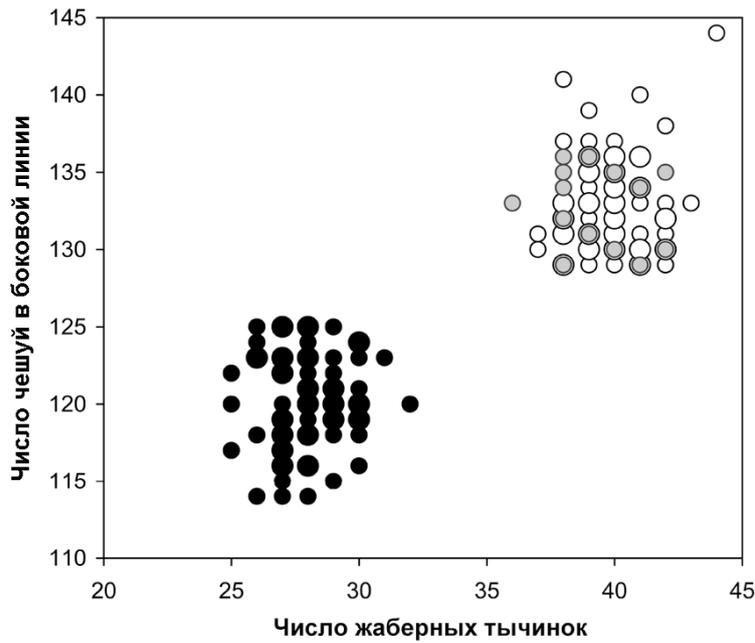


Рис. 64. Распределение арктических гольцов из оз. Даватчан по числу жаберных тычинок и чешуй в боковой линии. Черные кружки – карликовая форма, белые – мелкая, серые – крупная (большие кружки соответствуют нескольким рыбам).

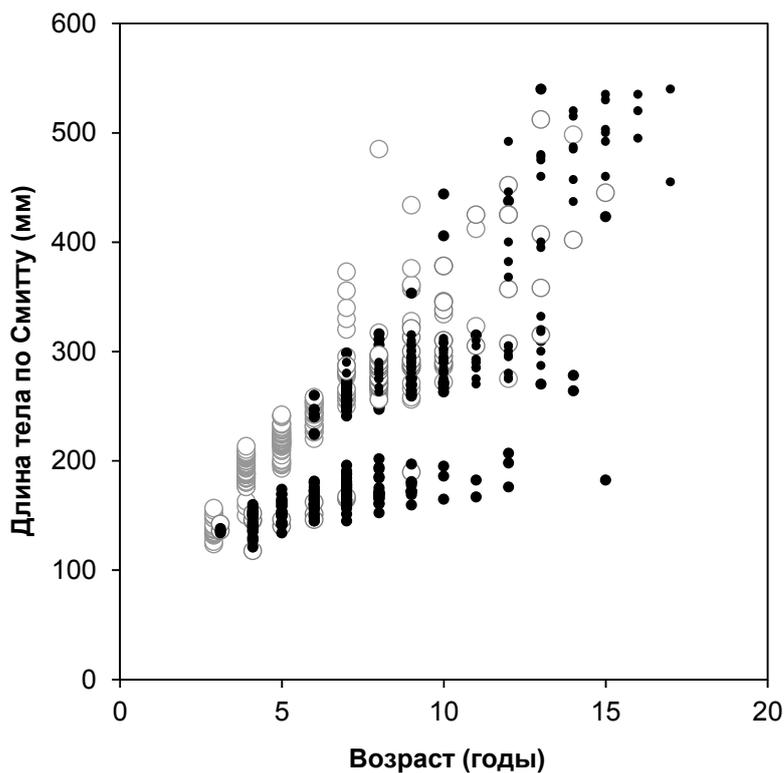


Рис. 65. Соотношение возраст-длина у арктических гольцов из оз. Даватчан. Обозначения как на рис.7.

Тело относительно прогонистое, невысокое, но с коротким хвостовым стеблем, голова сравнительно небольшая (по сравнению с карликовыми гольцами из некоторых других озер), хотя и больше, чем у сходной по размерам молодежи симпатрической мелкой формы, закругленная, рот маленький, с не массивными

челюстями, челюсти равной длины, верхняя прямая, не достигает вертикали заднего края глаза, крюк и выемка на челюстях отсутствуют. Плавники средней длины, хвостовой выемчатый. Различия в пропорциях тела между самцами и самками небольшие, у самок несколько больше глаз, короче верхняя челюсть, больше постдорсальное расстояние и длина хвостового стебля, короче плавники. С увеличением размеров пропорции меняются мало – в частности, несколько удлиняются челюсти, становится длиннее и ниже хвостовой стебель (табл. Б44, Б45, Б46). Окраска светлая, без ярких цветов даже в брачный период. Спина темно-серая, бока и брюшко серебристые, плавники сероватые или (парные, анальный) бесцветные. На теле большинства особей отсутствуют мелкие светлые пятна и мальковые полосы, имеющиеся у молоди мелкой формы. Бледные желтоватые пятна на теле, а также белые первые лучи брюшных и анального плавников видны у некоторых зрелых самцов. Мальковые полосы обычно отсутствуют, слабо проступают лишь у отдельных особей - свежих или в формалине. По данным Д.А. Павлова и А.Г. Осина (2008) и М.Ю. Пичугина (2009), выраженные мальковые полосы и пятна, характерные для молоди большинства гольцов, отсутствуют и у личинок и мальков карликов из оз. Даватчан, выращенных из искусственно оплодотворенной икры. Павлов и Осин (2008) указывают на слабое и непродолжительное (около 2 мес.) развитие пятен у мальков; у личинки длиной 24 мм, приведенной в работе Пичугина (2009) на рис. 4а, имеются небольшие агрегации меланофоров на боках в тех местах, где должны быть мальковые пятна, но затем они исчезают, и уже при длине 4-6 см мальки серебристые, без пятен.

Возраст и рост. Возраст в уловах 3-10 (самцы) и 3-15 (самки) лет; преобладают 4-7-летние (самцы) и 5-8-летние (самки) особи. Темп роста низкий, существенно не различается у самцов и самок, по крайней мере, до 7 лет; самцов старше этого возраста в выборке слишком мало для такого сравнения, хотя имевшиеся были в среднем немного крупнее самок того же возраста. Темп роста самок замедляется после 7 лет (табл. Б47, рис. 65).

Размножение. В отличие от большинства других популяций и форм гольцов Сибири, в том числе и от симпатричных мелкой и крупной форм, у которых соотношение полов равное или несколько преобладают самцы, самок в уловах карликовой формы примерно вдвое больше, чем самцов, и такое соотношение

остаётся стабильным в разные годы (Алексеев, Пичугин, 1998; Алексеев и др., 2000а; Павлов, Осин, 2008). В обобщенной выборке 1996-2005 гг. соотношение самцов и самок 1:1.94 (71:138). Видимо, преобладание самок связано с большей продолжительностью их жизни (Алексеев, Пичугин, 1998) и направлено на увеличение уровня воспроизводства в условиях высокой численности нерестового стада, когда один самец предположительно может спариваться с несколькими самками, не испытывая проблем в поисках партнеров (Павлов, Осин, 1998). Самцы впервые созревают в возрасте 3, самки – 4 лет при длине 13-14 см. Нерест ежегодный, происходит на илистом ложе озера на глубине 15-45 м в июне-июле, заканчивается к началу августа (Алексеев и др., 2000а, Павлов, Осин, 2008; наши данные). Во второй половине июня (19-20. 06. 1997 г.) и первой половине июля (10-12. 07. 1999 г.) около двух третей производителей были готовы к нересту, а около трети были текущими или отнерестившимися (Алексеев и др., 2000а), во второй половине июля (20-21.07. 2001 г.) все пойманные самки были текущими (большинство) или отнерестившимися, самцы – текущими или готовыми к нересту (наши данные), что, видимо, соответствовало пику нереста. По данным Д.А.Павлова и А.Г. Осина (2008), в 2006 г. пик нереста пришелся на первую половину июля. Во второй половине августа (16-18.08.2011 г., 19-23.08. 2005 г.) и в сентябре (21-27.09.1996г., - Алексеев, Пичугин, 1998) все производители в уловах были отнерестившимися, за исключением одного текущего самца, пойманного в сентябре. Абсолютная плодовитость самок длиной 143-196(166) мм и массой 26-63(42) г 83-267(148) икринок, относительная – 2.0-6.1(3.7) икринок на грамм массы (n=33), диаметр зрелых ооцитов 2.7-4.2(3.4) мм (n=10) (Алексеев и др., 2000а); у пяти текущих самок, пойманных в 2001 г., диаметр ооцитов 3.1-3.3(3.2) мм. По данным Павлова и Осина (2008), диаметр ооцитов у самки с яичниками IV стадии зрелости 2.6-4.8(3.8) мм. Таким образом, икра мелкая, как у мелких гольцов из озер Леприндокан и Кирылта-3 и карликовых из озер Бол. и Мал. Леприндо, что, предположительно, является приспособлением, позволяющим увеличить плодовитость для обеспечения выживания части потомства при развитии икры на илистом грунте, где она более доступна для питающихся ею рыб, чем в щелях между камнями (Алексеев и др., 2000а). По мнению Павлова и Осина (2008), наоборот, мелкие размеры икры и личинок у карликов Даватчана могут быть связаны с меньшим прессом хищников на

глубине и, следовательно, с меньшей интенсивностью отбора по размеру молоди. В этой связи следует отметить, что численность основного потребителя икры и молоди гольцов в оз. Даватчан – налима – на глубине не ниже, чем на мелководьях.

Эмбрионально-личиночное развитие карликовой формы из оз. Даватчан подробно описано Павловым и Осиновым (2008), а развитие скелетных элементов у предличинок, личинок и мальков – М.Ю. Пичугиным (2009). В «теплой» серии (температура инкубации и выращивания от начала гастрюляции в среднем 8.6°C) вылупление происходило на 60-68 сутки (массовое – на 67 сутки), в «холодной» (4.2-4.4°C) – на 18-112(103) сутки (т.е. в природе личинки вылупляются осенью – С.А.). Переход на экзогенное питание отмечен, соответственно, на 100 и 149 сутки после оплодотворения (Павлов, Осин, 2008).

Распределение в озере. Повсеместно в профундальной зоне у дна на илистом озерном ложе за пределами берегового склона, вплоть до максимальной глубины (46 м). Помимо карликового гольца, на этой глубине ловятся только налимы. В небольших количествах карликовая форма также попадает совместно с мелкой и крупной на нижней части берегового склона на глубинах более 15 м.

Питание. Первоначально на основе изучения выборки, взятой в сентябре, были определены как бентофаги (Алексеев, Пичугин, 1998). В дальнейшем было показано, что основу питания составляют планктон (в основном, *Cyclops scutifer* и *Acanthodiptomus tibetanus*) и бентос (в основном, личинки хирономид, в меньшей степени моллюски), и имеет место сезонная смена рациона с преимущественно планктонного в июне-июле (зоопланктон составляет 67-68%, зообентос – 16-33% от массы пищевого комка) на преимущественно бентосное в сентябре (соответственно, 10% и 88%) и, видимо, в зимнее время. При этом доля бентоса в питании карликовой формы во все сезоны намного выше, чем в питании мелкой (Табл. Б5, Б19; Самусенок, 2000; Alekseyev *et al.*, 2002).

«Крупный карлик». Текучая 14-летняя самка длиной 289 мм и массой 238 г, пойманная в июне 1997 г., имела однотонную серебристую окраску и 28 жаберных тычинок (Алексеев и др., 2000а). Можно полагать, что это один из редких случаев ускорения роста карликовой формы в позднем онтогенезе, приводящего к возникновению рыб, аналогичных «мелким» гольцам из озер Бол. и Мал. Леприндо. Косвенным свидетельством в пользу такого предположения является большой возраст

этой особи. На крайнюю редкость таких рыб указывает их отсутствие в выборках других лет.

Мелкая форма (рис. А36). Длина в выборке 13-31.5 см. масса 21-305 г. *D* 8-10 (9.6); *A* 7-9 (8.3); *P* 11-14 (12.5); *V* 7-9 (8.1); *rb1* 11-13 (12.1); *rb2* 10-12 (11.3); *sb* 37-44 (39.9); *ll* 129-144 (133.0); *vt* 64-66 (65.3); *pc* 34-59 (44.9), длина наибольшей жаберной тычинки у рыб длиной 14-32 см 9.6-13.7 (12.0)% длины головы. Внешний вид типичный для гольцов-планктофагов, без выраженных специфических черт. Тело веретенообразной формы, прогонистое, с относительно длинным хвостовым стеблем и небольшой закругленно-конической или конической головой, рот небольшой (верхняя челюсть у взрослых рыб на уровне вертикали заднего края глаза), конечный, челюсти равной длины, крюк и выемка на челюстях отсутствуют. Плавники средней длины, хвостовой выемчатый. Грудные, брюшные и анальный плавники розовые или красные, с серыми центральными областями и белыми первыми лучами (белый край наименее выражен на грудных), спинной и хвостовой серые, дистальная часть хвостового часто красновато-серая. Спина, бока серые, брюшко розовое или красное, низ головы, горло белые. Мальковые полосы у взрослых обычно не видны, на теле обычно имеются довольно многочисленные светлые, розовые или красные мелкие пятна. В период нереста интенсивность окраски возрастает, брюшко становится ярко-красным. Молодь серовато-серебристая, с желтоватыми парными плавниками, отличается от карликовых гольцов более конической головой, меньшим размером глаза, наличием мальковых полос и светлых пятнышек. Различия в пропорциях тела между неполовозрелыми самцами и самками длиной до 20 см отсутствуют; затем появляются небольшие различия, видимо, связанные с созреванием. При длине 20-30 см у самок несколько короче и выше у затылка голова, короче рыло, меньше заглазничное расстояние, высота хвостового стебля, больше антеанальное и вентроанальное расстояния, короче плавники. С увеличением размеров увеличивается относительная высота головы у затылка, уменьшается размер глаз, удлиняются челюсти, плавники, хвостовой стебель, увеличиваются антеанальное, антевентральное расстояния (табл. Б44, Б45, Б46).

Возраст и рост. Возраст в уловах 3-10 (самцы) и 3-14 (самки) лет; преобладают 4-8-летние особи. Темп роста у самцов и самок одинаков до 7 лет, после чего замедляется, но у самок в большей степени (с 7 до 8 лет самки вообще не

увеличиваются в длину), в результате чего 8-10-летние самцы несколько длиннее самок того же возраста (табл. Б48, рис. 65).

Размножение. Самцы и самки впервые созревают в возрасте 6 (единичные особи) - 7 лет. Соотношение численности самцов и самок варьирует между выборками разных лет. В выборке 1978 г. самцов в 3.1 раза больше, чем самок (114:37, $p < 0.001$); в 1990 г. на нерестилище этой формы соотношение полов было примерно таким же, но в 1996-1999 гг. оно значимо не отличалось от равного, и даже несколько преобладали самки (Алексеев и др., 2000а); в выборке 2001 г. самцы численно преобладают над самками в 1.5 раза (61:39), в выборке 2005 г. соотношение почти равное (59:53). В объединенной выборке 1996-2005 гг. соотношение самцов и самок 1.07:1 (178:167). Абсолютная плодовитость самок длиной 247-305(276) мм и массой 168-250(194) г 231-444(338) икринок, относительная – 1.2-2.3(1.8) икринок на грамм массы ($n=25$), диаметр зрелых ооцитов 4.5-5.0(4.8) мм ($n=12$) (Алексеев и др., 2000а). Часть особей пропускает нерест. Нерест и эмбрионально-личиночное развитие описаны Павловым и др. (1993), развитие скелетных элементов у предличинок, личинок и мальков – М.Ю. Пичугиным (2009). Нерест, изучавшийся в 1990 г. М.Ю. Пичугиным, происходил в сжатые сроки - одну неделю в конце ноября (22-27.11), подо льдом, достигавшим толщины 20 см, на 100-метровом участке каменистого свала северо-восточного берега на глубине 2-6, возможно, и более, метров, при температуре воды 2-3 °С. (Павлов и др. 1993, Алексеев и др., 2000а). Развитие икры, инкубировавшейся в лаборатории при 9°C и при 3°C, до вылупления – 56 и 137 дней, развитие личинок от вылупления до начала внешнего питания в «теплой» партии (9°C) -23 дня (Павлов и др. 1993). Вылупление личинок в природе, видимо, происходит не ранее середины мая (Павлов, Осин, 2008).

Распределение в озере. Повсеместно на береговом склоне озера на глубине до 15-20 м.

Питание. Планктофаги: доля планктона (преимущественно, *Cyclops scutifer* и *Acanthodiatomus tibetanus*) в питании по массе составляет в разные сезоны 72-94%, . Определенную роль в питании летом играют также амфибиотические и наземные насекомые, а осенью рыба. Доля бентоса составляет лишь 0.1-1.6% массы пищевого комка (Табл. Б5, Б19; Самусенок, 2000; Alekseyev *et al.*, 2002).

Крупная форма (рис. А36). Длина в выборке 32-54 см, масса 300-1700 г. *D* 9-10 (9.6); *A* 8-9 (8.4); *P* 12-13 (12.8); *V* 8-9 (8.1); *rb1* 11-14 (12.1); *rb2* 10-12 (11.2); *sb* 36-42 (39.2); *ll* 129-136 (132.6); *vt* 63-66 (65.0); *pc* 36-57 (47.5). Небольшие экземпляры по окраске и пропорциям тела в целом сходны с гольцами мелкой формы, по мере роста удлиняются челюсти (верхняя начинает заходить за вертикаль заднего края глаза), рыло и за счет этого голова, увеличивается ширина лба, уменьшается размер глаза, немного увеличивается высота тела, антедорсальное расстояние, но уменьшаются постдорсальное, вентроанальное и пектоцентрально-анальное, длина хвостового стебля; хвостовой плавник становится менее выемчатым, вплоть до усеченного. В целом же, существенных отличий от мелкой формы, не связанных с аллометрией, не наблюдается. Среди особей в выборках 1996-2005 гг. по пропорциям тела выделяется один высокотелый самец с длинными плавниками.

Возраст и рост. Возраст в уловах 9-17 (1978 г.) и 7-15 (1996-2005 гг.) лет. По сравнению с периодом до строительства БАМ произошло значительное омоложение популяции крупной формы и увеличился темп ее роста. В выборке 1978 г. возраст 12 лет и старше имели 39 из 43 (91%), а в выборках 1996-2005 годов - только 4 из 26 (15%) особей; крупные особи в возрасте 7-8 лет длиной 32-48.5 см появились только в выборках этих последних лет, в выборке 1978 г. такие рыбы, как и 9-10-летние особи больше 38 см, отсутствовали (табл. Б49). Снижение доли старых рыб – несомненно, результат перелома в период строительства и расцвета БАМ, а появление быстрорастущих особей, видимо, связано с уменьшением общей численности крупной формы и, как следствие, со снижением конкуренции среди хищников.

Размножение. Соотношение самцов и самок в выборке 1978 г. 1.14:1 (25:22) в выборках 1996-2005 гг 1.6:1 (16:10). Нерест не изучен.

Распределение в озере. В небольших количествах попадаются вместе с гольцами мелкой формы в прибрежной зоне на береговом склоне в разных частях озера.

Питание. Хищники. Рыба составляет 99% массы пищевого комка (Табл. Б5, Б19; Самусенок, 2000; Alekseyev *et al.*, 2002).

Различия форм. Карликовая форма кардинально отличается от мелкой и крупной по меристическим признакам: из изученных 10 признаков различия отсутствуют только по числу лучей в грудном и брюшном плавниках, а по числу

жаберных тычинок и чешуй в боковой линии формы различаются с очень большим хиатусом (табл. 15, рис. 64). Значительный разрыв между карликовой формой с одной стороны и мелкой и крупной – с другой имеется и в распределении гольцов в пространстве первых двух главных компонент при многомерном анализе 10 меристических признаков (см. раздел 5.1.1.). При этом мелкая и крупная формы лишь немного различаются по числу пилорических придатков. Карликовые гольцы отличаются от сходной по размерам молодежи мелких гольцов по длине жаберных тычинок и большинству изученных пропорций тела, наиболее велики различия по относительным размерам глаза, головы, длине и высоте хвостового стебля, длине основания анального и длине парных плавников (табл. Б45, Б46). Эти различия в целом соответствуют различиям между карликами и молодеью мелких гольцов в других озерах, за исключением большей длины основания анального плавника у карликов Даватчана, которая объясняется большим числом лучей в плавнике по сравнению с мелкой формой и является специфической морфологической чертой этой формы. При анализе абсолютных значений промеров тела методом главных компонент, карликовая форма образует самостоятельный «онтогенетический канал», полностью отделенный от канала мелкой и крупной форм (см. раздел 5.1.3.). Различия мелких и крупных гольцов в пропорциях тела сводятся к различиям, объясняемым аллометрическим ростом. Хорошо отличаются карликовые гольцы от молодежи симпатрических форм и своей однотонной тускло-серебристой окраской, сформировавшейся в условиях жизни в профундали. Эти различия в окраске формируются уже в личиночный период развития, в личиночный же и мальковый период формируются и различия по меристическим признакам (Пичугин, 2009), несомненно, имеющие наследственную природу. Карликовые гольцы четко расходятся с симпатрическими формами по биотопам; имеются выраженные сезонные различия по питанию. Летний нерест карликовых гольцов происходит на 4 месяца раньше позднеосеннего нереста мелкой формы и в совершенно иных условиях и местах, с чем связаны различия в размерах икры, т.о. эти формы полностью репродуктивно изолированы. Ко времени нереста мелкой формы в ноябре личинки карликовой уже, видимо, вылупляются из икры. За все время наблюдений в озере не было поймано ни одного гольца, которого по морфологии можно было бы считать гибридом между карликовой и мелкой либо крупной формами.

Таблица 15. Меристические признаки и относительная длина жаберных тычинок арктических гольцов из оз. Даватчан.

При- знаки	Карликовая форма, n=50* (1)				Мелкая форма, n=50** (2)				Крупная форма, n=16*** (3)				CD			rzh		
	lim	M	m	σ	lim	M	m	σ	lim	M	m	σ	1-2	1-3	2-3	1-2	1-3	2-3
<i>D</i>	7-10	9.2	0.09	0.65	8-10	9.6	0.08	0.54	9-10	9.6	0.13	0.51	<u>0.34</u>	0.34	0.02	0.942	0.923	0.989
<i>A</i>	8-10	9.0	0.08	0.55	7-9	8.3	0.07	0.53	8-9	8.4	0.13	0.51	<u>0.70</u>	<u>0.55</u>	0.17	<u>0.762</u>	0.834	0.972
<i>P</i>	11-14	12.5	0.10	0.71	11-14	12.5	0.09	0.61	12-13	12.8	0.11	0.45	0.02	0.20	0.20	0.993	0.911	0.939
<i>V</i>	7-9	8.1	0.07	0.47	7-9	8.1	0.05	0.34	8-9	8.1	0.06	0.25	0.02	0.00	0.03	0.987	0.949	0.987
<i>rb1</i>	10-13	11.6	0.09	0.64	11-13	12.1	0.10	0.68	11-14	12.1	0.18	0.72	<u>0.38</u>	0.41	0.05	<u>0.915</u>	0.892	0.948
<i>rb2</i>	10-12	10.8	0.09	0.66	10-12	11.3	0.07	0.51	10-12	11.2	0.16	0.66	<u>0.48</u>	0.33	0.11	<u>0.864</u>	0.947	0.976
<i>sb</i>	25-32	28.0	0.16	1.44	37-44	39.9	0.15	1.53	36-42	39.2	0.39	1.65	4.02	3.63	0.22	<u>0.00</u>	<u>0.00</u>	0.934
<i>ll</i>	114-125	120.2	0.33	3.01	129-144	133.0	0.33	3.01	129-136	132.6	0.31	2.42	<u>2.12</u>	<u>2.28</u>	0.08	<u>0.00</u>	<u>0.00</u>	<u>0.916</u>
<i>vt</i>	60-64	62.4	0.13	0.95	64-66	65.3	0.09	0.61	63-66	65.0	0.23	0.93	<u>1.82</u>	<u>1.36</u>	0.18	<u>0.080</u>	<u>0.296</u>	0.948
<i>pc</i>	30-46	37.2	0.45	3.69	34-59	44.9	0.45	4.80	36-57	47.5	0.71	5.33	<u>0.91</u>	<u>1.14</u>	0.26	<u>0.628</u>	<u>0.487</u>	<u>0.934</u>
					среднее								1.08	1.02	0.13	0.617	0.624	0.954
<i>lsb%с</i>	5.3-12.5	8.1	0.15	1.31	9.6-13.7	12.0	0.08	0.84					<u>1.24</u>					

* для *sb* n=86, для *ll* n=83, для *pc* n=66, для *lsb%с* n=80; ** для *sb* n=98, для *ll* n=86, для *pc* n=112, для *lsb%с* n=103 (определялось у особей <32 см); *** для *sb* n=18, для *pc* n=57 (добавлены данные по выборке 1978 г.).

Примечание. При вычислении rzh значения *ll* сгруппированы в классы по 2, *pc* – по 3. Обозначения как в табл. 2.

Общие замечания. Классический пример озера с тремя симпатрическими формами гольца, одна из которых (карликовая) далеко дивергировала от двух других (мелкой, крупной) по морфологии и экологии, достигла полной репродуктивной изоляции, по крайней мере, от одной из них, и фактически является отдельным биологическим видом. Карликовая форма из оз. Даватчан – наиболее морфологически уклоняющаяся группировка среди всех изученных гольцов Забайкалья. Малым числом жаберных тычинок она сходна с гольцами из северной части ареала, однако данные анализа мтДНК указывают на ее близкое родство с другими, более многотычинковыми, гольцами из озер бассейна Верхней Чары (см. раздел 5.3.2), т.е. это сходство вторичное. Гольцы мелкой и крупной форм морфологически близки, тем неожиданнее оказываются значительные отличия по микросателлитам крупной формы как от карликовой, так и от мелкой, даже превосходящие различия между последними двумя (см. раздел 5.3.3.).

Озеро Токко. Средних размеров озеро (1.8*0.4 км), расположенное в отрогах хребта Удокан на высоте 1360 м над ур. моря в истоке р. Токко (57°11' с.ш., 119°41' в.д.), крупного притока Чары. Состоит из двух котловин – более мелководной южной глубиной до 25.5 м, вытянутой в меридиональном направлении, и более глубоководной северной глубиной до 40.5 м, вытянутой в направлении с юго-востока на северо-запад. Котловины соединены узкой перемычкой шириной 80 и глубиной 5 м; все озеро, таким образом, имеет вид согнутой посередине восьмерки. Берега озера каменистые, безлесные, местами поросшие кедровым стлаником (преимущественно в южном конце). Северо-восточный и юго-западный берега северной котловины и западный берег южной имеют крутые склоны, покрытые уходящими под воду каменистыми осыпями. Восточный берег южной котловины более пологий, южный плоский. В северо-западный конец озера впадает ручей, из юго-восточного вытекает р. Токко, в районе истока имеется обширное мелководье глубиной менее 10 м. Озеро отделено невысоким семисотметровым участком от северного берега верхнего из двух небольших озер в истоке р. Олонгдо, текущей на юг в р. Хани. Река Токко, вытекающая из озера в южную сторону, затем поворачивает и течет на север. Такая структура водораздела с р. Олонгдо и направление выхода р. Токко на ее верховья, а также данные анализа мтДНК гольцов (раздел 5.3.2), свидетельствуют о том, что оз.

Токко ранее соединялось с р. Олонгдо, т.е. принадлежало к бассейну Хани, но затем было перехвачено верховьями р. Токко. Озеро находится в 20 км от трассы БАМ; в конце 2010-х годов мимо него была проложена автомобильная дорога к золотому прииску Таборное, и оно стало легко доступно для рыбаков, что привело к резкому изменению популяционной структуры и соотношения форм гольца. Помимо арктического гольца, в озере обитает обыкновенный гольян *Phoxinus phoxinus*. Обследования озера проводились в 1997 г. и, совместно с сотрудниками ИГУ в 1999, 2013, 2014, 2015 гг., помимо этого, экспедиция ИГУ обследовала его в 2001 г. Результаты опубликованы в ряде работ (Алексеев и др., 2000б; Alekseyev *et al.* 1999, 2002, 2009a; Gordeeva *et al.*, 2015).

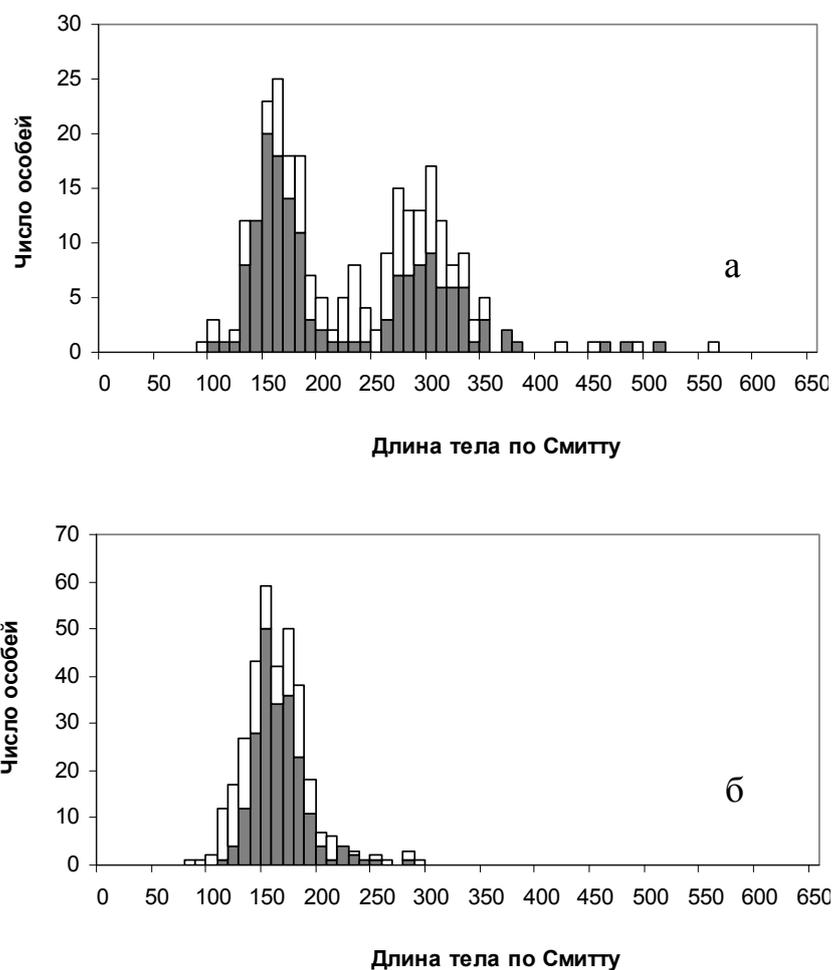


Рис. 66. Распределение гольцов из оз. Токко по длине тела (а - 1997-2001 г., б – 2013). Обозначения как на рис. 6.

Состав выборки. В выборках 1997, 1999 гг. представлены карликовая, мелкая и немногочисленная крупная формы арктического гольца, в выборках 2013-2015 гг. – резко возросшая в численности карликовая и резко сократившаяся в численности мелкая (в основном, молодь), крупная в уловах отсутствовала (рис. 66). Разделение форм проведено на основании размерного распределения и соотношения длина-возраст (рис. 67).

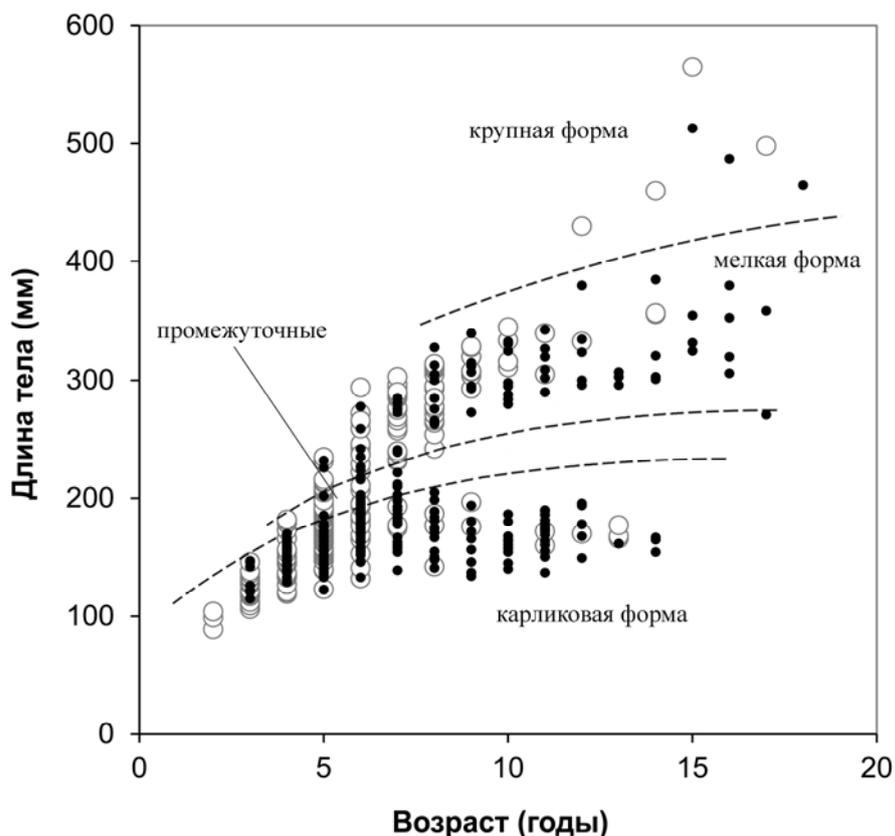


Рис. 67. Соотношение возраст-длина у арктических гольцов из оз. Токко. Обозначения как на рис. 16.

Карликовая форма (рис. А38). Длина в выборках 9.9-19.8 см. масса 6-74 г. *D* 9-10 (9.4); *A* 7-8 (7.5); *P* 12-13 (12.3); *V* 8; *rb1* 11-13 (11.9); *rb2* 11-12 (11.3); *sb* 32-38 (35.5); *ll* 122-128 (125.0); *vt* 63-65 (64); *pc* 35-48 (40.4), длина наибольшей жаберной тычинки у рыб длиной 13-18 см 7.2-11.5 (8.7)% длины головы. Тело плотное, довольно высокое, хотя встречаются и относительно прогонистые особи, голова большая, закругленная, глаз средний, рот большой, челюсти массивные, верхняя не достигает вертикали заднего края глаза. Плавники средней длины, хвостовой выемчатый. Спина темная, бока оливковые, коричневатые, сероватые, с хорошо выраженными 11-13 мальковыми полосами, светлые пятнышки слабо заметны.

Брюшко, низ головы светлые – сероватые, желтоватые, розоватые. Парные, анальный плавники желтовато-серые, спинной, хвостовой серые, у нерестящихся рыб парные, анальный, оторочка хвостового красноватые, первые лучи анального белые.

Возраст и рост. Возраст в уловах 2-14 лет, преобладают 5-11-летние особи. Рост очень медленный, начиная с 6 лет устойчивого увеличения средней длины с возрастом в имеющихся выборках не отмечено (табл. Б50, рис. 109).

Размножение. Нерест, как у карликовых гольцов в озерах Бол. Леприндо и Даватчан, летний. Происходит в сжатые сроки в конце июля - начале августа на каменистых береговых склонах озера на глубине 3-25 м. Основные нерестилища расположены в северной котловине озера, где имеется больше каменистых участков дна, в южной приурочены к каменистым подводным осыпям западного берега.

Самцы впервые созревают в возрасте 4 года при длине 13-14 см, самки – 6 лет при длине 14-15 см. Соотношение самцов и самок среди производителей на нерестилищах равное. Абсолютная плодовитость самок длиной 142-195(166) мм и массой 30-72(49) г 40-134(81) икринок, относительная – 1.05-2.36(1.71) икринок на грамм массы, диаметр зрелых ооцитов 4.2-6.0 (5.1) мм (n=54).

Распределение в озере. В конце июля 1997 г., несмотря на нерестовый период, ловились единично исключительно в открытой части озера на глубине 20-40 м и не отмечались на береговом свале. В конце июня-начале июля 1999 г. держались и в нижней части берегового свала, где были относительно многочисленны, но таких преднерестовых скоплений, как в настоящее время, не образовывали. В июле-августе 2013-2015 гг. ловились во всех частях озера на всех глубинах, в массовых количествах – в районах нерестилищ на береговом свале на глубине от 2-3 до 20-25 м. В ноябре 2014 г., после ледостава, в южной котловине концентрировались в ее центральной части на глубине 20-24 м, у берегов практически отсутствовали.

Питание. Полифаги, питающиеся амфибиотическими насекомыми (до 75% от массы пищевого комка, в зависимости от сезона), бентосом (до 40%) и планктоном (до 16%) (табл. Б5; Самусенок, 2000; Alekseyev *et al.*, 2002).

Мелкая форма (рис. А38) Длина в выборках 20-38.5 см, масса 72-510 г. *D* 9-11 (9.7); *A* 7-9 (7.8); *P* 12-13 (12.3); *V* 8; *rb1* 11-13 (11.9); *rb2* 11-12 (11.1); *sb* 32-36 (33.5); *ll* 126-138 (130.5); *vt* 63-65 (64.4); *pc* 37-52 (43.4), длина наибольшей жаберной тычинки у рыб длиной 23-31 см 6.7-9.0 (7.6)% длины головы. Тело прогонистое,

голова небольшая, коническая, с большим ртом, верхняя челюсть достигает вертикали заднего края глаза и у наиболее крупных особей заходит за него. Плавники средней длины. У незрелых особей спина темная, бока серебристые или чаще серые, часто с желтоватым оттенком, брюшко светлое, плавники серые, парные и анальный с красноватым или желтоватым оттенком, их первые лучи белые, но не яркие. У зрелых рыб усиливается красная или желтая окраска боков и брюшка, парных и анального плавников, белые зоны на них становятся ярче. Мальковые полосы просматриваются на теле большинства рыб, незрелых и зрелых; у большинства особей, но не у всех, на боках имеются округлые светлые пятна размером со зрачок или меньше.

Возраст и рост. Возраст в уловах 5-17 лет, преобладают 7-8-летние особи, среди рыб старше 11 лет преобладают самки. Темп роста быстрый до 9 лет (2-3 см в год), затем замедляется. Самцы растут быстрее самок (табл. Б50, рис. 67). По результатам анализа срезов плавниковых лучей 2 из 13 изученных рыб – трансформировавшиеся карлики (см. раздел 5.1.2.1.).

Размножение. Соотношение самцов и самок в уловах 1:1.3 (55:73). Впервые отдельные самцы и самки созревают в возрасте 6 лет при длине 23-24 см, но большинство - в старшем возрасте и при больших размерах. В летних сборах у ряда самок гонады находились на VI-II стадии зрелости и имелась остаточная икра в полости тела; VI-II стадия зрелости также идентифицирована у ряда самцов; остальные половозрелые самцы и самки имели гонады на III, III-IV и IV стадиях. Производители с гонадами на IV стадии отмечены в сентябре и конце октября. Это свидетельствует о неежегодном (возможно, происходящем раз в три года) позднем осеннем (видимо, происходящим в ноябре) нересте, после которого у особей, пропускающих нерест следующего года, в течение длительного времени сохраняется VI-II стадия зрелости гонад. Абсолютная плодовитость самок длиной 218-335(287) мм и массой 117-360(239) г 206-560(364) икринок, относительная – 0.86-2.19(1.64) икринок на грамм массы (n=5), диаметр зрелых ооцитов – 4.9 мм (n=2).

Распределение в озере. Держатся на береговом свале, где в конце 1990-х годов доминировали, а в настоящее время попадаются в небольших количествах, половозрелые особи – единично.

Питание. Основу питания составляют амфибиотические насекомые (до 85% от массы пищевого комка, в зависимости от сезона) и рыба (до 29%); бентос и

воздушные насекомые составляют до 5-6%, планктон в питании сколько-нибудь существенной роли не играет (табл. Б5; Самусенок, 2000; Alekseyev *et al.*, 2002).

«Промежуточные» особи. Несколько рыб длиной 19-23 см в возрасте 5-7 лет и одна длиной 27 см (17 лет) не были отнесены ни к карликовой, ни к мелкой форме.

Крупная форма (рис. А38). Длина в выборках 43-56.5 см, масса 700-1500 г. *D* 9-10 (9.3); *A* 7-8 (7.7); *P* 12-13 (12.2); *V* 8; *rb1* 11-12 (11.7); *rb2* 11-12 (11.2); *sb* 31-37 (33.8); *ll* 128-134 (131); *vt* 64-66 (64.5); *pc* 37-48 (43.5). Тело прогонистое, голова большая, коническая, рот большой, верхняя челюсть заходит за вертикаль заднего края глаза, плавники средней длины, хвостовой слабовеямчатый или усеченный. Окраска неяркая: спина темная, бока серые, с белыми пятнами, но без мальковых полос, брюшко белое, у самца на III стадии зрелости - с желтоватым оттенком.

Возраст и рост. Возраст в уловах 12-18 лет. По результатам изучения срезов плавниковых лучей 2 из 6 изученных гольцов – трансформировавшиеся карлики.

Размножение. Все 7 пойманных особей – самцы, из которых 4 имели незрелые гонады, один в августе – гонады на III стадии зрелости и 2 в конце июня-начале июля – гонады на VI-II стадии.

Распределение в озере. Отмечались в северо-западном конце озера в районе впадения ручья, в 2001-2015 гг. в уловах отсутствовали.

Питание. Хищники (табл. Б5; Самусенок, 2000; Alekseyev *et al.*, 2002).

Различия форм. Карликовые гольцы отличаются от мелких и крупных несколько большим числом жаберных тычинок, меньшим числом чешуй в боковой линии, пилорических придатков и позвонков. Имеются различия карликовых и мелких гольцов по индексу длины жаберной тычинки, но они частично связаны с их разноразмерностью; требуется оценить этот признак у молоди мелких гольцов. Мелкая и крупная формы идентичны по меристическим признакам (табл. 16). Эти отношения сходства-различия форм отражают результаты анализа методом главных компонент по 10 меристическим признакам: в пространстве первых двух ГК кластеры крупной и мелкой форм полностью перекрываются друг с другом и частично – с кластером карликовой формы (см. раздел 5.1.1.) Анализ методом ГК абсолютных промеров тела показывает частичное, но не полное разделение «онтогенетических каналов» карликовой и мелкой форм, соединенных в области мелких неполовозрелых особей (см. раздел 5.1.3.).

Таблица 16. Меристические признаки и относительная длина жаберных тычинок арктических гольцов из оз. Токко.

Признаки	Карликовая форма, n=22* (1)				Мелкая форма, n=23** (2)				Крупная форма, n=6*** (3)				CD			gzh		
	lim	M	m	σ	lim	M	m	σ	lim	M	m	σ	1-2	1-3	2-3	1-2	1-3	2-3
<i>D</i>	9-10	9.4	0.11	0.50	9-11	9.7	0.12	0.57	9-10	9.6	0.16	0.52	0.23	0.07	0.29	0.95	1.00	0.93
<i>A</i>	7-8	7.5	0.11	0.51	7-9	7.8	0.10	0.49	7-9	8.3	0.21	0.67	0.28	0.12	0.16	0.94	0.99	0.97
<i>P</i>	12-13	12.3	0.10	0.48	12-13	12.3	0.10	0.47	11-12	11.7	0.15	0.48	0.02	0.17	0.16	1.00	0.99	1.00
<i>V</i>	8-8	8.0	0.00	0.00	8-8	8.0	0.00	0.00	8-9	8.5	0.17	0.53				1.00	1.00	1.00
<i>rb1</i>	11-13	11.9	0.15	0.70	11-13	11.9	0.13	0.63	11-12	11.7	0.21	0.52	0.03	0.20	0.18	0.99	0.89	0.90
<i>rb2</i>	11-12	11.3	0.11	0.48	11-12	11.1	0.07	0.34	11-12	11.2	0.17	0.41	0.25	0.19	0.05	0.97	0.98	0.90
<i>sb</i>	32-38	35.5	0.35	1.63	32-36	33.5	0.24	1.16	31-37	33.8	0.83	2.04	<u>0.71</u>	0.44	0.11	<u>0.53</u>	0.64	0.84
<i>ll</i>	122-128	125.0	0.46	2.12	126-138	130.5	0.78	3.72	128-134	131.0	0.93	2.28	<u>0.95</u>	<u>1.36</u>	0.08	<u>0.47</u>	<u>0.44</u>	0.95
<i>vt</i>	63-65	64.0	0.14	0.65	63-65	64.4	0.12	0.59	64-66	64.5	0.34	0.84	0.31	0.31	0.05	0.90	0.94	0.86
<i>pc</i>	35-45	40.4	0.52	2.42	37-52	43.4	0.84	4.04	37-48	43.5	2.40	4.80	0.48	0.44	0.01	0.76	0.80	[0.77]
				среднее									0.36	0.37	0.12	0.85	0.87	0.93
<i>lsb%с</i>	7.2-11.5	8.7	0.21	0.94	6.7-9.0	7.6	0.11	0.60					<u>1.95</u>					

* для *rb1*, *rb2*, *ll* n=21; ** для *lsb%с* n=30 (определялось у особей <32 см); *** для *pc* n=4.

Примечание. При вычислении gzh значения *ll* сгруппированы в классы по 2, *pc* – по 3. Обозначения как в табл. 2.

Общие замечания. Озеро с тремя формами гольцов, обнаруживающими не очень высокую степень морфологической дивергенции. Трофическая специализация карликовой и мелкой форм выражена слабо; репродуктивная изоляция карликовой формы достигается за счет летнего нереста. Отмеченные трансформации карликов в мелких и крупных гольцов могут свидетельствовать о частично эпигенетической природе форм. Из-за малых размеров, относительной доступности озера (рядом с ним проходит недавно проложенная автомобильная дорога, идущая от трассы БАМ к прииску Таборное, до ее строительства к озеру вела зимняя дорога от трассы БАМ), периодического базирования на его берегах геологических партий популяция гольца оз. Токко весьма уязвима.

Озеро Усу. Самое восточное из озер Забайкалья, в которых отмечен арктический голец (57°35' с.ш. 119°50' в.д.). Имеет размер 3.4*1.3 км, глубину 20 м, расположено в отрогах хребта Кодар на высоте 1103 м над ур. м. в бассейне р. Токко (приток Чары – Олекмы), с которой соединяется через речки Лев. Усу, Усу и Чоруода. Выборка гольца собрана нами в 2013 г., в нашем распоряжении также имелось 10 экземпляров, собранных в 2004 г. П.М. Тычкиным (Якутрыбвод) и переданных нам А.Ф. Кирилловым (ЯО Госрыбцентра). Помимо арктического гольца, в озере отмечены байкалоленский хариус *Thymallus arcticus baicalolenensis*, обыкновенный голяк *Phoxinus phoxinus*, сибирский голец *Barbatula toni* и налим *Lota lota*.

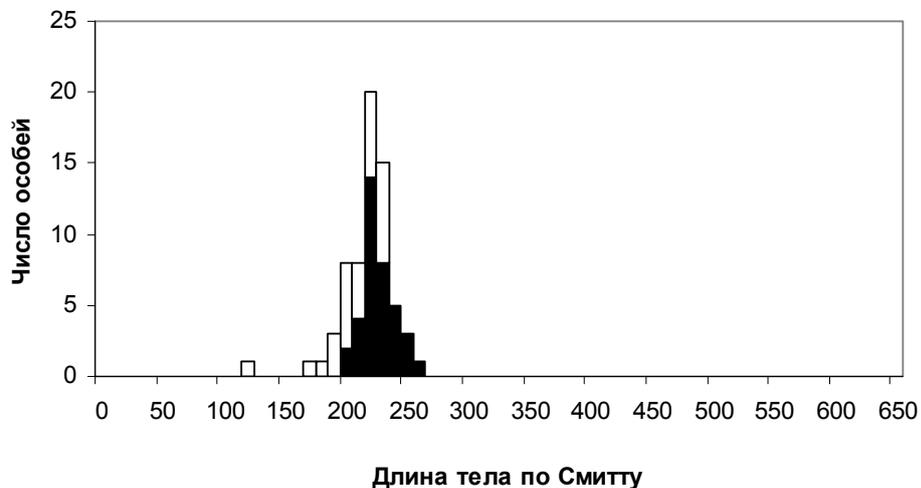


Рис. 68. Распределение гольцов из оз. Усу по длине тела. Обозначения как на рис. 6.

Состав выборки. В обеих выборках была представлена только мелкая форма гольца (рис. 68); по сообщениям рыбаков, в озере изредка попадаются гольцы бóльших размеров, возможно, относящиеся к крупной форме.

Мелкая форма (рис. А39). Мелкоразмерные представители мелкой формы, длина в выборках 13-27 см, масса 18-191 г. *D* 9-10 (9.6); *A* 7-9 (8.3); *P* 11-12 (11.7); *V* 8-9(8.5); *rb1* 12; *rb2* 11-12 (11.5); *sb* 35-40 (37.3); *ll* 122-129 (125.8); *vt* 64-66 (65.3); *pc* 38-60 (53.1). Длина наибольшей жаберной тычинки 10.2-13.2(11.4)% длины головы. Внешний вид типичен для пелагических гольцов-планктофагов – тело веретенообразное, с маленькой закругленной или закругленно-конической головой, небольшим ртом, длинным низким хвостовым стеблем, короткими плавниками. Спина темная, бока серебристо-серые, брюхо белое или розовое, у самцов в брачном наряде красное, на боках имеются светлые, розовые или красные пятна, слабо проступают мальковые пятна.

Возрастной состав. По предварительным оценкам, возраст гольцов в выборке 4-10 лет.

Размножение. В начале сентября большинство половозрелых самцов и самок имели гонады на IV, одна самка - на IV-V стадии зрелости, что указывает на осенний нерест. Абсолютная плодовитость самок длиной 202-242(223) мм и массой 88-137(111) г - 181-351(265) икринок, относительная – 1.78-3.16(2.42) икринок на грамм массы, в сентябре диаметр ооцитов 3.6-4.0(3.7) мм (n=12).

Питание. В желудках гольцов обнаружен планктон, у одного экземпляра – рыба (В.П. Самусенок, личное сообщение).

Распределение в озере. Гольцы отмечены на береговом склоне на глубине до 15 м, в мелководных частях озера отсутствуют.

4.2. Арктические гольцы северо-востока Сибири

4.2.1. Арктические гольцы из бассейна Алдана

До недавнего времени в бассейне Лены арктические гольцы были известны из самых низовьев (дельта и прилегающие районы - Борисов, 1932; Мина, 1962; Лебедев, Савваитова, 1965; Кириллов, 1972; Савваитова, Максимов, 1980, Kirillov, 1996,

Кириллов, 2000) и из верховьев (верхние течения Витима, Олекмы и Чаи в северном Забайкалье - Томилов, 1954; Пронин, 1967; Калашников, 1978; Савваитова и др., 1981а,б; Карасев, 1987; Алексеев и др., 1999). На большей части бассейнов среднего и нижнего течения Лены гольцы не отмечались. Недавно гольцы были найдены А.Ф. Кирилловым (ЯО Госрыбцентра) в бассейне средней Лены в трёх озерах из бас. Алдана и переданы нам на обработку. Основные результаты опубликованы в совместных работах (Алексеев, Кириллов 2001; Alekseyev *et al.*, 2009a)

Озера Сикумэ и Тунэрндэ. Два соединенных коротким (800 м) ручьем озера расположены в осевой части хребта Сунтар-Хаята вблизи Алдано-Индибирского водораздела (рис. 69). Верхнее озеро Сикумэ размером 0.9*0.4 км находится на высоте 1330.1 м над ур. м., нижнее, оз. Тунэрндэ, размером 3.9*0.45 км и глубиной до 19 м, - на высоте 1319.8 м., координаты его центра примерно 63° 07' с.ш. 139° 00' в.д. Из него вытекает ручей Наледный, впадающий в приток Алдана - р. Восточная Хандыга. Мелководная зона невелика, заканчивается резким свалом; дно галечное, галечно-илистое, местами (особенно в верхней и нижней части оз. Тунэрндэ) поросшее водяным мхом; высшая водная растительность практически отсутствует. В оз. Тунэрндэ впадает ряд мелких ручьев. В составе зоопланктона отмечены *Acanthodiptomus tibetanus* (Daday), *Acanthocyclops capillatus* (Sars), *Cyclops scutifer* Sars, *Bosmina* (*Sinobosmina*) *fatalis* Burckhardt, *Daphnia longiremis* Sars, *Alona* sp., *Chydorus* sp., *Eurycercus* sp. Из рыб обнаружен только арктический голец. Вскрываются озера в середине июня, замерзают в первой половине октября. В 1975-1980 гг. и в 1990-1996 гг. бригады рыбаков производили активный облов озер и заготовку гольца. По опросным данным, в бассейне Восточной Хандыги имеется еще несколько озер, населенных арктическим гольцом.

Состав выборки. В оз. Тунэрндэ обитают карликовая, мелкая и малочисленная крупная формы гольца. Поскольку диапазоны длины зрелых карликовых и зрелых мелких гольцов перекрываются, а к крупным в выборке можно отнести всего 4 экземпляра, по которым сложно судить о пределах варьирования длины этой формы, границы между зрелыми гольцами трех форм проведены приблизительно - по длине 22 и 37 см (рис. 70а). Все незрелые гольцы длиной менее 37 см габитуально отличались от карликов и были отнесены к мелкой форме. В оз. Сикумэ карликовая

форма не обнаружена (рис. 70б), возможно, из-за того, что лов в нем проводился лишь в течение одних суток крупноячейными сетями. Основные сведения, приводимые ниже, относятся к гольцам из оз. Турэрндэ.

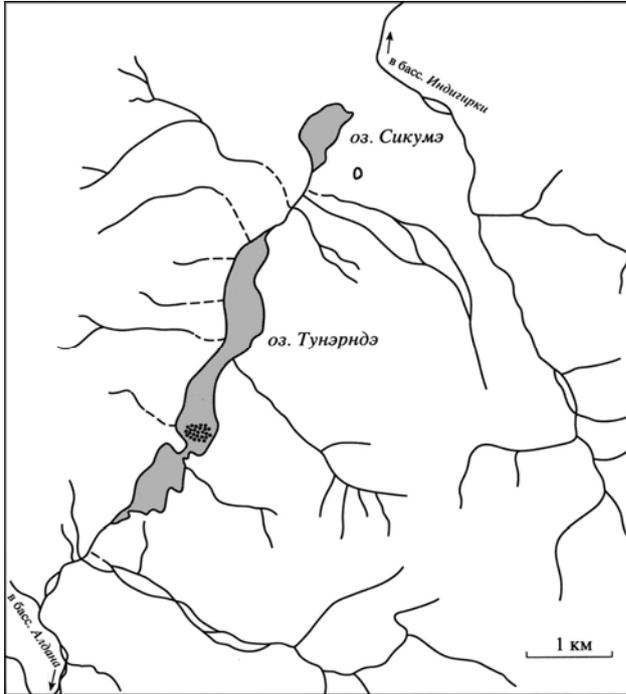
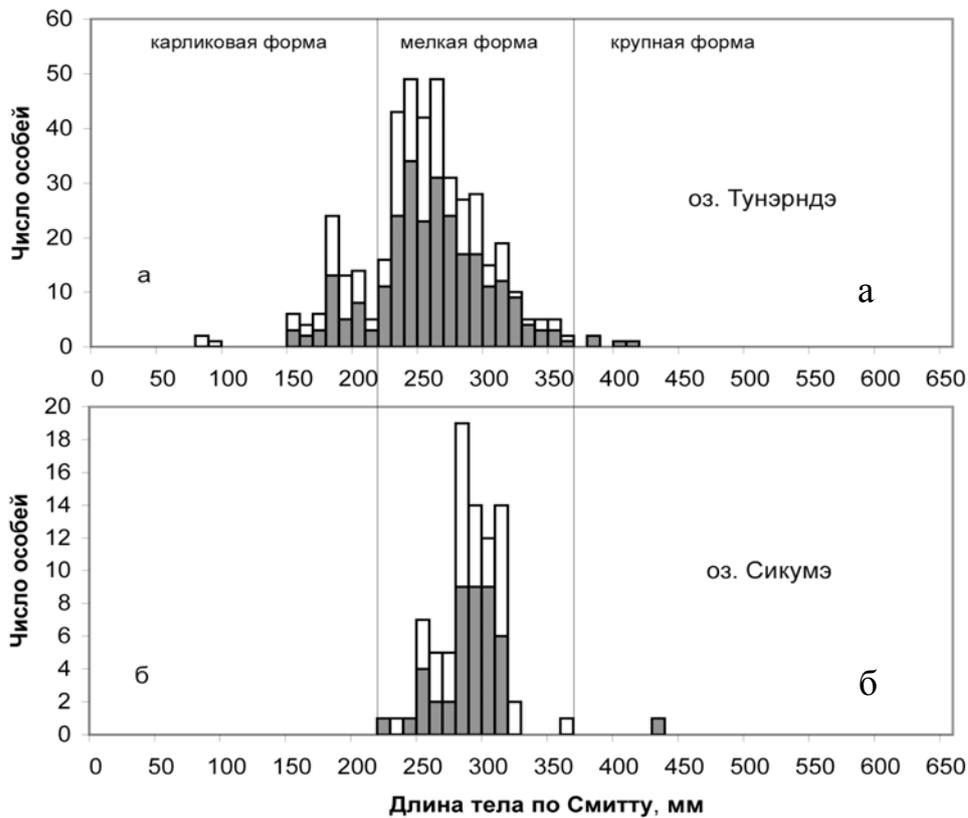


Рис. 69. Схема озер Турэрндэ и Сикумэ. Точками показано нерестилище карликового гольца.

Рис. 70. Распределение по длине тела гольцов из озер Турэрндэ (а) и Сикумэ (б). Вертикальными линиями показаны принятые границы между карликовой, мелкой и крупной формами. Обозначения как на рис.6.



Карликовая форма. Длина особей в выборке 15-22(19.1) см, масса 32-125(74.2) г. *D* 8-10 (9.3); *A* 7-9 (8.4); *P* 11-13 (12.0); *V* 7-9 (7.9); *rb1* 10-11 (10.6); *rb2* 10-11 (10.1); *sb* 26-30 (28.1); *ll* 119-130 (125.6); *vt* 62-65 (63.4); *pc* 29-38 (32.6).

Возраст и рост. Число особей, у которых был определен возраст, мало и позволяет дать лишь самую общую оценку возрастную структуру и роста карликовых гольцов. Возраст в уловах 6-13 лет, темп роста после 7 лет крайне низкий (рис. 71, табл. Б51).

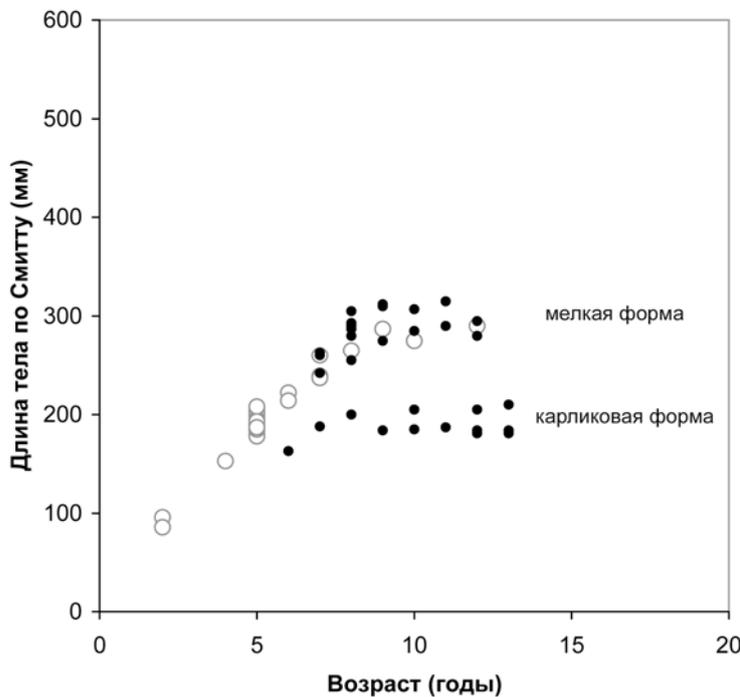


Рис. 71. Соотношение возраст-длина у гольцов из оз. Тунэрндэ. Длина тела определялась у фиксированных формалином (менее 22 см) и поваренной солью (более 22 см) особей. Обозначения как на рис. 7.

Размножение. 14-20 июля наблюдался пик нереста, нерестилище обнаружено в районе перешейка на глубине 8-10 м. Температура воды на нерестилище у дна 8.7° С (на перешейке на глубине 3-4 м - 8.8° С, в южной части озера на глубине 3-12 м - 7.5° С, на выходе из озера 9.6° С). Содержание кислорода у дна 8.05 мг/л - выше, чем в северной, наиболее широкой и глубокой части озера (на глубине 6 м - 6.70 мг/л, на глубине 19 м - 6.49 мг/л). Гольцы имели брачную окраску (ярко-красное или красно-желтое брюхо), на теле присутствовали мальковые полосы. Самцы и самки были представлены в уловах в равном соотношении (19:18) и не различались по размерам. Индивидуальная абсолютная плодовитость 89-225(146) икринок, относительная 1.34-2.18(1.77) икринок на грамм массы (n=7); диаметр зрелых ооцитов 4.3-4.7(4.5) мм (n=4). Возраст производителей в уловах 6-13 лет, преобладали особи старших

возрастных групп (11-13 лет). Впервые созревают, видимо, в 4-5 лет при длине около 15 см; после созревания все или почти все рыбы нерестятся ежегодно.

Распределение в озере. Повсеместно

Питание. По типу питания, видимо, бентофаги, хотя в период наблюдений основу питания составляли куколки хирономид, которые могли потребляться в разных слоях воды. Реже в желудках встречались личинки хирономид, водяные клещи, растительные остатки, собственная икра. Большая часть текущих особей не питалась, у готовых к нересту рыб степень наполнения желудков по сравнению с мелкой формой была невысока. Упитанность по Фультону 0.81-1.66(1.27) из-за наличия зрелых половых продуктов больше, чем у мелких гольцов; по Кларк 0.61-1.27(0.94).

Мелкая форма. В выборке из оз. Сикумэ длина 23-36.5(29.2) см, масса 130-435(239) г, в оз. Тунэрндэ у зрелых и созревающих особей 22.5-37(27.4) см и 90-530(211) г. *D* 9-10 (9.6); *A* 7-9 (8.0); *P* 11-13 (12.4); *V* 8; *rb1* 10-13 (11.4); *rb2* 10-12 (10.7); *sb* 25-30 (27.6); *ll* 125-135 (131.3); *vt* 62-66 (63.9); *pc* 36-44 (39.5).

Возраст и рост Возраст в выборке 2-12 лет, определен лишь у ограниченного числа особей из оз. Тунэрндэ (рис. 71, табл. Б51). Среди молодежи преобладали рыбы в возрасте 5 лет длиной 18-21(19.2±0.18) см и массой 52-84(70.3±1.85) г (n=20). Это единственная возрастная группа, для относительно точного определения размеров особей которой имеется адекватный материал; в других возрастах в связи с ограниченным количеством особей и изменением длины у фиксированных солью экземпляров размеры могут быть определены лишь приблизительно. В выборке также присутствовали три двухлетние особи длиной 8.6-9.6 мм и массой 6-10 г. Темп роста резко замедляется после 8 лет при длине около 27 см.

Размножение. Нерест, по сведениям, полученным от егеря Н.Г. Смородникова, происходит в середине октября сразу после ледостава. У особей с гонадами на IV стадии брюхо имело оранжево-красную, но не яркую окраску, остальные особи были серебристыми. В уловах из обоих озер немного преобладали самки, но соотношение полов значимо не отличалось от равного. Среди рыб длиной 22-37 см, при которой мелкая форма потенциально может размножаться, в озерах Сикумэ и Тунэрндэ треть (141 из 425 экз.) имела гонады на II, а остальные - на II-III, III и, реже, IV стадиях зрелости, причем в первой группе втрое преобладали самцы, а во второй - в два с

половиной раза самки. Видимо, у самцов гонады созревают несколько позднее, чем у самок, и некоторые самцы с гонадами на второй стадии зрелости, возможно, должны были созреть ближе к концу сезона.

Распределение в озере. Повсеместно. Молодь длиной до 10 см отмечена в ручье, соединяющем озера Сикумэ и Тунэрндэ и в истоке ручья Наледный, вытекающего из последнего.

Питание. В период сбора материала мелкие гольцы активно кормились, пища имелась практически во всех желудках. У особей длиной менее 22 см в желудках обнаружены исключительно личинки мошек (Simuliidae), которых они в большом количестве поедали в проточной части озера Тунэрндэ в районе истока ручья Наледный, где и были пойманы. Более крупные рыбы питались в основном бокоплавами, куколками хирономид и падающими на водную поверхность насекомыми, а также личинками хирономид, ручейников, веснянок, мелкими двустворчатыми моллюсками, водяными клещами. У некоторых особей, пойманных на нерестилище карликовых гольцов, желудки были целиком наполнены их икрой. Планктон, видимо, не играет в питании мелких гольцов, как и карликовых, сколько-нибудь существенной роли, основу питания и тех и других составляют бентос и сезонные компоненты пищи - куколочки хирономид, а у мелких также имаго амфибиотических и наземных насекомых. Упитанность мелких гольцов по Фультону в оз. Сикумэ 0.90-1.35(1.10), в оз. Тунэрндэ 0.76-1.53(1.13), по Кларк в оз. Сикумэ 0.73-1.12(0.95), в оз. Тунэрндэ у особей длиной более 22 см такая же: 0.68-1.23(0.96), а менее 22 см несколько ниже - 0.54-1.17(0.88).

Крупная форма. Фактически в настоящее время устойчиво воспроизводящейся крупной хищной формы в озерах нет, и лишь отдельные особи достигают относительно больших размеров. Возможно, как в некоторых других озерах (Alekseyev *et al.*, 1999; Алексеев и др., 2000б), они превращаются в крупных гольцов из мелких, вступающих в позднем онтогенезе в период ускоренного роста. Четыре крупных гольца из оз. Тунэрндэ и один из оз. Сикумэ имели длину 38.5-43.5(40.7) см и массу 520-900(738) г. Все они были самцами с гонадами на II-III (2 экз.), III (2 экз.) и IV (1 экз.) стадиях зрелости. У одного в желудке обнаружен карликовый голец длиной 18 см, еще у одного 36 г икры. Несомненно, что основу питания крупных гольцов составляет рыба - карлики и молодь гольца, с чем связана и их бóльшая, по

сравнению с мелкой формой, упитанность - по Фультону 10.7-1.52(1.27), по Кларк 0.90-1.31(1.08). По сообщениям рыбаков, ранее в озере попадались крупные экземпляры массой до 15 кг; как и в некоторых других озерах Якутии, где такие гольцы известны под названием "топь".

Различия форм. Внешне карликовые гольцы отличаются от сходной с ними по размерам молодежи мелких более массивным телом, более закругленной головой, бóльшим относительным размером глаз, более коротким и высоким хвостовым стеблем, более длинными плавниками. Различия этих группировок выявляются при одномерном анализе индексов промеров тела (по двум из них - длине основания анального плавника и длине грудного плавника коэффициент различия Майра (Майр, 1971) превышает значение 1.28) (табл. Б52) и при многомерном анализе гольцов по этим признакам методом главных компонент (рис. 72). Различия между карликовыми гольцами и молодежью выявляются по первой главной компоненте, основные положительные нагрузки на которую имеют индексы промеров плавников, минимальной высоты тела, длины головы, высоты верхней челюсти, антевентрального расстояния и диаметра глаза, а отрицательные - длины хвостового стебля и постдорсального расстояния (табл. Б53). Различия в пропорциях в целом соответствуют различиям между одноразмерными карликовыми и не-карликовыми гольцами из других популяций. В то же время, это соответствие не полное в силу межпопуляционной изменчивости пластических признаков. Так, по сравнению с карликовыми гольцами и молодежью мелких и крупных гольцов из оз. Даватчан, в оз. Тунэрндэ обе формы имеют более высокие тело и голову и более длинные челюсти (наиболее велики различия гольцов из двух озер по длине верхней челюсти). В отличие от форм из оз. Даватчан, между формами из оз. Тунэрндэ нет различий по антедорсальному, постдорсальному, пектоцентральному и вентроанальному расстояниям, но сильнее выражены различия по размерам плавников (за исключением длины основания анального, по которому различия больше в Даватчане), и имеются различия по высоте верхней челюсти. В оз. Тунэрндэ рыло у карликов длиннее, чем в оз. Даватчан, вследствие чего они не отличаются по этому признаку от молодежи мелкой формы. Карликовые и мелкие гольцы значительно различаются по числу жаберных лучей слева, чешуй в боковой линии и пилорических придатков (табл. 17).

Различия по последнему признаку особенно велики, однако в связи с плохой сохранностью пищеварительных трактов данные нуждаются в уточнении.

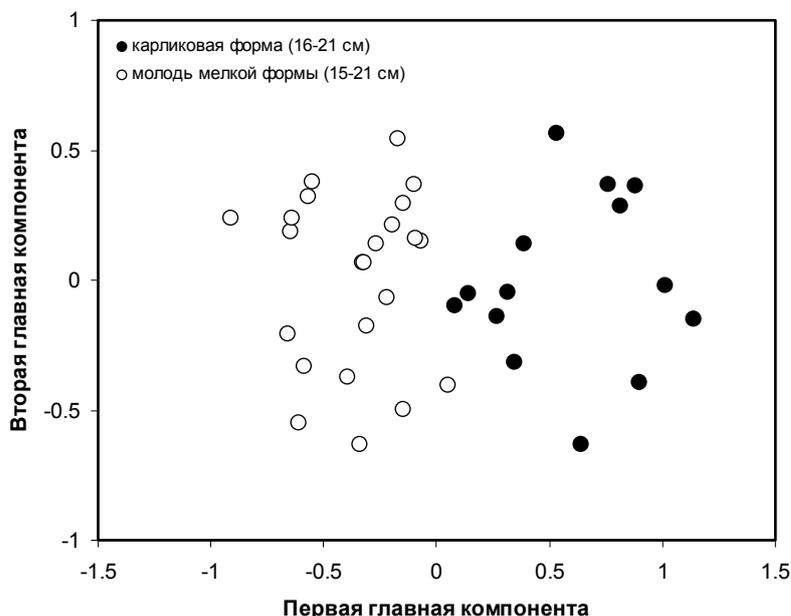


Рис. 72. Распределение гольцов из оз. Тунэрндэ в пространстве первых двух главных компонент (26 индексов промеров тела).

Таблица 17. Меристические признаки арктических гольцов из оз. Тунэрндэ

Признаки	Гольцы						rzh	CD
	Карликовые, n=14, АС 16-21 см			Мелкие, n=25, АС 22-32 см				
	lim	M±m	σ	lim	M±m	σ		
<i>D</i>	8-10	9.3±0.16	0.61	9-10	9.6±0.10	0.51	0.95	0.25
<i>A</i>	7-9	8.4±0.17	0.63	7-9	8.0±0.10	0.50	0.94	0.32
<i>P</i>	11-13	12.0±0.15	0.55	11-13	12.4±0.12	0.58	0.94	0.35
<i>V</i>	7-9	7.9±0.13	0.47	8-8	8.0±0.00	0.00	0.89	0.15
<i>rb1</i>	10-11	10.6±0.14	0.51	10-13	11.4±0.14	0.71	0.69	0.71
<i>rb2</i>	10-11	10.1±0.10	0.36	10-12	10.7±0.11	0.56	0.85	0.58
<i>sb</i>	26-30	28.1±0.32	1.21	25-30	27.6±0.26	1.32	0.92	0.19
<i>ll</i>	119-130	125.6±0.83	3.10	125-135	131.3±0.53	2.63	0.53	0.99
<i>vt</i>	62-65	63.4±0.20	0.76	62-66	63.9±0.17	0.86	0.94	0.30
<i>pc*</i>	29-38	32.6±0.97	3.23	36-44	39.5±0.62	2.64	0.37	1.17
		Среднее					0.80	0.50

* для карликовых n=11, для мелких n=18.

Примечание: при вычислении rzh значения *ll* сгруппированы в классы по 2, *pc* – по 3.

Обозначения как в табл. 2.

Общие замечания. Карлики из оз. Тунэрндэ нерестятся летом, как некоторые карликовые гольцы Забайкалья (в озерах Даватчан, Бол. Леприндо, Токко), на 3 месяца раньше, чем симпатричные гольцы мелкой формы. Это позволяет предположить наличие между ними высокой степени репродуктивной изоляции, в пользу которой свидетельствуют также некоторые, хотя и не очень большие, морфологические различия.

Озеро Джампа-Кюель (Дямпа-Кюель) (62°45' с.ш., 137°32' в.д.) расположено на высоте 622 м над уровнем моря в бассейне р. Восточная Хандыга, с которой его соединяет р. Тумат, впадающая в Вост. Хандыгу в 91 км от ее впадения в Алдан. Имеет 4 км в длину, 2.3 км в ширину, максимальная глубина 36 м, объем воды 0.078 км³. Котловина озера сформировалась, вероятнее всего, при таянии погребенного под мореной льда, с последующим локальным опусканием и наложением процессов термокарста. Она характеризуется асимметричным трапециевидным профилем с более крутым (до 30%) западным склоном. Днище котловины имеет эллипсовидную форму и представляет собой слабовогнутую, почти плоскую поверхность, плавно погружающуюся в западном направлении. Озеро разделено на западную и восточную акватории, соединенные узкой неглубокой перемычкой. По химическому составу вода в озере гидрокарбонатная кальциево-натриевая, мягкая, слабокислая, с минерализацией 271-316 мг/л при рН 6.0-6.4. В осенне-зимний период воды озера питают наледь ручья Кемюс-Юрях (А.Ф. Кириллов, личное сообщение). В нашем распоряжении имелся один крупный голец (самец с гонадами на IV стадии зрелости) длиной по Смиуту 525 мм и массой 2100 г., переданный А.Ф. Кирилловым (рис. А40). Он имел следующие признаки: *D* 10, *A* 9, *P* 12, *V* 8, *sb* 30, *rb1* 11, *rb2* 11, *ll* 124, *vt* 64. Эта особь имела яркую красно-оранжевую брачную окраску, желудок был пуст.

4.2.2. Арктические гольцы из верховий бассейна Яны

Озеро Улахан-Силян-Кюель (65°18' с.ш., 130°10' в.д.) длиной 8.1 км, шириной 1.4 км, глубиной более 50 м, расположено в отрогах Верхоянского хребта на высоте 759.1 м над ур. м., связано протокой (3 км) с оз. Куччугуй-Силян-Кюель, из

которого вытекает р. Силян, впадающая в левый приток Яны р. Дулгалах. Котловина озера тектонического происхождения. В озере помимо гольца отмечены острорылый ленок *Brachymystax lenok*, хариус *Thymallus arcticus*, щука *Esox lucius* и налим *Lota lota*. Гольцы выловлены в марте 2001 г на зимнюю удочку из-под льда Л.Винокуровым, заморожены и переданы автору для обработки Ф.Н. Кирилловым (ЯО Госрыбцентра), результаты опубликованы в совместной работе (Осинов и др., 2003).

Состав выборки По опросным данным, в озере встречаются гольцы длиной до 1 м, однако все особи в улове соответствуют по размерам карликовой форме. Наличие симпатрических форм вероятно, но не доказано.

Карликовая форма. Длина в выборке по Смитту 156-207 мм, масса 28-69 г. *D* 9-10 (9.7); *A* 7-9 (8.5); *P* 12-14 (13.0); *V* 7-9 (8.0); *rb1* 10-13 (11.4); *rb2* 10-12 (10.7); *sb* 29-35 (32.0); *ll* 118-131 (124.0); *vt* 61-65 (63.3); *pc* 27-41 (34.1). Длина наибольшей жаберной тычинки 9.5-14.8 (12.4)% длины головы. По внешнему виду большинство рыб сходно с «планктоноядными», или «пелагическими» формами гольцов, описывавшимися в разных частях ареала (Barbour, 1984; Gardner *et al.*, 1988; Sandlund *et al.*, 1992; Adams *et al.*, 1998). Тело прогонистое, хвостовой стебель низкий, длинный, голова коническая, относительно небольшая, рот небольшой, челюсти равной длины, верхняя прямая, не достигает вертикали заднего края глаза. Плавники короткие, хвостовой выемчатый, с заостренными лопастями. На теле выше и ниже боковой линии мелкие (меньше диаметра зрачка) светлые пятна, у некоторых особей весьма многочисленные, реже пятна отсутствуют. На боках 9-11 слабо различимых мальковых полос.

Возраст и рост. Возраст 5-13 лет. Темп роста крайне низкий, начиная с 6 лет приросты длины и массы незначительны. В связи с этим на имевшемся в нашем распоряжении ограниченном материале стабильного увеличения этих показателей с возрастом не прослеживается (Табл. 54). Объединяя рыб в возрасте 6-8 лет (средний возраст 6.7 лет, n=17) и 9-11 лет (средний возраст 9.8 лет, n=15), получаем для этих двух групп среднюю длину особей, соответственно, 181 и 190 мм и среднюю массу 49.7 и 51.2 г, т.е. годовые приросты длины тела в возрасте 7-10 лет составляют около 3 мм, а массы – около 0.5 г.

Размножение. Соотношение численности самцов и самок в выборке близко к 1:2, что, очевидно, связано с меньшей продолжительностью жизни самцов (средний возраст в выборке 6.7 лет, у самок – 9.2 года). Впервые созревают в возрасте 5 лет или ранее (единственная пятигодовалая особь в выборке была зрелым самцом). В полости тела некоторых самок обнаружены остаточные резорбирующиеся икринки и их оболочки, оставшиеся после прошлого (видимо, осеннего) нереста.

Питание. Планктофаги, во всех желудках, содержащих пищу (90%), обнаружен планктон, в одном из них также личинки хирономид.

Общие замечания. По данным аллозимного анализа (Осинов и др., 2003), гольцы из оз Улахан-Силян-Кюель обнаружили сходство с гольцом Таранца с Чукотки, в то время как по морфологии они резко от него отличаются и сближаются с многотычинковыми гольцами из внутренних водоемов Сибири, в частности, Забайкалья, верхней Индигирки и Алдана. Анализ митохондриальной ДНК также не подтвердил их близости с гольцом Таранца: гольцы из бассейна Яны, в т.ч. из оз. Улахан-Силян-Кюель, вместе с другими гольцами континентальных горных районов Восточной Сибири (за исключением бассейна Колымы) относятся к евроазиатской филогенетической группе (см. раздел 5.3.2.), а голец Таранца – к арктической (Brunner *et al.*, 2001).

Озеро Кегюлюк (67° 52' с.ш. 130°17' в.д., размер 2.8*0.6 км, высота 668 м над ур.м.) расположено в 7 км от пос. Батагай-Алыта, соединяется небольшим (ок. 12 км) ключом с р. Улахан-Саккырыр, притоком р. Бытантай. В распоряжении автора имелось 3 экз. гольца, переданных А.Ф. Кирилловым (ЯО Госрыбцентра), длиной 23-26.5 см и массой 130-170 г. *P* 12-13 (12.5); *V* 8; *rb1* 10-11 (10.7); *rb2* 10-11 (10.3); *sb* 28-30 (29.3); *ll* 127-130 (128.7); *vt* 65; *pc* 34-39 (37). Самка длиной 26.5 имела гонады на 4 стадии зрелости, т.е. созрела в интервале размеров мелкой формы, два других экземпляра были незрелыми.

Озеро Лыбалах (66° 45' с.ш. 128°25' в.д., размер 10*1 км, высота 936 м над ур.м.) расположено в отрогах Орулганского хребта. Из озера вытекает р. Кюннях-Лыбалах, впадающая в р. Бытантай. Здесь обитают крупная и мелкая формы гольца. Жаберных тычинок 24(?)–30, у крупных гольцов тычинки короткие и тупые, у мелких

длинные и тонкие. Крупная форма хищник, питается мелким гольцом, сильно заражена дифиллоботриозом. Иные сведения о гольцах отсутствуют.

4.2.3. Арктические гольцы из верховой бассейна Индигирки

Бассейн р. Кобюма

Озера Кобюма-1 и Кобюма-1а (Угловое). Два небольших озера (0.5*0.25 и 0.6*0.15 км; 63°13.5'с.ш. 139°38' в.д. и 63°16 с.ш. 139°39'в.д.), расположенные на высоте, соответственно, 1260 и 1380 м над уровнем моря в верхнем течении р. Кобюмы (Кюбюме), притока р. Сунтар, впадающего в р. Кюенте, приток Индигирки. Озера находятся недалеко от трассы Хандыга-Магадан в районе метеостанции Восточная, примерно в 12 км от водораздела с бассейном Лены, где самые верховья Кобюмы подходят на 0.5 км к озеру Сикумэ, относящемуся к бассейну Алдана. Девять гольцов из первого и пять из второго озера собраны в 2002 и 2003 годах начальником метеостанции Д.Н. Красавиным и переданы автору О.Л. Макаровой (ИПЭЭ РАН).

Состав выборки. В оз. Кобюма-1 отмечена карликовая форма, гольцы из оз. Кобюма-1а относятся к мелкой или крупной форме. Состав форм в озерах нуждается в уточнении.

Карликовая форма из оз. Кобюма-1. Длина особей в выборке 12-22(17.2) см. масса 16-90(54.6) г. *D* 8-9 (8.7); *A* 7-8 (7.6); *P* 11-12 (11.6); *V* 7-8 (7.6); *rb1* 10-12 (11.0); *rb2* 10-11 (10.6); *sb* 25-28 (26.3); *ll* 122-127 (125.2); *vt* 60-63 (61.9); *pc* 32-41 (36.9). У одного экземпляра в трех местах сращены по 2 и в одном месте (хвостовой отдел) – 7 позвонков, что свидетельствует о неблагоприятных условиях развития.

Гольцы из оз. Кобюма-1а. Длина особей в выборке 17-27.5(21) см, масса 46-267(116.8) г. *D* 8-9 (8.6); *A* 8; *P* 12; *V* 7; *rb1* 11-12 (11.6); *rb2* 10-12 (11.2); *sb* 26-28 (26.8); *ll* 126-129 (127.6); *vt* 63-64 (63.4); *pc* 35-41 (38.2).

Возраст и рост. Возраст рыб в выборке из оз. Кобюма-1 3-11 лет, наиболее молодая особь (3 года) имела длину 12 см, три особи в возрасте 6-8 лет – 15-16 (15.6) см и четыре особи в возрасте 9-11 лет – 17-22 (19.3) см, что в целом соответствует темпу роста карликовой формы из ряда других озер. В выборке из оз. Кобюма-1а одна

особь в возрасте 3 лет имела длину 17 см и четыре особи в возрасте 4 года – 17-27.5 (22) см, темп роста существенно выше, чем у карликовой формы и соответствует темпу роста мелкой или крупной формы, однако отсутствие в улове зрелых особей не позволяет судить о принадлежности этих особей к одной из них.

Размножение. В выборке из оз. Кобюма-1 пять самцов в возрасте 6-11 лет имели гонады на IV стадии зрелости, четыре самки (3,8,9,10 лет) имели незрелые гонады.

Питание. Гольцы из оз Кобюма-1 – бентофаги, питаются личинками хирономид, ручейников, бокоплавами, мелкими двустворчатыми моллюсками. У одного экземпляра в желудке обнаружена рыба (сеголеток хариуса). У всех гольцов из оз. Кобюма-1а в желудках содержалась рыба (гольяны), у одного – также личинки хирономид и ручейников.

Различия гольцов из озер Кобюма-1 и-1а. Несмотря на малочисленность выборок, различия по числу позвонков гольцов из двух озер значимы ($p < 0.001$).

Общие замечания. Наиболее малотычинковые из всех известных гольцов континентальных горных районов Сибири.

Озеро Кобюма-2. Безымянное озеро (1*0.8 км, 63°27' с.ш., 140°23' в.д.), расположенное на высоте 1196 м над уровнем моря в бассейне среднего течения р. Кобюмы (Кюбюме) в 2 км к северу от трассы Хандыга-Магадан, примерно в 10 км к западу от пос. Кюбеме. Через систему более мелких озер в верховьях ручья Слепой оно соединяется (или соединялось ранее?) с р. Луговой, впадающей в р. Кобюма примерно в 100 км ниже по течению от озер Кобюма-1 и Кобюма-1а.

В распоряжении автора имелись два крупных гольца (АС 432 и 465 мм, масса порки 1150 и 1180 г) , пойманных в 2002 г. и переданных А.Ф. Кирилловым (ЯО Госрыбцентра). *D* 8-9; *A* 8; *P* 12; *V* 8; *rb1* 11; *rb2* 10-11; *sb* 30-32; *ll* 127-129; *vt* 63-64. Длина наибольшей жаберной тычинки 6.7-8.1% длины головы. У обоих экземпляров спина серая, брюхо розовое, на боках розовые пятна. Щеки, верхний край нижней челюсти желтые, кончик нижней челюсти серый, грудные, брюшные, анальный плавники красные, с серой областью в передней части, передние лучи белые; спинной плавник серый. Челюсти равной длины, верхняя прямая или чуть загнутая вниз, заходит за вертикаль заднего края глаза, крюк и выемка на челюстях выражены слабо.

Возраст обоих экземпляров 7 лет; таким образом, эти гольцы характеризуются высоким темпом роста и, скорее всего, являются хищниками.

Бассейн р. Чибгалах

Озеро Кенгре. (66°04 с.ш., '141°25'в.д.) размером 1.2*0.2 км расположено на высоте 830 м над ур.м. в бассейне притока Индигирки р. Чибгалах, с которым его соединяет ручей длиной около 3 км. В этом озере в декабре 2002 г было поймано 5 экз. гольца и еще один экз. – в 2004 г., эти рыбы были переданы автору А.Ф. Кирилловым (ЯО Госрыбцентра).

Состав выборки. В выборке представлены 4 экземпляра мелкой и 2 экземпляра крупной формы.

Мелкая форма. Длина в выборке 24-30 (27.0) см, масса порки 84-222 (152) г. *D* 9-10 (9.3); *A* 7-9 (8.0); *P* 12-13 (12.3); *V* 7-8 (7.8); *rb1* 12-13 (12.3); *rb2* 11-12 (11.3); *sb* 30; *ll* 123-130 (127.5); *vt* 62-64 (63.3); *pc* 37-48 (40.8). Спина серая, у двух более крупных особей бока и брюхо розовые, на хвостовом стебле просматриваются мальковые пятна, нижняя часть жаберной крышки, верхние жаберные лучи, нижняя челюсть и задняя часть верхней челюсти желтые; у двух более мелких особей бока серые, брюхо белое, желтого цвета на жаберной крышке и челюстях нет, мальковые пятна видны по всему телу, за исключением самых первых. На боках розовые пятна со зрачок или меньше. Спинной и хвостовой плавники серые, грудной и анальный – красно-серые, брюшной красный, белая окраска первых лучей в грудных, брюшных и анальных плавниках выражена слабо. Голова закругленная, челюсти равной длины, верхняя прямая или слегка загнутая вниз, заходит за вертикаль середины глаза, но не достигает вертикали его заднего края. Крюк и выемка на челюстях отсутствуют.

Возраст и рост. Возраст четырех изученных рыб 9-15 лет, самый мелкий экземпляр (24 см) имел возраст 12, а самый крупный (30 см) – 11 лет.

Размножение. Три из четырех экземпляров (два из них – самки) имели выбитые гонады, их состояние свидетельствовало о недавнем нересте. В желудке гольца крупной формы, пойманного вместе с гольцами мелкой в декабре 2002 г., была обнаружена икра гольца, предположительно мелкой формы, диаметром 5.2-5.9(5.6)

мм желтого цвета. Таким образом, нерест мелкой формы, видимо, происходит в ноябре-декабре.

Питание. В желудках обнаружен планктон.

Крупная форма. Длина 2 экземпляров 46 и 55 см, масса 970 и 2450 г. *D* 8-9; *A* 8; *P* 12-13; *V* 8; *rb1* 12; *rb2* 11-12; *sb* 28; *ll* 132 (1 экз.); *vt* 63-64; *pc* 39. Возраст экземпляра длиной 46 см (самец с незрелыми гонадами) – 18 лет, второй экземпляр – отнерестившаяся самка, возраст не определен. В желудках обнаружена молодь гольцов длиной 16-18 см, у первого экземпляра также икра мелкой формы (?) гольца.

Озеро Урасалах-Кюель (66°01'66°01' 2*0.9 км, 930 м над ур. моря). Расположено в бас. р. Чибгалах, соединяется ручьем с р. Кутур, впадающей четырьмя километрами ниже в р. Чибгалах примерно в 20 км ниже по течению от впадения ручья, вытекающего из оз. Кенгре. В 2004 г. здесь было поймано 10 экз. гольца, которые были переданы автору А.Ф. Кирилловым (ЯО Госрыбцентра).

Состав выборки. В выборке представлены мелкая (9 экз.) и крупная (1 экз.) формы.

Мелкая форма. Длина в выборке 27-37 (32.2) см, масса 192-407 (304) г. *D* 9-10 (9.1); *A* 7-9 (8.0); *P* 12-13 (12.9); *V* 7-9 (8.0); *rb1* 11-14 (12.4); *rb2* 9-12 (10.9); *sb* 37-42 (38.7); *ll* 128-134 (131.0); *vt* 64-66 (64.8); *pc* 33-44 (38.1). Четыре половозрелых экземпляра (все самки) имели длину 33-37 см, у пяти более мелких особей длиной 27-32 см гонады были незрелыми. Несмотря на большое число жаберных тычинок, характерное для гольцов-планктофагов, основу питания составляют бокоплавцы, в желудках обнаружены также личинки хирономид и ручейников. Отмечена невысокая зараженность дифиллоботриозом.

Крупная форма. Единственный крупный голец (зрелый самец длиной 42.5 см и массой 764 г) имел *D* 9; *A* 9; *P* 13; *V* 8; *rb1* 13; *rb2* 11; *sb* 37; *ll* 133; *vt* 65; *pc* 39. Он был сильно заражен дифиллоботриумом, желудок был пуст.

Замечания по бассейну Индигирки. Несмотря на ограниченность сборов в бассейне Индигирки, очевидно, что здесь имеется целый ряд горных озер, населенных арктическим гольцом, и, по крайней мере, в некоторых из них встречаются симпатрические формы. Имеющиеся данные свидетельствуют о большом морфологическом разнообразии гольцов, в частности, по меристическим признакам

(рис. 73). Наибольшие нагрузки на первую ГК, по которой в основном идет разделение на рисунке, имеют число лучей в грудном плавнике (0.902), жаберных тычинок (0.884) и позвонков (0.846).

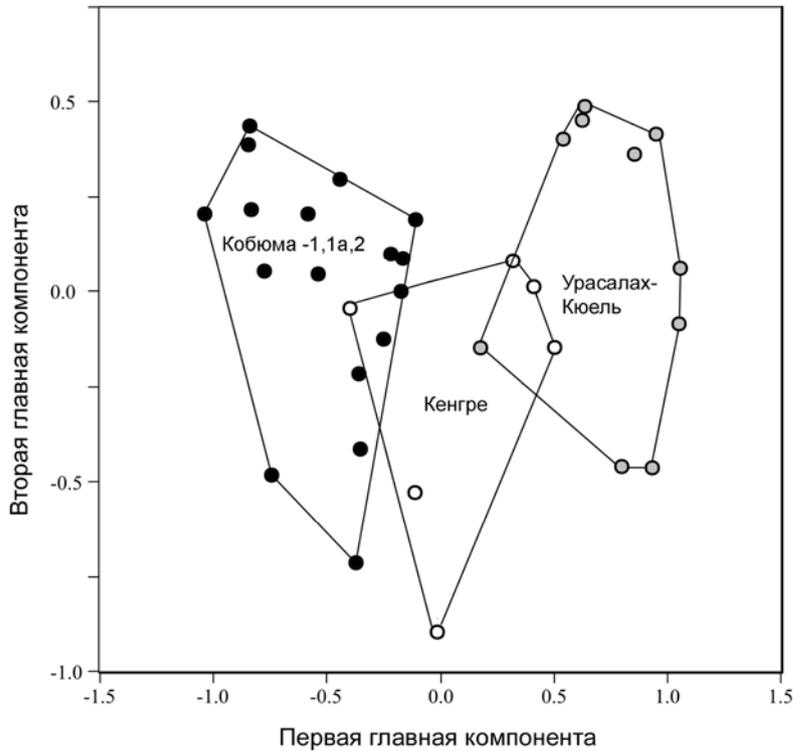


Рис. 73. Распределение гольцов из бассейна Индигирки в пространстве двух первых главных компонент (10 меристических признаков)

4.2.4. Арктические гольцы из верховий бассейна Колымы

Гольцы из озера Черечень были собраны С. Захаровым по просьбе А.Ф. Кириллова (ЯО Госрыбцентра) и переданы последним для обработки автору и П.К. Гудкову, полученные данные вошли в совместную публикацию (Гудков и др., 2003). Материал по гольцам из двух других озер в бассейне Колымы (Джульетта, Макси), представленный в этой статье, собирался и обрабатывался П.К. Гудковым без участия автора и в данный раздел не включен.

Озеро Черечень (Серечень, Прозрачное) ($65^{\circ}06.5'$ с.ш., $148^{\circ}16'$ в.д.) длиной 1.9 км, шириной 0.6 км и глубиной до 13 м расположено на высоте 794 м над ур.м. на осевой линии Момского хребта, в межгорной котловине. Из него вытекает ручей Серечен, впадающий в р. Рассоха, которая в свою очередь впадает в р. Ясачная -

левый приток р. Колымы. Дно каменистое, прозрачность воды высокая. Ихтиофауна озера слабо изучена, кроме арктического гольца отмечен налим.

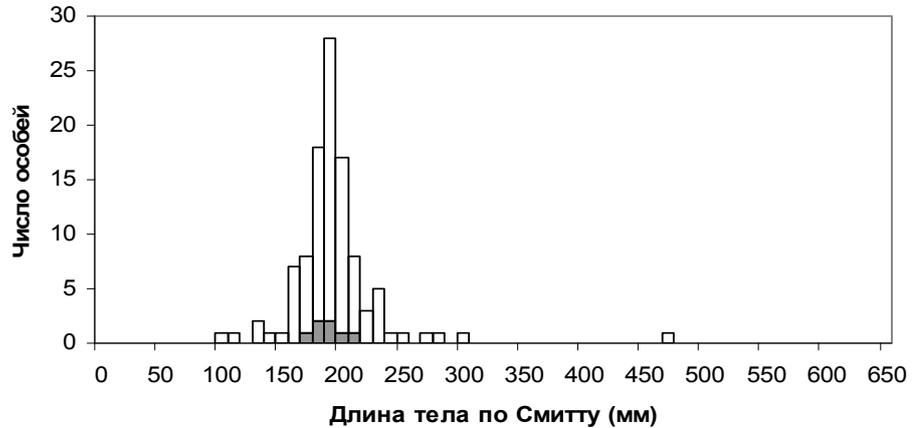


Рис. 74. Распределение арктических гольцов из оз. Черечень по длине тела. Обозначения как на рис. 6.

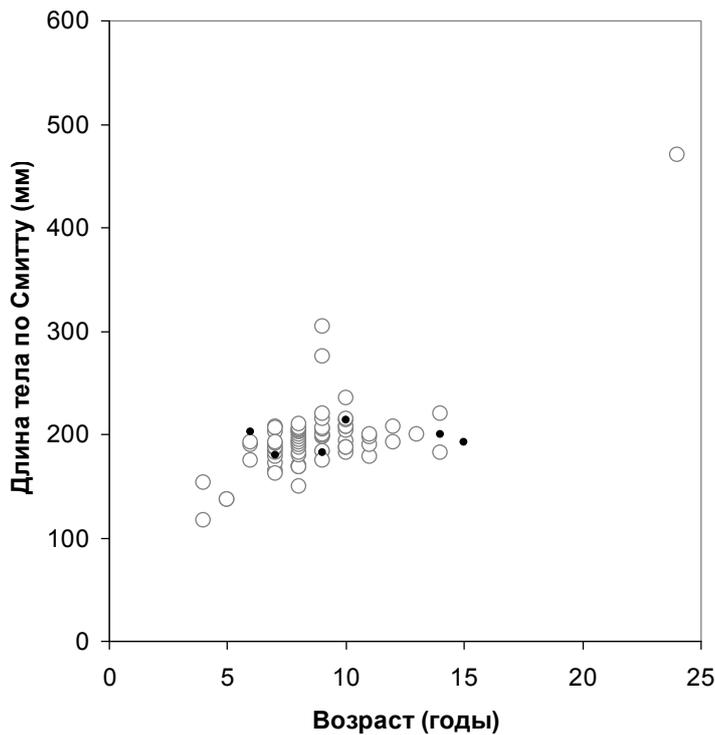


Рис. 75. Соотношение возраст-длина у арктических гольцов из оз. Черечень. Обозначения как на рис. 7.

Состав выборки. У большинства рыб гонады были в состоянии покоя (стадия II), что и следовало ожидать у осеннерестующих гольцов ранней весной (март), когда была собрана выборка. Два самца имели гонады на II-III стадии, а у 5 (9%) самок в полости тела была обнаружена остаточная икра. Эти гольцы ($AC < 22$ см) могут быть отнесены к карликовой форме, к ней же мы отнесли остальных тугорослых рыб длиной до 23.5 см. Три быстрорастущие рыбы длиной 27-47.5 см

были отнесены к крупной форме (рис. 74, 75). Семь рыб длиной 23.5-28 см, у которых не определялся возраст, не были отнесены ни к одной из форм.

Карликовая форма. Длина в уловах 11-23.5 (19.1) см, масса 8-93 (56.0) г. *D* 9-10 (9.5). *A* 7-9(8.2); *P* 12-14 (12.8); *V* 7-8 (7.9); *rb1* 11-13(11.7). *rb2* 10-12(11.1); *sb* 31-39(34.0); *ll* 119-130(129.9); *vt* 62-65(63.6); *pc* 32-48(37.6). Длина наибольшей жаберной тычинки 6.1-14.6 (9.4)% длины головы.

Возраст и рост. Возраст в выборке 4-15 лет, преобладают рыбы в возрасте 7-10 лет. Рост медленный, с возраста 6 лет он еще более замедляется (рис. 75, табл 55).

Размножение. Судя по ширине годовых зон на отолитах и возрасту самок с остаточной икрой в полости тела (6-15 лет), впервые созревают в возрасте 6-7 лет; нерестятся, видимо, осенью.

Питание. Планктофаги. Питались неактивно, пища (зоопланктон, в редких случаях личинки амфибиотических насекомых и бокоплавыв) обнаружена в желудках лишь 39% особей, средняя степень наполнения желудков составила 1.4 балла. Все проанализированные особи были заражены дифиллоботриозом, причем многие из них (около 20%) столь значительно, что внутренние органы оказались «спяными», а пилорические придатки сильно утолщенными.

Крупная форма. В уловах представлена тремя незрелыми самцами длиной 27.5, 30.5 и 47.5 мм, массой, соответственно, 199, 213 и 1050 г, первые два имели возраст 9, последний - 24 полных года. Последний экземпляр, единственный из всех гольцов в выборке, имел слабо развитый брачный наряд. У всех трех рыб в желудках обнаружены карликовые гольцы длиной 130-150 см. По крайней мере, какие-то из 7 незрелых особей длиной 23.5-28.3 мм и массой 90-209 г, у которых не был определен возраст и которые не были отнесены ни к одной из двух форм, скорее всего, также принадлежат к крупной форме.

Общие замечания. Гольцы из оз. Черечень представляют интерес, в частности, в связи с вопросами родственных отношений между гольцами арктической группы из бассейнов Колымы и Охотского моря. Для выяснения отношений их сходства по морфологии мы (Гудков и др., 2003) провели сравнение гольцов из озер Джульетта и Черечень (бас. Колымы) с гольцами из оз. Бол. Мак-Мак и Элекчанских озер (охотоморский бассейн). Первые по сравнению со вторыми имеют меньше

позвонков, чешуй в боковой линии и больше жаберных тычинок. Большое число жаберных тычинок отмечено и у гольцов из оз. Дарпир из бассейна Колымы (Шапошникова, 1971). В анализ были также включены гольцы из оз. Нерка, в настоящее время принадлежащего к бассейну Охотского моря, хотя по сообщению М.Б. Скопеца, геоморфологические особенности его окрестностей явно указывают на то, что в недалеком геологическом прошлом оно соединялось с р. Джеланджа (приток р. Сугой) и имело сток в Колыму. По числу жаберных тычинок и чешуй в боковой линии этот голец близок к гольцам из бассейна р. Колымы, хотя по числу позвонков (насколько можно судить по одной особи) оказывается ближе к гольцам из бассейна Охотского моря. В дендрограмме сходства, построенной по меристическим признакам, он попадает в кластер гольцов из бассейна р. Колымы (рис. 76). С этим кластером объединяется и нейва (*S. neiva sensu* Таранец (1933)) из озер Уегинское и Корраль (бассейн р. Охоты), которая имеет, подобно гольцам из бас. Колымы, большое число жаберных тычинок и малое число позвонков (Волобуев 1976, 1977).

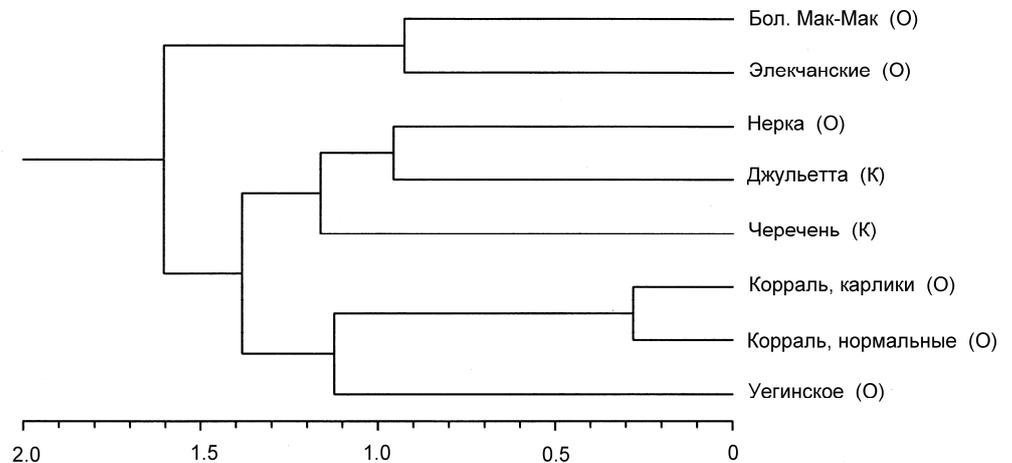


Рис. 76. Дендрограмма сходства гольцов из некоторых популяций охотско-колымского региона по 10 меристическим признакам, построенная методом UPGMA. Данные по гольцам (нейве) из озер Уегинское и Корраль взяты из работ В. В. Волобуева (1976, 1977).

По данным рестрикционного анализа мтДНК (Радченко, 2003), гольцы из бассейна Охотского моря (из озер Бол. Мак-Мак, Элекчанские, нейва из оз.

Уегинское) генетически близки друг к другу и к мальме *S. malma* из р. Ола, а гольцы из бассейна Колымы (озера Джульетта, Макси) принадлежат к другой филогенетической группе, в которую входит также голец Таранца с Чукотки. Предполагается, что арктические гольцы бассейна Охотского моря дивергировали от общего с мальмой предка, происходящего из бассейна Тихого океана, а гольцы из бассейна Колымы и с Чукотки сформировались в бассейне Северного Ледовитого океана. В то же время, по нашим данным (Alekseyev *et al.*, 2009а, см раздел 5.3.2.), гольцы из оз. Черечень имеют гаплотип контрольной области мтДНК, относящийся к берингийской филогенетической группе *sensu* Brunner *et al.*, 2001, характерной для мальмы.

Очевидно, что по меристическим признакам гольцы Охотско-Колымского региона группируются иначе, чем по типам мтДНК; подобное отсутствие связи между морфологической и генетической дивергенцией у гольцов отмечалось и ранее (Осинов и др., 2003). В бассейне верхней Колымы отмечены только многотычинковые и малопозвонковые арктические гольцы, а в бассейне Охотского моря - как малотычинковые и многопозвонковые (из озер Бол. Мак-Мак, Элекчанские), так и многотычинковые и малопозвонковые (нейва из озер Уегинское, Корраль). Более того, голец Таранца, входящий в выделяемую Радченко (2003) колымско-чукотскую филогенетическую группу, имеет, как гольцы из некоторых охотоморских популяций, много позвонков и мало жаберных тычинок (Черешнев, 1978, 1979, 1982). Таким образом, и охотоморские, и колымско-чукотские гольцы представляют собой морфологически разнородные группы. Можно полагать, что в ряде случаев сходные фенотипы, выявляемые в этих двух группах, возникли независимо в результате параллельной эволюции. Нельзя также исключить проникновение гольцов из одного бассейна в другой в результате перехвата верховий рек. В таком случае сходство гольцов из озера Нерка, а, возможно, и нейвы из из озер Уегинское и Корраль с гольцами из бассейна Колымы объясняется родством; для прояснения этого вопроса необходимы дальнейшие генетические исследования.

4.3. Арктические гольцы архипелага Северная Земля

Сведения об арктических гольцах, населяющих водоемы российских островов

Северного Ледовитого океана, крайне скудны. Известно (Берг, 1948; Бурмакин, 1957), что проходная форма этого вида заходит в реки островов Колгуев, Новая Земля, Вайгач, Шхеры Минина, Большой Бегичев, Преображения, Новосибирских (но на о-ве Столбовом отсутствует – Рутилевский, 1963), Айон. Биология и морфология проходных гольцов ледовитоморских островов России изучалась лишь в водоемах Новой Земли (Есипов, 1935, 1952; Слостников, 1935; Ретовский, 1935); имеются также данные по аллозимной изменчивости гольцов о-вов Колгуев и Котельный (Политов и др., 1998). Жилая озерная форма пока отмечена только на Новой Земле (Агапов, 1937; Агапов, Топорков, 1937; Александрова, Зубков, 1937), хотя она распространена на островах, принадлежащих Норвегии (Skreslet, 1973; Klemetsen *et al.*, 1985; Svenning, Borgstrøm, 1995) и Канаде (Reist *et al.*, 1995). Считалось, что на архипелаге Северная Земля гольцов нет (Есипов, 1937; Бурмакин, 1957), однако Большианов и Макеев (1995) отмечают арктического гольца среди позвоночных животных островов Большевик и Октябрьской Революции, но каких-либо сведений о нем не приводят.

Гольцы были собраны в 1998 г. (у этих гольцов определяли только длину и наибольшую высоту тела, содержимое желудков, отмечали окраску) и 2000 г. О.Л. Макаровой (ИПЭЭ РАН) при содействии начальника Северо-Земельской партии Центральной арктической геолого-разведочной экспедиции А.Г.Листкова и гл. инженера партии В.А.Ишкова в небольшом (0.75*0.5 км) изолированном безымянном озере (78°15' с.ш., 103°00' в.д.), расположенном в южной части о. Большевик в 4 км от берега моря, в 2.5 км к западу от р. Шумной и в 8.5 км от бывшей полярной станции “Солнечная” на высоте около 50 м над уровнем моря. В озеро впадают два временных ручья (существуют до середины августа), питающихся водой снежников, в конце июля из озера вытекает временный ручей. Дно песчаное, водная растительность отсутствует. Гольцы были переданы для обработки автору и Э.М. Смириной (ИБР РАН), результаты изложены в совместной публикации (Алексеев и др., 2003)

Состав выборки. В небольшой выборке представлены карликовая и крупная формы гольца (рис. А41, А42), значительно различающиеся по размеру и темпу роста.

Карликовая форма. Длина по Смитту в уловах 19.6-21.4 (20.2) см, масса 78-112 (95) г. Описание (дается по 6 экз). *D* 9-11(9.8), *A* 7-9(8.3), *P* 12-13(12.3), *V* 7-8(7.5), *rb1* 10-11(10.8), *rb2* 10-11(10.3), *sb* 27-29(28.0), *ll* 125-135(128), *vt* 63-64(63.3), *pc* 35-45(40.2). Голова закругленная, 20-23% длины тела, у самцов больше, чем у самок,

рыло тупое; челюсти равной длины или нижняя несколько короче; верхняя челюсть прямая, широкая, ее задний край не заходит за вертикаль заднего края глаза, глаз большой (21-24% длины головы). Жаберные тычинки короткие, 6.9-8.0(7.3) % длины головы. Высота спинного плавника у самцов (2 экз.) 16-17% длины тела, у самок (4 экз.) 11-16%, анального - соответственно, 14-16% и 13-14 %, длина грудного 18-19% и 15-17%, брюшного 13-14% и 12-13%. Хвостовой плавник выемчатый, лопасти закругленные. По пропорциям тела существенно не отличаются от карликовых гольцов из большинства других водоемов. Окраска тела довольно тусклая: спина и бока серые, брюхо светлое, желтоватое. На боках у части особей имеются округлые светлые желтоватые пятна – выше боковой линии около тридцати мелких, меньше диаметра зрачка, ниже боковой линии – около десяти пятен размером со зрачок или чуть больше. У части особей пятна отсутствуют. Мальковые полосы слабо проступают у некоторых экземпляров. Спинной и хвостовой плавники серые, парные и анальный оранжевые, по переднему краю брюшных и анального плавников белая кайма.

Возраст и рост. Возраст в уловах 13-15 лет, темп роста низкий.

Размножение. Самцы (2 экз.) имели гонады IV стадии зрелости, самки – II-III (1 экз.), III (1 экз.) и VI-II (2 экз.) стадиях. У последних двух самок в полости тела имелось по 1 остаточной икринке от прошлого нереста, имевшего место, судя по состоянию гонад, в предыдущий сезон. Можно полагать, что карликовая форма нерестится поздней осенью.

Питание. У двух особей в желудках обнаружено по несколько личинок хирономид, у остальных желудки пусты. Упитанность по Фультону 1.00-1.33(1.15).

Крупная форма. Длина особей в уловах 35.2-50.1(43.7) см, масса 3 экз. длиной 35.2-41.3 см – 492-947(766) г. Описание (дается по 3 экз. – неполовозрелой самке, половозрелой самке и половозрелому самцу). *D* 9-10(9.3), *A* 8, *P* 12, *V* 7-8(7.7), *rb1* 10-11(10.7), *rb2* 10-11(10.3), *sb* 26-30(28.0), *ll* 138(1 экз.), *vt* 63-66(64.3), *pc* 35-38(37.3). Тело массивное, у половозрелого самца высокое, (максимальная высота 27% длины тела), у самок тело более прогонистое (максимальная высота 20-22% длины). Четыре особи в уловах 1998 г. также отличались очень высоким телом (максимальная высота 25-33% длины тела), их пол не определяли. Голова у самок небольшая (20-21% длины тела), закругленная, рыло очень тупое, у самца голова крупнее (24%), коническая, лоб

у всех широкий. Челюсти равной длины, верхняя челюсть прямая, ее задний край заходит за вертикаль заднего края глаза (у самца правая верхняя челюсть короче левой, с изгибом вниз – возможно, уродство). У самца спинной плавник (высота 19% длины тела) и брюшной плавник (длина 17% длины тела) больше, чем у самок (11-15% и 12-13%, соответственно), анальный и грудной у самца и самок примерно одинаковые (у всех особей высота анального 12-14%, длина грудного 16-18 % длины тела). Хвостовой плавник у всех усеченный. Спина, верхняя часть боков серые, нижняя часть боков, брюхо у самки светлые, желтоватые, у самца и двух особей из уловов 1998 г. ярко-желтые, нижняя челюсть, горло желтые; верхняя челюсть, кончик рыла, щеки, нижняя часть жаберной крышки и жаберные лучи желтовато-серые. Плавники серые, у некоторых особей грудные и брюшные с красновато-оранжевыми разводами или красновато-оранжевые в задней части. Белая кайма по переднему краю брюшных и анального плавников, у самца также по переднему краю грудных (у самки только белый кончик плавника), серовато-белая кайма по нижнему краю хвостового плавника. Ниже боковой линии в передней части тела (впереди вертикали начала спинного плавника) несколько желтоватых пятен, округлых и неправильной формы, размером со зрачок и меньше зрачка (отдельные чуть больше диаметра зрачка). Несколько мелких размытых пятен слабо просматривается в задней части тела и выше боковой линии. У двух экземпляров в выборке 1998 г. отмечено характерное уродство – сильно выпученные глаза (выступали из глазниц на 1 см). Высоким телом напоминает гольца Дрягина из водоемов Таймыра (Логашев, 1940, Савваитова и др., 1980, Павлов и др., 1999).

Возраст и рост. Длинноцикловые рыбы. Возраст неполовозрелой самки (длина 35.2 см) 14 лет, половозрелой (41.3 см) 29 лет, половозрелого самца (40.5 см) 33 года. Судя по ширине годовых слоев на срезах плавниковых лучей половозрелых самки и самца, в первую половину жизни они имели крайне низкую скорость роста (узкие годовые слои на срезах) и, видимо, были карликами (раздел 5.2.1.2).

Размножение. Гонады самки и самца были на IV стадии зрелости, что указывает на осенний нерест. Абсолютная плодовитость самки 1570 икринок, относительная – 1.85 икринки на 1 г массы, диаметр икры 4.0 мм (видимо, это не окончательный размер).

Питание. Бентофаги. В желудках обнаружены только личинки хирономид

Pseudodiamesa nivosa (п/сем. Diamesinae). Степень наполнения желудков значительно выше, чем у карликовых гольцов. Упитанность по Фультону 1.13-1.43(1.26).

Различия форм. Насколько можно судить по ограниченному материалу, крупная форма близка по меристическим признакам к карликовой. Видимо, она имеет несколько больше чешуй в боковой линии и позвонков, что соответствует направлению различий по этим признакам между симпатрическими крупными и мелкими гольцами из других частей ареала (Алексеев и др., 2000). Меньшая оценка среднего числа пилорических придатков у крупной формы по сравнению с карликовой, скорее всего, не отражает истинных различий форм, а является результатом малочисленности выборки, поскольку у крупной формы гольца пилорических придатков обычно бывает в среднем больше, чем у симпатрической карликовой.

Общие замечания. По меристическим признакам гольцы Северной Земли оказываются сходны с географически наиболее близкими к ним гольцами из водоемов п-ова Таймыр (Савваитова и др., 1980; Савваитова, 1989; Павлов, 1997; Павлов и др., 1999) и, видимо, произошли от проходных таймырских гольцов. В первую очередь, это сходство выражается в большем, по сравнению с гольцами из более западных арктических популяций, числе жаберных тычинок. По этому признаку гольцы о. Большевик наиболее близки к разным формам гольца из оз. Лама, по числу пилорических придатков – к “пучеглазке” из озер Лама и Капчук, по числу позвонков - к гольцам из оз. Аян. По сравнению с проходным гольцом из залива Минина они имеют в среднем несколько меньше чешуй в боковой линии и позвонков, а также несколько больше жаберных тычинок. К гольцам Северной Земли весьма близки по меристическим признакам, в первую очередь, по числу позвонков и пилорических придатков, проходные гольцы Новой Земли (Есипов, 1952), однако последние также имеют в среднем несколько меньше жаберных тычинок. В целом же изменчивость меристических признаков гольцов Северной Земли не выходит за пределы изменчивости признаков у гольцов Таймыра и Новой Земли. Характерная особенность крупных гольцов с о-ва Большевик – массивное тело, очень высокое у самцов, как у гольца Дрягина (“*S. drjagini*”) на Таймыре. Наличие уродств (выпученные глаза), возможно, свидетельствует о нестабильности условий раннего развития, либо связано с инбридингом в небольшой популяции.

Популяционная структура изученных гольцов отличается от таковой гольцов Таймыра, где из-за конкуренции с совместно обитающими сига́ми не образуется типичной карликовой формы, а продолжительность жизни гольцов меньше. Максимальный отмеченный возраст гольца Дрягина из оз. Таймыр 22 года (Михин, 1955), озерного и озерно-речного гольца из оз. Аян 20 лет (Павлов, 1997), “пучеглазки” из оз. Лама 18 лет (Савваитова и др., 1980), боганидской палии (“*S. boganidae*”) и гольца Дрягина из оз. Лама, “пучеглазки” из оз. Капчук, «путоранчика» из оз. Аян, проходного гольца из залива Минина – 16 лет (Савваитова и др., 1977б, 1980, Павлов, 1997), других гольцов из водоемов Таймыра – 11-15 лет (по данным разных авторов, цитируемых Павловым с соавторами, 1999). Структура популяции гольцов из озера с о. Большевик сходна со структурой популяций жилых гольцов из озер Шпицбергена (Svenning, Borgstrøm, 1995), о. Ян-Майен (Skreslet, 1973) и о. Медвежий (Klemetsen *et al.*, 1985), в которых голец является единственным видом рыб и также представлен карликовой (именуемой в перечисленных работах мелкой – «small») и крупной формами, причем последняя достигает возраста 25-31 лет. Как на о. Ян-Майен (Skreslet, 1973), крупные гольцы на о. Большевик, или, по крайней мере, некоторые из них, видимо, проходят в онтогенезе через стадию карликовых.

Полученные данные по гольцам Северной Земли расширяют наши представления о распространении, разнообразии и биологии *Salvelinus alpinus* complex. Видимо, на островах архипелага имеются и другие населенные гольцом озера: по сообщениям геологов, на о. Большевик этот вид обитает также в оз. Студеное (западная части острова) и в оз. Спартаковское (северная часть острова), а кроме того, встречается на о. Октябрьской Революции в оз. Фьордовое. Все эти озера относятся к ледниково-подпрудному типу.

Глава 5. Эволюционная диверсификация арктических гольцов Сибири

5.1. Дифференциация по морфологии

5.1.1. Дифференциация по меристическим признакам

Меристические признаки значительно варьируют у гольцов на ареале и широко использовались (число жаберных тычинок, пилорических придатков, в меньшей степени число позвонков) для описания структуры и решения спорных вопросов систематики *S. alpinus* complex (McPhail, 1961; Behnke, 1972, 1980, 1984, 1989; Савваитова, Волобуев, 1978; Савваитова, 1989). Однако подобное использование имеет большие ограничения и должно проводиться с крайней осторожностью. Во-первых, число элементов ряда сериальных структур у рыб, в том числе лососевых, может модификационно изменяться при диссоциации скоростей роста и дифференцировки зародыша под воздействием внешних факторов - температуры, содержания кислорода, солености и др. (см. обзор Lindsey 1988). В результате без специальных исследований сложно определить, в какой степени различия сравниваемых группировок по счетным признакам определяются их генетическими различиями, а в какой – условиями раннего онтогенеза (например, разными температурными режимами на нерестилищах). Во-вторых, в связи с высокой адаптивностью некоторые признаки (например, число жаберных тычинок) эволюционно лабильны и при действии сходных векторов отбора могут параллельно и независимо приобретать сходные состояния в разных популяциях и группировках. Игнорирование этих моментов приводит к переоценке роли меристических признаков в определении степени родства форм. Например, постулированное на основании сравнения этих признаков близкое родство сибирских и североамериканских многотычинковых "*S. a. erythrinus*" (Behnke, 1980, 1984) не подтвердилось генетическими исследованиями (Brunner *et al.*, 2001).

В настоящей работе меристические признаки используются для 1) оценки морфологического разнообразия арктических гольцов Сибири и сравнения его с разнообразием на остальной части ареала; 2) выяснения географического распределения этого разнообразия; 3) разграничения (где возможно) симпатрических

форм; 4) оценки степени сходства-различия симпатрических форм для суждения (в пределах ограничений, накладываемых данной системой признаков) о механизме их возникновения, степени репродуктивной изоляции, а также для реконструкции процесса внутриозерной дивергенции форм по меристическим признакам в ходе эволюции. Оценки меристических признаков форм гольцов из изученных озер Сибири приведены в сводной табл. Б56. Из неё видно, что межпопуляционная изменчивость их меристических признаков, в особенности в Забайкалье, очень высока, высока и степень различия симпатрических форм в некоторых озерах.

Число жаберных тычинок имеет высокую наследуемость (Svärdson, 1952, 1979); сведения о влиянии на него температуры развития немногочисленны, противоречивы (Mac Gregor, Mac Crimmon, 1977; Lindsey, 1981; Murray, Beacham, 1986) и, во всяком случае, не дают оснований предполагать столь существенную эпигенетическую компоненту в его детерминации, как в детерминации числа чешуй в боковой линии или позвонков. Следует, однако, отметить интересные данные Тодда (Todd, 1998) об увеличении числа тычинок с увеличением температуры выращивания у сига *Coregonus clupeaformis*, при этом, однако, у *C. hoyi* такая связь не была выявлена. У изученных нами гольцов различия по числу тычинок, видимо, в основном связаны с их генетическими различиями.

В течение длительного времени наиболее многотычинковыми представителями *S. alpinus* complex считались гольцы с 25-35 (в среднем, 27-30) жаберными тычинками, обитающие в разрозненных областях Сибири и Северной Америки. Таковых Бенке (Behnke, 1980, 1984) считал «экстремально альпиноидными» (“extreme alpinus”, в смысле крайнего их положения в ряду от малотычинковой мальмы до наиболее многотычинковых арктических гольцов), связывал общим происхождением и выделял в подвид *S.a. erythrinus*, который, по его мнению, имел ранее сплошной ареал, разорванный в последний ледниковый период. Савваитова и Волобуев (1978) и Савваитова (1989), напротив, предполагали, что гольцы с таким числом тычинок возникают независимо в разных локальностях и относили их к «высокоарктическому» морфотипу *S. alpinus* complex.

Сведения о наличии в азиатской части ареала гольцов с еще большим числом тычинок начали появляться с середины 1960-х годов. В Сибири в оз. Лабынкыр (бас. Индигирки) были найдены гольцы со средним числом тычинок 31 (Кириллов, 1964б,

1972; Савваитова, 1991), в шести озерах Забайкалья (Бол. Леприндо - Пронин, 1967; озеро в истоке Даватчанды – Калашников, 1978; Мал. Леприндо, Леприндокан, Даватчан, Гольцовое – Савваитова и др., 1981б) - со средним числом 32-38, в озерах Хантайское (Романов, 1983б) и Аян (Павлов, 1997) на Таймыре - 33-34. К этим сибирским представителям *S. alpinus* complex нельзя не добавить морфологически близких к ним нейву бассейна р. Охоты из оз. Корраль (Волобуев, 1977) - 31 и гольцов Чукотки из озёр Сев. Гитгынпильхин (Савваитова, Максимов, 1991), Каноль и Аргитхин (Гудков, 1993) – 35-36, а также *S. elgyticus* – 44-47 (Викторовский и др. 1981; Черешнев, Скопец, 1993), и необычайно своеобразного *Salvethymus svetovidovi*, - 54 (Черешнев, Скопец, 1990) из оз. Эльгыгытгын.

В Забайкалье нами обнаружены не отмечавшееся в других частях ареала полное доминирование популяций многотычинковых (со средним значением числа тычинок 30-36) и «ультрамноготычинковых» (>36) гольцов и на этом фоне – необычайно высокая межпопуляционная изменчивость по числу жаберных тычинок (Алексеев и др., 2000). В 58 выборках из 30 озёр (каждая выборка соответствует одной форме из одного озера) число тычинок варьирует от 25 до 46, а средние значения от 28.0 до 41.3 (соответственно, у карликов из оз. Даватчан и мелких гольцов из оз. Кирылта-4, последние имеют самое большое число жаберных тычинок среди представителей рода *Salvelinus*, за исключением *S. elgyticus* (если не включать в него *Salvethymus svetovidovi*). В подавляющем большинстве выборок среднее число тычинок >30; более, чем в половине озёр (17) оно хотя бы у одной из форм >35 и в трети озёр (10) - хотя бы у одной из форм >38. У гольцов из ряда аллопатрических популяций пределы варьирования числа тычинок не перекрываются (в 15 выборках число тычинок ≥ 35 и в 15 ≤ 34) или перекрываются лишь на 1-2 тычинки. Симпатрические формы различаются без перекрывания в оз. Даватчан и различались без перекрывания или с перекрыванием на 1 тычинку в оз. Бол. и Мал. Леприндо; большие различия между формами отмечены в озерах Каларский Даватчан, Камканда, Кирылта-3,4 (рис. 77).

В других горных областях континентальной Сибири у гольцов обнаружены следующие значения числа тычинок: в бассейне Алдана 25-30(27.6-28.1), верхней/средней Яны (24?)28-35(29.3-32.0), верхней/средней Индигирки 25-42(26.3-38.7),
 верхней/средней Колымы 29-36(31.7-33.6).

Несмотря на ограниченность, данные указывают на существование и в этих областях (кроме бас. Алдана) многотычинковых, а в бас. Индигирки – также и ультрамноготычинковых популяций; в последнем бассейне межпопуляционное разнообразие гольцов по числу тычинок, видимо, сравнимо с таковым в Забайкалье.

Число жаберных тычинок имеет несомненное приспособительное значение, находясь в обратной зависимости от размеров потребляемых пищевых объектов (Kahilainen *et al.*, 2011). Внутриозерная дивергенция форм по числу тычинок – результат трофической специализации; наибольших значений этот признак достигает у специализированных планктофагов.

Большое число жаберных тычинок не отмечалось в популяциях проходных арктических гольцов, от которых, как предполагается, происходили жилые формы, и может рассматриваться у последних как производный признак. Оно также не встречается в относительно молодых популяциях жилых гольцов из северных водоемов, расположенных вблизи морских побережий Евразии и Сев. Америки, даже если эти гольцы питаются планктоном, а характерно только для гольцов из горных озер континентальной Сибири и Чукотки, в меньшей степени – Северной Америки (Савваитова, Волобуев, 1978; Савваитова, 1989; Behnke, 1980, 1984; настоящее исследование). Очевидно, существенное увеличение числа жаберных тычинок у гольцов происходит в результате относительно длительной эволюции в условиях изоляции в глубоководных богатых планктоном озерах.

В силу своей адаптивности, число тычинок сильно подвержено параллельной изменчивости. Очевидно, что, вопреки мнению Бенке (Behnke, 1980, 1984), многотычинковые и, тем более, ультрамноготычинковые формы неоднократно возникали в разных частях ареала арктических гольцов и близких к ним форм (гольца Таранца) - в Забайкалье, на Чукотке, Таймыре, в верховьях Яны, Индигирки, Колымы, а также в разных локальностях внутри этих регионов. Так, из 10 забайкальских озер, где встречаются гольцы со средним числом тычинок >38 , три расположены в бассейне Витима, одно в бассейне Хани (бас. Олекмы) и шесть – в бассейне Чары (также бас. Олекмы). Многотычинковые гольцы из этих трех бассейнов, а также из всех трех озер бассейна Витима имеют разные гаплотипы контрольной области мтДНК, такие же, как у симпатричных с ними более малотычинковых форм, если таковые имеются (см. раздел 5.3.2.), что указывает на их независимое происхождение.

Число пилорических придатков. В отличие от числа жаберных тычинок, число пилорических придатков у гольцов Забайкалья и других районов Сибири варьирует в тех же пределах, что у большинства гольцов из других частей ареала, причем в Забайкалье представлен практически полный спектр этой вариации - от 27 до 73 придатков, средние 35-57. В популяциях других горных районов Сибири нами пока отмечены относительно малые значения этого признака: 27-48, средние 32-41. Наиболее многопридатковые гольцы Забайкалья, нижний предел варьирования признака у которых равен 43-47 придаткам (из оз. Бол. Намаракит (мелкие), Каларский Даватчан (мелкие), Камканда (мелкие), Джело, Крестаки-1), отличаются без перекрывания или с незначительным перекрыванием от наиболее малопридатковых, имеющих максимум 42-47 придатков (карлики из озер Даватчан, Бол. и Мал. Леприндо, Светлинское, Кудушкит, Токко, мелкие из озер Кирялта-3, Соли, Ирбо, крупные из озер Озерное-1, 4), а также от изученных нами гольцов из других районов Сибири.

На рис. 78 показано соотношение среднего числа жаберных тычинок и пилорических придатков в изученных нами выборках гольцов Сибири (темные фигуры) и гольцов из разных частей ареала по литературным данным, включая гольца Таранца, но не включая мальму (светлые фигуры). Последние представлены преимущественно данными по гольцам «альпиноидного» и «высокоарктического» морфотипов, взятыми из рис. 5 в работе Савvaitовой и Волобуева (1978) (светлые кружки) с добавлением более поздних данных по гольцам из популяций Таймыра и Чукотки, в которых отмечены многотычинковые формы (светлые квадраты). Размах вариации по этим признакам гольцов внутри небольшого участка ареала в Забайкалье (черные кружки) сравним с таковым у гольцов на всем остальном ареале, что вкупе с другими данными позволяет рассматривать Забайкалье как один из основных центров разнообразия арктических гольцов.

. Считается, что число пилорических придатков больше у рыб, питающихся более крупной пищей (Световидов, 1934, 1953), т.е. должно быть максимальным у хищников. Такая закономерность проявляется у гольцов на межвидовом уровне: наибольшее число придатков (81-210) имеет специализированный хищник – озерная паляя *S. namaycush* (Martin, Olver, 1980); среди других лососевых выделяется большим числом придатков (180-265, наши данные) хищный таймень *Hucho taimen*.

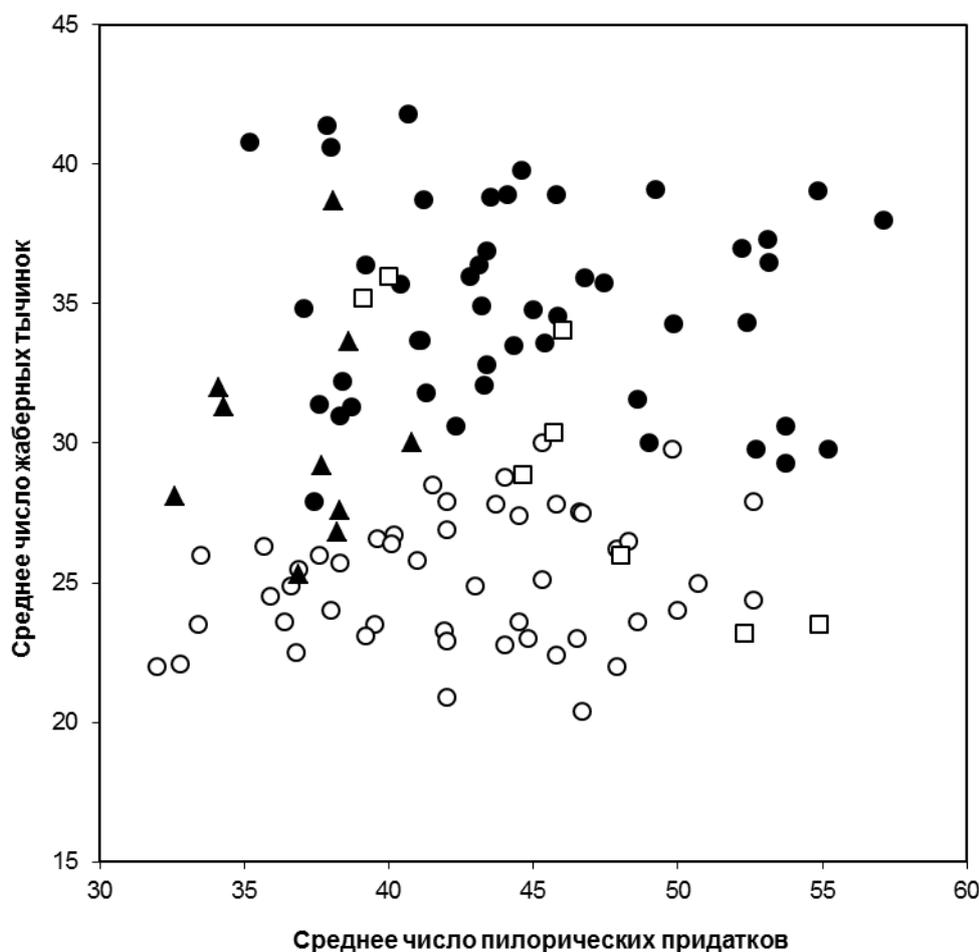


Рис. 78. Соотношение среднего числа пилорических придатков и среднего числа жаберных тычинок у гольцов из разных частей ареала *S. alpinus* complex и гольца Таранца. Черные фигуры – по нашим данным (кружки – Забайкалье, треугольники – другие районы Сибири), светлые фигуры – по литературным данным (кружки – гольцы «альпиноидного» и «высокоарктического» морфотипов из водоемов Европы, Сибири, Дальнего Востока и Америки по рис. 5 в работе Савvaitовой и Волобуева (1978), квадраты – гольцы из оз. Аян, Таймыр (по Павлову, 1997), Гитгынпильхин, Чукотка (по Савvaitовой, Максимову, 1991), оз. Аргитхин, Чукотка (по Гудкову, 1993).

У арктических гольцов на нашем материале эта связь не прослеживается. Среди гольцов Забайкалья как наибольшее (средние значения 50-57), так и наименьшее (35-40) число придатков отмечено и у хищников (наибольшее – у крупных гольцов из оз. Крестаки-1, мелких из оз. Каларский Даватчан, наименьшее – у крупных из оз. Озерное-1 и Озерное-4), и у планктофагов (наибольшее – у мелких гольцов из оз.

Камканда, карликовых и мелких из оз. Бол. Намаракит, наименьшее – у карликовых из оз. Бол. и Мал. Леприндо, Светлинское, Кудушкит, мелких из оз. Соли, Ирбо, Кирылта-3) и у бентофагов (наибольшее – у карликов из оз. Камканда, Крестаки-1, мелких из оз. Падоринское, наименьшее – у карликов из оз. Даватчан). Иными словами, в случае внутривидовых форм арктического гольца число придатков напрямую не зависит от типа питания. Как видно из приведенного перечисления, не зависит оно и от формы гольца (за исключением небольших различий между симпатрическими формами из одного озера, частично связанных с размерной изменчивостью признака - см. ниже).

Савваитова и Волобуев (1978) полагают, что число придатков, выполняющих секреторную функцию, может определяться температурой: в более тепловодных водоемах необходимое количество ферментов у рыб, вследствие более высокой секреторной активности, может вырабатываться меньшим количеством придатков, чем в более холодноводных, что определяет вектор отбора по этому признаку. Населенные гольцом горные озера Забайкалья, расположенные на относительно ограниченной территории и в ограниченном интервале высот, хотя и различаются по температурному режиму, но явно не настолько, чтобы эти различия могли привести к столь большим межпопуляционным различиям по числу придатков. В пределах Забайкалья нам не удастся проследить явную связь этого признака ни с какими-либо иными экологическими факторами, ни с параметрами озер или их географическим положением; до появления новых идей можно констатировать, что у арктических гольцов число пилорических придатков, в отличие от числа жаберных тычинок, не имеет явного адаптивного значения, и причины хорошо выраженных межпопуляционных различий по этому признаку пока не ясны.

В отличие от элементов других сериальных структур, включая жаберные тычинки, дефинитивное число которых формируется на ранних этапах онтогенеза и практически не меняется у рыб >10 см длиной, число пилорических придатков у гольцов может увеличиваться и у взрослых рыб (Martin, Sandercock, 1967; Решетников, 1961). У озерно-речных гольцов (мальмы) из бас. р. Паратунки (Камчатка) среднее число пилорических придатков увеличивается с 24 до 30.6 в интервале длин от 3 до 20 см и далее возрастает до 33.5 у рыб длиной 30-37 см; у озерного гольца из оз. Дальнее длиной 26-28 см среднее число придатков 43.5, 28-30

см - 47.8, 30-32 см – 51.4, 32-34 см – 52.0, 34-36 см – 54.5 (Решетников 1961). С другой стороны, у гольцов из оз. Золотых Чиров (дельта Лены) среднее число придатков увеличивается с 36.8 у рыб длиной 3-5 см до 44.5 у рыб длиной 8-15 см, но далее не возрастает (у половозрелых рыб длиной 30-60 см – 44.2) (Лебедев, Савваитова, 1965, данные по самкам и самцам объединены автором). Видимо, скорость увеличения числа придатков в позднем онтогенезе и возраст (длина), при которой прекращается это увеличение, варьируют между популяциями. Возрастание числа придатков в среднем на 11 при увеличении длины на 10 см у гольцов озера Дальнее представляется исключением или артефактом, возможно, связанным с ограниченностью выборки, в то время как прибавление 4-5 придатков у гольцов, вырастающих с 15-20 до 30-40 см, представляется обычным явлением, имеющим место, в частности, в ряде озер Забайкалья.

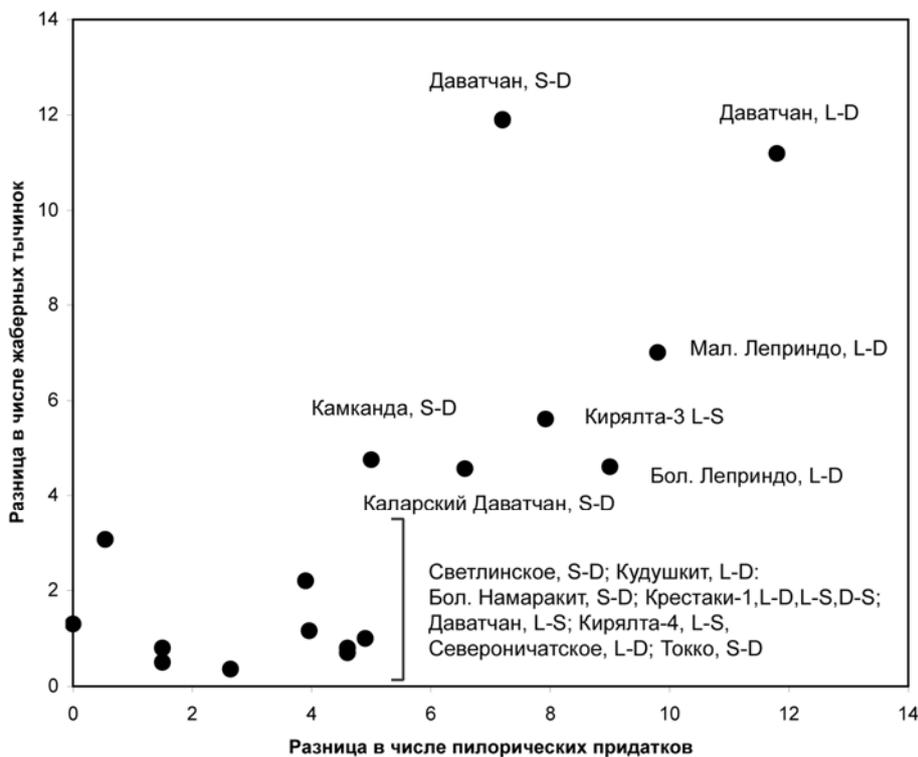


Рис. 79. Соотношение разницы в среднем числе пилорических придатков и разницы в среднем числе жаберных тычинок в парах симпатрических форм арктического гольца из озер Забайкалья (использованы выборки с $n > 10$).

Этим скорее всего объясняются различия в числе придатков у симпатрических пар из озер Светлинское, Кудушкит, Бол. Намаракит, Ирбо, Даватчан (мелкие-крупные), Североничатское, Токко (карлики-мелкие) (во всех случаях среднее число придатков у более крупной формы больше на 3-5 – табл. Б56). В то же время различия форм по этому признаку в озерах Даватчан (карликовые – мелкие, крупные), Каларский Даватчан (карликовые-мелкие), Бол. и Мал. Леприндо (карликовые,

«мелкие» – крупные), Кирылта-3 (мелкие - крупные) больше (в среднем, 7-12 придатков); в оз. Камканда карликовые и мелкие гольцы различаются на 5 придатков, но мало различаются по размерам (см. раздел 4.1.3.3.), а крупная форма, вопреки ожиданиям, имеет меньше придатков, чем карликовая и мелкая. Можно полагать, что во всех этих симпатрических парах, значительно дивергировавших и по другим признакам, в частности, по числу жаберных тычинок (рис. 79), различия по числу придатков определяются наследственными, а не эпигенетическими факторами. В озерах Крестаки-1 и Кирылта-4 симпатрические формы, несмотря на значительные различия в размерах, мало различаются по числу придатков; видимо, в них, как и в оз. Золотых Чиров, увеличение его с размерами прекращается рано.

Число позвонков. Большая часть имеющихся сведений об эпигенетических изменениях числа элементов сериальных структур у рыб относится к позвонкам (Wilder, 1952; Tåning 1952; Orska, 1962, 1963; Garside, 1966, Lindsey, 1988; Павлов, 1989, 2007). Число позвонков определяется числом сегментов зародыша, окончательно формирующимся задолго до вылупления (приблизительно к стадии пигментации глаз) и зависящим от условий сомитогенеза. Так, при низких температурах скорость сомитогенеза замедляется по отношению к росту, а при высоких ускоряется, и это приводит, соответственно, к увеличению и уменьшению числа позвонков (сегментов). Этим объясняется обычно, хотя и не всегда, наблюдаемая (Lindsey, 1988; Павлов, 1989, 2007) обратная корреляция между числом позвонков и температурой, при которой происходило развитие зародыша (в частности, правило Джордана – увеличение числа позвонков у родственных рыб с юга на север). Варьируя температурные режимы инкубации икры, у лососевых удавалось получить полное перекрытие вариационных рядов числа позвонков между сибсами и разницу в среднем их числе до 3.5 (Tåning, 1950; Orska, 1962; Garside, 1966). Как правило, эта разница меньше – 0.3-3 позвонка (Lindsey, 1988).

К.А. Савваитова (1989) выделяет в *S. alpinus* complex (включая мальму), малопозвонковых (58-65, моды 62 и 63 позвонка) и многопозвонковых (65-71, моды 66, 67 и более) гольцов; рыб с модами 64 и 65 согласно этому делению следует считать среднепозвонковыми. Хотя приводимые в ее работе наименьшие и наибольшие значения относятся, соответственно, к южной и северной мальме, такое

деление можно принять и для одних только арктических гольцов, которые имеют 60-71 позвонков, с модами 62-68. Среди исследованных нами гольцов крайне малым числом позвонков выделяются карлики из оз. Кобьюма-1 (60-63(61.9), значения близки к нижнему пределу, отмеченному для *S. alpinus complex*) и Даватчан (60-64(62.4)). В других выборках число позвонков 61-67 (у одного экземпляра также отмечено 68 и у одного 70 позвонков), средние значения 63.3-66.4. В четверти выборок из Забайкалья модальное число позвонков 64, в половине 65 и в четверти 66, а среди выборок из других районов лишь в одной (Урасалах-Кюель) оно равно 65, а в остальных – 63 или 64. Таким образом, в соответствии с правилом Джордана, в южных сибирских популяциях гольцов отсутствуют популяции с наибольшими значениями признака (моды 67 и 68), отмеченные в некоторых северных районах, а доминируют мало- и среднепозвонковые гольцы (в Забайкалье также встречаются умеренно многопозвонковые).

Наименьшее число позвонков в Забайкалье обнаружено у формы с летним нерестом (карлики из оз. Даватчан), развитие икры которой происходит при более высоких температурах, чем у симпатричных осенненерестующих мелких гольцов, имеющих в среднем на 3 позвонка больше и перекрывающихся с ними лишь на один позвонок. Видимо, изначальное направление этих различий было задано расхождением по срокам нереста, затем они были генетически ассимилированы и увеличились в ходе дальнейшей дивергенции. Есть веские основания считать, что в настоящее время эти различия наследственны. При лабораторном выращивании потомства гольцов Даватчана (Павлов, Осинов, 2008; Пичугин, 2009) у карликов из «холодной» (средняя температура инкубации икры около 4 °С) и «теплой» (около 8.5°С) партий отмечено одинаковое число позвонков (сегментов), соответствующее таковому у диких рыб – 60-64. Аналогично, в «холодной» партии мелкой формы (3°С) отмечено, как и в природе, 65-66 позвонков. Заметим, что при этом у карликов из озер Бол. Леприндо и Токко, пик нереста которых также приходится на лето, позвонков больше – в среднем, 64.7 и 64.1.

Столь большие различия между симпатрическими формами, как в оз. Даватчан, в других озерах не отмечены. В озерах Каларский Даватчан, Бол. Намаракит, Камканда (крупные - карлики, мелкие), Мал. и Бол. Леприндо, Кирялта-3, Кирялта-4 различия средних 0.8-1.5 и, учитывая значительную степень дивергенции форм в этих

озерах, по крайней мере, часть этих различий, видимо, наследственна. В других симпатрических парах различия средних не превышают 0.4. Интересно отметить отсутствие различий по числу позвонков между значительно обособленными карликовыми и мелкими гольцами из оз. Камканда.

Число чешуй в боковой линии – важный для изучения морфологической диверсификации арктических гольцов, но недооцененный признак. У лососевых это число определяется числом сенсорных органов боковой линии, которые изначально закладываются по одному на мышечный сегмент, а затем между ними интеркалярно появляется еще по одному (Lindsey, 1988), так что число их становится примерно равным удвоенному числу сегментов или позвонков. Корреляция среднего числа чешуй и позвонков четко прослеживается на нашем материале (рис. 80; коэффициент корреляции рангов по Спирмэну 0.69, $r=0.64$; отношение средних 1.91-2.07(2.00)).

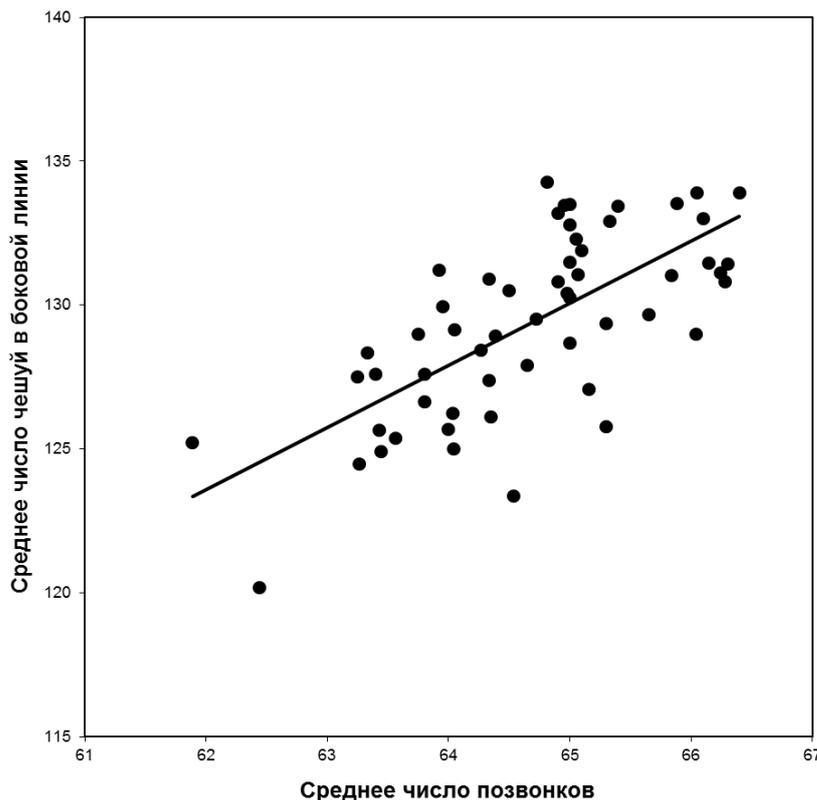


Рис. 80. Соотношение среднего числа позвонков и среднего числа чешуй в боковой линии в изученных выборках арктического гольца Сибири.

При этом число чешуй не столь жестко связано с числом сегментов, как число позвонков. Поэтому его изменения под влиянием внешних воздействий в раннем онтогенезе, таких как паразиты (Hubbs, 1926), тиреоидные гормоны (Смирнов и др., 2006) или температура (Mottley, 1934; Wilder, 1952) могут быть не адекватны

изменению числа позвонков, если таковое вообще происходит. Индуцированная температурой разница в среднем числе поперечных рядов чешуй (это число больше, чем число чешуй в боковой линии) между «теплыми» и «холодными» партиями у радужной форели может достигать 15 (Mottley, 1934), а у американского ручьевого гольца *S. fontinalis* – 20 (Wilder, 1952). В связи с такой лабильностью число чешуй в большей степени, чем число позвонков, оказывается подверженным изменениям под действием отбора.

В изученных нами выборках арктического гольца число чешуй варьирует от 114 до 146, а средние значения от 120 до 134. Карликовые гольцы из оз. Даватчан, имеющие наименьшее число чешуй, отличаются без перекрывания не только от симпатрических форм, но также и почти от половины других выборок; среди остальных наиболее крупночешуйные (карлики из озер Каларский Даватчан, Токко, Североничатское, Улахан-Силян-Кюель, Черечень, Кобюма-1, мелкие из озер Усу, Даватчанда, крупные из оз. Огиендо-3) и наиболее мелкочешуйные (крупные и/или мелкие из озер Крестаки, Номама, Даватчан, Леприндокан, Фролиха, крупные из озер Кирялта-3,4, Кудушкит) также различаются без перекрывания или с небольшим перекрыванием. В то время как карлики из оз. Даватчан отличаются от симпатрических мелких и крупных гольцов в среднем на 3 и 2.6 позвонка, по среднему числу чешуй они отличаются не на 5-6, как можно было бы ожидать исходя из описанного выше соотношения 1:2, а более чем на 12 и с большим хиатусом. Следующие по величине различия между симпатрическими формами отмечены в оз. Мал. и Бол. Леприндо (в среднем на 8.5-9 чешуй при сравнении наших данных по карликам с данными Пронина (1967) по крупным гольцам; сравнения данных разных авторов по этом признаку, однако, должны проводиться с осторожностью) и в оз. Каларский Даватчан (7.5 чешуй). Таким образом, число чешуй оказывается весьма полезным признаком при сравнении симпатрических форм.

Следует отметить, что адекватный просчет числа чешуй у мелкочешуйных рыб, таких, как гольцы, возможен только с использованием бинокулярной лупы и желательно с применением обесцвечивания и ализариновой окраски. Просчет в полевых условиях без увеличения часто приводит к смещенным, обычно завышенным оценкам этого признака и к неправдоподобно широким пределам его варьирования. В результате затушевываются реальные различия сравниваемых группировок гольца.

По нашим данным, размах вариации признака в популяции обычно не превышает 15 чешуй, а оценки среднего числа чешуй более 140 и максимального более 145 представляются сомнительными и требующими проверки.

Число жаберных лучей и ветвистых лучей в плавниках. Эти признаки имеют меньшее значение для изучения разнообразия и структуры *S. alpinus* complex (Савваитова, 1989), но и по ним выявляется значительная неоднородность изученных арктических гольцов Сибири. Число жаберных лучей слева у них варьирует от 10 до 14, справа от 9 до 13 (14 - у одного мелкого гольца из оз. Кирылта-4), при этом пределы варьирования первого признака в выборках гольцов с наименьшим и наибольшим числом лучей не перекрываются (10-11 – мелкие и крупные гольцы из озер Падоринское, Огиендо-1, карлики из оз. Тунэрндэ; 12-14 – карлики и мелкие из оз. Светлинское, мелкие из оз. Кирылта-3). Аналогично, по числу ветвистых лучей в спинном плавнике, варьирующем от 8 до 11, без перекрывания различаются гольцы из озер Леприндокан (мелкие), Ирбо, Огиендо-1, Кобюма-1, 1а (8-9) и Падоринское (10-11), в грудном плавнике (общие пределы варьирования 11-14) – гольцы из озер Кирылта-3 (мелкие), Кирылта-4 (мелкие, крупные), Усу, Кобюма-1, 1а (11-12) и Лёша, Соли, Огиендо-3 (13-14); по числу лучей в брюшном плавнике гольцы из оз. Фролиха, имеющие 9 лучей, отличаются от гольцов из целого ряда популяций, имеющих 7 или 8. По числу лучей в анальном плавнике (пределы варьирования 7-10) не выявляются различающиеся с хиатусом выборки, но и по этому признаку имеется определенная межпопуляционная изменчивость – так, в ряде выборок отмечено 7-8, а в ряде других – 8-10 лучей (Табл. 56). Между средним числом ветвистых лучей в спинном и анальном, грудном и брюшном плавниках в изученных выборках обнаружена слабая положительная корреляция (r 0.49 и 0.37), при этом среднее число лучей в спинном и анальном плавниках также слабо коррелировано со средним числом позвонков (r 0.35 и 0.29). Среднее число жаберных лучей слева и справа слабо коррелировано с числом жаберных тычинок (r 0.39 и 0.35).

Сходство-различие симпатрических форм по совокупности меристических признаков. В этом разделе рассматриваются симпатрические формы из озер Забайкалья, поскольку данных из других районов Сибири для анализа недостаточно. В дендрограмме различий забайкальских выборок по 10 меристическим признакам (рис. 81) формы из озер Светлинское, Североничатское, Бол. Намаракит, Крестаки-1,

Ирбо, Падоринское, а также мелкие и крупные гольцы из озер Даватчан и Токко образуют сестринские группы, карликовые гольцы из двух последних озер не объединяются с симпатрическими мелкими и крупными и попадают в другие части дендрограммы. Не кластеризуются вместе также формы из озер Кудушкит, Каларский Даватчан, Камканда, Кирялта-3, Кирялта-4.

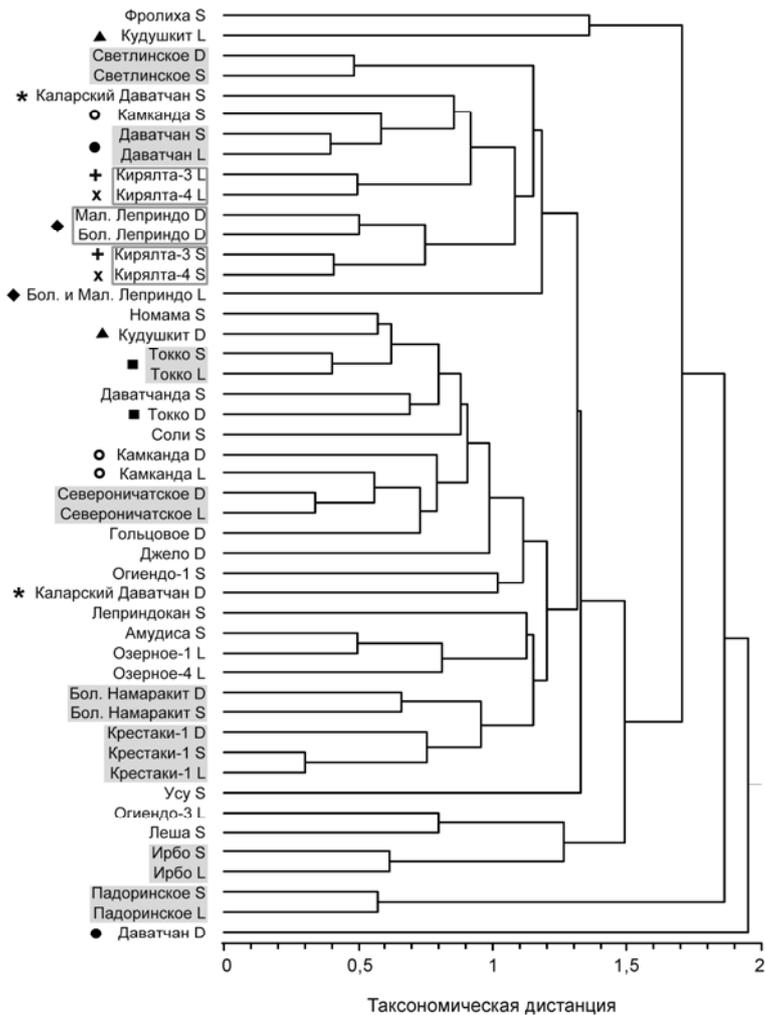


Рис. 81. Дендрограмма различий между выборками карликовой (D), мелкой (S) и крупной (L) форм арктического гольца из озер Забайкалья по 10 счетным признакам, построенная методом UPGMA. Образующие сестринские группы выборки симпатрических форм выделены серыми прямоугольниками, не образующие помечены значками. Рамками обведены кластеризующиеся вместе выборки одноименных форм из парапатрических популяций соседних соединяющихся озер.

Не отмечено объединения в одном кластере выборок одноименных (крупных, мелких или карликовых) форм гольцов из разных озер, за исключением

парапатрических популяций из близкорасположенных, соединяющихся друг с другом озер Кирылта-3 и Кирылта-4, Бол. и Мал. Леприндо. Таким образом, прослеживается четкая тенденция к объединению друг с другом симпатрических пар форм, а не гольцов одной формы из разных озер, что может рассматриваться как косвенное свидетельство происхождения внутриозерных форм гольцов Забайкалья преимущественно в результате симпатрического формообразования, а не множественных инвазий. Последние, видимо, имели место только в единичных случаях, когда формы легко могли попасть из одного озера в другое (в случае озер Кирылта-3 и Кирылта-4 такой сценарий подтверждается данными анализа микросателлитов, см. раздел 5.3.3.). В то же время, морфологические данные не дают оснований судить о происхождении внутриозерных форм в случаях их более глубокой дивергенции по меристическим признакам.

Кластеризация на более высоких уровнях различия мало информативна, в ней не прослеживаются географических или иных закономерностей, поскольку из-за обилия параллелизмов сходство выборок гольца не отражает их родства. Отметим, однако, что среди всех изученных гольцов Забайкалья наиболее уклоняющейся по морфологии формой оказываются карликовые гольцы из оз. Даватчан.

Степень различия между разными симпатрическими парами значительно варьирует (табл. Б57). Наибольшие средние значения коэффициента различия Майра CD (>0.40) и наименьшие - показателя сходства Животовского r_{zh} (<0.85) отмечены между формами из озер Даватчан (карлики-мелкие, карлики-крупные) Мал. и Бол. Леприндо (карлики-крупные), Каларский Даватчан (карлики-мелкие+крупные), Кирылта-3 (мелкие-крупные), Камканда (карлики-мелкие, мелкие-крупные). Во всех этих парах, кроме последней, значение CD хотя бы по одному признаку превышает 1.28. Наименьшие различия ($CD < 0.25$, $r_{zh} > 0.90$) имеют мелкие и крупные гольцы из озер Крестаки-1, Даватчан, Токко, Падоринское, карликовые и крупные из оз. Североничатское, карликовые и мелкие из озер Светлинское и Бол. Намаракит. Наибольший вклад в дивергенцию симпатрических форм (наибольшие значения CD и наименьшие r_{zh} , усредненные по всем парам) вносит число жаберных тычинок, за ним следуют число чешуй в боковой линии, пилорических придатков и позвонков. Среди остальных признаков выделяются различия по P в оз. Каларский Даватчан; можно также отметить различия по $rb1$ и/или $rb2$ в озерах Мал. Леприндо, Каларский

Даватчан, Кирылта-3, Камканда (D-S), Крестаки-1(D-S, D-L); по *A* в оз. Даватчан (D-S), по *P* и *V* в оз. Кудушкит.

При анализе методом главных компонент (ГК) различия между симпатрическими формами выявляются в основном по первой компоненте (рис. 82). В одних озерах скаттеры симпатрических форм в пространстве первых двух ГК полностью перекрываются (Североничатское, Светлинское), т.е. различия по меристическим признакам между формами практически отсутствуют, в других одна форма в той или иной степени отличается от другой (Бол. Намаракит, Кудушкит, Кирылта-4) или от двух других (Токко, Крестаки-1), но их скаттеры перекрываются, в третьих перекрывания практически нет, но хиатус отсутствует (Кирылта-3 – между двумя формами, Камканда – между двумя из трех, Каларский Даватчан, Бол. и Мал. Леприндо – между одной и двумя другими); наконец, в оз. Даватчан имеется большой разрыв между одной и двумя другими формами. Таким образом, в разных озерах наблюдаются разные уровни различий симпатрических форм по счетным признакам - от полной идентичности до полной обособленности, этот ряд может соответствовать разным стадиям внутриозерной дивергенции форм в ходе эволюции.

В большинстве случаев дивергенция происходит между карликами (или наиболее близкими к ним по размерам представителями мелкой формы – Кирылта-3,4) с одной стороны и мелкими и/или крупными гольцами – с другой, две последние формы при симпатрии обычно различаются мало. Несколько иная ситуация имеет место в оз. Камканда, где наиболее дивергировали друг от друга две мелкоразмерные формы - карликовая и «мелкая» (последняя в данном озере лишь незначительно превосходит первую по размерам), а крупная форма занимает промежуточное положение, хотя и ближе к карликам. В 5 озерах с высокой степенью дивергенции форм наибольшие нагрузки на ГК1 имеют число жаберных тычинок, чешуй в боковой линии, пилорических придатков и позвонков (табл. Б58).

Таким образом, в глубоководных горных озерах азиатской части ареала *S. alpinus* complex обнаружены многочисленные многотычинковые (со средним числом жаберных тычинок 33-42) формы гольцов, параллельно возникавшие в разных регионах и локальностях в результате специализации к планктофагии. На их основе могли формироваться еще более многотычинковые таксоны видового (*S. elgyticus*) и надвидового (*S. svetovodovi*) рангов.

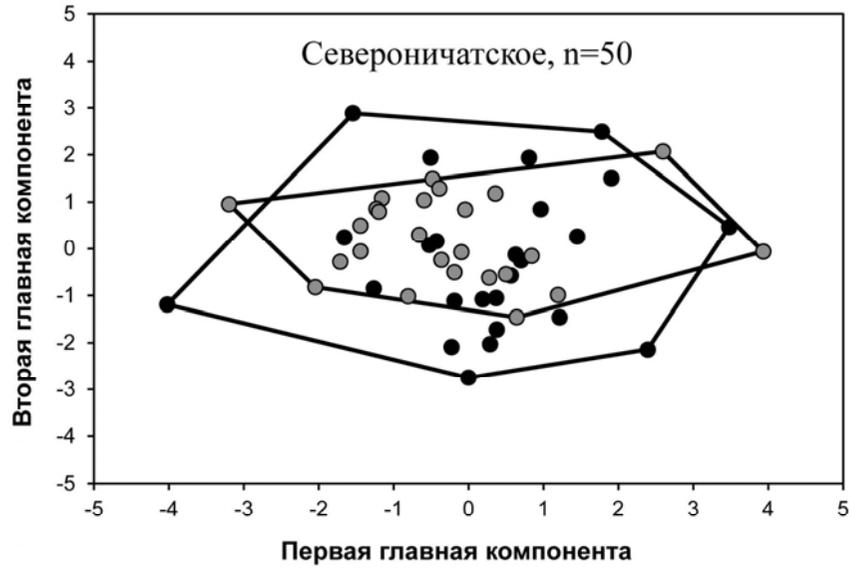
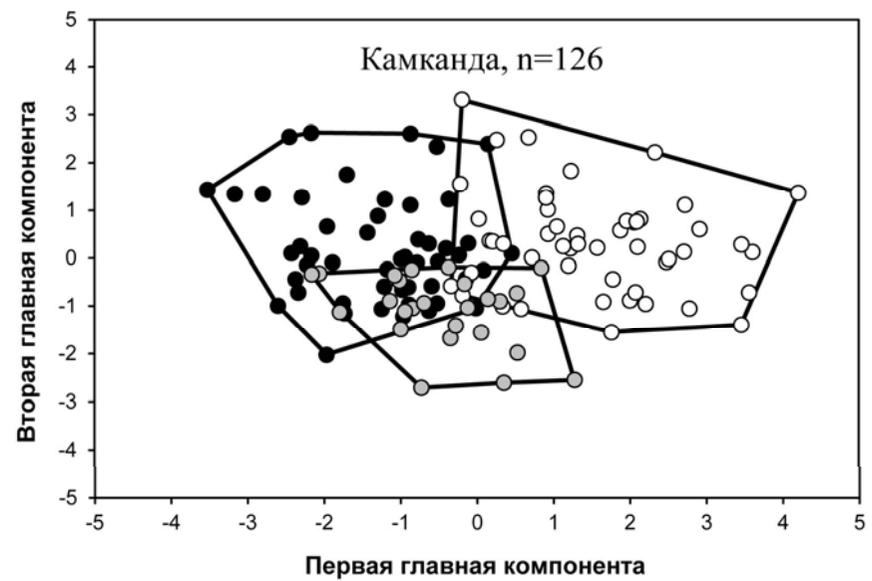
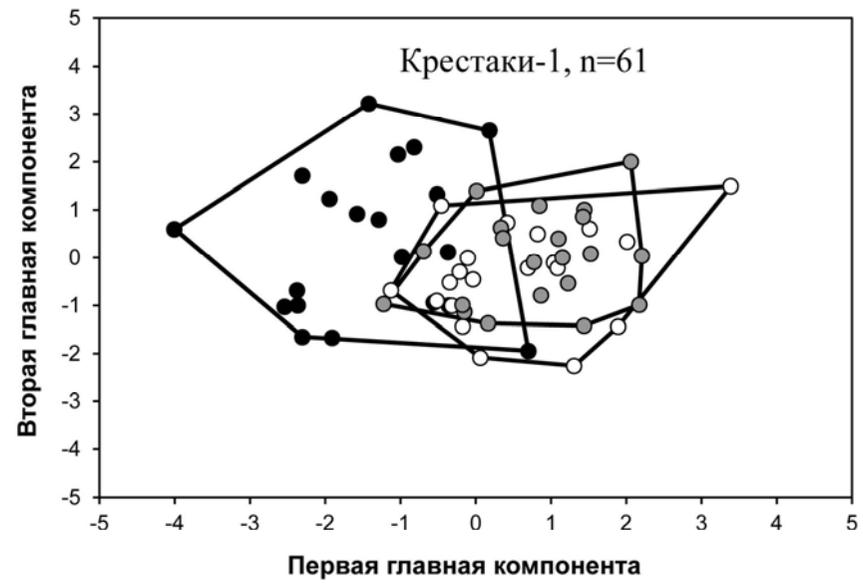
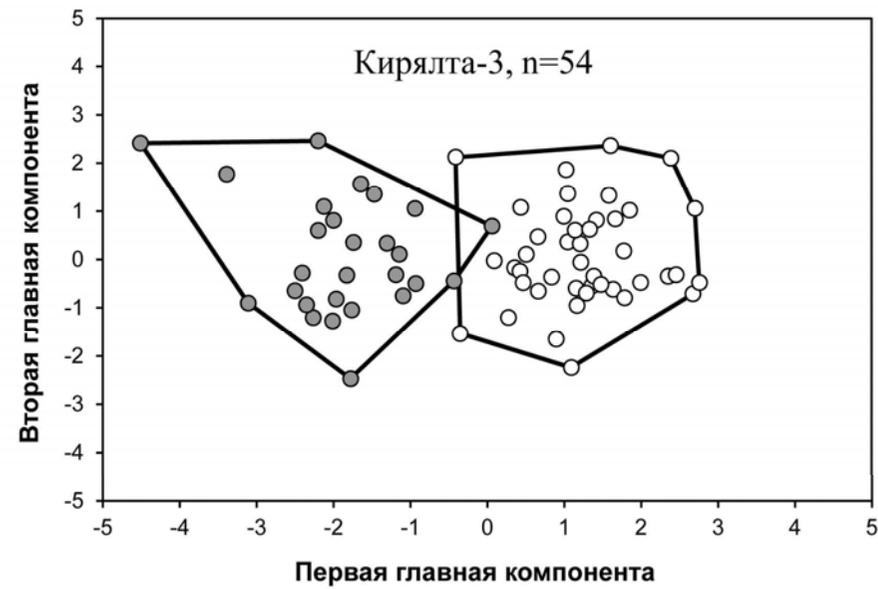
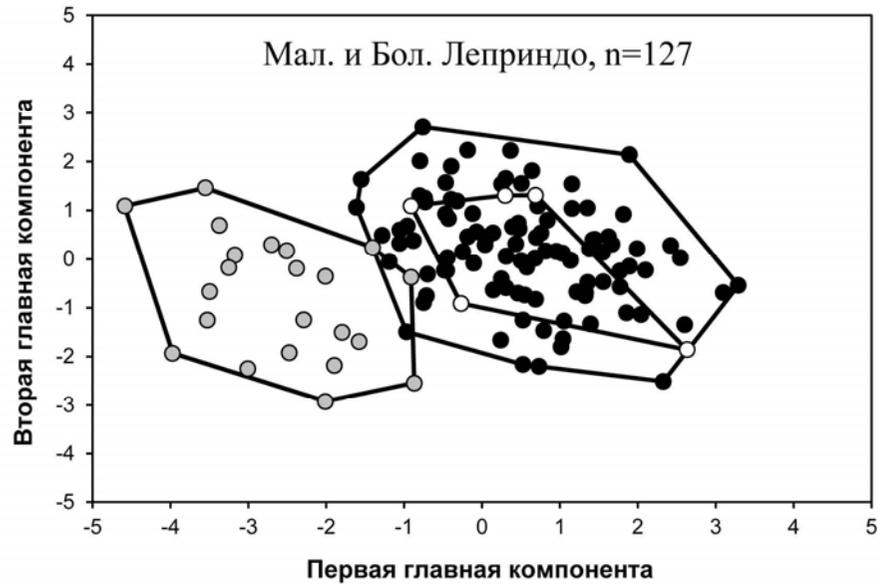


Рис. 82. Распределение симпатрических форм арктического гольца из 12 озер Забайкалья в пространстве первых двух главных компонент (10 меристических признаков). Черные кружки – карликовая форма, белые – мелкая, серые – крупная, двуцветные – промежуточные особи. Озера расположены в порядке возрастания обособленности симпатрических форм.



Продолжение
рис. 82.



Окончание
рис. 82.

Наиболее широко многотычинковые гольцы, включая крайне многотычинковых (средние значения 38-42), распространены в Забайкалье. Значительные различия между аллопатрическими популяциями и симпатрическими формами по этому и другим меристическим признакам позволяют рассматривать Забайкалье как район активного формообразования и один из основных центров морфологического разнообразия арктических гольцов. Анализ меристических признаков косвенно свидетельствует о широком распространении симпатрического формообразования у гольцов Забайкалья. В разных озерах симпатрические формы имеют разные уровни различий по меристическим признакам, от полной идентичности до полной обособленности, которые рассматриваются как разные стадии внутриозёрной дивергенции форм в ходе эволюции.

5.1.2. Дифференциация по длине жаберных тычинок

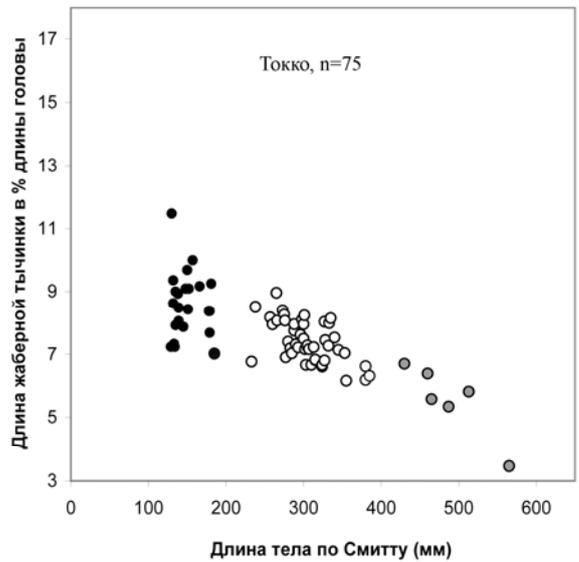
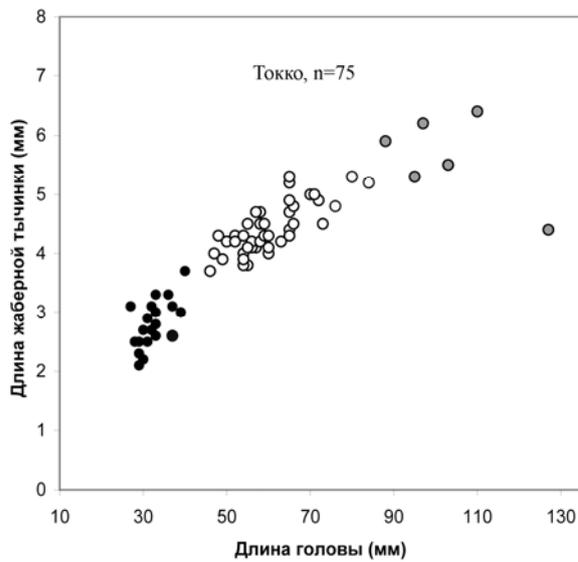
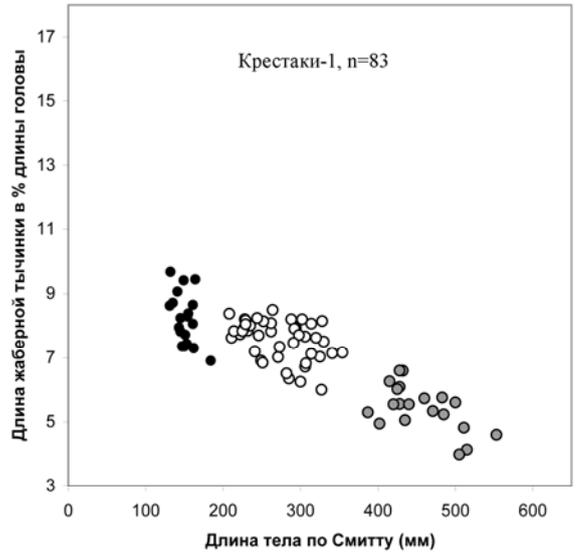
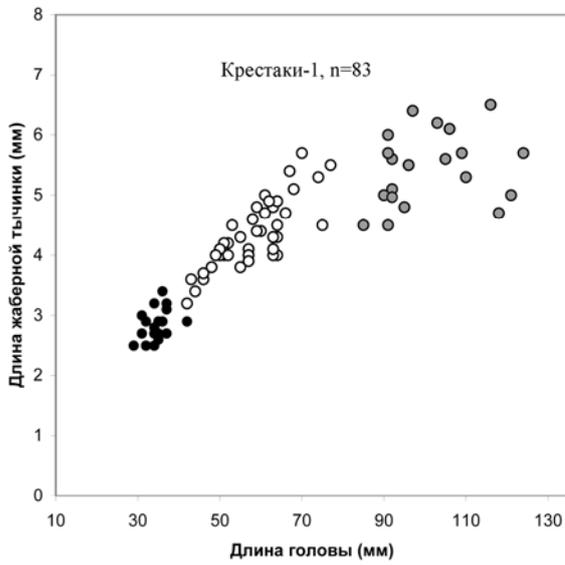
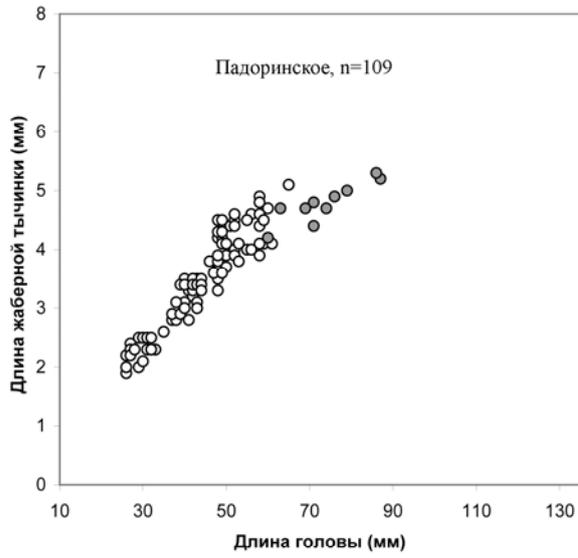
Длина жаберных тычинок – крайне важный для анализа диверсификации гольцов, но мало используемый признак. Различия по нему обнаружены между симпатрическими и аллопатрическими формами гольцов в разных частях ареала (Partington, Mills 1988; Романов, 1983б), включая Забайкалье (Alekseyev *et al.*, 2002). Сложность использования этого признака заключается в нелинейном характере роста тычинок у гольцов относительно роста тела и его частей (Martin, Sandercock, 1967; Alekseyev *et al.*, 2002). После того, как в первые месяцы жизни тычинки, быстро удлиняясь, приобретают дефинитивную форму, т.е. начиная с длины тела 8-10 см, они вначале растут практически изометрично с телом (головой, жаберными дугами), а после достижения рыбой определенной длины, лежащей в разных популяциях и у разных форм в интервале 25-32 см, замедляются или даже останавливаются в росте (рис. 83). Максимальная длина, до которой вырастают тычинки у изученных нами арктических гольцов, обычно не превышает 7 см, но достигается она в разных озерах и у разных форм при разной длине тела – от 20 до 60 см.

Для числовой оценки длины тычинок нами использован индекс длины наибольшей тычинки (первая на *ceratobranchiale* после сочленения с *epibranchiale*, реже предыдущая, расположенная на сочленении, или следующая) в % длины головы – *lsb* (табл. Б56), вычисленный у рыб небольших размеров (у гольцов карликовой и

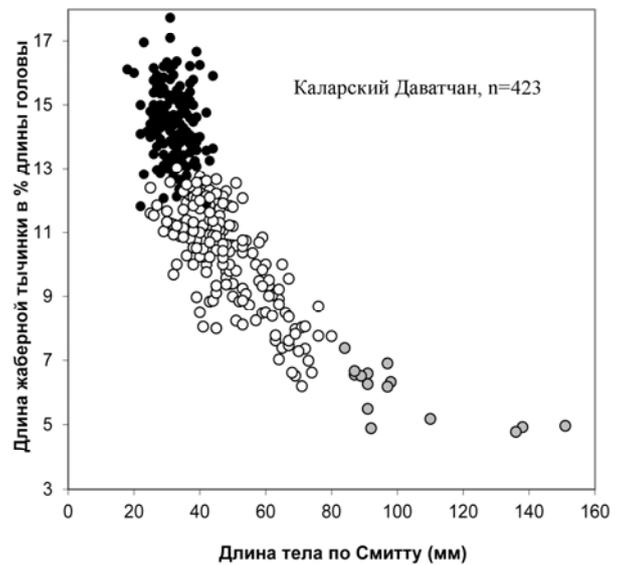
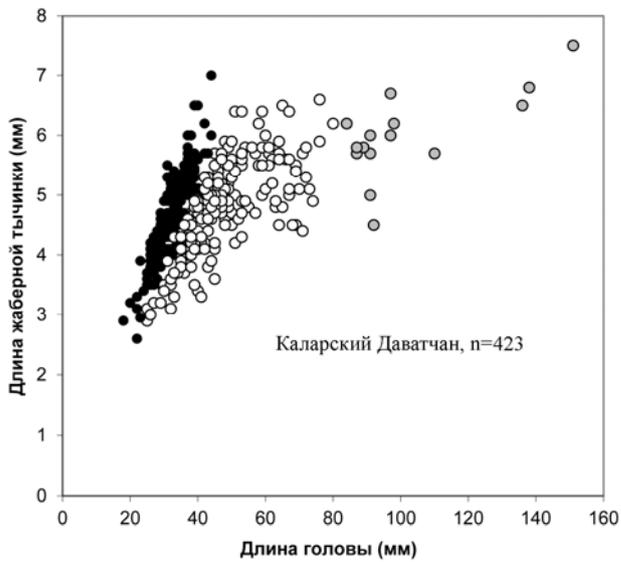
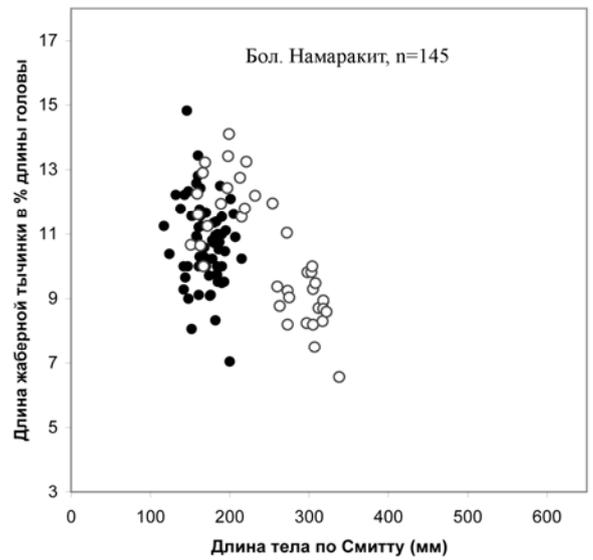
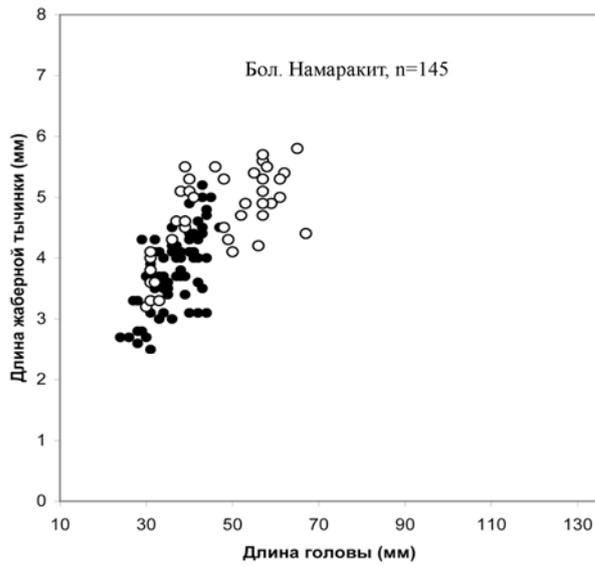
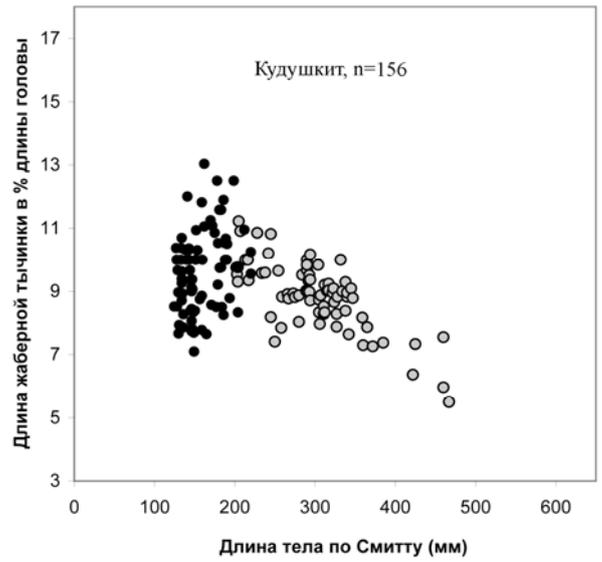
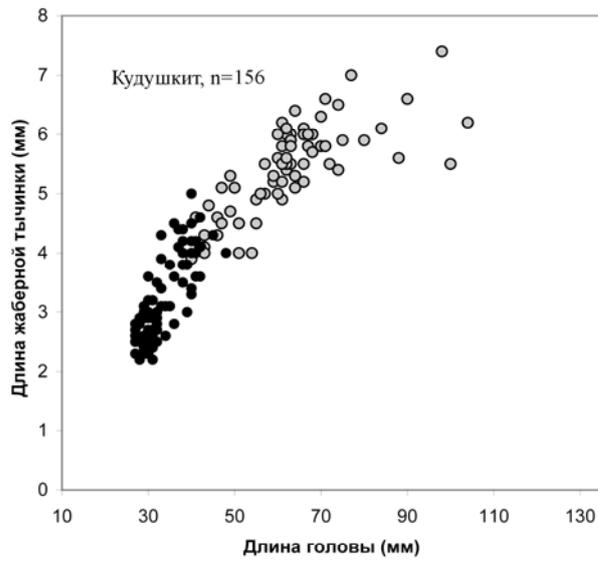
небольших экземпляров мелкой и крупной форм), на определявшемся по графикам (рис. 83) интервале длин тела, при которых рост тычинок близок к изометрическому (у разных форм и в разных озерах – от 10-26 до 17-32 см). Средняя длина тычинок в изученных выборках коррелирована со средним их числом ($r=0.61$), поскольку оба показателя связаны со свойствами жаберного аппарата как цедильного сита: увеличение и того, и другого позволяет удерживать более мелкие пищевые частицы и поддерживается отбором при эволюции в сторону планктофагии. Распределение средних значений индекса бимодально, выделяются группировки длиннотычинковых ($lsb>10.5\%$) и короткотычинковых ($lsb<10.5\%$) гольцов (рис. 84). К первым относятся многотычинковые (среднее число тычинок 36-42) планктофаги - карликовые гольцы из озер Каларский Даватчан (у них отмечено максимальное значение признака - в среднем, 14.6%), Бол. и Мал. Леприндо, Джело, мелкие из озер Даватчан, Кирялта-3,4, Камканда, Бол. Намаракит, Усу, Ирбо. В эту же группу попадают мелкие гольцы из озер Каларский Даватчан, Соли, Улахан-Силян-Кюель, имеющие относительно небольшое число жаберных тычинок (в среднем, 32-34) и (кроме первых) высокую долю планктона в питании.

В «короткотычинковую» группу попадают остальные гольцы – все крупные хищники, карликовые и мелкие бентофаги и полифаги со средним числом тычинок 26-37, но также и некоторые гольцы со средним числом тычинок 34-39, у которых, по крайней мере в отдельные сезоны, преобладает планктонный тип питания - карлики и мелкие из оз. Светлинского, карлики из озер Бол. Намаракит и Гольцовое. Отмеченные случаи несоответствия числа и длины тычинок в отдельных выборках, видимо, отражают неполную согласованность изменений этих двух признаков на промежуточных этапах морфологической специализации планктофагов, когда задача отцеживания планктона решается за счет более быстрого эволюционного изменения одного из них в компенсацию более медленного изменения второго.

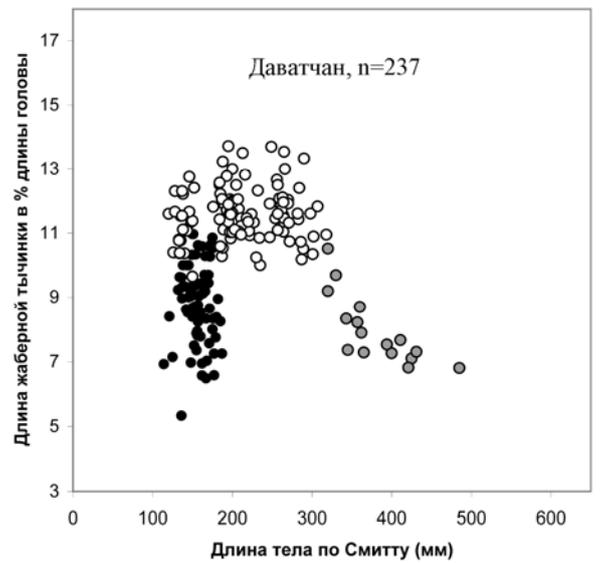
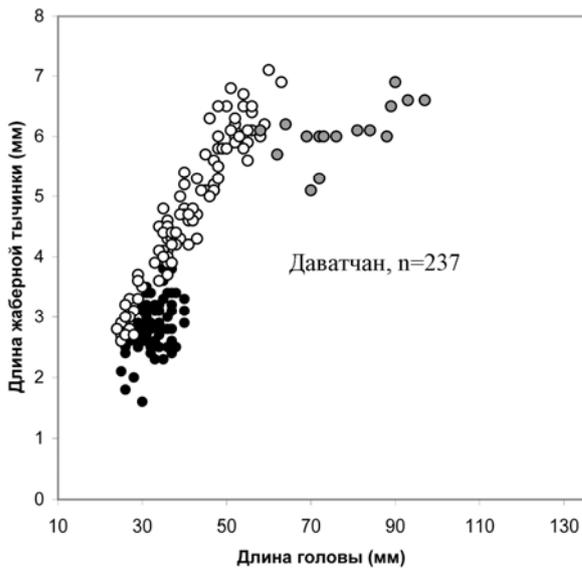
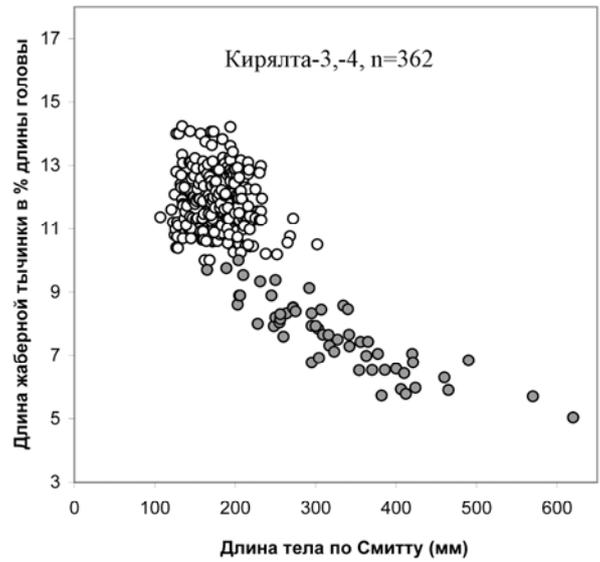
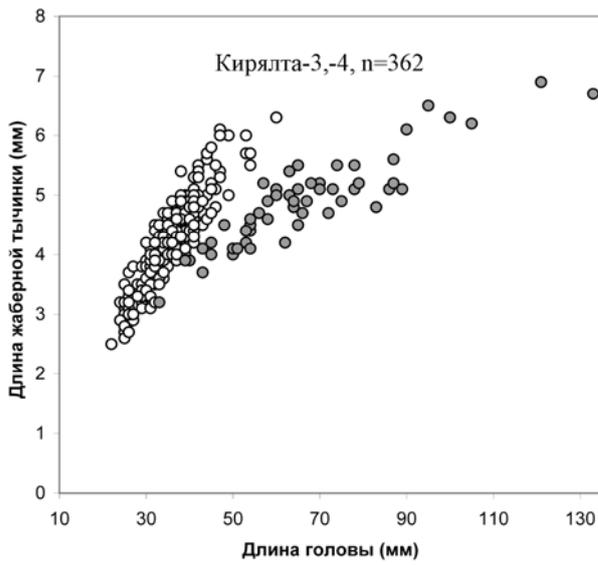
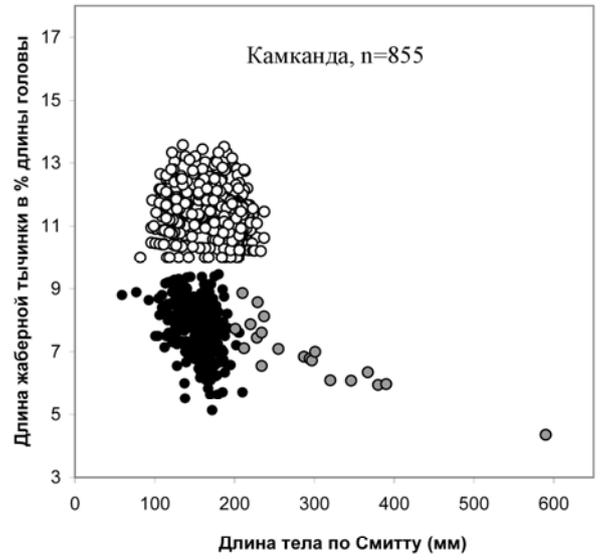
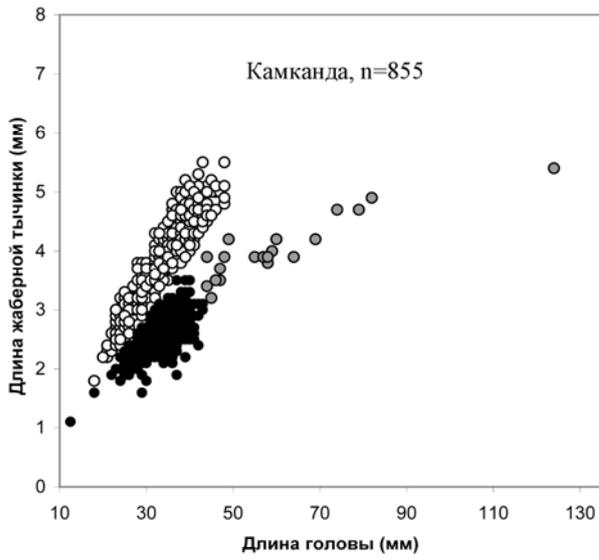
Рис. 83. Изменения длины наибольшей жаберной тычинки с длиной головы (слева) и индекса длины жаберной тычинки в % длины головы с длиной тела (справа) у симпатрических форм арктического гольца из 9 озер. Обозначения как на рис. 82.



Продолжение рис. 83.



Окончание рис. 83.



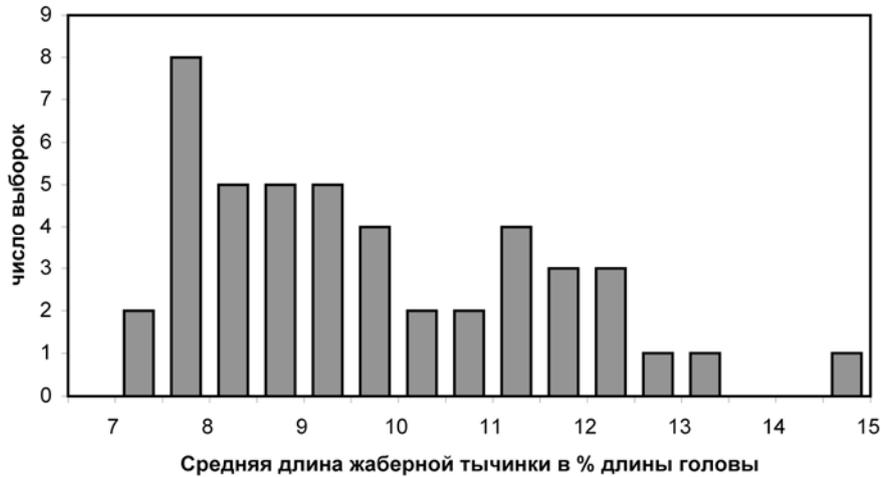


Рис. 84. Распределение выборок арктических гольцов Сибири по средним индексам длины жаберных тычинок.

В озерах с низкой степенью дивергенции симпатрических форм по меристическим признакам эти формы мало различаются и по длине тычинок (на рис. 83 – в озерах Падоринское, Крестаки-1, Токко, Кудушкит, Бол. Намаракит), а в озерах с высокой значительно по ней расходятся (на рис. 83 – в озерах Каларский Даватчан, Камканда, Кирылта-3,4, Даватчан) (табл. Б56). Относительная длина тычинок является одним из двух основных диагностических признаков, используя который совместно с числом тычинок, удастся с высокой точностью провести идентификацию разных форм гольцов в озерах Кирылта-3, Кирылта-4, Каларский Даватчан, Камканда. В случае оз. Камканда дискриминация карликовых и мелких гольцов возможна и лишь по одному этому признаку, при этом крупная форма обнаруживает по нему явное сходство с карликовой (рис. 83, табл. Б56). В отличие от этих озер, в оз. Даватчан значения признака, несмотря на различия средних, сильно трансгрессируют у мелких и карликовых гольцов за счет широких пределов его варьирования у последних. Видимо, это также связано с компенсацией крайне малого (для Забайкалья) числа тычинок у карликов, которые, несмотря на склонность к бентофагии, потребляют летом много планктона. Различия по длине жаберных тычинок выявляются и между некоторыми представителями одной и той же формы из близкорасположенных популяций (крупные гольцы из озёр Озерное-1 и Озёрное-4, рис. 85).

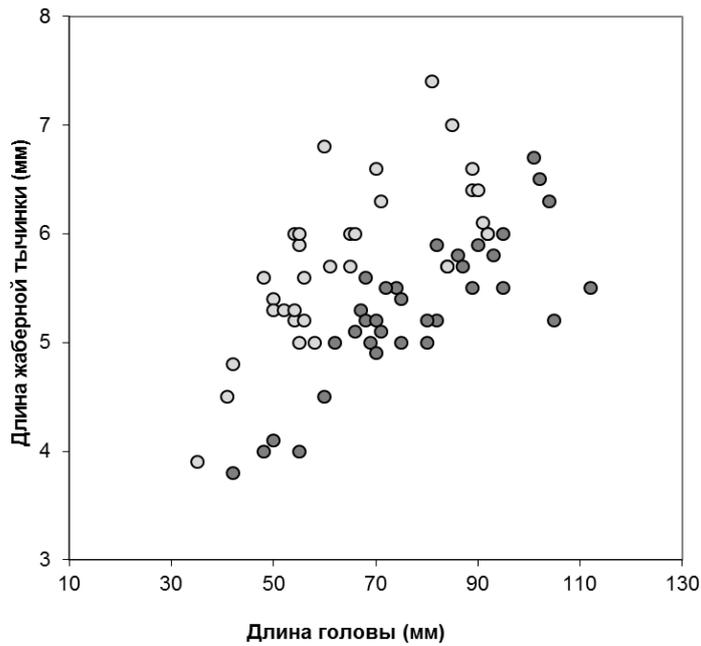


Рис. 85. Изменения длины наибольшей жаберной тычинки с длиной головы у гольцов крупной формы из близкорасположенных озёр Озерное-1 (темно-серые кружки) и Озерное-4 (светло-серые кружки).

5.1.3. Дифференциация по пропорциям тела

Пропорции тела у гольцов значительно меняются в течение жизни в связи с аллометрическим ростом разных его частей, зависят от темпа роста рыбы, ее возраста, пола и степени зрелости. В онтогенезе уменьшается относительный размер глаз, увеличивается ширина лба, удлиняются рыло, челюсти (верхняя в процессе роста может достигать вертикали заднего края глаза и заходить за нее), уменьшается относительная длина головы и изменяется ее форма (из закругленной она становится более конической), удлиняются хвостовой стебель, плавники. У быстрорастущих гольцов, как это характерно и для других рыб (Лягина, 1984), маленькая голова и длинный хвостовой стебель (при ускоренном росте рыба задняя часть тела растет быстрее передней), у тугорослых наоборот. Неполовозрелые самцы и самки близки по пропорциям тела; в связи с созреванием у самцов удлиняются рыло (особенно у крупных гольцов, за счет этого вторично увеличивается относительная длина головы), челюсти, плавники; эти изменения прогрессируют с возрастом. Пропорции головы, тела и плавников различаются также у гольцов-планктофагов и бентофагов.

Изменения пропорций у гольцов, принадлежащих к разным группировкам и формам, могут происходить с разной скоростью и завершаться на разных этапах онтогенеза, т.е. могут иметь место гетерохронии. Различия в пропорциях тела,

связанные с полом, созреванием и темпом роста, обсуждены выше при описаниях гольцов из разных озер, в настоящем разделе исследуются наиболее общие направления дифференциации симпатрических форм и аллопатрических группировок гольцов по пластическим признакам. Для этого был проведен анализ абсолютных значений 27 промеров тела методом главных компонент (ГК) и получены скаттеры, которые могут рассматриваться как «онтогенетические траектории» (Fink 1988) или, более точно, «онтогенетические каналы» (Mina *et al.* 1996) особей в пространстве морфометрических признаков и которые могут использоваться для определения паттернов изменений формы тела в онтогенезе (рис. 86). При использовании абсолютных значений первая ГК в основном отражает изменения общего размера, а вторая – формы тела рыб, хотя они не могут интерпретироваться как, соответственно, оси размера и формы в чистом виде (Tissot 1988; James, McCulloch 1990).

В озерах Крестаки-1, Падоринское, Кирылта-4 и, вопреки ожиданиям, Каларский Даватчан, симпатрические формы укладываются в один онтогенетический канал, т.е. различия в форме их тела связаны только с разноразмерностью и аллометрией. Исключение составляют отдельные гольцы крупной формы, уклоняющиеся за счет сенильных изменений. В озерах Бол. Намаракит и Токко каналы карликовых и мелких гольцов имеют общее начало, но рано дивергируют; крупные гольцы из оз. Токко укладываются в общий канал с мелкими. Перегиб каналов мелких и карликовых гольцов из оз. Бол. Намаракит и мелких из оз. Токко связан с наступлением половой зрелости. В оз. Камканда карликовые и мелкие гольцы имеют разные, но частично перекрывающиеся каналы; по мере роста степень перекрывания каналов уменьшается, так что их концы, соответствующие наиболее крупным особям двух форм, разделяются.

Канал крупной формы в области малых размеров перекрывается с каналом мелкой, хотя не является непосредственным его продолжением. Мелкие экземпляры крупной формы по пропорциям тела оказывается ближе к мелкой форме, а не к карликовой, как можно было ожидать. Наконец, в озере Кирылта-3 каналы мелкой и крупной форм, а в оз. Даватчан - карликовой с одной стороны и лежащих в одном канале мелкой и крупной – с другой не перекрываются на всем интервале длин, начиная с самых мелких особей в выборках.

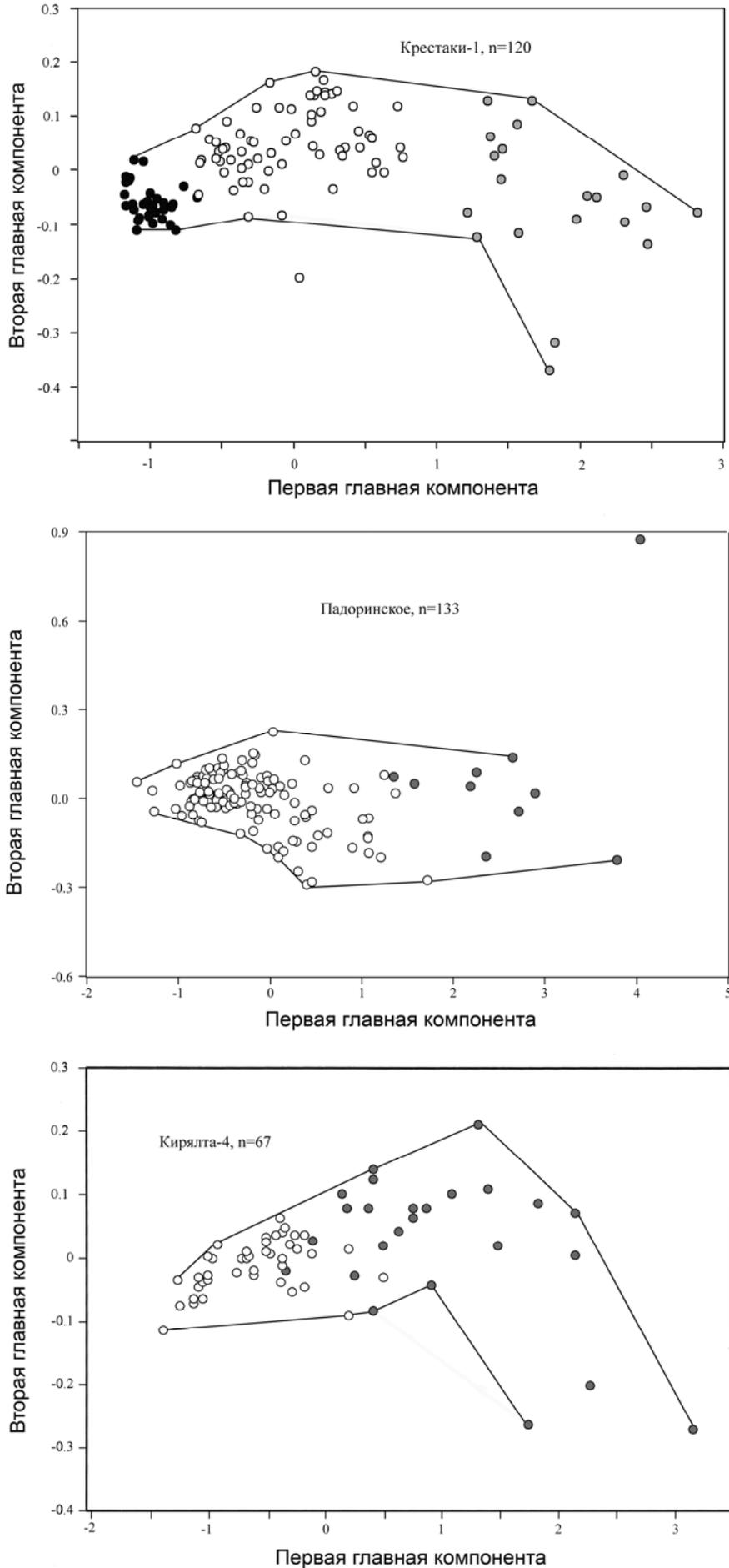
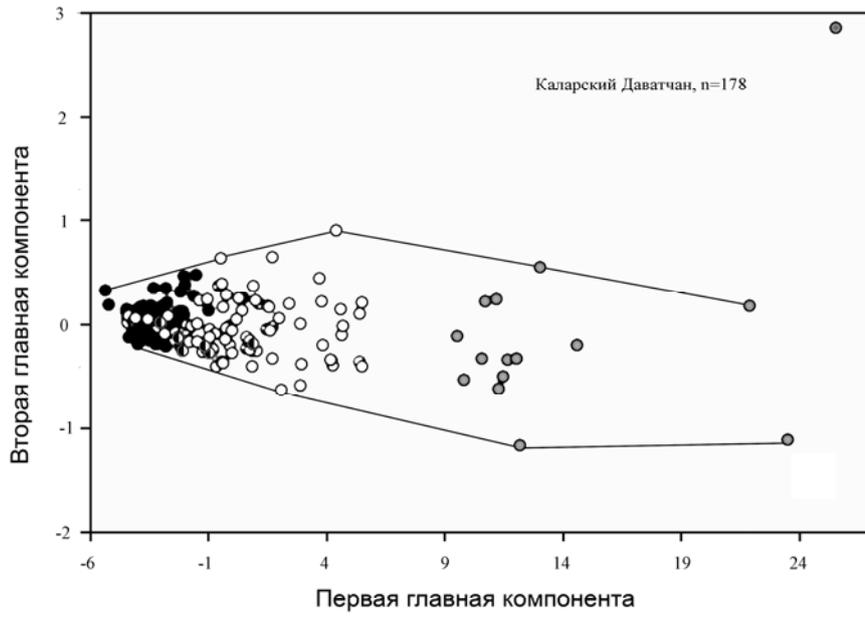
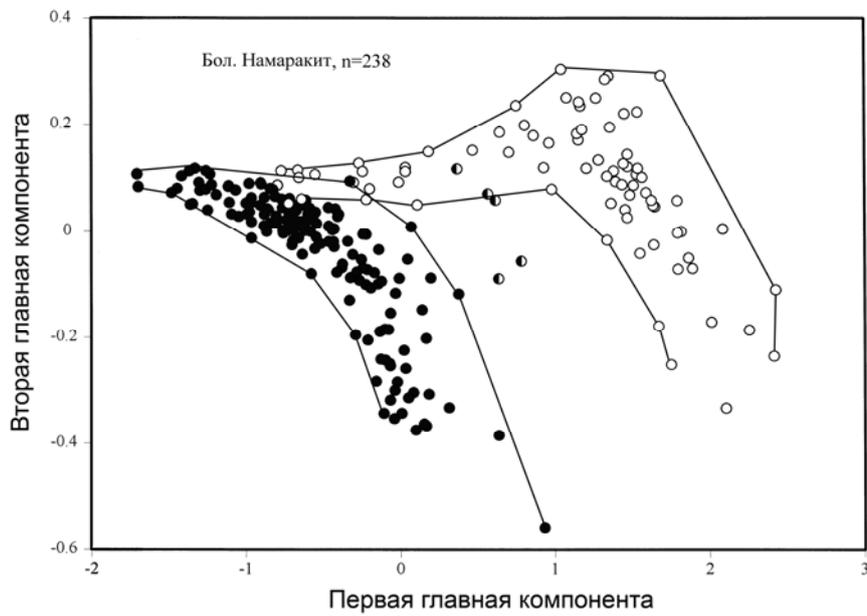
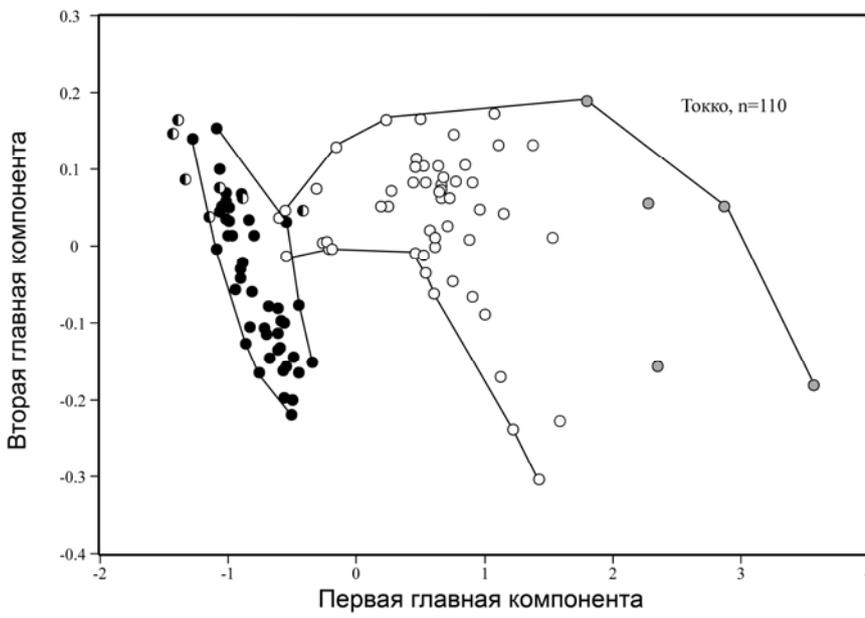
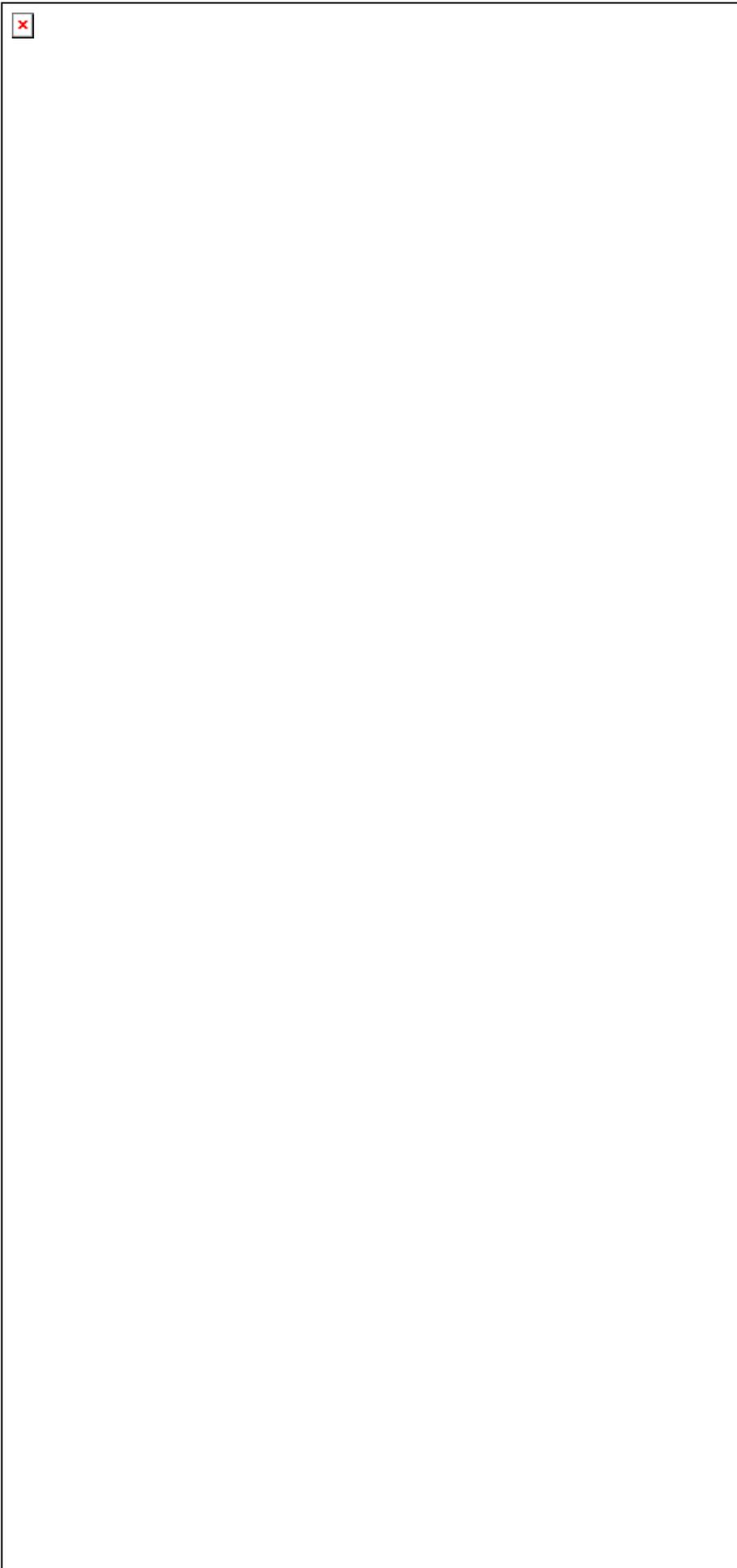


Рис. 86.
 Положение арктических гольцов из некоторых озер Забайкалья в пространстве первых двух главных компонент (27 абсолютных промеров тела). Черные кружки – карликовая форма, светлые – мелкая, серые – крупная; закрашенные наполовину – сомнительные особи. Оконтурены границы «онтогенетических каналов».

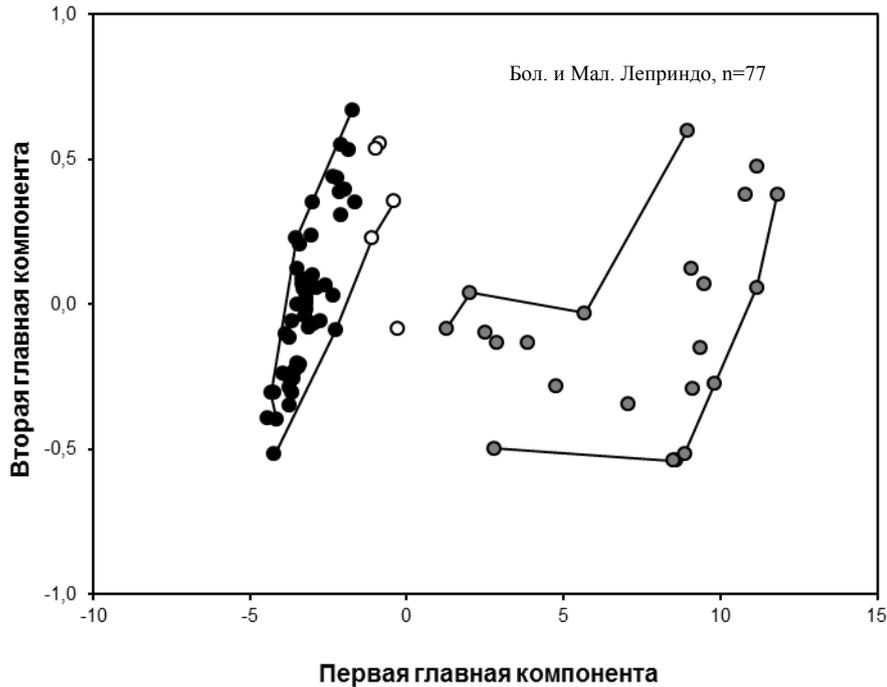


Продолжение
рис. 86.





Продолжение
рис. 86.



Окончание
рис. 86.

Наибольшие нагрузки (положительные или отрицательные) на вторую главную компоненту в разных озерах имеют диаметр глаза, размеры челюстей, продольные промеры средней и задней частей тела (постдорсальное, пектровентральное, вентроанальное расстояния, длина хвостового стебля) и размеры плавников (табл. Б59). Величина нагрузок отражает вклад признаков в общую дисперсию, но в тех случаях, когда по второй компоненте выявляются значительные различия между формами гольцов (как в последних трех озерах), она в основном характеризует относительную роль признаков именно в этих различиях. В озерах Камканда и Даватчан наибольшие нагрузки на ГК2 имеет диаметр глаза o , важный вклад вносят также промеры туловища - PD , PV , VA , pl , кроме того, в первом – высота верхней челюсти hmx , антеанальное расстояние AA и размеры плавников (hD , hA , lP), во втором – длина основания анального плавника (lA). В оз. Кирялта-3 вклады диаметра глаза, высоты верхней челюсти и промеров тела, за исключением VA и pl , невелики, а основной вклад в различия вносят размеры плавников (hD , hA , lP , lV). Как следует из этих данных, набор признаков, по которым наблюдаются наибольшие различия симпатрических форм, в разных озерах неодинаков.

Таким образом, при сравнении ситуаций в разных озерах выявляется разная степень дивергенции симпатрических форм по пластическим признакам – от

различий, являющихся лишь следствием разного размера рыб и непропорционального роста разных частей их тела до различий, не сводимых к аллометрическим эффектам и, видимо, имеющих генетическую основу. Частично, но не полностью, степень различия симпатрических форм по промерам тела совпадает со степенью их различий по меристическим признакам и длине жаберных тычинок. В озерах Камканда, Кирялта-3 и Даватчан, входящих в число озер с самой высокой степенью дивергенции форм по этим признакам, обнаружены наибольшие различия и по пропорциям тела. В то же время в четвертом из таких озер – Каларском Даватчане – дивергенция форм по пропорциям тела фактически отсутствует.

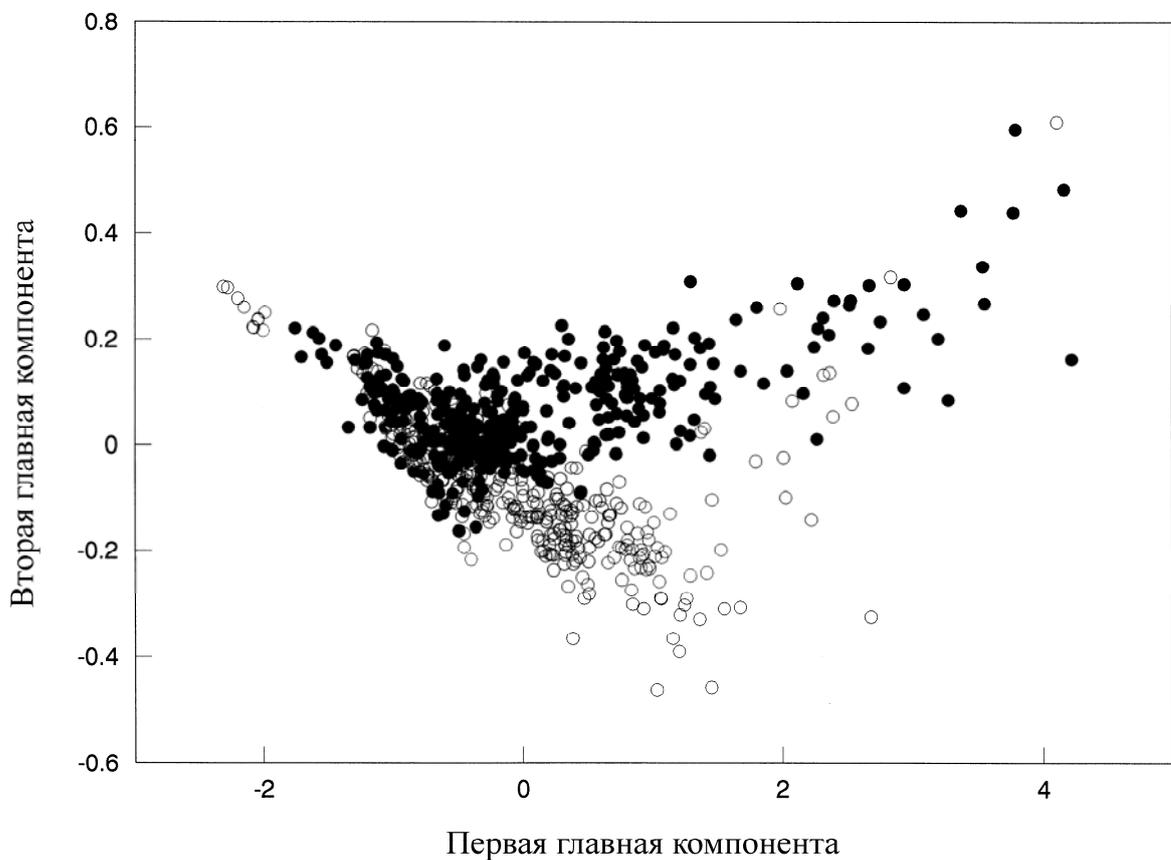


Рис. 87. Положение арктических гольцов из 10 озер Забайкалья в пространстве первых двух главных компонент (27 абсолютных промеров тела). Светлые кружки – гольцы из выборок со средним числом жаберных тычинок более 36 («планктофаги»), черные – со средним числом тычинок менее 36 («не-планктофаги»).

Для исследования диверсификации по пропорциям тела алопатрических

группировок проведен ГК-анализ объединенной выборки разных форм гольцов из 10 озер (Даватчан, Леприндокан, Бол. Леприндо, Гольцовое, Кирялта-4, Бол. Намаракит, Ирбо, Крестаки-1, Токко, Падоринское, длина 10-55 см, добавлены 10 экз. выращенной в лаборатории молоди мелкой формы из оз. Даватчан длиной 3-6 см, предоставленные М.Ю. Пичугиным (МГУ)) (рис. 87).

Несмотря на отмеченные выше различия между карликовыми гольцами и молодью мелких, в частности, в оз. Даватчан, в масштабе рисунка 87 среди рыб малого размера (значения $GK1 < 0$, $AC < 20$ см) заметной дифференциации не обнаруживается, зато в области мелкой формы (значения $GK1 0-2$, $AC \sim 20-35$ см) наблюдается бифуркация общего канала. В нижнюю ветвь (светлые кружки) попадают многотычинковые (среднее число тычинок в каждой выборке > 36) планктофаги мелкой формы из озер Даватчан, Леприндокан, Бол. Намаракит, Ирбо, Кирялта-4, а в верхнюю (черные кружки) – малотычинковые (среднее число тычинок < 34) мелкие гольцы – «не-планктофаги» из озер Крестаки-1, Токко и Падоринское. При более крупных размерах подобной дифференциации не наблюдается, все гольцы крупной формы оказываются ближе к каналу «не-планктофагов». Наибольшие нагрузки на вторую главную компоненту имеют промеры головы, ее длина и промеры плавников, из них самая высокая – у диаметра глаза (табл. Б59).

При одинаковых размерах у «планктофагов» тело более веретенообразное, с маленькой конической головой, небольшим конечным или полуверхним ртом, не массивными, облегченными короткими челюстями (верхняя обычно не заходит за вертикаль заднего края глаза), короткими плавниками, длинным и низким хвостовым стеблем; окраска (без брачного наряда) обычно «пелагическая», серебристая. У «не-планктофагов» более массивное, вальковатое тело, большая закругленная голова с большим конечным или полунижним ртом, массивными длинными челюстями (верхняя начиная с довольно мелких размеров заходит за вертикаль заднего края глаза), короткий и высокий хвостовой стебель; окраска тела более темная, насыщенная, часто с сохраняющимися мальковыми полосами. Различия в пропорциях тела между мелкими «планктофагами» и «не-планктофагами» иллюстрирует рис. 88. Подобные различия прослеживаются и у гольцов карликовой формы из разных озер, хотя они и не очевидны на рис. 87. Так, карлики из оз. Бол. Леприндо имеют типичные пропорции планктофагов, а из оз. Токко – «не-планктофагов». В оз.

Камканда ярко выражены аналогичные различия в пропорциях тела между мелкими планктофагами и карликовыми бентофагами.

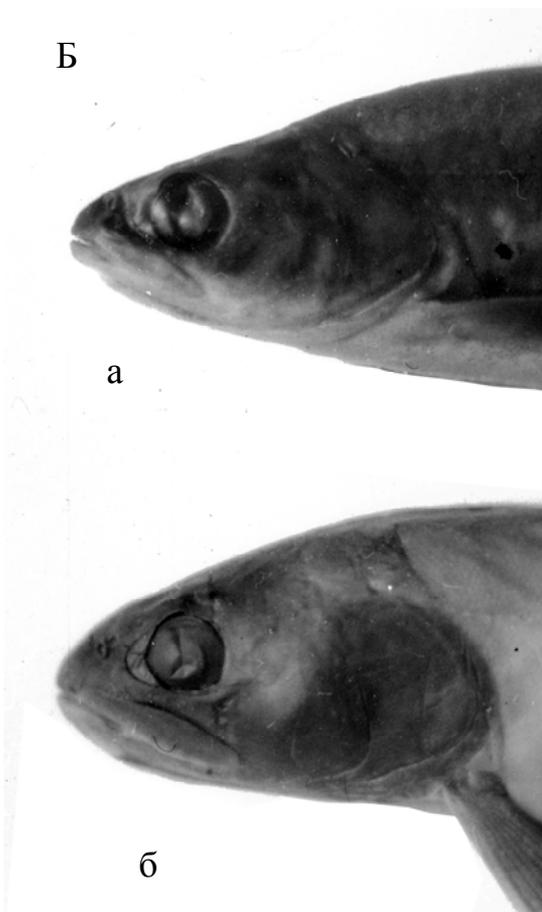
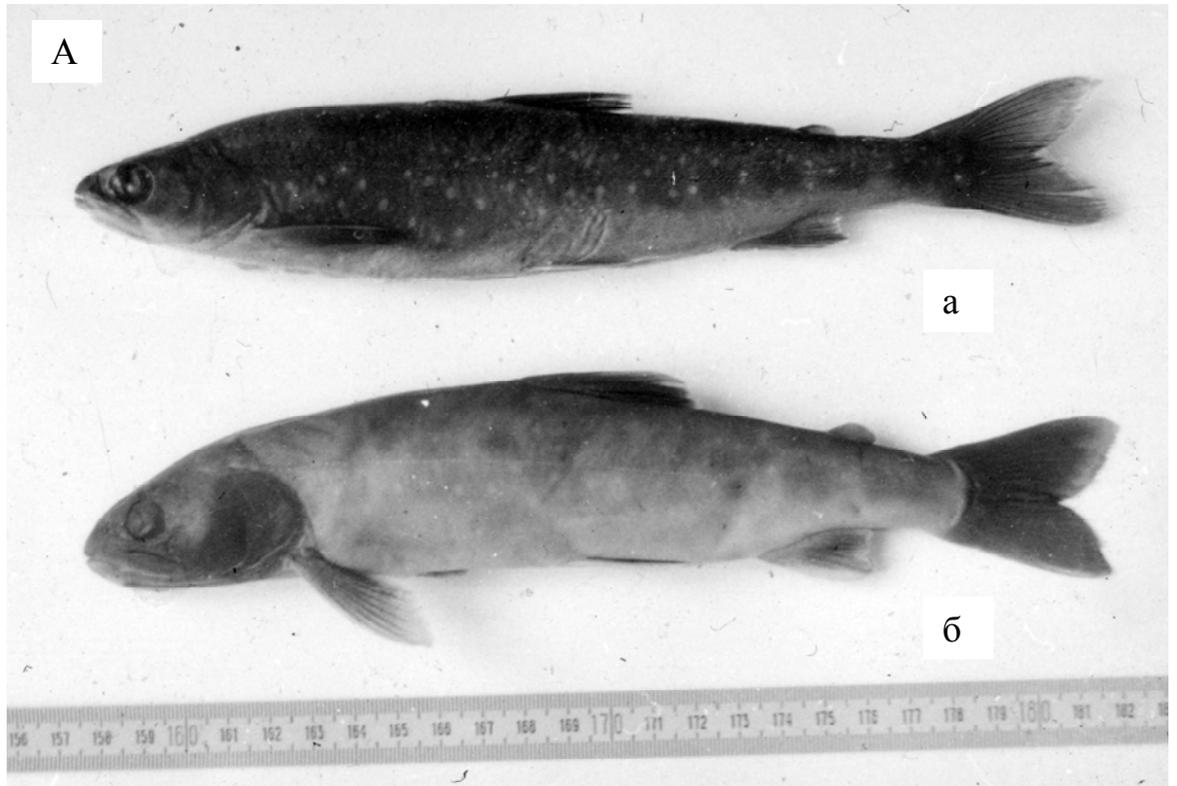


Рис. 88. Различия в пропорциях тела (А) и головы (Б) между гольцами-«планктофагами» (а, мелкая форма из оз. Ирбо), и «непланктофагами» (б, мелкая форма из оз. Падоринское)

Эти различия аналогичны таковым между гольцами-планктофагами и бентофагами («пелагическими» и «бентическими»), описанными из других частей ареала (Barbour 1984, Gardner *et al.* 1988, Sandlund *et al.* 1992, Adams *et al.* 1998). Независимое возникновение таких морфотипов в разных регионах и разных локальностях внутри них (в том числе в разных озерах Забайкалья), происходящее на основе трофического полиморфизма и биотопических различий, можно считать характерной чертой *S. alpinus* complex.

Следует отметить, что описанные особенности «пелагического» и «бентического» морфотипов – это крайние варианты ряда, представленного группировками гольцов, имеющих разную степень выраженности черт одного и другого, сочетающих их или даже имеющих внешнюю морфологию, не совпадающую с типом питания. Такое несоответствие на нашем материале прослеживается у мелких и карликовых гольцов из оз. Светлинское, карликовых из озёр Гольцовое, Бол. Намаракит. Хотя планктон играет в их рационе важную роль, все они имеют внешние «бентические» черты, а гольцы из оз. Светлинское – ещё и относительно небольшое число тычинок. Такие случаи можно квалифицировать как начальные стадии эволюции от генерализованного морфотипа в сторону «планктофагического».

В дендрограммах сходства по индексам промеров тела гольцов, сгруппированных в четыре размерных класса (рис. 88), прослеживаются следующие закономерности: 1) из 9 симпатрических пар форм, имеющих хотя бы на одной дендрограмме, сестринские группы образуют только две (карликовые и мелкие гольцы из оз. Каларский Даватчан, мелкие и крупные из оз. Токко) 2) гольцы карликовой, мелкой или крупной форм самостоятельных кластеров не образуют 3) гольцы мелкой формы из группы многотычинковых планктофагов (из озёр Бол. Намаракит, Даватчан, Леприндокан, Ирбо, Кирялта-4) на всех дендрограммах кластеризуются вместе; мелкие малотычинковые «не-планктофаги» из озёр Токко, Крестаки-1, Падоринское ни при каких размерах не входят в этот кластер, хотя единого кластера «не-планктофагов» друг с другом и другими малотычинковыми гольцами на дендрограмме класса 20-30 см не образуют.

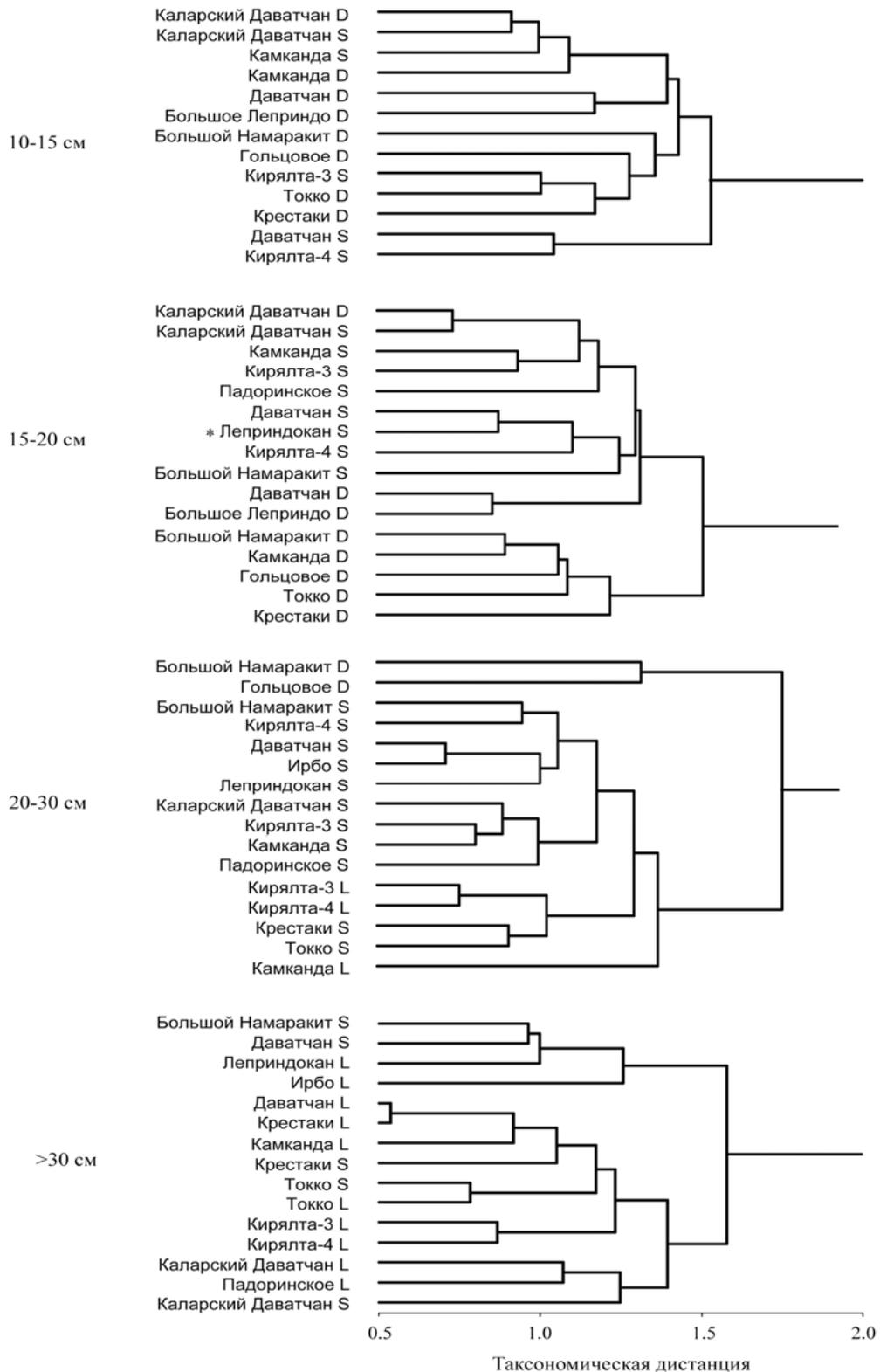


Рис. 88. Дендрограммы сходства арктических гольцов из озер Забайкалья в разных размерных интервалах по индексам 26 промеров тела, построенные методом UPGMA. D – карликовая форма, S – мелкая, L – крупная. Звездочкой помечена выборка, данные по которой предоставлены К.А. Савваитовой.

На дендрограмме «>30 см» имеются два основных кластера, в один из которых попадают только многотычинковые (среднее число тычинок >36) гольцы (мелкие из озер Бол. Намаракит, Даватчан, крупные из озер Леприндокан и Ирбо), в другой – в основном малотычинковые (<36) (мелкие из озер Крестаки-1, Токко, Каларский Даватчан, крупные из озер Падоринское, Крестаки-1, Токко, Каларский Даватчан, Камканда, Кирылта-3). В этот же кластер, однако, попадают многотычинковые крупные гольцы из озер Даватчан и Кирылта-4, как они попадают в канал «не-планктофагов» на рис. 86. Можно констатировать, что степень сходства гольцов Забайкалья по пластическим признакам обычно не отражает степень из родства, сходные фенотипы формируются независимо в разных озерах в результате освоения одних и тех же биотопов и пищевых ресурсов. Различия в пропорциях тела между симпатрическими формами могут возникать на ранних этапах дивергенции и предварять формирование различий по меристическим признакам.

5.1.4. Редукция окостенений

Остеологические признаки гольцов рода *Salvelinus*, в том числе разных представителей *S. alpinus* complex в целом хорошо изучены (Шапошникова, 1971; Васильева, 1977, 1978, 1980 а,б, 1981; Глубоковский, 1977, 1980, 1995). Эта часть работы посвящена малоисследованному вопросу редукции окостенений у планктоноядных форм и простимулирована необычной морфологией длинноперой палии Световидова *Salvethymus svetovidovi* Chereshev et Skopetz 1990. Этот эндемик озера Эльгыгытгын на Чукотке имеет ряд уникальных черт строения, послуживших основой для выделения его в отдельный род семейства Salmonidae, близкий к роду *Salvelinus* (Черешнев, Скопец, 1990); его своеобразие подтверждается кариологическими (Фролов, 1993) и молекулярно-генетическими (Brunner *et al.*, 2001; Osinov *et al.*, 2015) данными. Большая часть диагностических признаков *S. svetovidovi*, приводимых Черешневым и Скопцом (1990) - остеологические (отсутствие или необычное строение ряда костей). В частности, у длинноперой палии отсутствуют supraorbitale-1, первые 4-8 interneuralia (predorsalia в работе Черешнева и Скопца), у большей части особей отсутствуют также supraorbitale-2 и orbitosphenoideum (рис. 3, 89а).

Алексеев и Пауэр (Alekseyev, Power, 1995), изучив развитие скелета у *Salvelinus namaycush* и *S. fontinalis*, обнаружили, что эти окостенения появляются в онтогенезе гольцов в числе последних - следовательно, они будут в первую очередь недоразвиваться в случаях пedomорфоза (Gould 1977; Alberch *et al.* 1979; McNamara 1986). Помимо этого оказалось, что ряд костей взрослой длинноперой палии сходен по форме с костями молодежи гольцов. На этом основании Алексеев и Пауэр предположили, что *Salvethymus svetovidovi* - пedomорфный вид, и его морфологические особенности можно в значительной степени объяснить недоразвитием структур, нормально развитых у большинства представителей рода *Salvelinus*. Алексеев с соавторами (1997) и Алексеев (2000) обнаружили среди арктических гольцов из озера Большой Намаракит в Забайкалье особей, у которых редуцированы те же кости, что у *S. svetovidovi*, а также отметили у них случаи недоразвития еще одной поздно закладываемой кости, не изучавшейся у длинноперой палии - *suprapraeorperculum*. Эти данные показали, что ювенилизация морфологии скелета, сходная с той, что имела место у *Salvethymus*, независимо происходила и среди представителей рода *Salvelinus*.

Для того, чтобы проследить это направление эволюционных изменений морфологии гольцов, приводящих к возникновению столь необычных форм, как длинноперая палия, изучены арктические гольцы из 24 забайкальских выборок (каждая выборка соответствует одной форме из одного озера). Эти особи имели возраст не менее 3 лет, подавляющее большинство больше 5; процесс закладки скелетных элементов у них можно считать завершенным. Ниже эти гольцы будут называться взрослыми, хотя среди них имелись и неполовозрелые особи. Помимо этого, изучено 10 просветленных, окрашенных ализарином сеголеток гольца длиной по Смитту 34-60 мм из озер Леприндокан и Даватчан, у которых закладка костей еще не закончилась. Эти гольцы были выращены в лаборатории из икры, полученной от производителей мелкой формы, М.Ю. Пичугиным (МГУ) и любезно переданы им автору.

Среди изученных гольцов имеются особи, у которых полностью отсутствуют *supraorbitale-1*, *supraorbitale-2*, *orbitosphenoideum*, одно, два или три из четырех передних *interneuralia*. У одной особи могут отсутствовать одно или более из этих окостенений, в том числе парные с одной или обеих сторон тела. В том случае, когда

эти скелетные элементы имеются, они могут быть очень мелкими, недоразвитыми, а передние *interneuralia* могут быть не окостеневшими. Оценки процента редукции скелетных элементов у гольцов разных форм из разных озер Забайкалья и у выращенных в лаборатории сеголеток представлены в таблице Б60. В ней также приводится процент редукции этих окостенений у *S. svetovidovi*, рассчитанный по данным Черешнева и Скопеца (1990). В работе этих авторов указывается на отсутствие *orbitosphenoideum* у 22 особей длинноперой палии из 33 изученных, но не уточняется, с одной или обеих сторон черепа определялось наличие этого окостенения. Мы рассчитали процент его редукции, предположив, что эти данные относятся лишь к одной стороне. Если же авторы определяли наличие *orbitosphenoideum* с двух сторон и имели в виду, что у 22 особей окостенение отсутствовало с обеих сторон, а у 11 имелось хотя бы с одной, процент его редукции окажется выше приведенного в табл. Б60.

В большинстве выборок взрослых гольцов *supraorbitale-1* присутствует у всех особей с обеих сторон. Лишь у карликовых гольцов из оз. Бол. Намаракит процент редукции этой кости превышает 10% (табл. Б60), причем у двух особей она отсутствует с обеих сторон; среди всех остальных рыб *supraorbitale-1* отсутствует с одной стороны у одного мелкого гольца из оз. Бол. Намаракит, одного карликового из оз. Кудушкит, двух карликовых из оз. Гольцового и двух мелких из оз. Номама. *Supraorbitale-2* оказывается редуцированным чаще. Рыбы без этого окостенения отмечены в 9 выборках, причем среди мелких гольцов из оз. Бол. Намаракит оно отсутствует почти в половине случаев, процент его редукции в этой выборке достигает примерно половины значения, отмеченного для *S. svetovidovi* (табл. Б60). Среди сеголеток *supraorbitale-1* имеется (с обеих сторон) лишь у самой крупной особи длиной 60 мм; *supraorbitale-2*, напротив, у всех изученных сеголеток уже заложилось, и лишь у одной особи длиной 35.3 мм отсутствует с правой стороны.

Редукция *orbitosphenoideum* отмечена в 13 выборках взрослых гольцов, причем в восьми из них процент редукции этого окостенения лежит в пределах 20-28%, а в остальных пяти его значение менее 8%. Среди сеголеток это окостенение отсутствует у всех особей длиной менее 50 мм (5 экз.), среди особей более 50 мм у одной имеется слева и у четырех с обеих сторон.

В серии *interneuralia* наиболее часто оказывается редуцированным второе (считая от головы) *interneurale*, закладывающееся последним (Алексеев и др., 1997). Особи, у которых оно отсутствует, не отмечены только в выборках мелких и крупных гольцов из оз. Крестаки-1 и крупных гольцов из оз. Токко, причем в этих выборках встречаются экземпляры, у которых оно хрящевое. Среди гольцов из оз. Огиендо-3 второе *interneurale* отсутствует у 13 особей из 15 изученных и у одной оно хрящевое; еще в 4 выборках этот элемент (окостеневший или хрящевой) отсутствует более, чем у половины особей (табл. Б60). Первое и третье *interneuralia* отсутствуют значительно реже, случаи отсутствия первого единичны (хотя в оз. Огиендо-3 у 2/3 рыб оно неокостеневшее), но процент редукции третьего в отдельных популяциях (Огиендо-3) может достигать более, чем 60%. Все особи, у которых отсутствует третье *interneurale*, не имеют также и второго; у одного экземпляра из оз. Огиендо-3 отсутствуют все три первых *interneuralia*. Данные по редукции четвертого *interneurale* в таблицу Б60 не включены, поскольку оно отсутствует лишь у одного мелкого гольца из оз. Ирбо (у этого экземпляра отсутствует также второе; первое и третье имеются), хотя у одного карлика из оз. Кудушкит и двух гольцов из оз. Огиендо-3 оно неокостеневшее. Пятое и последующие *interneuralia* имеются у всех изученных взрослых гольцов.

Среди сеголеток у самого мелкого экземпляра (34.0 мм) отсутствуют первые шесть и одно последнее, у следующего по размерам (35.3 мм) первые четыре и два последних окостеневших *interneuralia* (рис. 89б), у следующих двух (37.4, 45.3 мм) нет первых трех элементов; у всех остальных особей имеется первое и отсутствует второе, у двух из них также третье *interneurale*, у одной особи нет также двух последних *interneuralia* и трех в середине ряда. Определить наличие-отсутствие хрящевых закладок *interneuralia* у сеголеток не удалось, поскольку на просветленных препаратах молоди без окраски на хрящ они не видны. На рис. 89в показана ранняя стадия окостенения *interneuralia* у сеголетки другого вида гольцов - *S. namaycush* (отсутствуют окостенения на месте первых восьми *interneuralia*). Проиллюстрированные на рис. 89б,в стадии развития *interneuralia* у мальков гольцов весьма близки к той, что наблюдается у взрослых *S. svetovidovi* (рис. 89а).

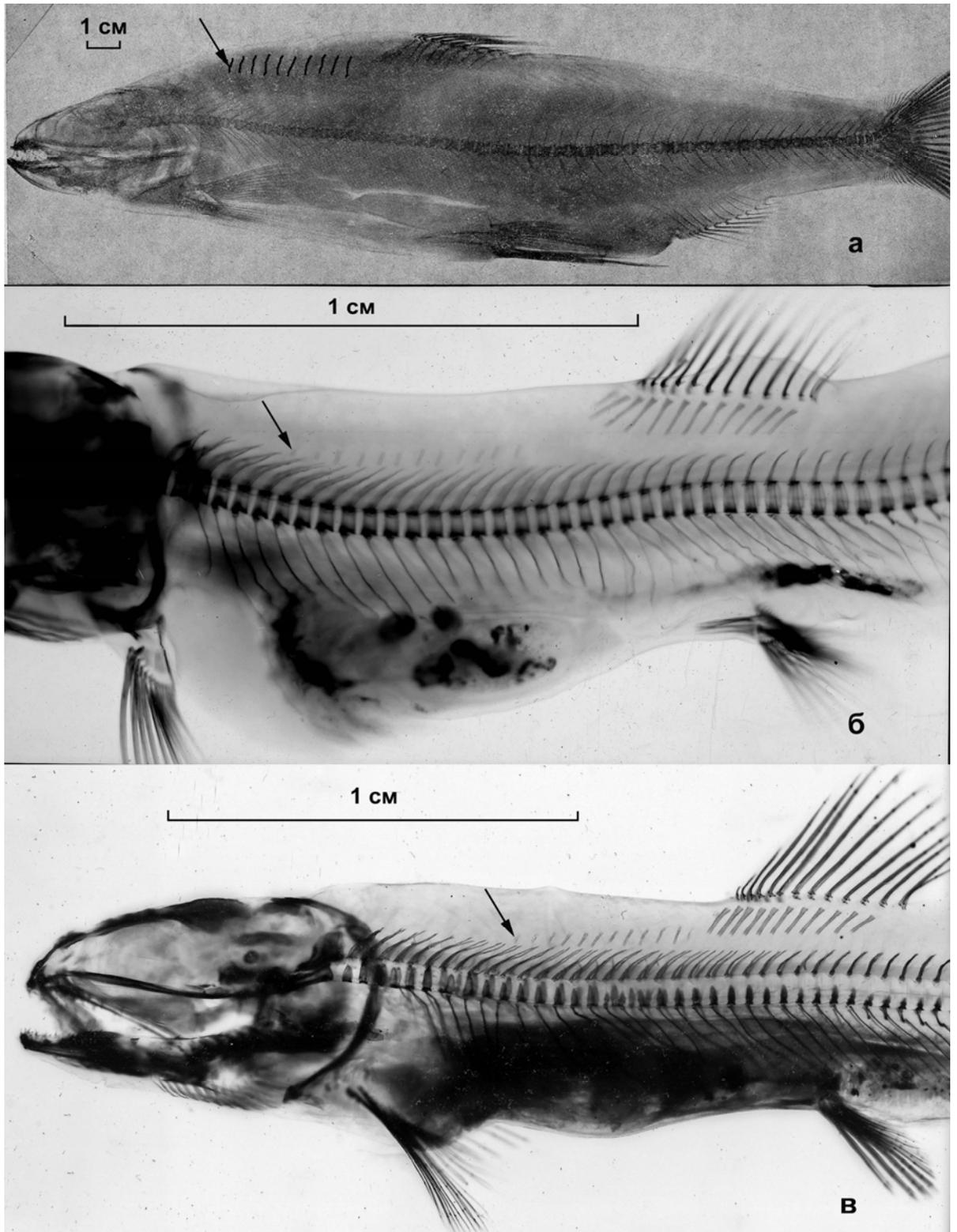


Рис. 89. Сходство в степени развития interneuralia (отсутствуют передние элементы) у взрослого *Salvelinus svetovidovi* (длина около 30 см) (а) и у сеголеток *Salvelinus alpinus* (длина 35.3 мм) (б) и *S. namaycush* (длина 36.5 мм) (в). а – рентгенограмма (из Черешнев, Скопец, 1990, interneuralia дополнительно прорисованы.), б, в – просветленные окрашенные ализарином препараты. Передние окостеневшие interneuralia показаны стрелками.

Supragraeoperculum имеет разные варианты строения. На отрезке преоперкуло-мандибулярного сейсмодатчика канала, приходящегося на эту кость, либо отсутствует, либо имеется ветвление. В первом случае supragraeoperculum имеет форму сплошной трубки, во втором должно присутствовать дополнительное отверстие сейсмодатчика канала, помимо входного и выходного. Однако в ряде случаев, когда имеется дополнительное ветвление, присутствуют два отдельных окостенения выше и ниже места ветвления, причем у одного из них или обоих может отсутствовать наружная стенка (рис. 90). Мы полагаем, что район ветвления сейсмодатчика канала, т.е. район дополнительного отверстия в этой кости, окостеневает последним, а при ранней остановке дифференцировки может не окостеневать вообще, и в этом случае кость будет состоять из двух половин. Незамкнутость в трубку является дополнительным свидетельством недоразвития кости. Поэтому разделенное supragraeoperculum также является пedomорфным признаком.

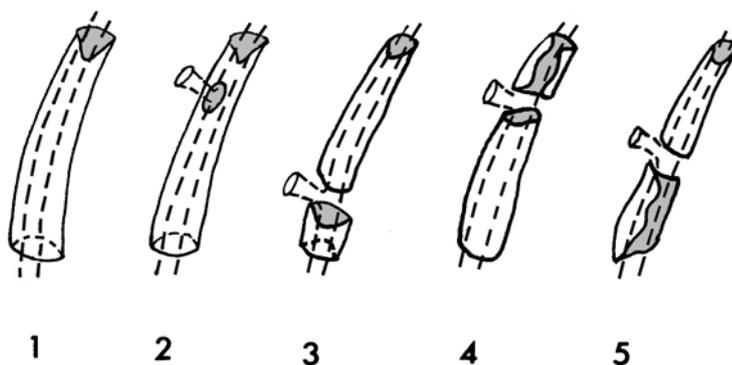


Рис. 90. Варианты строения supragraeoperculum: 1 - сейсмодатчик канал (обозначен пунктиром) не ветвится, 2-5 - ветвится; 1,2 - supragraeoperculum не разделено, 3-5 - разделено на две половины; 3 - обе половины замкнуты в трубку, 4 - не замкнута верхняя, 5 - нижняя.

Такое строение кости встречается в 12 выборках, наибольшего значения процент её редукции достигает у мелких и карликовых гольцов из оз. Бол. Намаракит (табл. Б60). Одна из половин разделенного supragraeoperculum часто не имеет окостеневшей наружной стенки (имеет форму не трубки, а желоба), у одного экземпляра из оз. Ирбо одна из двух половин отсутствует вообще. У всех сеголеток менее 50 мм supragraeoperculum еще не заложилось, а среди остальных сейсмодатчик канал на

его месте не ветвится, поэтому определить процент редукции этого окостенения у них не представляется возможным.

Различия по степени редукции окостенений между симпатрическими формами, оцененные по методу Фишера с использованием arcsin-преобразования, значимы в следующих случаях: процент редукции supraorbitale-2 у мелких гольцов из оз. Крестаки-1 больше, чем у крупных ($p < 0.05$), у карликов из оз. Токко чем у мелких ($p < 0.001$) и крупных ($p < 0.05$) гольцов; процент редукции orbitosphenoideum больше у карликов из оз. Бол. Намаракит, чем у мелких ($p < 0.001$), у карликов из оз. Даватчан чем у мелких ($p < 0.05$) и крупных ($p < 0.001$) гольцов, у них же процент редукции второго interneurale и suprapraeoperculum больше, чем у крупных гольцов ($p < 0.05$). Если квалифицировать хрящевые interneuralia как "отсутствие окостенения", процент редукции второго interneurale у карликов из оз. Даватчан значимо больше, чем у мелких ($p < 0.05$) и крупных ($p < 0.001$) гольцов, а у мелких больше, чем у крупных ($p < 0.05$); процент редукции первого interneurale выше у мелких гольцов из оз. Даватчан, чем у карликовых ($p < 0.001$) и крупных ($p < 0.01$).

На рис. 91 приведены данные о среднем проценте редукции шести скелетных элементов (supraorbitale-1, supraorbitale-2, orbitosphenoideum, первое, второе и третье interneuralia) в разных выборках взрослых забайкальских гольцов, у их сеголеток и у *Salvethymus* (для каждой выборки значения процента редукции отдельных элементов складывались и делились на 6). Также показана доля особей, у которых отсутствует хотя бы один из этих элементов. При расчете этих показателей хрящевые interneuralia квалифицировались как "наличие элемента", за исключением выборки сеголеток, у которых их наличие не определяли.

Особь, у которых отсутствует хотя бы один из рассматриваемых скелетных элементов, обнаружены во всех выборках взрослых гольцов Забайкалья, кроме двух, и доля таких особей может достигать более 80%. Отсутствующие элементы не отмечены у крупных гольцов из озер Крестаки-1 и Токко, хотя и в этих выборках, как указано выше, имеются особи с хрящевыми interneuralia. Средний процент редукции шести элементов варьирует от нуля до 31%, наибольшие значения обоих показателей отмечены в выборке из оз. Огиендо-3.

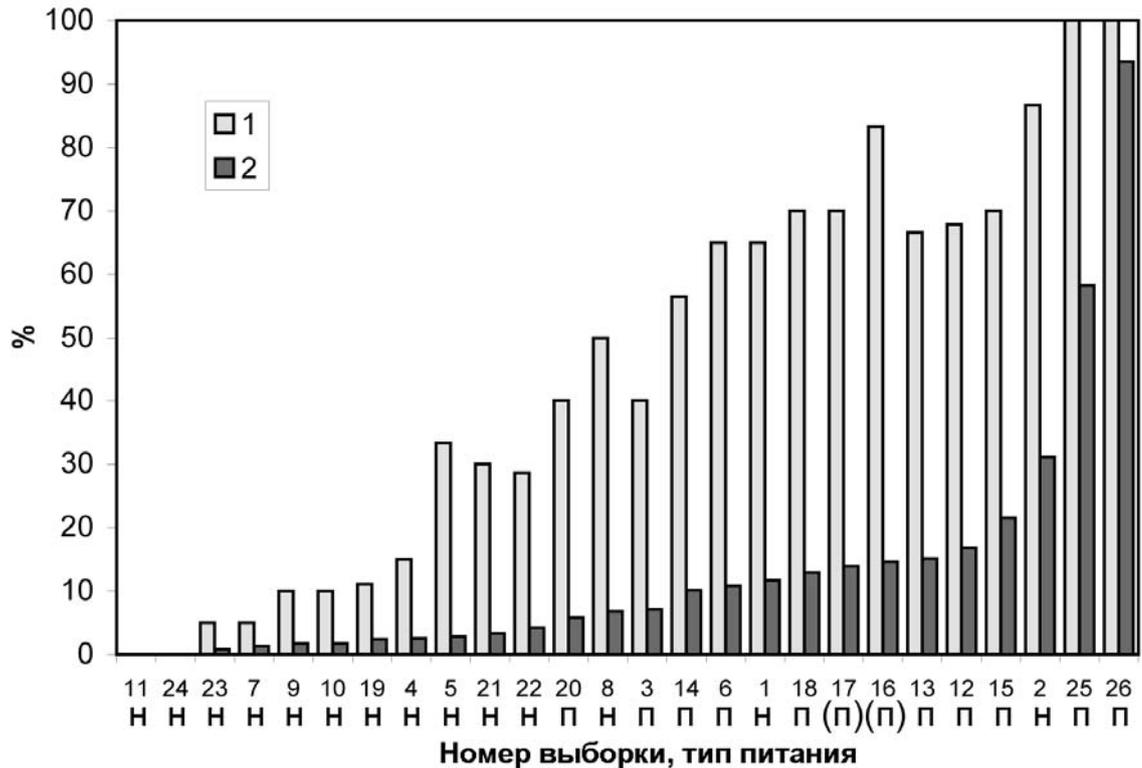


Рис. 91. Процент особей, у которых отсутствует хотя бы один из шести скелетных элементов (supraorbitale-1, supraorbitale-2, orbitosphenoideum, первое, второе и третье interneuralia) (1) и средний процент редукции (пояснения в разделе 2.5) этих элементов (2) у арктических гольцов Забайкалья и у *Salvethymus svetovidovi*. 1-24 – выборки взрослых гольцов из озер Забайкалья, 25 – выборка сеголеток Забайкальских гольцов; 26 – *S. svetovidovi* (рассчитано на основе данных Черешнева и Скопеца, 1990). Нумерация выборок как в табл. Б60. П – планктофаги, (П) – сезонные планктофаги, Н – не-планктофаги (бентофаги, хищники, насекомоядные). Выборки расположены в порядке возрастания среднего процента редукции шести элементов.

Как видно из графика, между минимальными и максимальными значениями этих показателей имеется полный ряд переходов. У длинноперой палии у 100% особей отсутствует более одного из рассматриваемых элементов (обычно отсутствуют все 6, и лишь у некоторых имеется orbitosphenoideum и, реже, supraorbitale-2), а средний процент их редукции, рассчитанный по данным Черешнева и Скопеца (1990), равен 93.5%. Изученные сеголетки имеют промежуточный между длинноперой палией и взрослыми забайкальскими гольцами средний процент редукции шести элементов (57%), а доля особей с хотя бы одним отсутствующим окостенением у них, как и у длинноперой палии, равна 100%. Понятно, что в

выборках ювенильных особей с еще не сформированным скелетом значения этих показателей сильно зависят от стадии развития, на которой эти выборки взяты, и по мере закладки костей будут снижаться со 100% до значений, характерных для взрослых гольцов из соответствующих популяций. На более ранней стадии развития, когда у большинства сеголеток еще не заложилось *supraorbitale-2*, они оказались бы весьма близки по среднему проценту редукции 6 окостенений к *S. svetovidovi*.

Обнаружена значимая ($p < 0.01$) положительная корреляция процента редукции второго *interneurale*, среднего процента редукции шести окостенений и доли особей, у которых отсутствует хотя бы одно из этих окостенений, со средним числом жаберных тычинок в выборке (показатель корреляции рангов по Спирмэну, соответственно, 0.49, 0.49 и 0.51). Соответственно, наиболее велика степень редукции окостенений у гольцов-планктофагов (рис. 91). У них в ходе эволюции остановка дифференцировки скелета смещается на более ранние стадии развития, характерные для молодежи, когда закладка костей еще не закончилась, а заложившиеся кости не достигли дефинитивного веса. Подобное облегчение скелета имеет важное значение для планктофагов, ведущих пелагический образ жизни. В свете этих данных представляется не случайным тот факт, что высокая степень редукции окостенений обнаружена именно среди гольцов Забайкалья, относящихся к числу наиболее многотычинковых представителей рода *Salvelinus*, подобно тому, как она была обнаружена у планктофага *S. svetovidovi*, характеризующегося самым высоким числом жаберных тычинок среди ныне живущих лососевых (Черешнев, Скопец, 1990). Отсутствие одних и тех же костей у длинноперой палии Световидова и у гольцов Забайкалья - случай независимой и параллельной редукции структур в результате педоморфоза.

Таким образом, в разных популяциях и у разных форм арктических гольцов Забайкалья обнаруживаются разные начальные стадии того же процесса ювенилизации морфологии скелета за счет утраты конечных стадий развития, который на Чукотке привел к возникновению *Salvelinus*. Уклонение признаков забайкальских гольцов в сторону признаков длинноперой палии (большое число жаберных тычинок, редукция окостенений, увеличенные размеры и своеобразная окраска плавников у гольцов из оз. Бол. Намаракит (Алексеев и др., 1997), полуверхний рот), в разной степени выраженное в разных популяциях и у разных

форм, свидетельствует о возможности преобразования морфотипа гольцов в этом направлении и позволяет реконструировать вероятный путь морфологической эволюции *S. svetovidovi*.

Среди других видов гольцов у отдельных взрослых экземпляров *Salvelinus leucomaenis* отмечалось отсутствие supraorbitale-1 (Васильева, 1977), примерно у трети взрослых особей *S. namaycush* отсутствие orbitosphenoideum (Qadri, 1964) что, видимо, также объясняется неполной реализацией программы развития скелета. Интересно, что и для ряда других групп лососеобразных и близких к ним рыб характерно отсутствие некоторых костей, поздно закладывающихся в онтогенезе гольцов. Так, orbitosphenoideum отсутствует у всех Thymallidae, Osmeridae, Plecoglossidae; у Thymallidae, Coregonidae и Osmeridae нет suprapraeoperculum. Basisphenoideum, слабо развитое у *Salvethymus*, отсутствует у Osmeridae, Plecoglossidae и у ряда других (Norden, 1961, Клюканов, 1975). Вероятно, по крайней мере, в некоторых из этих случаев, отсутствие окостенений - результат генетически ассимилированной утраты конечных стадий развития скелета, которая изначально могла быть обусловлена чисто эпигенетическими факторами.

5.2. Дифференциация по биологическим показателям

5.2.1. Дифференциация по характеру роста

5.2.1.1. Размеры, рост, возраст созревания и продолжительность жизни

Одним из наиболее очевидных различий аллопатрических популяций и симпатрических форм арктического гольца являются различия по размерам зрелых особей. Широкое распространение по всему ареалу озерных популяций, представленных разноразмерными формами - характерная особенность этого видового комплекса (Johnson 1980; Behnke 1984; Савваитова 1989; Jonsson, Jonsson 2001; Klemetsen *et al.* 2003). Размеры взрослых гольцов разных форм в разных популяциях перекрывают почти весь размерный диапазон пресноводных рыб северных широт – от нескольких сантиметров до метра и более. Они определяются различиями в темпе роста и характере его изменений в течение жизни (в частности, временем начала и степенью его замедления в связи с созреванием), а также самой продолжительностью жизни.

Как было показано в предыдущих главах, у арктических гольцов Сибири наблюдается значительная дифференциация по размерам и особенностям роста. Среди изученных рыб зрелые особи имели длину от 11 до 70 см (табл. Б61). На рис. 92 приведены обобщающие данные по росту гольцов разных форм из разных озер. В связи с малым числом особей в отдельных (особенно старших) возрастных группах в ряде выборок, некоторые полученные линии роста имеют зигзагообразные участки, что затрудняет их сравнение. Для большей наглядности на рис 93 приведены кривые роста изученных гольцов, построенные на основании уравнения Берталанфи с использованием параметров, вычисленных по наблюдаемым данным возраст-длина в соответствующих выборках (в допущении, что $t_0=0$) (табл. Б61). Эти кривые используются в иллюстративных целях с осознанием того, что не во всех рассматриваемых популяциях и не у всех форм гольцов рост описывается уравнением Берталанфи наилучшим образом. Хорошая аппроксимация эмпирических данных с его помощью наблюдается в выборках карликовой и в ряде выборок мелкой формы, а в некоторых других выборках мелкой и в большинстве выборок крупной формы

хуже, что отражается, в частности, в очень больших стандартных ошибках оценок его параметров (табл. Б61). При этом даже хорошее соответствие групповых данных по росту кривой Бергаланфи не означает соответствия ей индивидуальных кривых роста всех особей в выборке (Мина, 1973а) – в частности, из-за ускорения роста у некоторых рыб на разных этапах онтогенеза (см. следующий раздел). С учетом этих оговорок приведенные данные могут быть использованы для обобщенного сравнения характера роста у изученных гольцов Сибири.

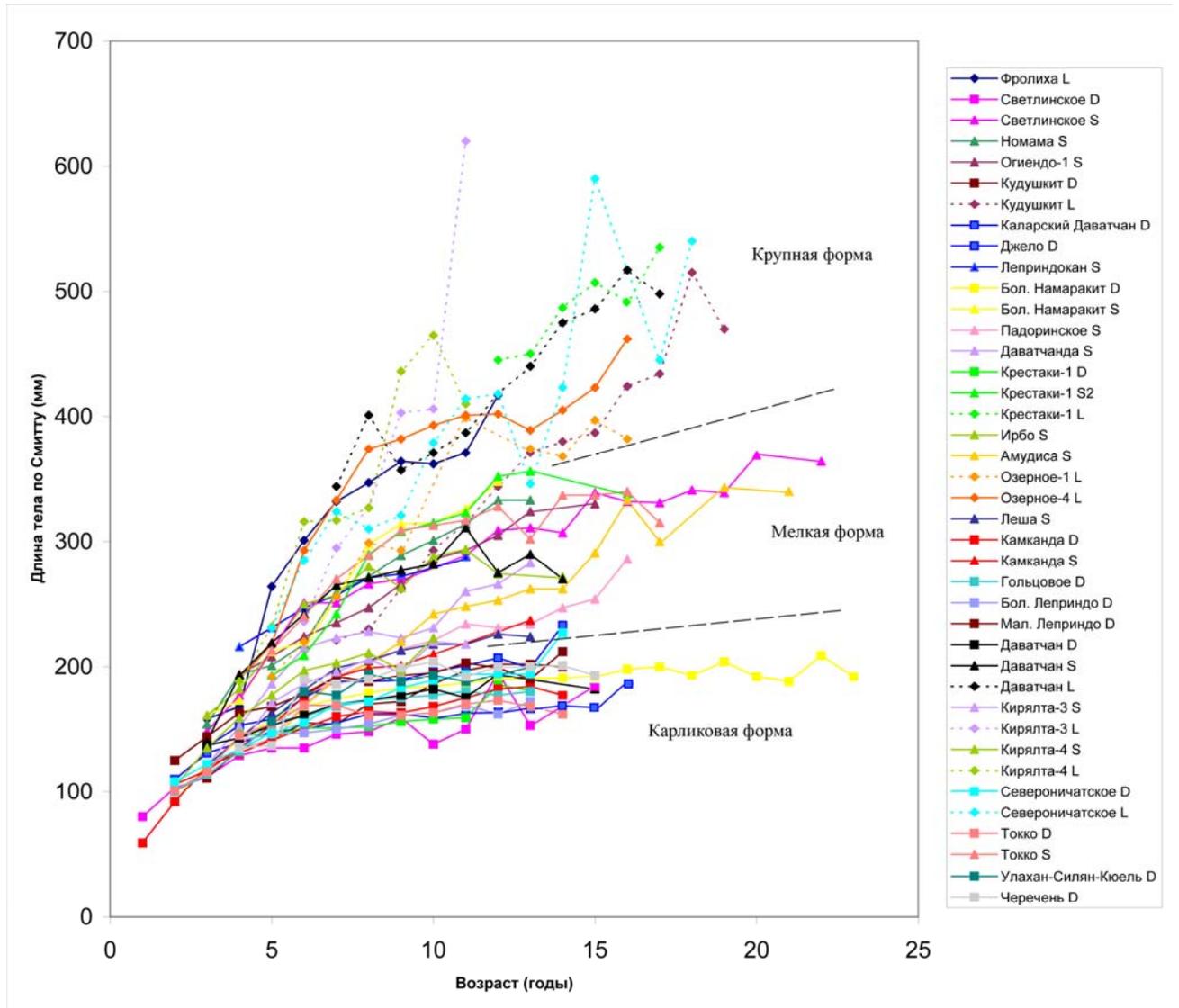


Рис. 92. Линейный рост арктических гольцов Сибири. Квадраты, треугольники, ромбы - средняя длина в возрастных группах гольцов, соответственно, карликовой (D), мелкой (S) и крупной (L) форм из разных озер. Приведены данные по выборкам, представленным более чем 30 (карликовая, мелкая формы) и 20 (крупная форма) особями. Точечными линиями обозначены линии роста крупной формы в выборках, в которых рост неудовлетворительно аппроксимируется уравнением Бергаланфи.

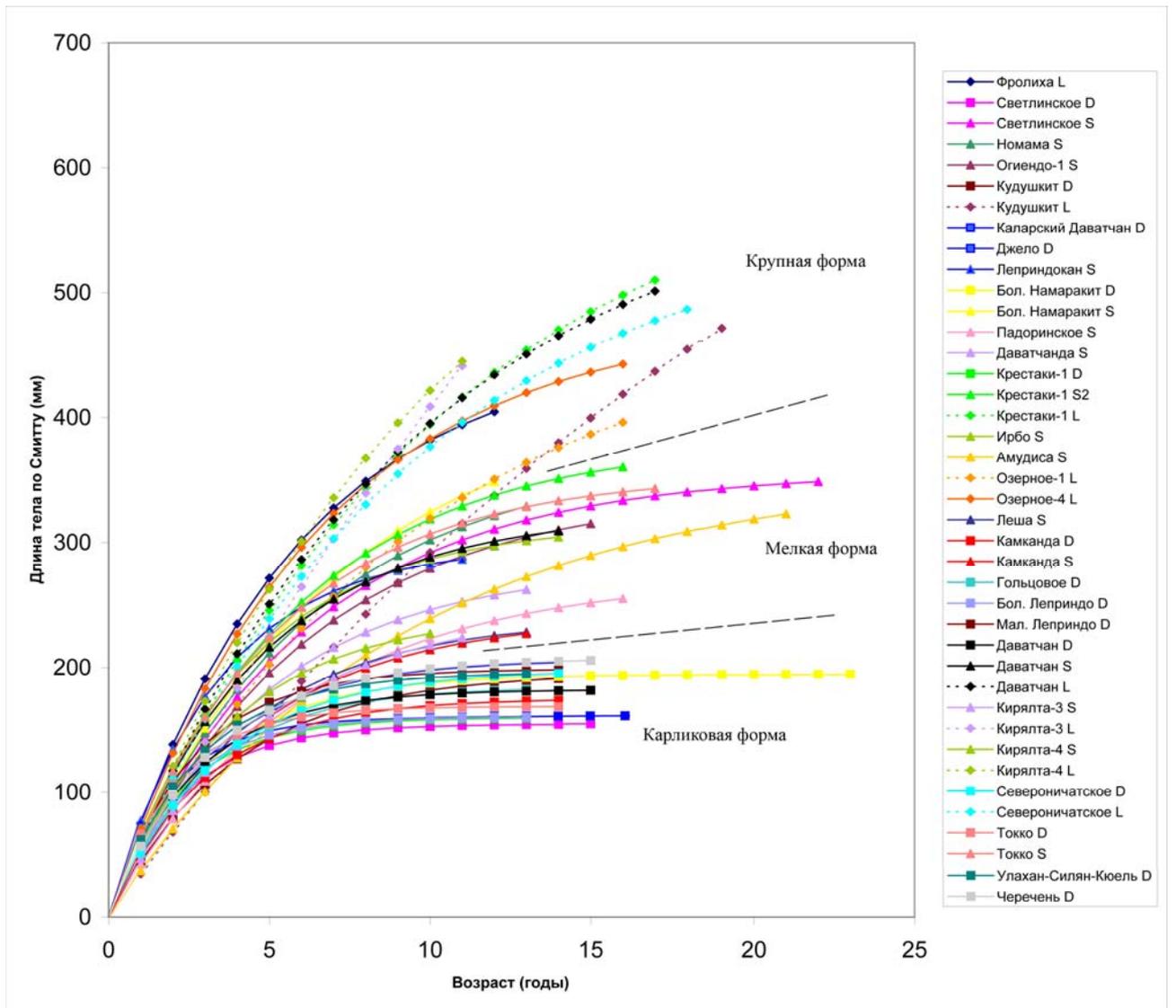


Рис. 93. Кривые роста арктических гольцов Сибири, построенные на основании уравнения Берталанфи с использованием параметров, вычисленных по наблюдаемым данным возраст-длина в выборках (в допущении, что $t_0=0$). Приведены данные по выборкам, представленным более чем 30 (карликовая, мелкая формы) и 20 (крупная форма) особями. Обозначения как на рис. 92.

На рис. 92 и 93 пучки линий роста, соответствующие карликовой, мелкой и крупной формам из разных озер, заметно дивергируют в области старших возрастов, хотя не разделены четкими разрывами. При этом диапазоны варьирования асимптотической длины AS_{∞} не перекрываются (соответственно, < 21 см, 23-42 см и >45 см) (табл. Б61). Оценки второго параметра уравнения Берталанфи – коэффициента K у карликовой, мелкой и крупной форм различаются, но

перекрываются (соответственно, 0.26-0.54; 0.11-0.30; 0.04-0.18). Оценки AC_{∞} и K связаны обратной зависимостью (рис. 94). Это означает, что чем меньше асимптотическая длина, тем круче изгиб кривой роста, т.е. чем мельче гольцы, тем раньше и резче у них происходит замедление роста.

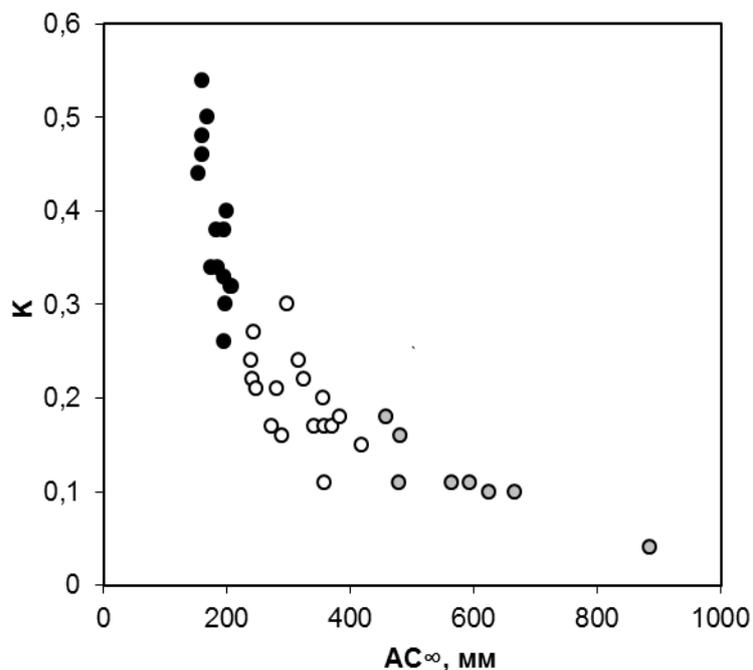


Рис. 94. Соотношение асимптотической длины AC_{∞} и коэффициента K (параметры уравнения Бергаланфи) в выборках арктических гольцов Сибири. Черные кружки – карликовая, светлые – мелкая, серые – крупная форма (включая гольцов из оз. Фролиха). Оценки AC_{∞} и K в выборках см. в табл. Б61.

Рост карликовых гольцов в разных озерах в целом сходен, характеризуется резким замедлением после 4-5 лет и небольшими приростами в конце жизни. Наиболее тугорослые карлики (AC_{∞} 15.5-17 см, $K > 0.44$, средняя длина зрелых особей AC_{cp} 14.4-16.4 см, максимальная AC_{mx} 19-20 см) обитают в озерах Светлинское, Крестаки-1, Каларский Даватчан, Бол. Леприндо, Токко; наиболее быстрорастущие (AC_{∞} 19.5-21 мм, K 0.30-0.40, AC_{cp} 18.4-19.4 см, AC_{mx} 21-23 см) - в озерах Бол. Намаракит, Североничатское, Улахан-Силян-Кюель, Мал. Леприндо, Джело, Черечень (табл. Б61).

Гольцы мелкой формы представляют собой довольно гетерогенную по характеру роста группу, в которой можно выделить две основные группировки. В первую входят гольцы из озер Леша, Камканда, Кирылта-3, Кирылта-4, которые имеют лишь немногим большие AC_{∞} (24-25 см) и AC_{cp} (20-21 см) по сравнению с карликами, отличаются от них несколько менее резким замедлением роста (K 0.21-0.27) и фактически являются промежуточными между карликовыми гольцами и

остальными представителями мелкой формы. Среди этих четырех гольцы из оз. Кирылта-4 имеют наиболее высокий темп роста в первые годы жизни, но достигают наименьших размеров из-за более резкого его замедления и малой продолжительности жизни.

Вторая группа, включающая наиболее быстрорастущих и достигающих наибольших размеров гольцов мелкой формы, представлена гольцами из озер Леприндокан, Ирбо, Даватчан, Огиендо-1, Токко, Светлинское, Номама, Крестаки-1 (гр.2), Бол. Намаракит (AC_{∞} 30-42 см, AC_{cp} 25-33 см, AC_{mx} 30-37 см, K 0.15-0.30) (табл. Б61). Среди них наименьших размеров достигают гольцы из оз. Леприндокан и Ирбо (за счет малой продолжительности жизни и замедления роста в ее конце), а наибольших – из озер Светлинское (за счет большой продолжительности жизни), Бол. Намаракит (за счет высокого темпа роста в первые годы жизни) и Крестаки-1, вторая группировка (за счет высокого темпа роста без значительного замедления в старших возрастах). Весьма равномерный рост без выраженных замедлений и ускорений имеют гольцы из оз. Огиендо-1.

Промежуточное положение между двумя группировками занимают гольцы из озер Падоринское и Даватчанда, которые имеют AC_{∞} 27-28 см и AC_{cp} 23 см. В оз. Падоринском они растут очень медленно (в первые годы жизни уступают в росте гольцам из оз. Кирылта-4), но долго (до 16 лет) и относительно равномерно с непродолжительной задержкой роста с 11 до 13 лет, после чего их рост вновь ускоряется. В оз. Даватчанда темп роста мелких гольцов в начале жизни выше, но продолжительность жизни меньше; во второй половине жизни также имеет место задержка роста (с 8 до 10 лет) с последующим его ускорением в последние годы. Мелкие гольцы из оз. Амудиса до 8 лет растут так же медленно, как мелкие гольцы из оз. Падоринское, затем начинают опережать их в росте, после 10 лет их рост замедляется, а после 14 вновь ускоряется, что в сочетании с большой продолжительностью жизни (до 21 года) позволяет им к ее концу достигать размеров, характерных для второй группы мелких гольцов. Следует отметить, что ускорение роста гольцов мелкой формы в конце жизни в этих озерах, очевидно, связано с тем, что часть особей трансформируется в крупную форму (см. следующий раздел). При этом граница между формами оказывается размытой и может быть проведена лишь условно; весьма условным можно считать и само признание подразделенности

гольцов из этих озер на симпатрические формы, видимо, находящиеся на самой ранней стадии дивергенции.

Гольцы из оз. Фролиха занимают промежуточное положение между гольцами мелкой и крупной форм: они имеют высокий, как у быстрорастущих крупных гольцов, темп роста, но не достигают очень больших размеров из-за малой продолжительности жизни и замедления роста в ее конце. Среди гольцов крупной формы также наблюдается гетерогенность по темпу роста и его изменениям в течение жизни. К медленнорастущим можно отнести гольцов из оз. Кудушкит и Озерное-1. Первые имеют более низкий темп роста в начале жизни, чем вторые, затем их рост ускоряется, а у гольцов из оз. Озерное-1 несколько замедляется. В результате за счет большой продолжительности жизни крупные гольцы из оз. Кудушкит, в отличие от гольцов из оз. Озерное-1, достигают довольно больших размеров (до 50 и более см). Судя по срезам плавниковых лучей, у ряда особей из Кудушкита темп роста в конце жизни вновь снижается. К быстрорастущим крупным гольцам относятся гольцы из озер Озерное-4, Крестаки-1, Североничатское, Даватчан, Кирылта-3, Кирылта-4, Камканда (часть особей). У ряда гольцов из трех последних озер отмечено ускорение роста в молодом возрасте (после 3-5 лет; в т.ч. данные по срезам плавниковых лучей, см. следующий раздел.). Выраженное замедление роста во второй половине жизни (после 10 лет) наблюдается у гольцов из оз. Озерное-4; в других озерах, насколько позволяют судить имеющиеся данные, крупные гольцы продолжают быстро расти до конца жизни. Так, среди крупных гольцов из озер Кирылта-3 и Кирылта-4, имеющих малую продолжительность жизни, отмечены особи, достигающие к 9-11 годам длины 57-62 см. Самый крупный экземпляр, имевший длину 70 см в возрасте 13 лет, пойман в оз. Камканда. В этом озере отмечены также намного более тугорослые особи крупной формы, что может указывать на ее подразделенность. К наиболее быстрорастущими гольцам Забайкалья относились крупные гольцы из озер Бол. и Мал. Леприндо (Пронин, 1966; Савваитова и др., 1981).

Максимальная продолжительность жизни среди изученных гольцов (33 года) отмечена у крупных гольцов из самой северной популяции (с о-ва Большевик, Северная Земля), что находится в соответствии с наблюдениями, свидетельствующими об ее увеличении у рыб одного вида с юга на север. В более южных континентальных популяциях она варьирует от 10 до 24 лет (табл. Б61). У

карликовых гольцов из разных озер максимальный возраст сходен: 13-15, редко 16 лет (за исключением оз. Бол. Намаракит - 24). Среди гольцов мелкой формы выделяются популяции с малой и большой продолжительностью жизни. В озерах Кирылта-3 и Кирылта-4 максимальный возраст мелких гольцов 11 лет (в последнем особи старше 8 лет редки), к ним по этому показателю близки мелкие гольцы из озер Камканда и Леприндокан, где за единичными исключениями они имеют возраст не более 10 лет. С другой стороны, в оз. Амудиса мелкие гольцы доживают до 21 года, в оз. Светлинское – до 22 лет. Гольцы из остальных популяций имеют промежуточный максимальный возраст - 12-19 лет. Аналогично, среди гольцов крупной формы малая продолжительность жизни отмечена у гольцов из озер Кирылта-3, Кирылта-4 и Камканда (11, 12 и 13 лет), большая – у гольцов из озер Амудиса и Падоринское (21 и 22 года); в остальных озерах максимальный возраст 16-19 лет (табл. Б61). При симпатрии обычно, хотя и не во всех случаях (e.g. Бол. Намаракит), карликовые гольцы имеют наименьшую, а крупные – наибольшую продолжительность жизни.

В разных озерах континентальной Сибири минимальный отмеченный возраст зрелых гольцов карликовой формы 3-6 лет. Прослеживается явная тенденция к созреванию самцов на год или, реже, на два раньше, чем самок (в 9 из 14 озер). В частности, в три года созревают лишь некоторые самцы из озер Светлинское, Каларский Даватчан и Даватчан. У гольцов мелкой формы минимальный возраст созревания 5-11 лет, тенденция к более раннему созреванию самцов на имеющемся материале не прослеживается. Наиболее раннее (в 5 лет) созревание отмечено в тех озерах, где мелкие гольцы имеют наименьшую продолжительность жизни (Кирылта-3, 4, Леприндокан, Камканда), а наиболее позднее (в 11 лет) – в оз. Светлинском, где они имеют наибольшую. Созревание гольцов крупной формы отмечено в 6 (Кирылта-3)-15 (Токко) лет. У всех форм обнаруживается корреляция минимального возраста созревания со средней длиной зрелых особей ($r=0.70$, 0.56 и 0.71 у карликов, мелких и крупных, соответственно; при объединении всех форм $r=0.77$). Корреляция минимального возраста созревания с продолжительностью жизни не выявляется у карликов ($r=0.10$), но имеется у мелких и крупных гольцов ($r=0.63$ и 0.76).

Таким образом, сравнение особенностей роста изученных аллопатрических и симпатрических группировок арктических гольцов Сибири выявляет большое разнообразие их темпов роста и изменений темпа роста в течение жизни. Это

разнообразие связано с генетическими особенностями гольцов и трофическими условиями водоемов. В сочетании с разной продолжительностью жизни оно обуславливает широкий спектр размеров взрослых рыб, представляющих разные группировки. Размеры гольцов карликовой формы из разных озер варьируют в ограниченных пределах, что обусловлено сходным характером роста, резко замедляющегося в относительно раннем возрасте после созревания. Различия в их размерах определяются небольшими различиями в темпе роста в первые годы, в степени замедления роста и в возрасте, когда оно наступает. Среди группировок гольцов мелкой формы из разных озер наблюдается очень большая вариация этих параметров, приводящая к существенным различиям в форме кривых роста и размерах зрелых особей. Замедление роста с возрастом характерно и для этой формы, но у разных группировок оно выражено в очень разной степени, от резкого до незначительного. В отдельных озерах у мелкой формы в старших возрастах намечается некоторое увеличение темпа роста. Гольцы крупной формы из разных озер также значительно варьируют по параметрам роста. В ряде случаев наблюдается ускорение роста в молодом возрасте; замедление роста в старших возрастах отмечено лишь в некоторых озерах. Случаи резкого ускорения роста в позднем онтогенезе, приводящего к трансформациям между формами, рассмотрены в следующем разделе.

5.2.1.2. Ускорения роста в позднем онтогенезе и трансформации между формами

Как было показано, в некоторых популяциях арктического гольца Северной Европы, представленных разноразмерными симпатрическими формами, особи одной формы появляются в потомстве производителей другой формы (Nordeng 1983) или одна особь может в течение жизни превращаться из более мелкой формы в более крупную (Skreslet 1973; Nordeng 1983; Adams 1999) («вертикальные» и «горизонтальные» трансформации *sensu* Adams 1999, рис. 95). В последнем случае медленно растущая рыба нерестится несколько лет при размерах мелкой формы, затем пропускает несколько нерестовых сезонов, в течение которых быстро растет, и позже вновь начинает размножаться уже при размерах более крупной формы.

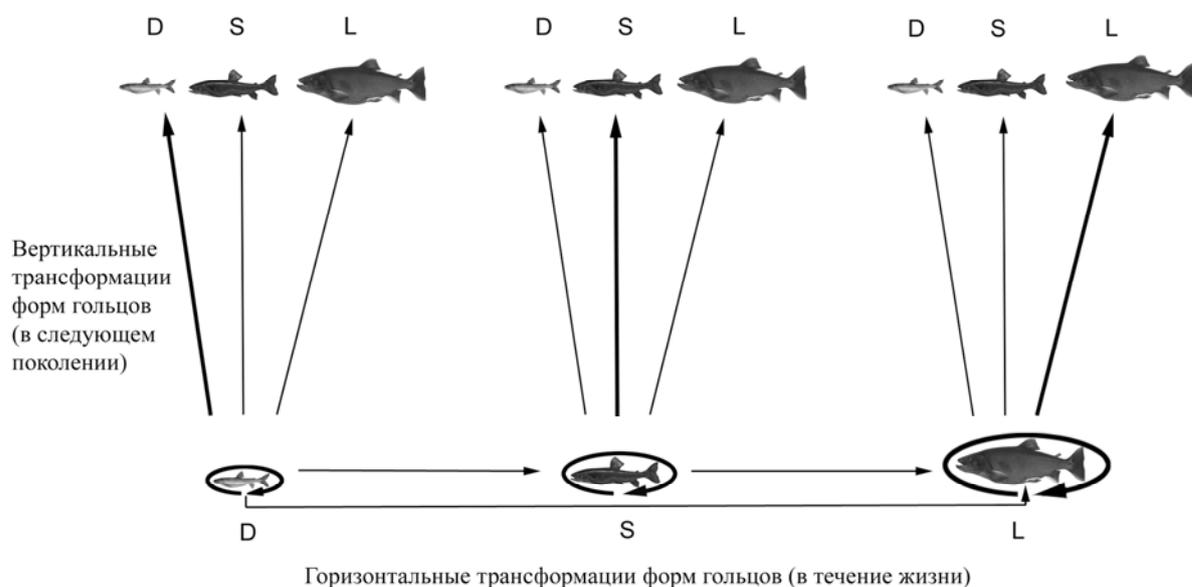


Рис. 95. Схема, иллюстрирующая вертикальные (в следующем поколении) и горизонтальные (в течение жизни) трансформации у арктических гольцов. D – карликовая форма, S – мелкая форма, L – крупная форма. Тонкие стрелки показывают возможные трансформации, толстые прямые стрелки – отсутствие вертикальной, эллиптические – горизонтальной трансформации. По Adams (1999), с изменениями.

Хотя существование трансформаций в популяциях арктического гольца не вызывает сомнения, хорошо документированных случаев мало. Такие трансформации были непосредственно продемонстрированы в экспериментах по выращиванию и трансплантации арктических гольцов из системы р. Саланген, Норвегия (Nordeng 1983). Некоторые из выпущенных в реку гольцов мелкой жилой формы к следующей поимке превращались в гольцов крупной жилой формы, а последние – в гольцов проходной формы. Был сделан вывод, что отдельные особи в течение жизни могут проходить стадии всех трех форм.

Поскольку прямая оценка частоты трансформаций в популяциях гольцов путем мечения и повторного отлова, как это было сделано в работе Норденга (Nordeng, 1983), редко бывает возможной, остается изучать паттерны роста регистрирующих структур, которые отражают сменяющие друг друга периоды быстрого и медленного роста. Скреслет (Skreslet, 1973) на основании изучения

ростовых слоев в отолитах сделал заключение, что крупные гольцы-каннибалы в оз. Нордлагуна на о-ве Ян-Майен превратились в таковых из гольцов мелкой формы. Спархолт (Sparholt, 1985), Гудков (1993) и Хаммар (Hammar, 1998) сообщали о превращении гольцов более мелкой модальной группы в гольцов более крупной модальной группы в популяциях, соответственно, озер Гренландии, оз. Каноль на Чукотке и оз. Корсватнетт в северной Норвегии, однако данных о структуре отолитов не привели. Алексеев и др. (Alekseyev *et al.*, 1999) пришли к выводу о том, что рост плавниковых лучей намного лучше отражает ускорения роста гольцов, чем рост отолитов, и привели первые свидетельства горизонтальных трансформаций форм гольцов в озерах Забайкалья. Позже Алексеев и др. (2003) на основании срезов плавниковых лучей сообщили о трансформации карликовой формы в крупную в популяции гольцов из озера на о-ве Большевик (архипелаг Северная Земля), а затем изучили трансформации форм в ряде озер Забайкалья (Alekseyev *et al.*, 2009б).

Срезы плавниковых лучей с успехом использовались для изучения возраста и роста ряда видов рыб (Staples 1971; Gerdeaux 1992; Louarn 1992; Peronnet *et al.* 1992; Panfuli, Loubens 1992; Sun *et al.* 2002; Göçer, Ekingen 2005; Brenden *et al.* 2006), в том числе лососевидных (Burnet 1969; Bilton & Jenkison 1969; Мина, 1973б; Mills, Beamish 1980; Mills *et al.* 2002; Mills, Chalanchuk 2004), но не арктического гольца. Однако анализ ростовых паттернов на срезах плавниковых лучей может внести важный вклад в изучение трансформаций симпатрических размерных форм этого видового комплекса. Цель этой части работы состояла в изучении таких трансформаций и частоты их встречаемости у гольцов из разных популяций Забайкалья.

Всего срезы лучей изготовлены у 419 особей, для изучения трансформаций использованы 247 особей из 14 озер Забайкалья и две – из оз. Безымянное на о. Большевик, которые потенциально могли трансформироваться из более мелкой симпатрической формы. За ускорение роста принимали минимум 2-кратное увеличение ширины годовой зоны по сравнению с предыдущей. Если возраст начала ускорения роста превышал возраст наступления половой зрелости более мелкой симпатрической формы, а предшествующие годовые зоны сужались, свидетельствуя о предыдущих нерестах, делался вывод о трансформации карликовой формы в мелкую или крупную или мелкой в крупную.

Возраст контролировали по отолитам, наибольшую длину отолита и среза луча

измеряли окуляр-микрометром как показано на рис. 96, определяли зависимость длины отолита и среза луча от длины рыбы и вычисляли коэффициент детерминации R^2 . У 284 особей, у которых были измерены и срезы лучей, и отолиты, длина среза луча (Y мм) связана с длиной рыбы (X мм) уравнением линейной регрессии $Y=0.002X+0.020$, ($R^2 = 0.917$) (рис. 16а). Сходные оценки параметров уравнения регрессии ($Y=0.002X+0.008$) и коэффициента детерминации ($R^2 = 0.920$) были получены при использовании всей выборки гольцов ($n=363$), у которых были измерены плавниковые срезы. Длина отолита у 284 гольцов обнаруживает логарифмическую связь с длиной рыбы ($Y'=1.672\ln(X)-5.603$, где Y' – наибольшая длина отолита, мм), $R^2 = 0.804$ (рис. 16б). Таким образом, у изученных гольцов отолит растет непропорционально росту рыбы, как это было показано для других видов рыб (Campana 1990; Morita, Matsuishi 2001).

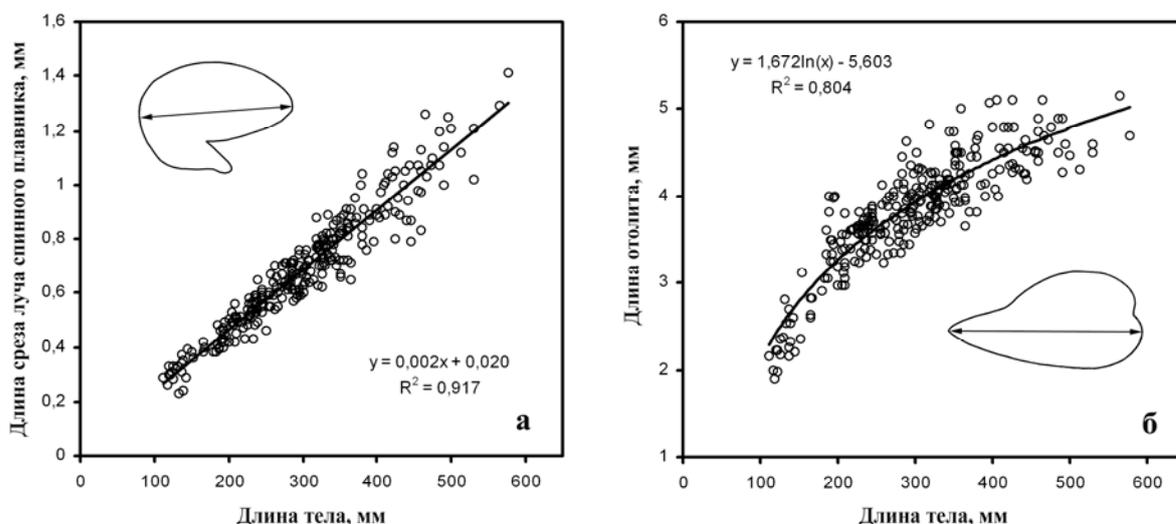


Рис. 96. Зависимость наибольшей длины срезов лучей спинного плавника (а) и отолитов (б) от длины тела гольцов ($n=284$). Показаны измерения наибольшей длины среза луча и отолита.

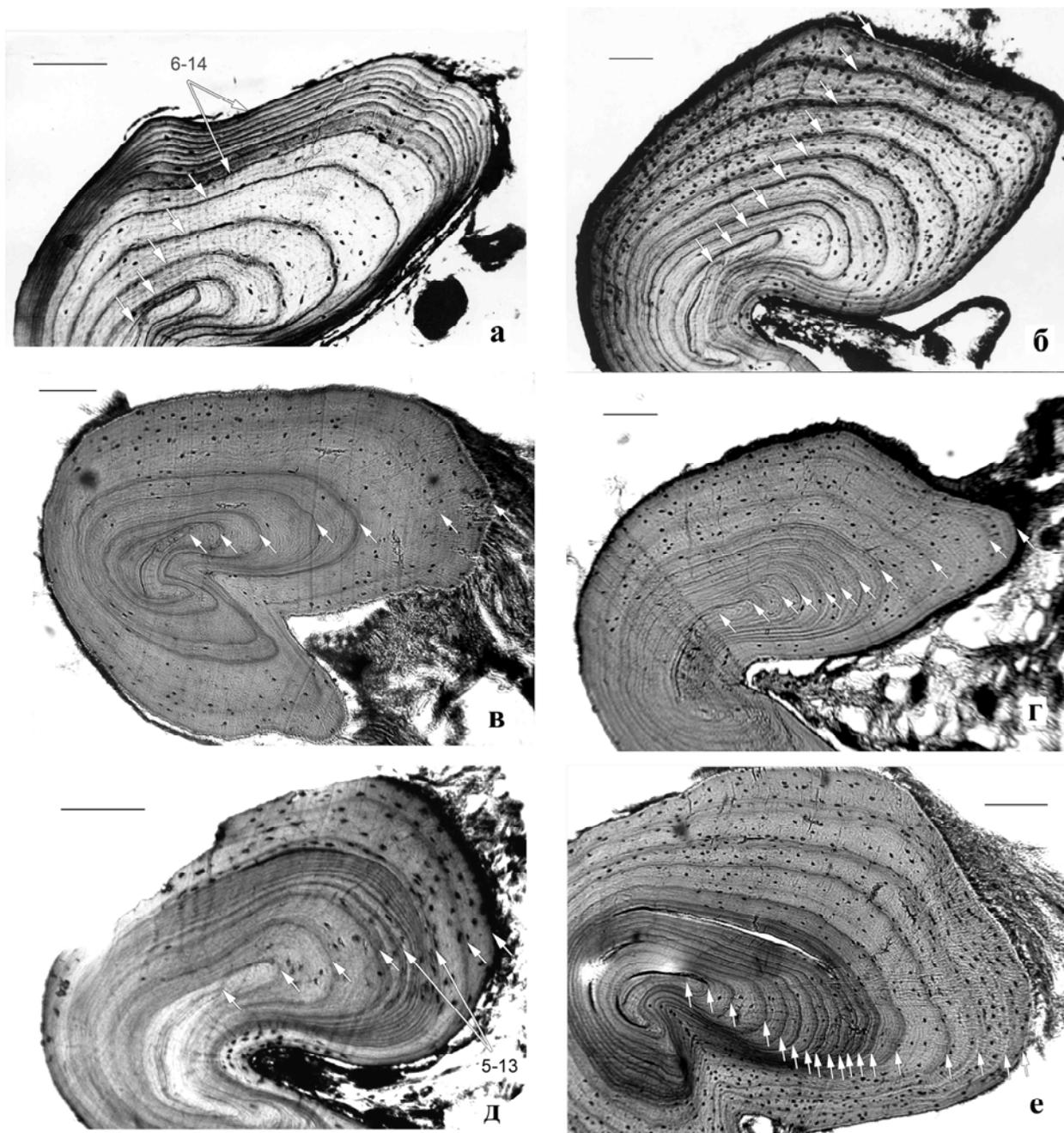
Как видно из рис. 96б, нарушение пропорциональности в росте отолита и тела рыбы наиболее выражено у крупных (старых) особей, т.е. у тех, у которых можно ожидать вторичного ускорения роста. В то же время приросты толщины плавниковых лучей прямо пропорциональны приростам длины тела рыбы даже в старших возрастах (рис. 96а), как отмечалось ранее для сигов (Mills, Chalanchuk, 2004); таким образом,

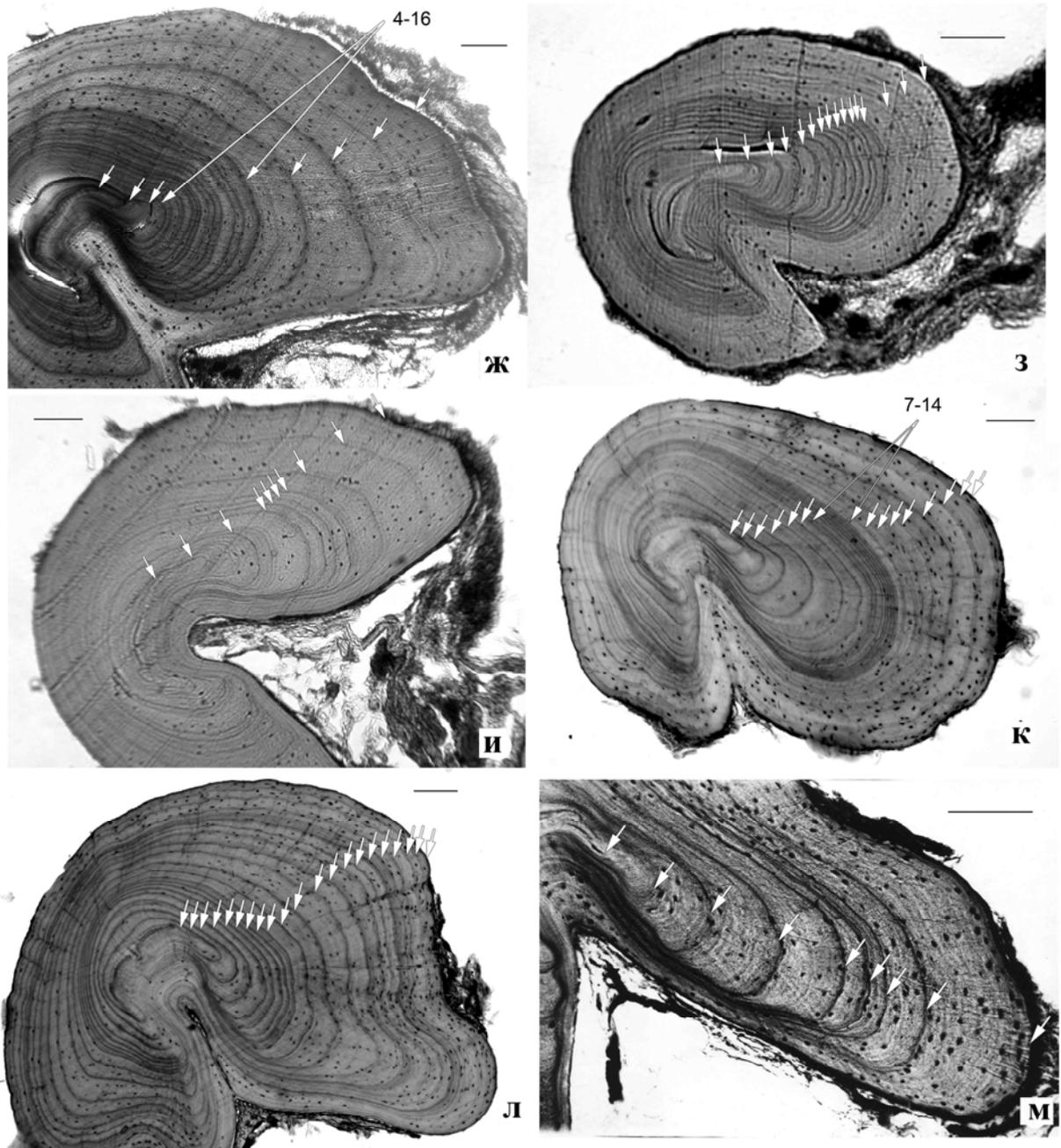
плавниковые лучи более подходят для изучения особенностей роста рыб в позднем онтогенезе, чем отолиты.

Быстрому росту неполовозрелых гольцов соответствуют широкие годовые зоны на срезах их плавниковых лучей, в то время как медленный рост регистрируется узкими зонами. По изложенным ниже причинам можно полагать, что узкие зоны на срезах лучей, соответствующие наблюдаемому возрасту половозрелых рыб, являются нерестовыми. Наиболее резкое сужение краевых нерестовых зон наблюдается у карликовых и некоторых мелких гольцов (рис. 97а), в то время как у гольцов крупной формы оно обычно выражено в меньшей степени. Гольцы, напрямую развивающиеся в крупную форму, либо растут быстро и равномерно до созревания в старшем возрасте, (рис. 97б), либо их рост ускоряется до наступления половой зрелости (рис. 97в). В последнем случае несколько (обычно 3-5) центральных зон уже последующих, но они формируются в возрасте меньшем, чем минимальный возраст созревания симпатрической мелкой и/или карликовой формы. Очевидно, что такие рыбы не нерестились при мелких размерах, они были классифицированы как не-трансформированные гольцы с ускорением роста. Гольцы, которые могли превратиться из более мелкой формы в более крупную, имеют на срезе плавникового луча центральное ядро, сформированное более широкими первичными ростовыми и более узкими нерестовыми зонами *sensu* Skreslet (1973), за которым следуют широкие зоны вторичного ускоренного роста (рис. 97г-м). Число зон в центральном ядре превышает возраст первого нереста более мелкой симпатрической формы. Если в центральном ядре не наблюдалось сужения зон от центра к периферии (рис. 97 г), или были сомнения, не являются ли какие-то зоны дополнительными, или имелись иные причины считать нерест при малых размерах сомнительным, такие гольцы классифицировались как сомнительные трансформеры. Гольцы с четко выраженным сужением годовых зон перед вторичным ускорением роста в возрастном интервале, соответствующем репродуктивному возрасту более мелкой формы, (рис. 97д-м) классифицировались как истинные трансформеры.

Рис. 97. Некоторые ростовые паттерны, наблюдаемые на срезах луча спинного плавника арктических гольцов Забайкалья. Границы годовых зон роста отмечены стрелками, последний прирост считался за полный год. Масштаб: 0.1 мм. а - рост резко замедляется после созревания (оз. Даватчан, мелкая форма, половозрелая самка, АС 275 мм, возраст 14 лет, предположительно нерестилась в возрасте 7-14 лет); б – равномерный быстрый рост в течение жизни (оз. Даватчан, крупная форма, половозрелая самка, АС 395 мм, возраст 10 лет); в – ускорение роста до наступления половой зрелости, размножения при мелких размерах и трансформации не было (оз. Каларский Даватчан, неполовозрелый самец в размерном интервале мелкой (2) формы, АС 298 мм, возраст 7 лет, ускорение роста после 5 лет); г – ускорение роста, размножение при мелких размерах сомнительно (оз. Североничатское, крупная форма, самец с незрелыми гонадами, АС 325 мм, возраст 11 лет, 8 лет относительно равномерного медленного роста с последующим его ускорением; д – м – размножение и связанное с ним замедление роста при мелких размерах с последующим ускорением роста и трансформацией в большую размерную форму (моду). д – оз. Бол. Леприндо, мелкая форма, трансформировавшийся из карликовой формы половозрелый самец, АС 245 мм, возраст 15 лет, нерест предположительно в возрасте 5-13 лет, затем 2 года ускоренного роста; е – оз. Каларский Даватчан, крупная форма, трансформировавшаяся из мелкой, самец с незрелыми гонадами, АС 440 мм, возраст 18 лет, 13 лет постепенно замедляющегося роста (примерно 6 нерестов), 5 лет ускоренного роста; ж – то же озеро, крупная форма, трансформировавшаяся из мелкой (1), «незрелый» самец, АС 475 мм, возраст 20 лет, 4 года относительно быстрого роста до наступления половозрелости, 12 лет медленного роста и предположительно размножения при мелких размерах (14-я и 16-я зоны шире остальных, нерест сомнителен), 4 года ускоренного роста; з – то же озеро, мелкая форма (вторая размерная мода), трансформировавшаяся из мелкого гольца первой размерной моды, зрелый самец, АС 295 мм, возраст 16 лет, 13 лет замедляющегося роста (5-7 нерестов), затем 3 года ускоренного роста.; и – оз. Североничатское, крупная форма, трансформировавшаяся из карликовой, «незрелая» самка, АС 355 мм, возраст 10 лет, нерест в возрасте 5-7 лет с последующим ускорением роста в течение 3 лет; к – оз. Падоринское, крупная форма, трансформировавшаяся из мелкой, «незрелый» самец, АС 368 мм, возраст 22 года, 7 лет быстрого роста до созревания, очень медленный рост после созревания и нерест в возрасте 8-14 лет, ускорение роста начиная с 15 лет (4 года умеренного роста, 3 года быстрого роста, последний годовой прирост неполный); л – оз. Амудиса, крупная форма, трансформировавшаяся из мелкой формы, зрелый самец, АС 525 мм, возраст 21 год, 9 лет замедляющегося

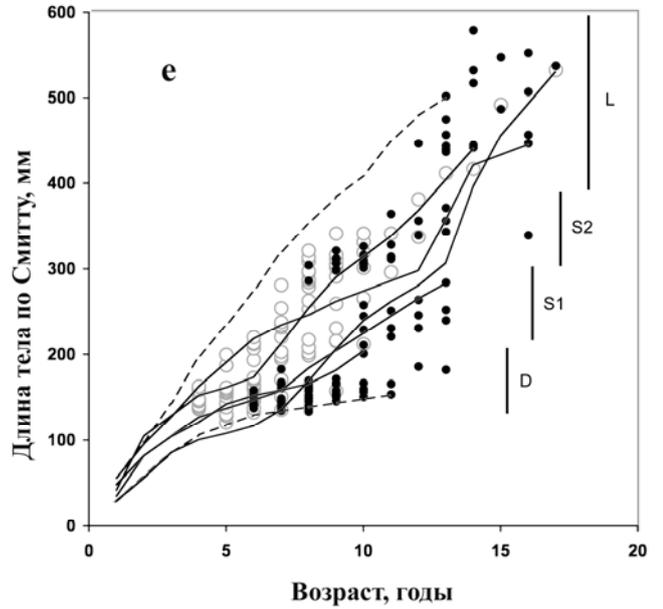
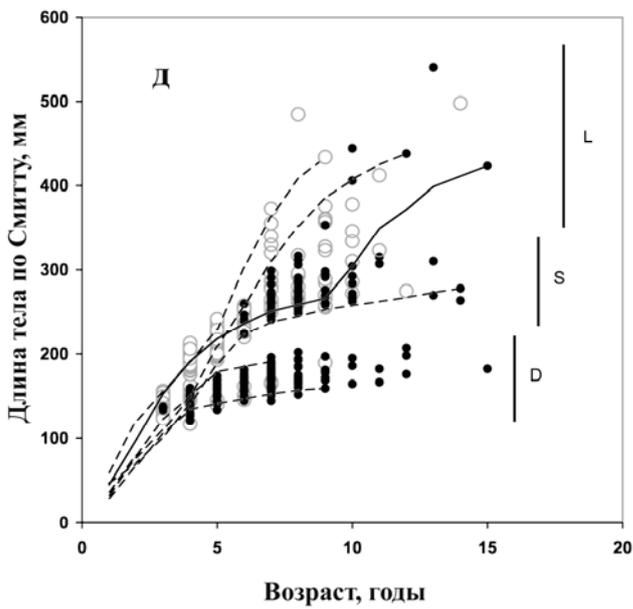
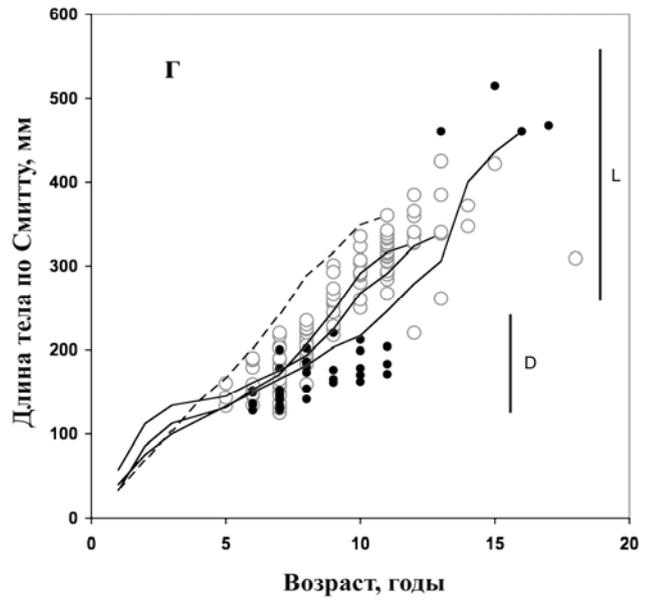
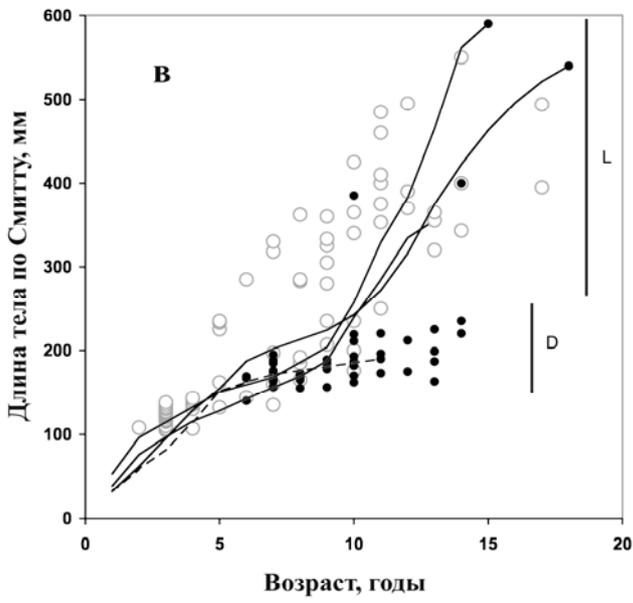
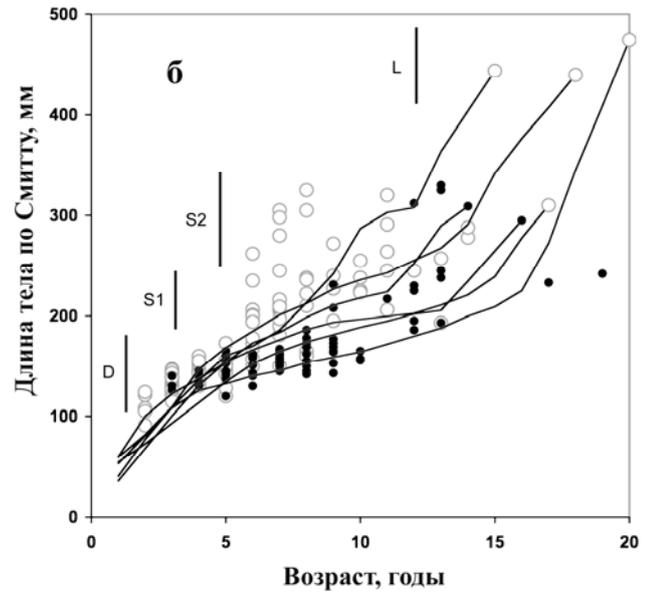
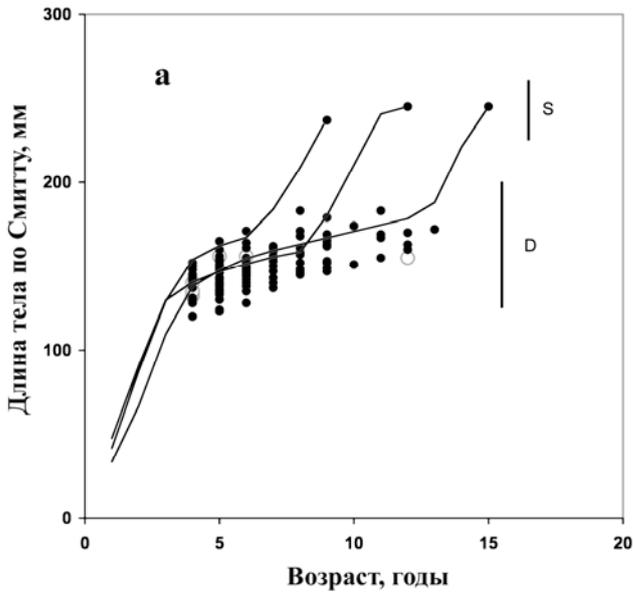
роста, нерест в размерном интервале мелкой формы предположительно в возрасте (6)8-9 лет, 5 лет ускоренного роста без размножения, 7 лет замедленного роста и предположительно нереста в размерном интервале крупной формы.; м – оз. Ирбо, крупная форма, трансформировавшаяся из мелкой, зрелый самец, АС 345 мм, возраст 9 лет, медленный рост и размножение в возрасте 6, 7 лет, затем 3 года ускоряющегося роста.

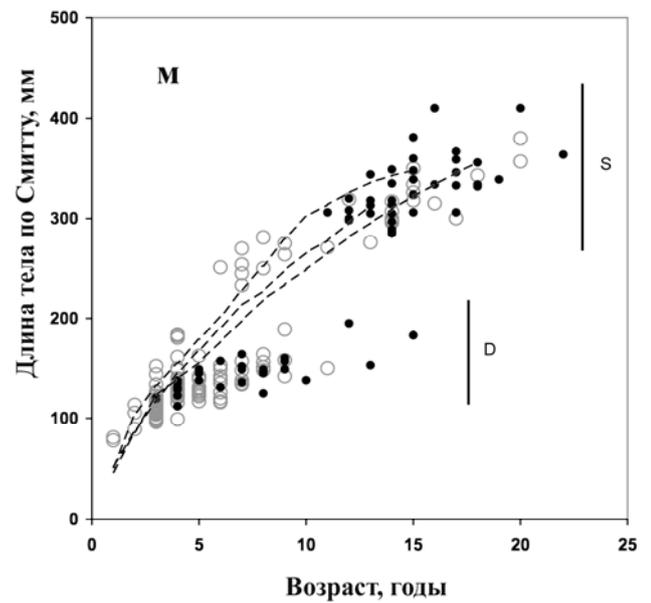
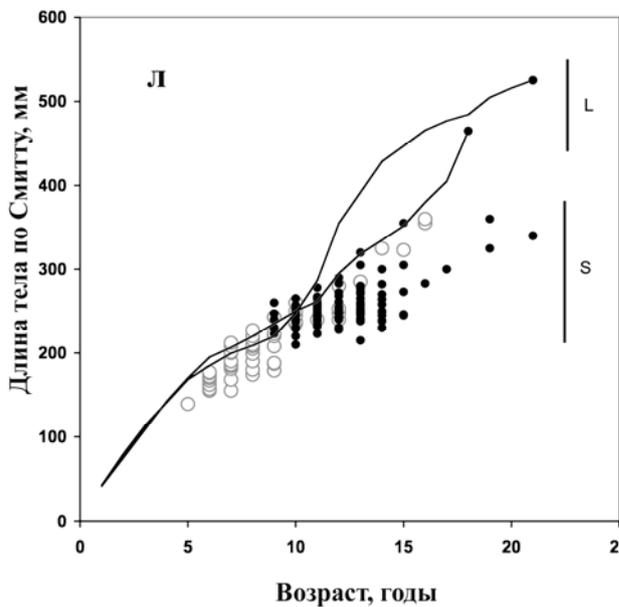
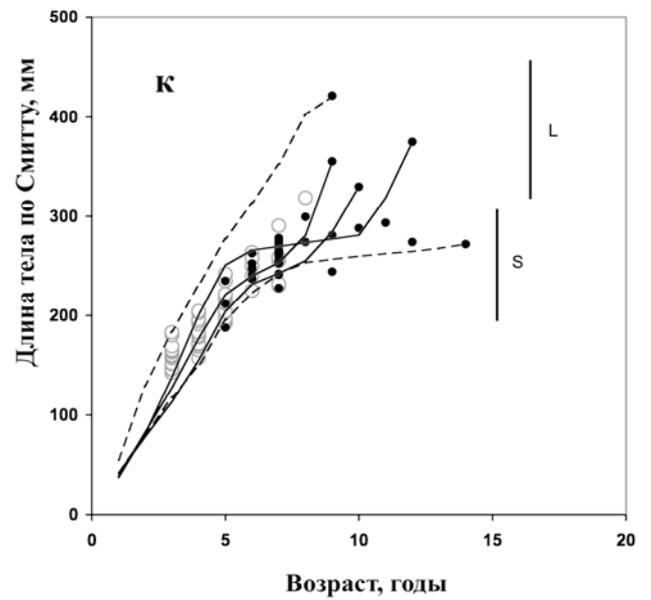
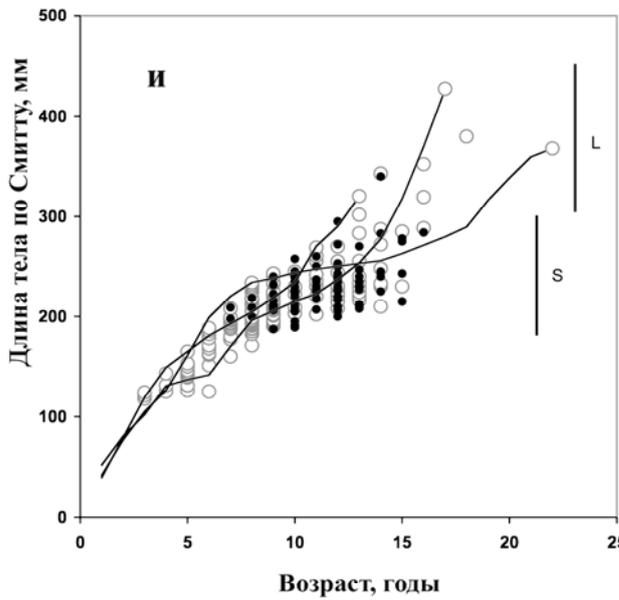
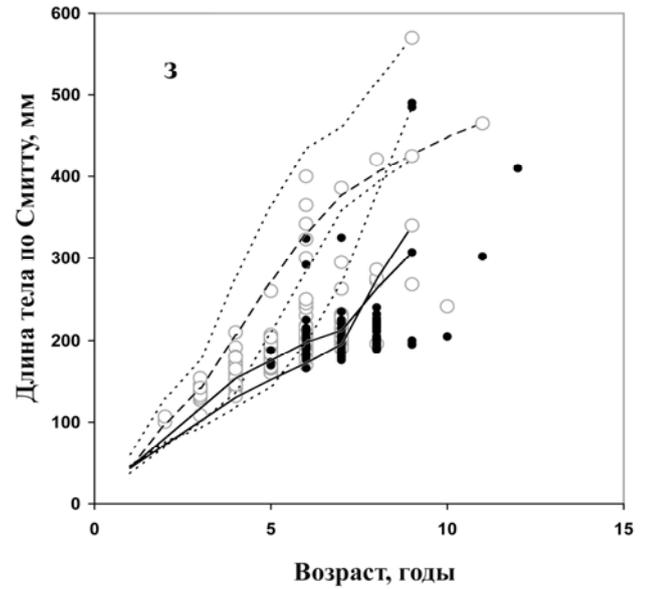
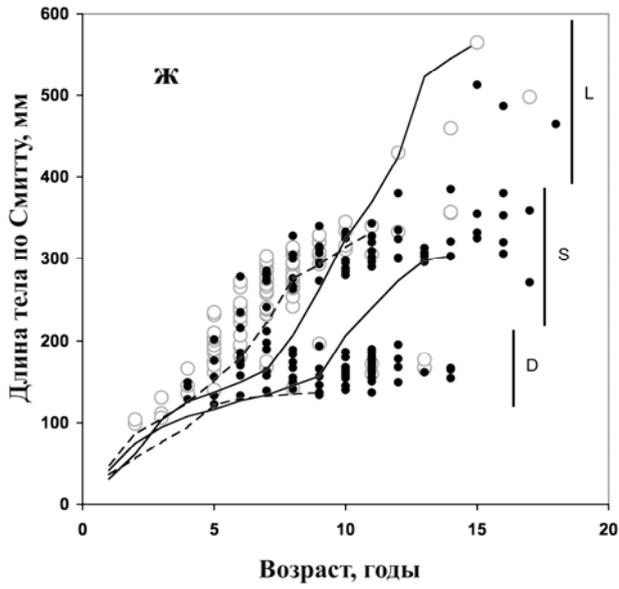




На рис. 98 приведены примеры кривых роста, построенных по данным обратных расчислений и наложенных на распределения возраст-длина.

Рис. 98. Индивидуальные кривые роста арктических гольцов в выборках из озёр Забайкалья, построенные по данным обратного расчисления роста по срезам плавниковых лучей, наложенные на распределения возраст-длина. Сплошные линии – трансформировавшиеся особи, пунктирные – не-трансформированные без вторичного ускорения роста, точечные – не-трансформировавшиеся с ускорением роста до созревания. Черные кружки – зрелые особи, светлые – незрелые. D – карликовая форма, S – мелкая форма (1 – первая, 2 - вторая размерная мода), L - крупная форма. а – оз. Бол. Леприндо, б - оз. Каларский Даватчан; в - оз. Североничатское; г - оз. Кудушкит; д – оз. Даватчан; е – оз. Крестаки-1; ж - оз. Токко; з – оз. Кирялта-4; и – оз. Падоринское; к – оз. Ирбо; л – оз. Амудиса; м - оз. Светлинское.





Среди вариабельных ростовых паттернов, наблюдаемых на срезах плавниковых лучей трансформировавшихся рыб, можно выделить два крайних варианта, связанных серией переходов: (1) нерестовые зоны узкие, обычно многочисленные (5 и более), зоны быстрого роста широкие (первая зона вторичного ускоренного роста в три или более раз шире предшествующей ей последней нерестовой зоны), зоны первичного и вторичного ускоренного роста, нерестовые зоны и граница центрального ядра легко различимы (рис. 97 д,ж,к; рис. 99); кривая роста, построенная по данным обратного расчисления, имеет выраженный перелом в точке вторичного ускорения роста (например, некоторые кривые на рис. 98а,б,к); (2) зоны в центральном ядре сужаются постепенно, четкая граница между ростовыми и нерестовыми зонами в нем отсутствует, нерестовых зон обычно (но не всегда) меньше, чем в (1); умеренное и часто постепенное вторичное ускорение роста (первая зона вторичного ускоренного роста примерно в 2 раза шире предыдущей (рис. 97л). Кривая роста без выраженного перелома (рис. 98г,л). Этот вариант близок к варианту с менее чем 2-кратным увеличением ширины зоны, который не рассматривался как ускорение роста, а также к варианту «сомнительной трансформации». Гольцы с наиболее выраженным вариантом (1) были найдены в озерах Бол. Леприндо, Каларский Даватчан, Ирбо, Падоринское, а с вариантом (2) – в озерах Североничатское и Кудушкит.

Гольцы, предположительно претерпевшие трансформацию, были обнаружены в 12 из 14 исследованных озер Забайкалья и в озере на о. Большевик (табл. 18). Судя по срезам лучей, в Забайкалье трансформеры созревали в размерном и возрастном интервале производителей симпатрической карликовой или мелкой формы, нерестились 1-12 (обычно 2-5) лет при малых размерах, а затем достигали размеров мелкой или крупной формы после 1-8 лет вторично ускоренного роста (табл. 18, рис. 98 а-ж,и,к,л). В выборках, включающих 10 и более особей, пропорция истинных трансформеров (q) варьирует от 5% (доверительный интервал на 0.95 уровне от 0 до 19%) в оз. Даватчан до 60% (доверительный интервал 25-89%) в оз. Падоринское (в обоих озерах это крупные гольцы, трансформировавшиеся из мелкой формы); в некоторых малых выборках она достигала 100% (мелкая форма из озер Бол. и Мал. Леприндо, крупная форма из оз. Амудиса), но выборки слишком малы для оценки доверительного интервала q . Тем не менее, следует отметить значимые на высоком уровне ($F > F_{.001}$) различия в q для крупной формы между гольцами из оз. Кирялта-3

($q=0$) и Амудиса ($q=100$), а для мелкой формы между гольцами из озер Светлинское и Бол. Леприндо. Среди выборок с $N \geq 10$ у гольцов крупной формы имеются различия в q ($F > F_{.05}$) между озерами Падоринское и всеми остальными, кроме Североничатского; между Североничатским и Даватчаном, Камкандой, Кирылтой-4, между Кирылтой-3 и Кирылтой-4. У гольцов мелкой формы имеются различия ($F > F_{.05}$) между озерами Токко и Каларский Даватчан, Светлинское и Токко.

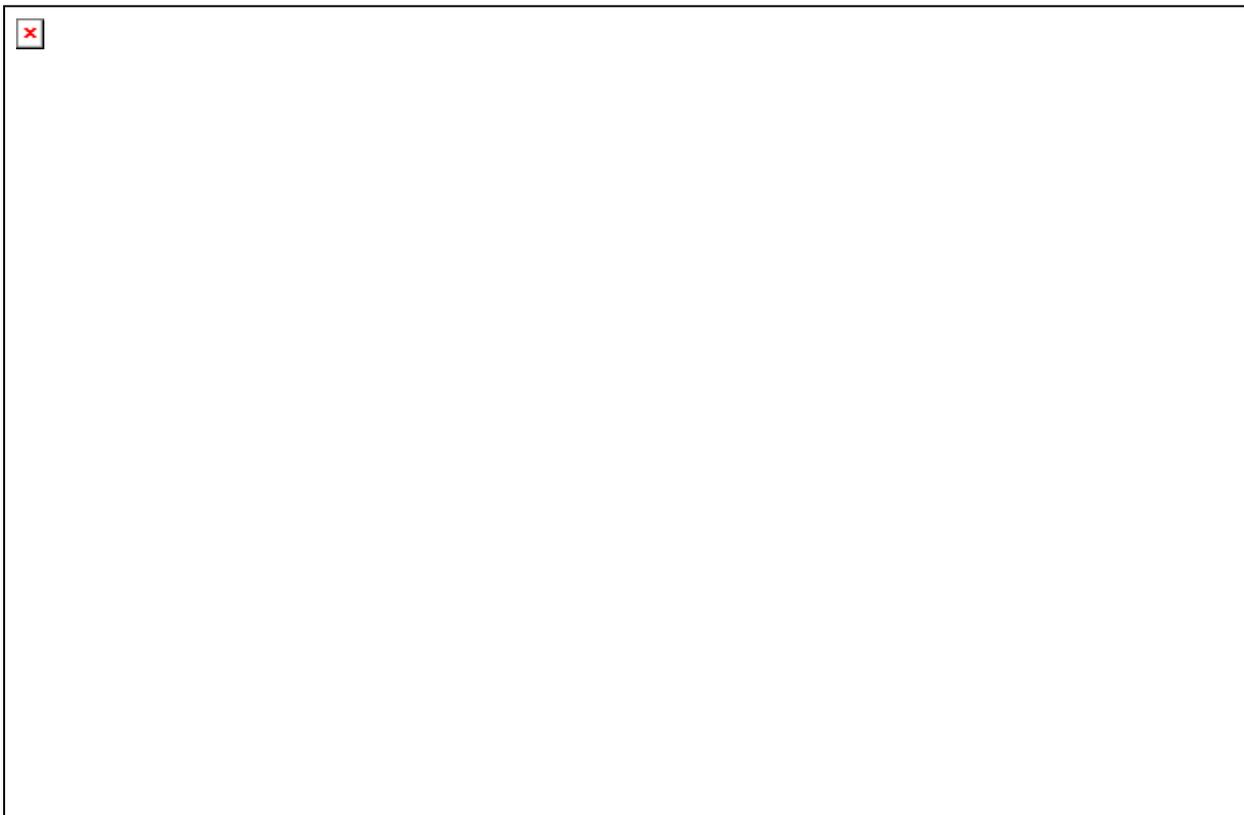


Рис. 99. Пример четко выраженных различий между зонами медленного роста (предположительно нерестовыми) и быстрого роста на срезе плавникового луча арктического гольца. а – поперечный срез луча спинного плавника крупного гольца из оз. Ирбо (самка на VI стадии зрелости, АС 365 мм, возраст 12 лет), 5 лет быстрого роста до созревания, 5 лет медленного роста и предположительно нереста в размерном интервале мелкой формы, 2 года вторичного ускоренного роста, трансформация в крупную форму. Масштаб: 0.1 мм; б - увеличенный участок того же препарата с узкими (нерестовыми) зонами. Границы годовых зон отмечены стрелками, нерестовых зон (на рис. 99б) – стрелками с точкой.

Таблица 18. Ускорение роста и трансформации симпатрических форм арктического гольца в популяциях Забайкалья по данным изучения ростовых слоев на срезах плавниковых лучей.

Озеро	Форма при поимке	Длина по Смитту (см)	n	n (%) не-трансформированных гольцов с ускорением роста	n (%) сомнительных трансформеров	n (%) истинных трансформеров	Истинные трансформеры			Форма, из которой произошла трансформация
							Возраст созревания при малых размерах, годы	Число лет размножения при малых размерах	Число лет вторичного ускоренного роста	
Большое и Малое Леприндо Каларский Даватчан	S	24-28	5	0	0	5(100)	4-5	2-9	2-5	D
	L	44-69	15	6(40.0)	0	4(26.7)	5-8	4-12	4-6	S(1,2)
	S(2)	25-33	20	6(30.0)	2(10.0)	10(50.0)	5-10	1-7	1-3	S(1)
Североничатское Кудушкит	L	24-59	22	2(9.1)	6(27.3)	9(40.9)	5-7	1-6	1-7	D
	L	31-47	22	0	4(18.2)	4(18.2)	4-6	1-6	5-6	D
Даватчан Крестаки-1	L	32-49	21	3 (14.3)	0	1(4.8)?	8	2	6	S
	L	41-58	16	1(6.3)	1(6.3)	3(18.8)	4-7	2-6	2-8	D,S(1,2)
	S(2)	32-37	8	1(12.5)	0	1(12.5)	8	1	2	S(1)
	S(1)	20-28	12	0	0	6(50.0)	5-6	1-3	2-6	D
Токко	L	38-57	6	0	2(33.3)	2(33.3)	4-5	3-4	5-6	D
	S	28-36	13	0	5(38.5)	2(15.4)	4-5	2-5	4-5	D
Камканда	L	22-70	18	8(44.4)	1(5.6)	2(11.1)?	5	2-3	4	D
Кирылта-3	L	25-62	25	11(44.0)	0	0				
Кирылта-4	L	24-57	18	13(72.2)	0	2(11.1)?	5-6	2-3	2	S
Падоринское	L	30-43	10	0	0	6(60)	6-9	2-7	3-7	S
Амудиса	L	36-53	2	0	0	2(100)	7-8	2-5	7-8	S
Ирбо	L	32-41	4	0	0	3(75.0)	6	2-6	2	S
Светлинское	S	31-38	10	0	0	0				
Безымянное (о. Большевик)	L	40-41	2	0	0	2(100)	8	7-8	~6-14*	D
Всего			249	51	21	64				

*Без учёта лет медленного роста при крупных размерах

В оз. Кирылта-3 44% крупных гольцов развивались с заметным ускорением роста во время ювенильной стадии, после 3-5 лет жизни, но паттернов, соответствующих трансформациям, отмечено не было. Этого можно было ожидать, поскольку судя по морфологическим данным, формы в этом озере репродуктивно изолированы друг от друга. Сходная ситуация отмечена в оз. Кирылта-4, где доля акселерированных, но не трансформированных гольцов превышала 70%. Однако у двух гольцов, определенных как короткотычинковые крупные, ускорение роста произошло после 7 лет (рис. 97з), что превышает возраст созревания длиннотычинковой мелкой формы. Видимо, замедление их роста до 7 лет не было связано с нерестом. Наконец, в оз. Светлинском у мелкой формы не было отмечено ни поздних (трансформации), ни ранних ускорений роста.

Оба изученных гольца крупной формы из оз. Безымянного на о. Большевик в первую половину жизни имели крайне низкую скорость роста (узкие годовые слои на срезах) и, видимо, были карликами. У самки в возрасте 29 лет (рис.100) центральная часть среза луча, соответствующая «карликовому периоду», включает 15 годовых зон роста. После 7-й ширина зон уменьшается (т.е. эта особь впервые созрела на 8-м году жизни), но 11-я и 13-я зоны шире соседних (возможные пропуски нереста). На 16-м году жизни рост значительно ускорился и в дальнейшем замедлялся до 25-го года. Это замедление было неравномерным, 16-18-я зоны наиболее широки и соответствуют годам, когда рыба, видимо, не нерестилась и быстро росла, предположительно в связи с переходом к каннибализму. В каждой из этих трех зон имеется по одной дополнительной зоне. Начиная с 19-й зоны наблюдается более резкое сужение, в возрасте 19-25 лет самка, видимо, нерестились вновь уже как крупная форма. После этого, судя по расширению зон, вновь пропускала нерест и снова созрела в последний год жизни, когда была поймана. У самца (возраст 33 года) «карликовый период» продолжался 14 лет, рост в этот период был более равномерным. В дальнейшем, как и у самки, рост резко ускорился, снова замедлился к возрасту 23-27 лет, а потом ускорился вновь.

Представляется, что ситуация в этом озере близка к таковой в оз. Нордлагуна, расположенном на другом арктическом острове - Ян-Майен, где по данным Скреслета (Skreslet, 1973), все крупные гольцы являются трансформированными карликами. Существенное различие заключается в том, что в оз. Нордлагуна крупные гольцы –

хищники-каннибалы, а в Безымянном, судя по ограниченным данным, – бентофаги. Возможно, это тот редкий случай, когда ускорение роста не связано с переходом к хищничеству.

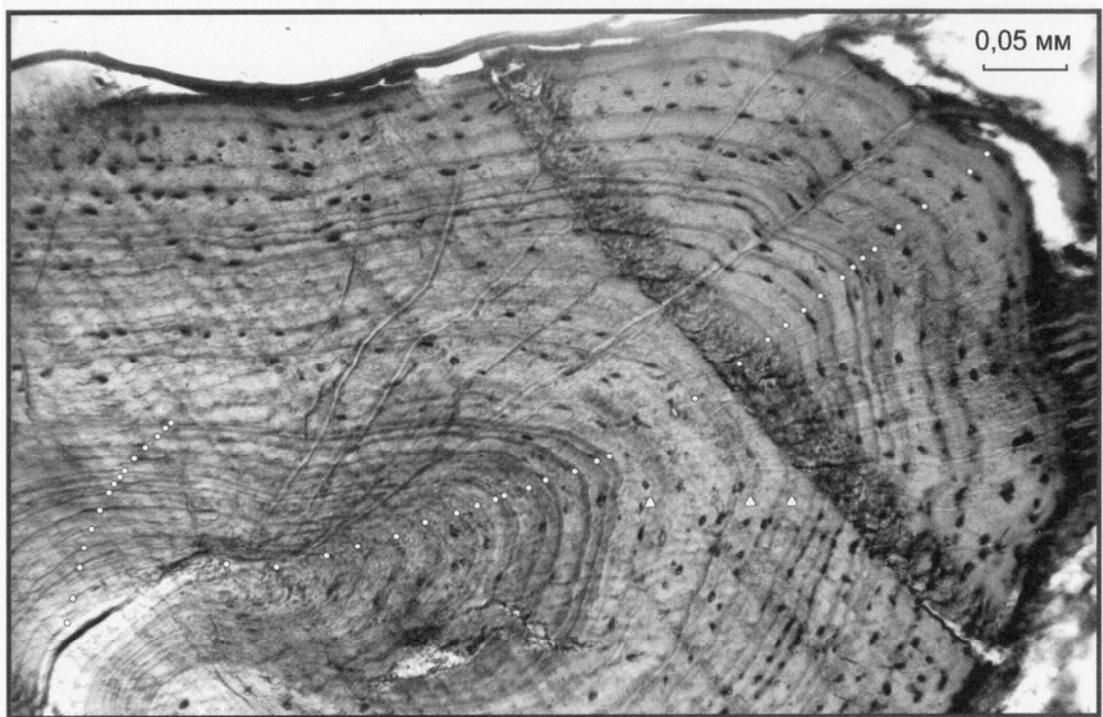


Рис. 100. Срез луча спинного плавника арктического гольца с о-ва Большевик. Самка крупной формы (длина 41.3 см, возраст 29 лет), трансформировавшаяся из карликовой формы после 15 лет. Белыми кружками отмечены границы годовых зон, треугольниками – дополнительные зоны.

Среди трансформировавшихся гольцов самцы преобладают над самками (38:23), в то время как среди остальных изученных гольцов соотношение полов близко к 1 (87:85), однако различие в доле самцов между двумя группами не значимо ($F < F_{.05}$).

Хотя и нет прямых свидетельств того, что у изученных нами гольцов период медленного роста соответствует годам нереста, а не просто годам с неудовлетворительными кормовыми условиями, мы считаем, что в большинстве случаев это именно так. У нормально развивающихся гольцов не наблюдается замедленного роста в те годы, в которые он отмечался у трансформированных особей той же формы из того же озера, а у разных трансформировавшихся особей из одного

озера периоды медленного (или быстрого) роста приходятся на разные годы. Так, в 1995-1999 годах один из двух трансформированных крупных гольцов, пойманных в 2006 г. в оз. Амудиса, имел наибольшие, а второй – наименьшие приросты. Наоборот, имеется очевидное соответствие между периодами медленного роста предполагаемых трансформеров и репродуктивным возрастом потенциальных рекрутов. Тем не менее, в некоторых случаях узкие зоны в репродуктивном возрасте могут отражать ухудшение питания в годы, когда рыба не нерестилась. Возможно, это относится к единичным крупным гольцам из озёр Даватчан, Камканда и Кирылта-4 с ростовым паттерном трансформеров, поскольку их трансформация из карликовой или мелкой формы сомнительна по генетическим (раздел 5.3.3) или морфологическим данным.

Сложные взаимодействия между процессами соматического роста и созревания, опосредованные количеством энергии, поступающей с пищей, приводят к значительным различиям в паттернах изменения скорости роста в течение жизни. Изменчивость ростовых паттернов затрудняет выявление случаев трансформаций между формами по регистрирующим структурам. Нерестовые зоны не всегда легко идентифицируются, и потому в ряде случаев, когда изменения ширины слоев явно указывают на ускорение роста, бывает трудно решить, произошло ли оно у ранее нерестившихся или еще не нерестившихся рыб. По этой причине наши оценки частоты трансформаций между формами гольцов приблизительны, они производились с осторожностью и, как мы полагаем, довольно консервативны. Даже с этими оговорками результаты нашего анализа показывают, что горизонтальные трансформации между формами гольцов – распространенное, хотя и не всеобщее явление в Забайкалье, и частота их широко варьирует между озерами и формами (Табл. 18). Наши выборки слишком малы для точной оценки различий в доле трансформеров между озерами. Мы можем лишь констатировать, что эта доля значимо различается между некоторыми из озер, и что она варьирует от 0% до, по крайней мере, 50-60%, а в некоторых случаях, возможно, до 100%.

Ускорения роста у гольцов, ведущие к трансформациям между формами, обычно объясняются совместным действием смены типа питания (с менее питательных беспозвоночных на более калорийную рыбу) и репродуктивной паузы, означающей использование получаемой с пищей энергии на соматический рост, а не

на развитие гонад (Skreslet 1973; Hammar 1998). Это, несомненно, основная причина трансформаций форм и в Забайкалье. Однако в некоторых случаях ускорение роста, видимо, происходит лишь в результате перерыва в размножении, без такой смены диеты (например, трансформации между питающимися беспозвоночными карликовыми и мелкими гольцами в озерах Крестаки-1 и Токко). С другой стороны, переход к хищничеству с последующим ускорением роста может происходить до созревания, в этом случае ускорение роста не связано с репродуктивными циклами и трансформациями. Таким образом, представляется, что ускорение роста типично для гольцов, переходящих в онтогенезе к хищничеству, но не ограничивается ими. Его результат зависит от соотношения времени смены питания (если таковое происходит) и времени созревания. Если ускорение роста происходит после созревания, его результатом является горизонтальная трансформация гольца в более крупную форму.

Можно предложить следующую предварительную схему возникновения и исчезновения трансформаций в ходе разделения единой популяции гольцов на формы: 1) колонизация озера мигрирующей/речной, скорее всего, крупной не питающейся планктоном формой гольца, рост численности популяции; 2) замедление роста в первые годы жизни вследствие конкуренции за бентосную пищу, но без созревания при мелких размерах, быстрый рост после перехода к хищничеству в последующие годы жизни; 3) удлинение периода замедленного роста до репродуктивного возраста, в результате некоторые гольцы начинают созревать до ускорения роста; популяция разделяется на две формы, между которыми происходят горизонтальные и вертикальные трансформации; 4) переход более мелкой формы к планктофагии, расхождение форм по биотопам, времени и местам нереста, морфологическая дивергенция, формирование репродуктивной изоляции, разделение ростовых каналов форм и их генетическая дифференциация.

В ходе внутриозерной дивергенции форм частота трансформаций снижается до нуля, и возникают «безмерные виды» *sensu* Mayr (1963).

5.2.2. Дифференциация по питанию. Трофический полиморфизм

Написание данного раздела существенно упрощается тем, что изучению питания и пищевых взаимоотношений гольцов Забайкалья посвящена основная часть

диссертационной работы В.П. Самусенка (2000). Материал для нее собирался в ходе совместных экспедиций и отдельных экспедиций ИГУ и обрабатывался В.П. Самусенком при участии А.Н. Матвеева. Результаты изложены в совместных публикациях (Алексеев и др., 2000а; *Alekseyev et al.*, 2002; Самусенок и др., 2006), из которых взяты приводившиеся в предыдущих разделах данные по питанию. В настоящем разделе кратко резюмированы эти результаты, с добавлением некоторых новых сведений, любезно сообщенных автору В.П. Самусенком.

Арктические гольцы питаются самой разнообразной пищей, включающей широкий спектр кормовых объектов животного происхождения. При крайней эврифагии этого видового комплекса в целом, разные симпатрические группировки, как правило, осваивают в озерах разные пищевые ниши и могут существенно специализироваться по питанию. Этот трофический полиморфизм признается одним из ведущих факторов их дивергенции (Noakes, 2008). В озерах Забайкалья, как и в других частях ареала, основными пищевыми объектами гольцов являются рыба, имаго, субимаго и куколки амфибиотических насекомых, наземные насекомые, планктон и бентос.

Рыба – основная пища для гольцов крупной формы; важная, но не основная для гольцов мелкой и лишь спорадическая – для гольцов карликовой формы. Практически во всех озерах Забайкалья гольцы крупной формы являются хищниками, питающимися подкаменщиками, гольянами, сибирскими гольцами, хариусами - и в том числе особями своего вида. В озерах, населенных только арктическим гольцом (Крестаки-1, Кудушкит), они существуют исключительно за счет каннибализма. Молодь крупных гольцов питается беспозвоночными и с возрастом переходит к хищничеству. В связи с отсутствием или крайней малочисленностью ее в уловах время этого перехода мало изучено. Судя косвенным данным (ускорение роста, определяемое по ширине годовых зон на срезах плавниковых лучей, см. предыдущий раздел), у некоторых крупных гольцов из озер Кирылта-3, Кирылта-4, Камканда он происходит после 3-5 лет. Гольцы из оз. Огиендо-3 питаются рыбой уже при длине 21-25 см. Иная ситуация обнаружена в оз. Кудушкит. Здесь неполовозрелые гольцы, рассматриваемые нами сейчас как молодь крупной формы (ранее (*Alekseyev et al.*, 2002; Самусенок, 2000) допускалось, что они относятся к другой, мелкой форме), до размера 37 см и возраста 12-13 лет питаются в основном амфибиотическими

насекомыми, более крупные и старые особи – рыбой. Исключительно насекомыми питались и крупные гольцы из оз. Ирбо, однако крайне малый размер выборки (4 экз.) и сомнительность отнесения трех экземпляров к крупной (а не к мелкой) форме, в данном случае не позволяют уверенно судить о характере их питания.

Рыба отмечается в питании мелких гольцов практически во всех озерах, доля ее обычно не превышает по массе 30% пищевого комка (в оз. Ирбо – 43%) (табл. Б5). При этом частота ее встречаемости в желудках невелика, поскольку ею питаются в основном наиболее крупные и старые особи, находящиеся вблизи размерной границы крупной формы. Таким образом, ихтиофагия менее характерна для мелких гольцов, чем для крупных. Исключение составляют гольцы мелкой формы из озер Каларский Даватчан и Амудиса, при разных размерах питающиеся преимущественно рыбой. Карликовым гольцам питание рыбой не свойственно, среди всех гольцов этой формы, у которых было проанализировано питание, она отмечена в желудках лишь трех экземпляров – по одному из озер Гольцовое, Североничатское и Токко.

Постларвальные стадии амфибиотических насекомых - важнейший компонент питания мелких и карликовых гольцов в летний период. В некоторых озерах в рационе гольцов мелкой, в меньшей степени – карликовой формы существенную роль играют также наземные насекомые и паукообразные. Вследствие массовости и доступности этой сезонной пищи летом многие гольцы питаются преимущественно ею. Планктон и бентос составляют основу питания мелких и карликовых гольцов в холодные сезоны, когда насекомые отсутствуют, а в ряде озер – в течение всего года. Различия в использовании этих видов корма лежат в основе трофической дифференциации симпатрических группировок мелкой и карликовой форм и аллопатрических популяций внутри каждой из них. В разных озерах представители этих двух форм и по-разному разделяют эти пищевые ресурсы и обнаруживают разную степень специализации по питанию.

Характерная особенность гольцов Забайкалья – наличие среди них высокоспециализированных планктофагов. Это мелкие гольцы из озер Леприндокан, Даватчан, Бол. Намаракит, Светлинское, Камканда, Кирялта-3,4, Усу; карликовые из озер Бол. и Мал. Леприндо, Бол. Намаракит, Каларский Даватчан, Светлинское, Кудушкит. Доля планктона (% сырой массы пищевого комка) в их питании даже в летние месяцы составляет 60-100% (у карликов из оз. Бол. Леприндо – 99-100% в

течение всего периода наблюдений с июля по сентябрь, за исключением июля 2001 г., когда в озеро сошел сель, замутивший воду), а доля бентоса незначительна.

К гольцам с преимущественно планктонным типом питания, видимо, принадлежат мелкие гольцы из озер Ирбо и Соли. Хотя планктон составлял, соответственно, лишь 14% и 34% массы содержимого их желудков в период наблюдений, высокая частота его встречаемости в них указывает, что он может быть основным видом корма зимой, когда сезонная пища недоступна. В рационе карликовых гольцов из оз. Североничатское преобладает планктон (52%), но доля в нем бентоса также относительно высока (18%).

Специализированными бентофагами являются мелкие гольцы из оз. Номама и карликовые из оз. Камканда (доля бентоса в питании 50-66%, планктон в пище практически отсутствует), мелкие гольцы из оз. Падоринское (основу питания в период сбора проб составляла донная пища - икра нерестившегося хариуса (56%) и собственно бентос (22%), планктон не потреблялся). Бентос играет большую роль по сравнению с планктоном также в питании карликовых гольцов из оз. Крестаки-1, (доля бентоса 62%, планктона – 20%), Токко, мелких гольцов из оз. Леша (доли этих компонентов значительно различались в разных летних выборках, но в отдельные месяцы достигали, соответственно, 40-61% и 16-32%) (табл. Б5).

В ряде озер выраженная специализация к планктонному или бентосному типу питания у гольцов карликовой или мелкой форм не прослеживается, т.к. они переключаются с одного вида корма на другой, либо в период сбора материала питались преимущественно насекомыми. Карликовые гольцы из оз. Даватчан в июне-июле потребляют в основном планктон (67-68%), на втором месте в питании находится бентос (16-33%), в сентябре соотношение этих кормовых компонентов в их рационе обратное (10% и 88%, соответственно). Таким образом, имеет место сезонная смена питания с планктона (лето) на бентос (осень, видимо, также зима). Карликовые гольцы из оз. Гольцовое в июне питаются преимущественно куколками, субимаго и имаго амфибиотических насекомых (92%), в июле наземными насекомыми (38%) и бентосом (28%), в августе-октябре – в основном планктоном (41- 95%). В питании мелких гольцов из оз. Огиендо-1 преобладали амфибиотические насекомые (34%) и планктон (27%), из оз. Крестаки-1 – амфибиотические (35%) и наземные (39%) насекомые. Амфибиотические насекомые составляли основу питания мелких гольцов

из озер Даватчанда (53%) и Токко (в разные месяцы 52-85%). Планктон и бентос в озерах Крестаки-1, Даватчанда потреблялись этой формой в меньших количествах, в оз. Токко практически не потреблялись.

Таким образом, в водоемах Забайкалья обитают как неспециализированные по питанию гольцы-полифаги мелкой и карликовой форм, поедающие наиболее доступные в данный период виды корма, так и в разной степени специализированные к планктонному или бентосному типу питания. И мелкие, и карликовые гольцы могут быть как планктофагами, так и бентофагами, но последних меньше.

Наиболее четкая трофическая дифференциация симпатрических форм среди озер, населенных тремя формами, отмечена в оз. Камканда, где сосуществуют карликовая форма- бентофаг, мелкая – планктофаг и крупная – хищник. Сходная ситуация обнаруживается в оз. Даватчан, но в нем карликовая форма не является глубоко специализированным бентофагом. В оз. Каларский Даватчан к планктофагии глубоко специализирована карликовая форма, а мелкая, как, и крупная – хищник. В озерах Крестаки-1 и Токко отсутствуют специализированные планктофаги. В них совместно обитают крупные хищные гольцы, мелкие насекомоядные и карликовые – преимущественно бентофаги (Крестаки-1) или насекомоядные со склонностью к бентофагии (Токко).

Наиболее типичный случай трофического полиморфизма в озерах с двумя формами - освоение ими ниш хищника (крупная форма) и планктофага, представленного мелкой (Леприндокан, Кирылта-3, Кирылта-4) или карликовой (Бол. и Мал. Леприндо, Кудушкит, с определенными оговорками - Североничатское) формой. В некоторых озерах крупные хищники обитают совместно с мелкой бентосоядной (Падоринское) или насекомоядной (Даватчанда) формой (в этих двух озерах, однако, подразделенность на формы не до конца ясна). В озерах Бол. Намаракит и Светлинское обнаружены по две формы-планктофага (в каждом карликовая и мелкая). Это довольно необычные случаи сходства пищевых ниш симпатрических форм; перекрытие их уменьшается за счет потребления разных планктонных ракообразных на разных глубинах. Возможно, зимой пищевые спектры симпатрических форм в этих озерах различаются в большей степени.

У гольцов Забайкалья отчетливо прослеживается связь морфологии с питанием. Наиболее специализированные планктофаги имеют многочисленные и длинные

жаберные тычинки, не-планктофаги (бентофаги, насекомоядные) – малочисленные и короткие. Доля планктона в рационе карликовой и мелкой форм гольцов из разных озер (усредненная, если выборки для изучения питания брались в разные месяцы) положительно коррелирована со средним индексом длины наибольшей жаберной тычинки в % длины головы и со средним числом жаберных тычинок (показатель корреляции рангов по Спирмэну r , соответственно, 0.64, $p < 0.001$ и 0.52, $p < 0.01$), а доля бентоса коррелирована со средними значениями этих признаков отрицательно ($r = -0.69$, $p < 0.001$ и -0.62 , $p < 0.001$) (без данных по оз. Светлинское). Во всех выборках карликовых и мелких гольцов со средним числом жаберных тычинок > 37 или со средней длиной тычинок в % длины головы $> 11\%$ средняя доля планктона в питании более 30%, а бентоса – не более 10% массы пищевого комка. Наблюдается резкое уменьшение доли бентоса в рационе гольцов со средней длиной жаберных тычинок $> 10\%$ длины головы.

У гольцов-планктофагов мелкой формы по сравнению с не-планктофагами прослеживается более резкое замедление роста в течение жизни, видимо, связанное с существованием порогового размера, при превышении которого питание планктоном становится неэффективным и рыба может погибнуть от голода, если не перестанет расти или не начнет питаться другой пищей (например, перейдет к хищничеству).

5.2.3. Дифференциация по особенностям размножения

Дифференциация по особенностям размножения - срокам, продолжительности, местам и условиям нереста - является важнейшим фактором микроэволюции рыб, обеспечивающим формирование репродуктивной изоляции между близкими видами и внутривидовыми формами. Арктические гольцы отличаются большим разнообразием нерестовых стратегий (Balon, 1980; Johnson, 1980; Павлов и др., 1990, 1993; Klemetsen *et al.*, 2003). В большинстве популяций гольца нерест происходит осенью, но известны также летне- и зимне/весенне-нерестующие популяции (рис. 101). Случаи летнего нереста в европейской части ареала немногочисленны, он описан у крупных гольцов из альпийского оз. Аттерзее (Buresch, 1925) и крупных бентофагов из оз. Тингваллаватн в Исландии (Sandlund *et al.*, 1992). В Сибири за пределами озер

Забайкалья и бас. Алдана, включенных в настоящую работу, летний нерест отмечался у мелких гольцов из оз. Лабынкыр (Савваитова, 1991), боганидской и черной палий из оз. Лама (Савваитова и др., 1980; Павлов и др., 1999), мелких глубоководных гольцов из оз. Северный Гитгынпильхин (Савваитова, Максимов, 1991); нерест в конце лета-начале осени – у крупных гольцов из оз. Лабынкыр (Савваитова, 1991), у гольцов из оз. Форелевое в дельте Лены (Савваитова, Максимов, 1980), пучеглазки из озер Лама и Капчук (Савваитова и др., 1980; Павлов и др., 1999), боганидской палии из оз. Собачье (Павлов и др., 1994), короткотычиночных гольцов и тыптушки из оз. Хантайское (Романов, 1983б), гольцов из озер Каноль и Аргитхин (Гудков, 1993), а также у «боганидской» и малоротой палий из оз. Эльгыгытгын (Черешнев, Скопец, 1992а,б, 1993). Зимне-весенний нерест известен у весенненерестующих группировок гольцов из оз. Уиндермир в Англии (Frost, 1965; Elliott, Baroudi, 1995) и Лох О (Awe) в Шотландии (Kettle-White, 2001; Garduno-Paz *et al.*, 2012), у глубоководных карликов из оз. Фьелльфросватн (Klemetsen *et al.*, 1997) и «черных гольцов» из оз. Каландсватнет (Telnes, Saegrov, 2004) в Норвегии. В Сибири и вообще в России не отмечался. У глубоководных карликовых гольцов из озер Аттерзее (Brunner, 1980) и Сирдальсватн, Норвегия (Hesthagen *et al.*, 1995) нерест круглогодичный, в последнем с пиком в июле-сентябре.

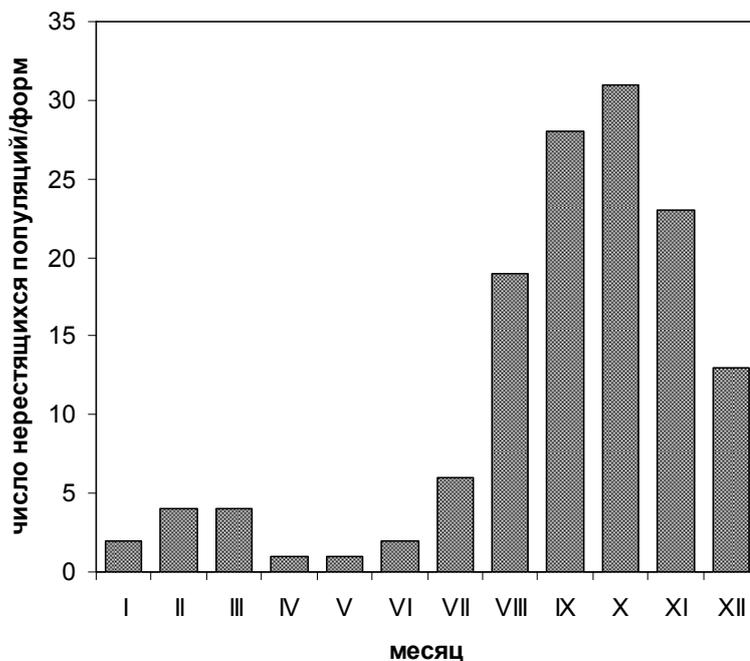


Рис. 101. Число популяций/форм арктического гольца, нерестящихся в разное время года (по собственным и литературным данным)

Полученные нами данные свидетельствуют о значительных различиях в особенностях размножения между аллопатрическими популяциями и

симпатрическими группировками арктических гольцов Сибири. Как и в других частях ареала, в сибирских озерах гольцы нерестятся преимущественно осенью, однако обнаружены группировки, размножающиеся в другие сезоны (Табл. 19).

Таблица 19. Сроки и места нереста арктических гольцов из озер Сибири (по оригинальным, литературным и опросным данным)

Озеро	Форма гольца	Время нереста	Место нереста, субстрат
Фролиха	крупная	сентябрь	притоки
Леприндокан	мелкая	октябрь-декабрь	литоральная зона, 2-20 м, ил
	крупная	октябрь-ноябрь	литоральная зона, ил
Гольцовое	карликовая	сентябрь	литоральная зона, 7-20 м, камни
Номама	мелкая	ноябрь-декабрь	литоральная зона?
Большой Намаракит	карликовая	октябрь-ноябрь	литоральная зона, камни
	мелкая	октябрь	литоральная зона, камни
Кудушкит	карликовая	осень	литоральная зона?
	крупная	сентябрь-октябрь?	литоральная зона?
Камканда	карликовая	Сентябрь	?
	мелкая	ноябрь-декабрь	литоральная зона, 2-10 м, камни
Каларский Даватчан	карликовая	осень?	?
	мелкая	сентябрь-октябрь?	литоральная зона?
	крупная	сентябрь-октябрь?	литоральная зона?
Кирылта-3	мелкая	осень	литоральная зона?
	крупная	осень	литоральная зона?
Кирылта-4	мелкая	ноябрь	литоральная зона, ≥ 3 м, песок, камни
	крупная	осень	литоральная зона?
Леша	мелкая	ноябрь?	литоральная зона, 2-10 м, камни
Усу	мелкая	осень	литоральная зона, песок, камни?
Токко	карликовая	июль-август	литоральная зона, 3-25 м, камни
	мелкая	ноябрь?	литоральная зона, камни?
	крупная	осень?	?
Даватчан	карликовая	июнь-июль	профундальная зона, 15-40 м, ил
	мелкая	ноябрь	литоральная зона, 2-6 м, камни
	крупная	ноябрь?	?
Большое Леприндо	карликовая	июль-сентябрь	профундальная зона, 25-55 м, ил
Малое Леприндо	карликовая	январь-июль	профундальная зона, 25-55 м, ил
	крупная	сентябрь	литоральная зона, 10-15 м, камни
Тунэрндэ	карликовая	июль	литоральная зона, 8-10 м
	мелкая	октябрь	литоральная зона?

Гольцы из озера Фролиха нерестятся в его притоках начиная с конца августа (Савваитова и др., 1977); нами (данные, полученные в ходе совместной экспедиции с ИГУ) в середине августа также отмечен заход в реки готовых к нересту производителей. Это единственная известная в Забайкалье озерно-речная популяция арктического гольца, у гольцов из других популяций нерест озерный.

В озере Номама (опросные данные) нерест мелкой формы растянутый, начинается в конце октября – начале ноября и продолжается до конца декабря, а в

некоторые годы до середины января.

В оз. Леприндокан мелкая форма нерестится в те же сроки (Павлов и др., 1990; Алексеев и др., 2000а, наши данные); по данным Павлова и др. (1990) нерест происходит на ограниченном участке диаметром около 50 м в небольшом заливе в северо-западной части озера на илистом субстрате на глубине 2.5-3.5 м в 30-50 м от берега при температуре воды около 1° С. При этом в 1996 г. начало нереста сместилось более чем на месяц – на середину сентября, гольцы нерестились в том же заливе, но дальше от берега, при температуре воды около 5 ° С (Алексеев и др., 2000а). По имеющимся ограниченными данным, крупная форма нерестится примерно в те же сроки, хотя имеются опросные сведения о ее более раннем появлении на нерестилище.

В оз. Бол. Намаракит нерест мелкой формы происходит в течение недели в середине октября, а карликовой – после его завершения в конце октября-начале ноября. Обе формы нерестятся на каменистом грунте берегового свала, карликовые гольцы для размножения в массовых количествах подходят к берегам с глубины (опросные данные и наши наблюдения в преднерестовый период). Таким образом, сроки нереста различаются, но незначительно, и могут частично перекрываться.

В оз. Каларский Даватчан, по одним опросным данным, нерест гольцов мелкой и крупной форм происходит в литоральной зоне в сентябре, карликовой – позднее и на больших глубинах; по другим все формы нерестятся в одно время и в одних местах в конце октября.

В оз. Кудушкит крупная форма нерестится между началом сентября (нерест еще не начинался, наши данные) и 20 октября (нерест закончился, опросные данные); сроки нереста карликовой формы неизвестны, в начале сентября он еще не начинался.

В оз. Гольцовом карликовые гольцы нерестятся в первой половине сентября (Алексеев и др., 2000а; Пичугин 2001б; наши данные), в это же время в 1987 г. был отмечен нерест мелкой формы (А. Шанин, личное сообщение), в настоящее время уничтоженной. Текучие производители двух форм ловились в одни сети на береговом свале; учитывая малые размеры озера, сложно представить, чтобы в нем имело место пространственное разделение нерестилищ.

В оз. Камканда карликовая форма нерестится в сентябре (рис. 102 а). Четверть половозрелых самок 20.09.2014 г. имела гонады на IV или V, а три четверти - на VI-II

стадии зрелости, что указывает на близость конца нереста; в середине октября все производители имеют выбитые гонады. Нерест происходит на береговом свале, температура воды в сентябре на глубине 20-30 м не превышает 7°C , на глубине 5 м снижается с 10-11 до $7-8^{\circ}$

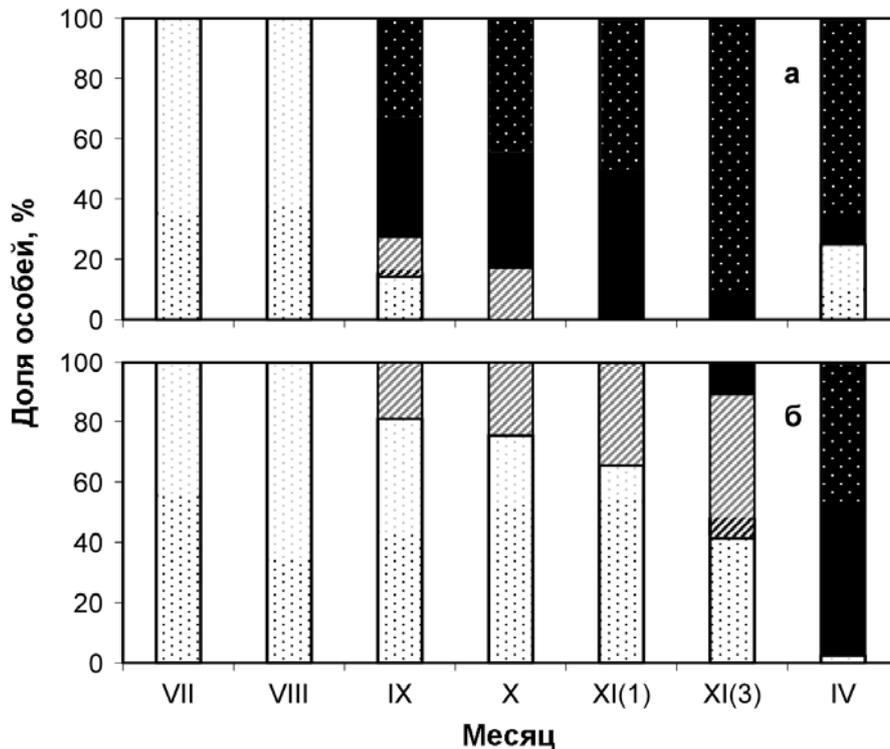


Рис. 102. Соотношение производителей двух форм арктического гольца с разным состоянием гонад из оз. Камканда в разные месяцы (не размножающиеся особи с гонадами на I и II стадиях зрелости не включены). а – карликовая форма, б – мелкая. Белые секции столбцов с черными точками – созревающие и готовые к нересту самки, с серыми - самцы (стадии зрелости гонад II-III, III, III-IV, IV), с косой черной штриховкой – текущие самки, с серой - самцы (стадия V), тёмные – отнерестившиеся самки, тёмные с белыми точками – самцы (стадия VI-II). В скобках указаны декады месяца.

Мелкая форма нерестится подо льдом в литоральной зоне на глубине 2-10 м во второй половине ноября – первой половине декабря (рис. 102б и опросные данные) при температуре воды $2.5-3^{\circ}\text{C}$. По опросным данным, в 2012 г. 16-17 ноября уже было много текущих самок, 2-4 декабря самок с икрой оставалось мало, а 19-го не было вообще; в другие, более холодные годы, самки с икрой попадались еще в третьей декаде декабря, но никогда в январе. Мы 24 ноября 2014 г. застали первую

половину нереста, когда в уловах присутствовали текучие и отнерестившиеся самки, но большая часть еще имела невыметанную икру. При этом некоторые мелкие самцы с гонадами на V стадии зрелости появляются уже в сентябре и могут скрещиваться с карликовыми самками, однако генетические данные (раздел 5.3.3) указывают на отсутствие широкой гибридизации между двумя формами. Возможность реципрокных скрещиваний сомнительна, т.к. к началу нереста мелкой формы текучих карликовых самцов в озере не остается.

В системе озер Бол. и Мал. Леприндо обнаружена уникальная комбинация симпатрических и аллопатрических форм гольцов с осенним, летним и зимне-весенним нерестом. Гольцы крупной формы, не отмечавшиеся в озерах последние 30 лет, нерестились осенью в середине-конце сентября на ограниченном участке каменистого берегового склона восточной части оз. Мал. Леприндо на глубине около 10-15 м (Пронин, 1967, наши данные). Эти гольцы нагуливались в обоих озерах и составляли единое стадо, перед нерестом наблюдалась нерестовая миграция крупных гольцов из Большого Леприндо в Малое Леприндо через соединяющую их протоку (Заплатин, 1964; Пронин, 1967).

У карликовых гольцов из оз. Бол. Леприндо нерест летний, происходит в профундальной зоне на илистом дне на глубине 25-55 м (рис. 103) в районе залива южной части озера, расположенного к юго-востоку от устья р. Половинки. В особо теплые годы верхняя граница зоны нереста может смещаться до глубины 40 м, как произошло в 2015 г.

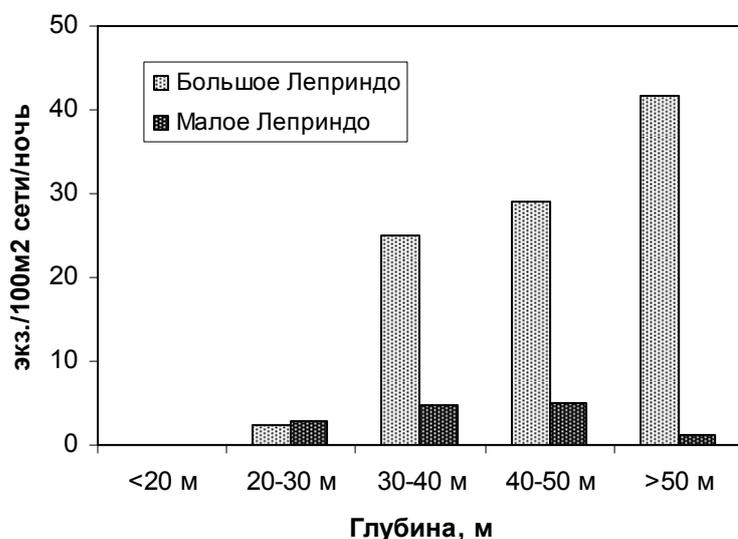


Рис. 103. Уловы карликовой формы арктического гольца в период максимальной нерестовой активности в озерах Большое Леприндо (июль-август) и Малое Леприндо (январь-март) на разных глубинах.

В конце июня начинается подход производителей к нерестилищу, среди них имеются отдельные текущие самцы. В июле и августе численность гольцов резко возрастает и происходит массовый нерест, в сентябре нерест в основном заканчивается и большая часть гольцов покидает нерестилище, хотя еще и в октябре единично встречаются не отнерестившиеся и текущие особи (рис. 104а). В 2014 г. температура воды в районе нерестилища в июле-сентябре на глубине 5, 10 и 20 м поднималась, соответственно, до 18°, 14° и 10° С, в то время как на глубинах 40 и 50 м – лишь до 6° С.

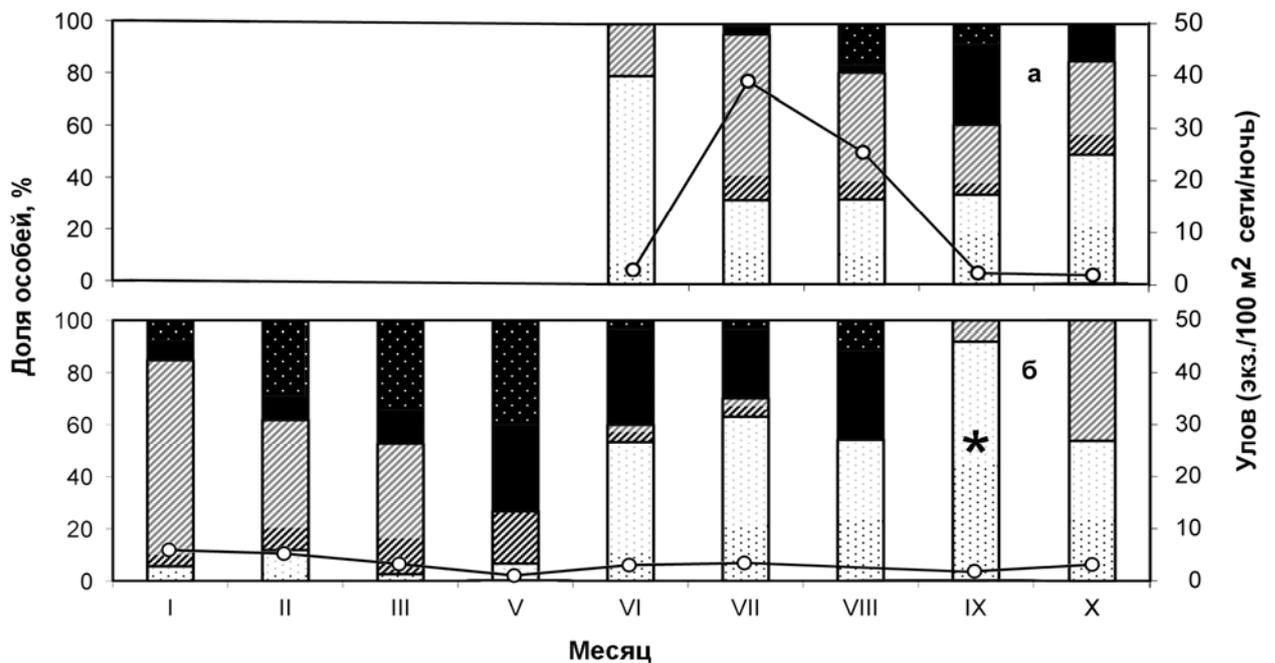


Рис. 104. Соотношение производителей карликовой формы арктического гольца с разным состоянием гонад в уловах на нерестилищах в оз. Бол. Леприндо (а) и Мал. Леприндо (б) в разные месяцы (не размножающиеся особи с гонадами на I и II стадиях зрелости не включены). Линиями с белыми кружками показаны уловы (число экземпляров на 100 м² сети за ночь лова), звездочкой – время нереста крупной формы в оз. Мал. Леприндо. Остальные обозначения как на рис. 102.

Гольцы нерестятся как в глубоководной части самого залива, так и за его пределами на расстоянии до 700 м от берега, возможно, и далее. В июне-августе на нерестилище резко преобладают самцы (79-88%), в сентябре их доля снижается до 50%. «Мелкие» гольцы из оз. Бол. Леприндо (трансформированные карлики) нерестятся совместно с карликовой формой.

В оз. Мал. Леприндо нерест карликовой формы очень растянутый, с пиком в январе-марте. К июню большинство особей заканчивает нерест и снова начинает созревать, однако до июля попадаются отдельные нерестящиеся самки и самцы. В августе текущие производители не отмечены, но уже в сентябре вновь начинают встречаться текущие самцы, а в октябре их доля резко возрастает – видимо, в связи с приближающимся следующим нерестом (рис. 104б). Это первая и пока единственная известная в России популяция арктического гольца с зимне-весенним нерестом. Как и в Бол. Леприндо, нерест происходит на глубине более 25 м, в основном, на 30-40 м; на глубине более 50 м численность гольцов невелика (рис. 103). Гольцы нерестятся на береговом свале, на озерном ложе в центральной части озера отсутствуют. Нерестилище обнаружено у юго-восточного берега в 3 км от восточной оконечности озера, однако текущие особи попадаются и в других его частях. Температура воды на нерестилище на глубине 25-50 м в январе-мае 2-3.5° С. Численность производителей в уловах в 5-6 раз ниже, чем в период нереста в Бол. Леприндо – видимо, в связи с большей продолжительностью нереста; резких изменений численности в период с января по сентябрь не отмечено, наиболее высока она в январе – феврале (рис. 104б). В январе-марте самцы составляют 71-85% уловов, в июне-августе – 44-52%.

Таким образом, карликовые гольцы из озера Бол. и Мал. Леприндо расходятся друг с другом и с крупной формой по срокам и местам нереста и репродуктивно изолированы, что подтверждается генетическими данными (Alekseyev *et al.*, 2013).

В озере Токко у карликовой формы нерест летний, массовый, происходит в сжатые сроки: текущие самки появляются в уловах в последних числах июля, а к середине августа большинство имеют выбитые гонады, при этом текущие самцы отмечаются с начала июля до конца августа (рис. 105а). Мелкая форма нерестится, видимо, в ноябре (в конце октября гонады у производителей еще находятся на IV стадии зрелости) (рис. 105б). Различия в сроках нереста карликовой и мелкой форм составляют, т.о., не менее 3 месяцев. Сроки нереста крупной формы неизвестны.

В отличие от Бол. Леприндо, в оз. Токко карлики нерестятся в литоральной зоне на каменистом дне берегового свала на глубине 3-25 м. На таких участках отмечается намного большая концентрация производителей, чем на озерном ложе с илистым дном, включая профундальную зону (30-40 м) (рис. 106).

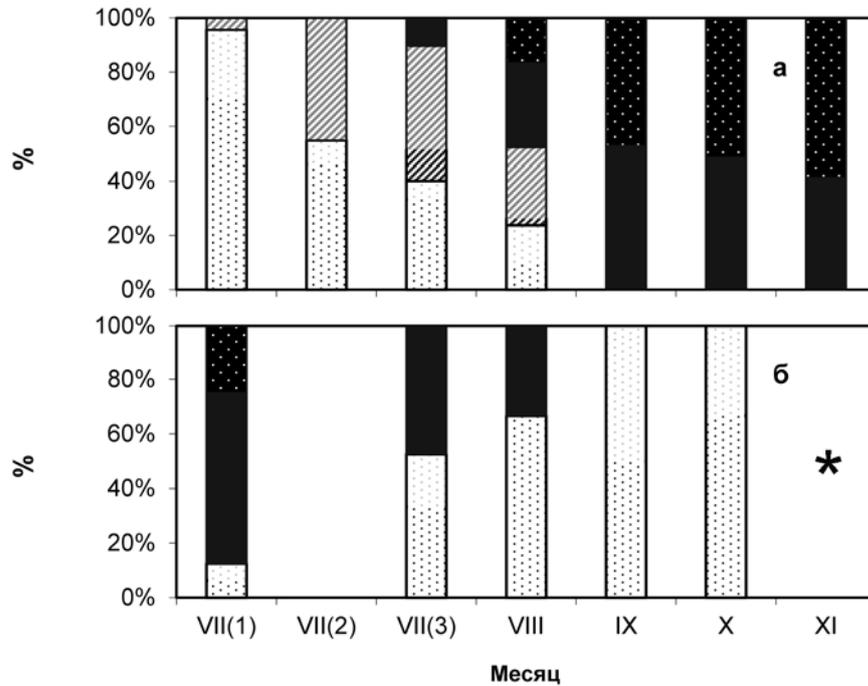


Рис 105. Соотношение производителей арктического гольца с разным состоянием гонад в уловах из оз. Токко в разные месяцы (не размножающиеся особи с гонадами на I и II стадиях зрелости не включены). а – карликовая форма, б – мелкая форма (звездочкой показано предполагаемое время нереста). Обозначения как на рис.102.

Температура воды уже на глубине 10 м в летне-осенний период не превышает 7°C . Нерестилища расположены преимущественно в северной котловине озера, где больше каменистых участков дна. Здесь численность производителей очень высока - более 1 экз. на 1 м^2 сети за ночь лова. В южной котловине такие участки расположены только вблизи западного берега и значительно меньше по площади, на них отмечен нерест при вдвое меньшей численности производителей. После нереста карликовые гольцы перемещаются в глубоководную зону, где доминируют в подледный период (рис. 106). Следует заметить, что столь высокие концентрации карликов и их массовый нерест на береговом свале отмечаются только в настоящее время, после исчезновения крупной формы, питавшейся карликами, и снижения численности их конкурентов – мелкой формы. В конце 1990-х годов карликовые гольцы были в уловах немногочисленны и попадались преимущественно в глубоководной зоне, хотя нерест в ней не отмечался.

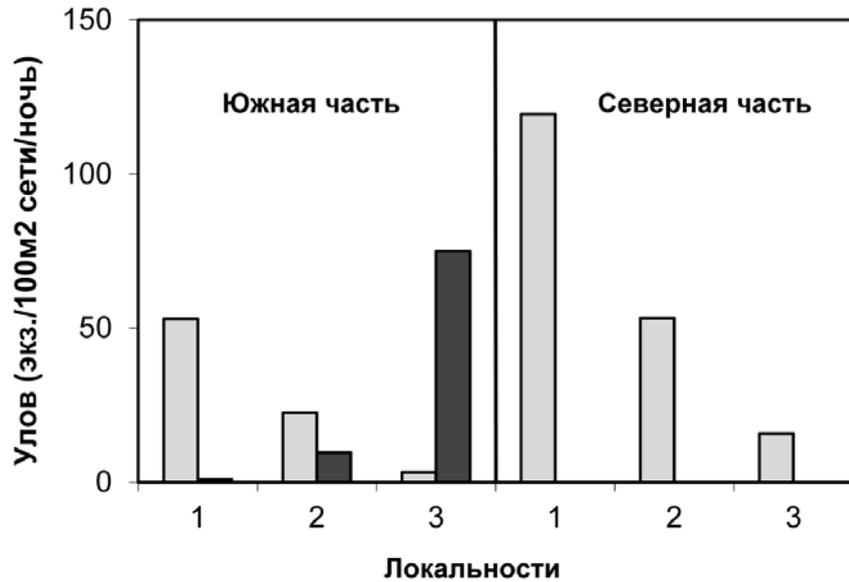


Рис.106. Уловы карликовой формы арктического гольца в разных локальностях оз. Токко в преднерестовый и нерестовый период (июль) (светлые столбцы) и спустя 3 месяца после нереста (ноябрь) (тёмные столбцы, только южная часть). 1 - нерестилища (крутой береговой склон, камни, 3-22 м); 2 – места возможного ограниченного нереста или концентрации производителей вблизи нерестилищ (южная часть: пологий склон, камни, ил, 4-13 м; северная: нижняя часть склона, ил, 22-30 м). 3 – глубоководные участки за пределами нерестилищ (озерное ложе, ил; южная часть - 22-24 м, северная - 36-40 м).

Большие различия в сроках и местах нереста между симпатрическими формами обнаружены в оз. Даватчан. Мелкая форма нерестится одну неделю в конце ноября на 100-метровом участке каменистого свала северо-восточного берега на глубине 2-6, возможно, и более, метров, при температуре воды 2-3 ° С (Павлов и др., 1993). По опросным данным, в ноябре нерестится и крупная форма. Карликовая форма нерестится повсеместно на илистом дне нижней части берегового свала и прилегающей части озерного ложа на глубине более 15-20 м во второй половине июня-июле (Алексеев и др., 2000а; Павлов, Осин, 2008). В конце июля 2014 г. (М.Ю. Пичугин, личное сообщение) и середине августа 2011 г. в уловах присутствовали только отнерестившиеся особи, хотя в конце августа 2005 г и сентябре 1996 г. (Алексеев, Пичугин, 1998) отмечались единичные не отнерестившиеся или текущие самцы (рис. 107). Динамика увеличения доли отнерестившихся самок в июле 2006 г. прослежена Павловым и Осин (2008) (рис. 108). Соответственно, разница между

пиками нереста карликовой и мелкой форм составляет более четырех, а между концом нереста первой и началом нереста второй – более 3 месяцев, и они полностью репродуктивно изолированы. В настоящее время вероятность гибридизации между ними крайне низка.

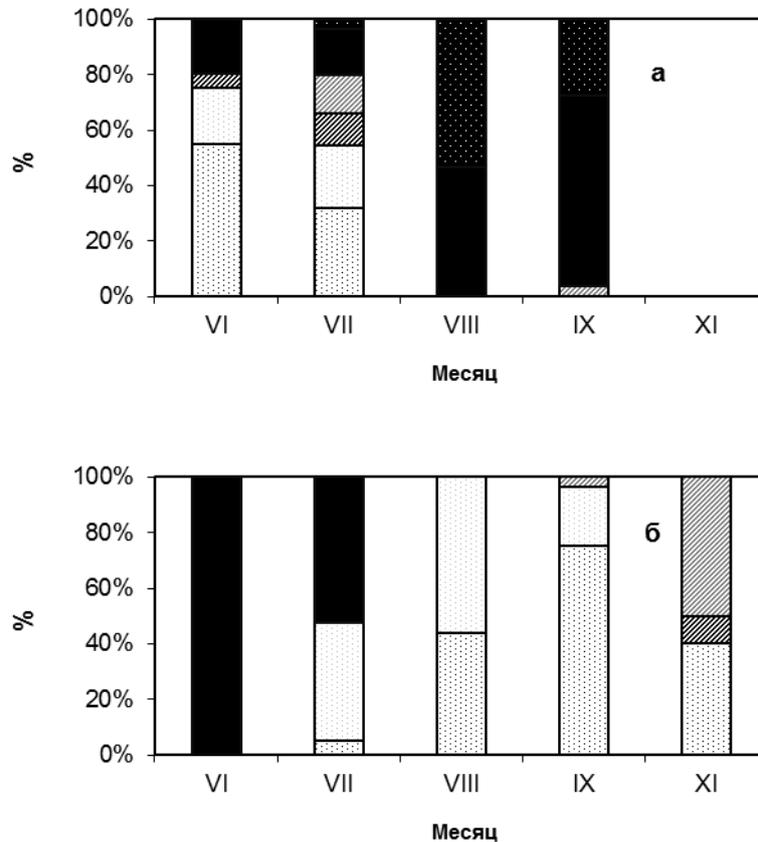


Рис. 107. Соотношение производителей арктического гольца с разным состоянием гонад в уловах из оз. Даватчан в разные месяцы (не размножающиеся особи с гонадами на I и II стадиях зрелости не включены). а – карликовая форма, б – мелкая форма. Обозначения как на рис. 102.

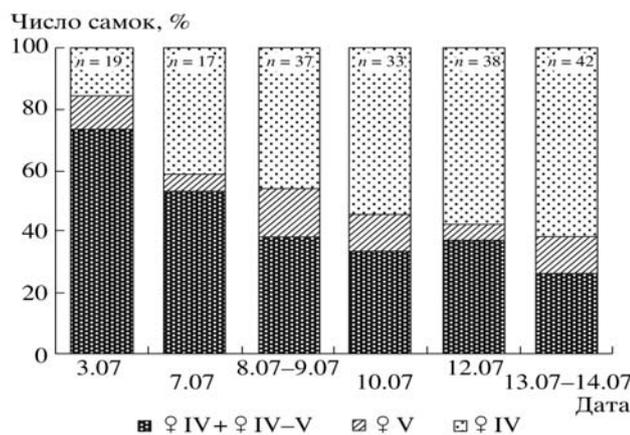


Рис. 108. Соотношение самок карликовой формы арктического гольца с разным состоянием гонад в уловах из оз. Даватчан в июле (из Павлова, Осинава, 2008).

В оз. Тунэрндэ карликовая форма нерестится в июле на глубине 8-10 м при температуре воды около 9° С, а мелкая в октябре (Алексеев, Кириллов 2001).

Таким образом, в разных озерах происходит расхождение симпатрических и, в случае озер Леприндо, парапатрических форм арктического гольца по времени и местам нереста, за счет чего достигается их репродуктивная изоляция. В ряде озер нерест карликовой формы смещается на летнее время. При этом глубина, на которой происходит нерест, зависит от температуры воды в летне-осенний период, на который приходится развитие икры и ранних личиночных стадий, а та в свою очередь, от высоты озера над уровнем моря. В оз. Бол. Леприндо, расположенном на высоте 975 м над ур.м., температура, необходимая для нормального эмбриогенеза (<8-9 ° С), сохраняется только на глубине более 25-40 м. В оз. Даватчан (1101 м над ур.м.) нерест происходит на несколько меньшей глубине - более 15-20 м, а в озерах Токко (1360 м над ур.м.) и Тунэрндэ (1320 м над ур.м.) – на глубине менее 20 м. Зимне-весенний нерест карликов в оз. Мал. Леприндо также происходит на больших глубинах, т.к. поздние стадии развития икры и ранние стадии развития личинок, когда они еще не способны покинуть район нереста, приходится на время летнего подъема температуры воды.

В низкорасположенных озерах нерест в литоральной зоне, с учетом времени развития икры и личинок, возможен только осенью и ранней зимой, а в профундальной с ее стабильным температурным режимом - в течение круглого года. Поэтому в ходе симпатрической дивергенции нерест карликов может смещаться с осени как на более раннее время - лето, так и на более позднее - зиму или весну и быть очень растянутым, как в оз. Мал. Леприндо. При этом время нереста не столь важно, и направление его смещения определяется условиями конкретного водоема. В крайнем варианте нерест в профундали может быть круглогодичным (Аттерзее, Сирдальсватн).

В табл. Б62 приведены данные по диаметру зрелых ооцитов и связанной с ним индивидуальной относительной плодовитости (ИОП) арктического гольца из ряда обследованных озер Сибири. Выделяются две группы гольцов: с крупной икрой (средний диаметр зрелых необводненных икринок 4-5.5 мм) и низкой ИОП (в среднем, 1-2 икринки на грамм массы тела самки) – большинство форм и популяций (а также большинство популяций из других частей ареала) и с мелкой икрой (средний

диаметр 3-4 мм) и высокой ИОП (в среднем, 3-4 икринки на грамм массы) – карликовые гольцы из озер Даватчан, Бол. и Мал. Леприндо, мелкие из оз. Леприндокан и, насколько можно судить по ограниченным данным, из оз. Кирылта-4. Промежуточное положение заняли гольцы из оз. Усу (рис. 109).

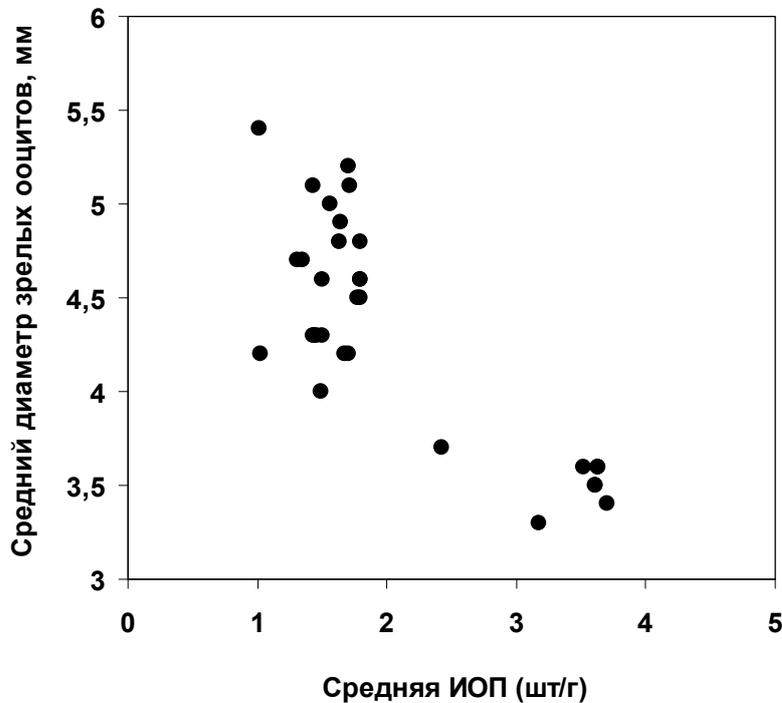


Рис. 109. Соотношение диаметра икры и индивидуальной относительной плодовитости (ИОП) у арктических гольцов Сибири. Каждая точка соответствует одной форме из одного озера.

Гольцы первой группы откладывают икру в щели между камнями, где она хорошо защищена, гольцы второй группы – на ил, где она лежит открыто, доступна для питающихся ею рыб и активно ими выедается. Так, икра карликовых гольцов в больших количествах обнаружена в желудках налимов, пойманных на нерестилищах в озерах Бол. и Мал. Леприндо (рис. 110), причем в некоторых икринках находились зародыши на продвинутых стадиях развития, т.е. они были съедены не в момент откладки, а намного позже.

На наш взгляд, увеличение плодовитости за счет уменьшения размеров икры является приспособлением, позволяющим компенсировать ее повышенную смертность в результате такого выедания. Уменьшение размеров икры происходило независимо в разных популяциях и может рассматриваться как одно из характерных направлений эволюции глубоководных форм гольцов. В частности, оно происходило в эволюции длинноперой палии *Salvethymus svetovidovi* из оз. Эльгыгытгын, имеющей ИОП 1.8-4.7(3.3), диаметр икры 2-3 мм и нерестящейся на илистом грунте котловины озера (Черешнев и др., 1993; Черешнев, 2008).



Рис. 110. Икра арктического гольца карликовой формы в желудках пойманных на его нерестилище в оз. Бол. Леприндо налимов. В центре – икра с зародышами из желудка (увеличено).

5.3. Генетическая дифференциация

5.3.1. Дифференциация по кариотипам

Дифференциация по признакам кариотипов играла важную роль в эволюции гольцов рода *Salvelinus* (Викторовский, 1978; Васильев, 1975; Фролов, 2000). Цитогенетический анализ проведен у арктических гольцов из оз. Бол. Намаракит. У 21 экземпляра карликов и 11 экземпляров мелких гольцов проанализировано, соответственно, 468 и 257 метафазных пластинок. Карликовая форма имеет 80 хромосом: 18 метацентрических, 2 субметацентрических и 60 акроцентрических, число хромосомных плеч 100 (рис 111а), мелкая 78 хромосом (16, 2 и 60) и 96 хромосомных плеч (рис 111б). У трех экземпляров модальное число хромосом составило 79. В их кариотипе 17 метацентриков, а один из акроцентриков имеет спутники. Внешне два из этих гольцов (самки на IV стадии зрелости) ничем не отличались от мелких, а один (самец на IV стадии) от карликовых, аномалий в развитии гонад не обнаружено. У пяти исследованных экземпляров отмечен внутрииндивидуальный мозаицизм по числу хромосом: у особей карликовой формы число хромосом варьировало от 78 до 84, а у особей мелкой от 76 до 80. Мозаичные кариотипы могли быть следствием либо центрических слияний или разделений, либо нерасхождения хромосом в митозе.

Таким образом, между карликовыми и мелкими гольцами из оз. Бол. Намаракит обнаружены значительные кариотипические различия в 2 хромосомы и 4 хромосомных плеча. Такие различия могли возникнуть либо в результате, по крайней мере, четырех хромосомных перестроек: двух центрических слияний или разделений и двух перицентрических инверсий, либо в результате нерасхождения хромосом в мейозе. Особи с промежуточным числом хромосом, скорее всего, должны рассматриваться как гибриды, хотя против этого в какой-то мере свидетельствует отсутствие их габитуальной промежуточности и фертильность. Вопрос о характере хромосомных перестроек и природе 79-хромосомных особей требует более детального анализа кариотипов с помощью дифференциальных методов окрашивания хромосом.

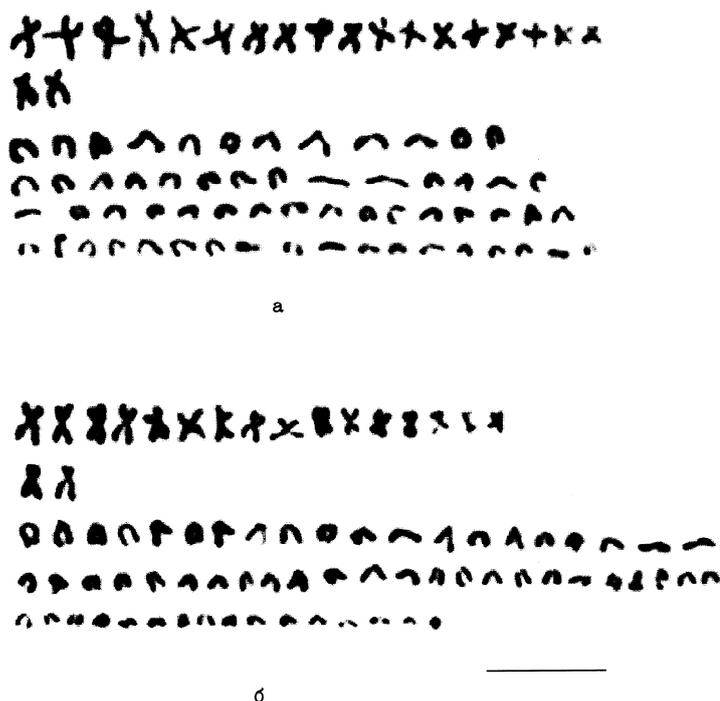


Рис. 111. Хромосомные наборы гольцов из оз. Большой Намаракит. а - карликовая форма ($2n=80$ (18 М, 2 СМ, 60 А), NF=100), б - мелкая форма ($2n=78$ (16 М, 2 СМ, 60 А), NF=96). Масштаб: 5 мкм (Из Алексеев и др., 1997).

Среди эволюционно молодых гольцов, в настоящее время относимых к филогенетическим группам *S. alpinus*, *S. m. malma*, *S. taranetzi* (Олейник и др., 2015), описаны значительные различия в числе хромосом (76-86) и хромосомных плеч (96-100) (Nygren *et al.*, 1971; Васильев, 1975,1985; Савваитова, Васильев, 1976; Викторовский, 1978; Cavender, 1984; Disney, Wright, 1987; Hartley, 1987,1989; Phillips *et al.*,1988, Pleyte *et al.*, 1989; Фролов, 1991, 1994; 2000; Глубоковский и др., 1993), однако случаи хромосомных различий между филогенетически близкими симпатрическими формами редки. На Камчатке в оз. Азабачьем у озерно-речных хищной и моллюскоядной форм *S. m. malma* при $2n=80$ NF, соответственно, 100 и 98+2; (Васильев, 1975). В оз. Кроноцком, по данным Викторовского (1978), одна из форм ("длинноголовый" голец, которого автор считает отдельным видом *S. kronocius*) имеет $2n=78-82$ (обычно 78) и NF=100, а две другие ("белый" и "носатый", обозначаемые им, соответственно, *S.malma* и *S.malma schmidtii*, также рассматриваемые (Глубоковский, 1995, Черешнев, 1996) как самостоятельные виды *S.albus* и *S.schmidtii*) $2n=78-80$ (обычно 78) и $2n=78-82$ (обычно 78-80) при NF=98. В оз. Начикинском у озерной и озерно-речной форм при $2n=82$ NF равно 100 и 100+2, где 2 - короткие плечи субтелоцентрических хромосом (Савваитова, Васильев, 1976).

По современным данным, это случай вторичного контакта представителей групп *S. taranetzi* и *S. m. malma* (Олейник, Скурихина, 2007).

Кариотипические различия гольцов из оз. Бол. Намаракит больше, и это первый пример различий симпатрических форм евроазиатских *S. alpinus* complex. Они свидетельствуют о значительной, хотя, возможно, и неполной репродуктивной изоляции форм оз. Бол. Намаракит друг от друга.

5.3.2. Дифференциация по нуклеотидным последовательностям контрольной области митохондриальной ДНК

Исследования белкового полиморфизма у арктических гольцов выявили весьма ограниченную изменчивость в аллозимных локусах (Ferguson, 1981; Hindar *et al.*, 1986; Осинев и др., 1996; Осинев, 2002), в результате чего сформировалось представление о низкой генетической изменчивости в этой группе. Вопреки этому представлению, при изучении нуклеотидной последовательности контрольной области митохондриальной ДНК у гольцов из разных частей ареала (Brunner *et al.*, 2001) была обнаружена ее высокая изменчивость. Этим исследованием была заложена основа представлений о глобальной филогеографии арктических гольцов и близких к ним форм; было выделено пять основных филогенетических групп, три из которых соответствуют арктическому гольцу, одна гольцу Таранца и одна северной мальме. Однако оно было недостаточным для подробного анализа филогенетических взаимоотношений гольцов внутри отдельных участков ареала. В частности, вся Сибирь была представлена 14 особями из трех забайкальских и трех таймырских озер.

Дальнейшие исследования мтДНК гольцов на территории России (Радченко 2003а,б, 2004; Олейник и др., 2003, 2004, 2005, 2007, 2010, 2011; Oleinik *et al.*, 2007, 2013; Шедько и др., 2007, Oleinik, Skurikhina, 2010; Senchukova *et al.*, 2013) главным образом проводились на рыбах из Тихоокеанского бассейна. В связи с этим мы изучили изменчивость последовательности контрольной области мтДНК гольцов Сибири для определения филогенетических связей между гольцами разных районов, путей их распространения и механизмов происхождения симпатрических форм.

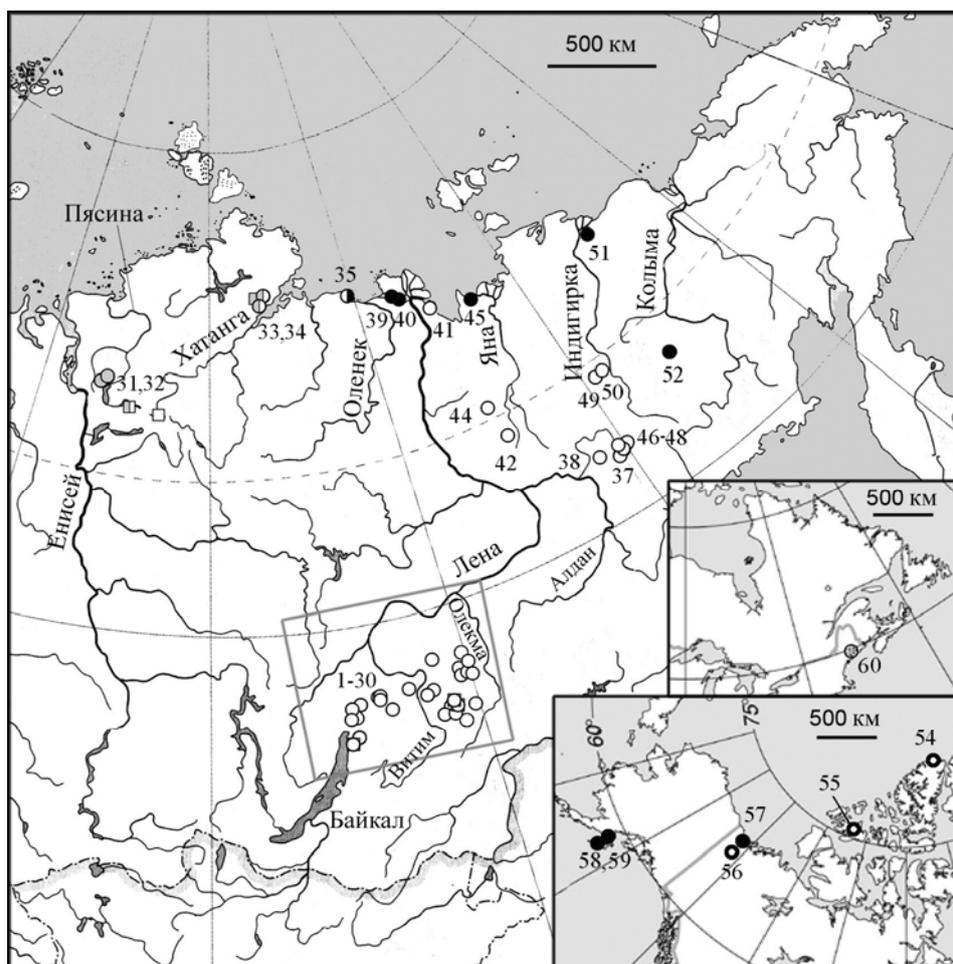


Рис. 112. Распределение групп гаплотипов контрольной области мтДНК на территории Сибири и Северной Америки. Кружки – популяции, изученные в настоящей работе, квадраты - забайкальские и таймырские популяции, изученные Бруннером и др. (Brunner *et al.*, 2001). Номера популяций соответствуют их номерам в табл. Б1 и Б62. Черные кружки - группа Bering, черные кружки с белым центром – группа Arctic, белые и серые кружки и квадраты – группа Siberia, покрытый точками кружок – группа *Acadia sensu* Brunner *et al.* (2001); белые кружки и квадраты – восточно-сибирская подгруппа, серые – евросибирская подгруппа евроазиатской группы, выделенной в настоящей работе. Разделенные пополам фигуры соответствуют популяциям, в которых найдены гаплотипы двух филогенетических групп или подгрупп. Из Alekseyev *et al.* (2009a) с изменениями.

В этой части работы изучены гольцы из 49 сибирских (в том числе 29 забайкальских), а также 7 североамериканских популяций (табл. Б63, рис. 112,113), у которых определялась нуклеотидная последовательность участка контрольной

области мтДНК из 507 пар нуклеотидов. Гольцы из реки Каноз, озер Фрейзер и Карлук были по морфологии определены как мальма (*Salvelinus m. malma*), из остальных водоемов – как арктический голец (*S. alpinus* complex), однако р. Беверли, озера Александра и 103 входят в ареал выделяемой по генетическим данным группы “Arctic” (Brunner *et al.*, 2001), или группы гольца Таранца (*S. taranetzi*) (Олейник и др., 2015), морфологически сходной с предыдущей.

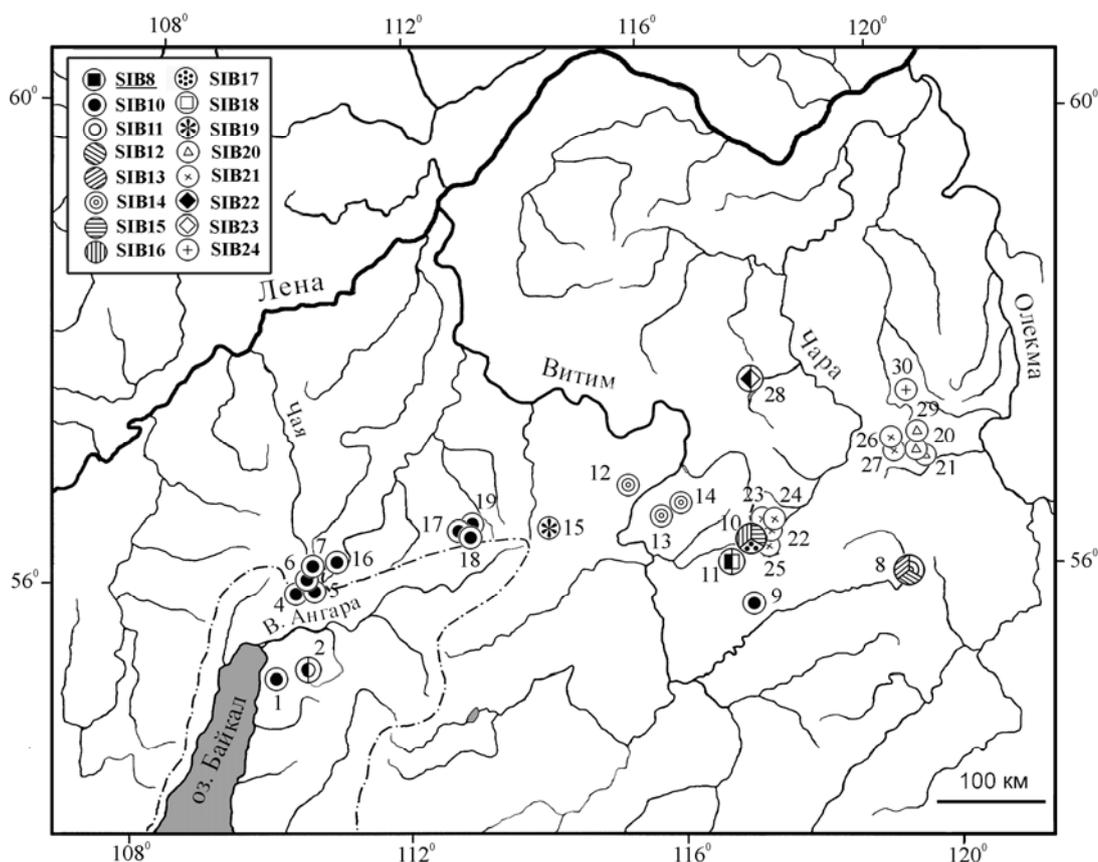


Рис. 113. Распределение гаплотипов контрольной области мтДНК в Забайкалье. Неразделенные кружки, кружки с двумя и тремя секторами соответствуют популяциям, в которых найдены один, два и три гаплотипа, обнаруженных в ходе настоящего исследования. Пунктирной линией показана граница между бассейнами Байкала и Лены. Из Alekseyev *et al.* (2009a) с изменениями.

Также использованы некоторые гаплотипы из Генбанка, обнаруженные Бруннером и его соавторами (Brunner *et al.*, 2001) (550 пар оснований). Анализировали участок длиной 501 п.о., перекрывающийся в последовательностях,

изученных нами и изученных Бруннером с соавторами. Для гаплотипов, взятых из Генбанка, сохранялись исходные названия, приводимые в этой статье (сочетание трехбуквенного обозначения филогенетической группы и порядкового номера гаплотипа в этой группе), а обнаруженные нами гаплотипы именовались по аналогии с ними. При этом гаплотипы, обнаруженные Бруннером и его соавторами (Brunner *et al.*, 2001), обозначаются простым шрифтом, обнаруженные нами – жирным шрифтом, обнаруженные в обоих исследованиях – жирным шрифтом с подчеркиванием.

5.3.2.1. Филогенетические связи гаплотипов

В результате секвенирования выявлено 33 изменчивых сайта и 29 гаплотипов, различающихся на 1-17 нуклеотидных замен (дивергенция последовательностей 0.20-3.4%) (Табл. 64). Сравнение наших данных с данными Бруннера с соавторами (Brunner *et al.*, 2001) и Шедько и др. (2007) показало, что фрагменты из 501 п.о. двух гаплотипов, обнаруженных нами - **SIB5** (озера Круглое, Рысь, Кунгесалах, р. Новая на Таймыре) и **SIB8** (озера Бол. Намаракит в Забайкалье и Улахан-Силян-Кюель в бассейне Яны) идентичны таковым гаплотипов SIB5 и SIB8 (Brunner *et al.* 2001), а фрагмент из 485 п.о. гаплотипа **BER12** соответствует таковому гаплотипа BER21 (Шедько и др., 2007). Гаплотипы, обнаруженные Бруннером и его соавторами в трех озерах Забайкалья (Большое Леприндо, Гольцовое и Фролиха) и в оз. Фладз Понд (Floods Pond) (шт. Мэн) не совпадают с гаплотипами, обнаруженными нами в тех же локальностях, отличаясь от них на 1-2 замены. Согласно Brunner *et al.* (2001), в озерах Бол. Леприндо и Гольцовое гольцы имеют, соответственно, гаплотипы SIB6 и SIB4 (последний также обнаружен этими авторами в оз. Аян на Таймыре), в то время как мы в обоих этих соединенных друг с другом озерах нашли новый гаплотип (**SIB21**), широко распространенный в бассейне р. Чары, к которому принадлежат озера. В оз. Фролиха Brunner *et al.* (2001) нашли гаплотип SIB8, в то время как мы обнаружили в нем только новый гаплотип **SIB10**, встречающийся и в других озерах бас. Байкала и сопредельной части бас. Лены. В оз. Фладз Понд эти авторы обнаружили гаплотип ACD4, а мы новый гаплотип **ACD9**.

Эти различия могут быть артефактом, связанным со случайностью выборок, т.е. можно предположить, что в популяциях этих озер присутствует по два гаплотипа,

но Бруннеру и его соавторам попались только гольцы с одним, а нам – с другим. Однако представляется маловероятным, чтобы в каждом из четырех озер Бруннер и его соавторы каждый раз встречали лишь редкие гаплотипы, отсутствующие в наших более многочисленных выборках. Соответствующие гаплотипы, обнаруженные в нашем исследовании, укладываются в объяснимую географическую схему, в то время как гаплотипы, обнаруженные Бруннером и др. в нее не укладываются, т.к. не совпадают с географически близкими гаплотипами.

Консенсусные деревья гаплотипов, построенные по алгоритмам NJ (рис. 114) и MP (не приводится) имеют сходную топологию. В обоих имеются кластеры гаплотипов с 59-93%-ной бутстрэп-поддержкой, соответствующие арктической, берингийской, атлантической и акадийской группам (Arctic, Bering, Atlantic, Acadia groups) *sensu* Brunner *et al.* (2001). Две последние, вместе с гаплотипами из Сибири, образуют кластер с 42-46%-ной бутстрэп-поддержкой, который соответствует супергруппе Atlantic+Siberia+Acadia (ASA) Бруннера с соавторами (Brunner *et al.*, 2001). Однако гаплотипы из Сибири не объединяются в одном кластере, соответствующем сибирской группе (Siberia group) *sensu* Brunner *et al.* (2001). SIB1, SIB2, SIB3, **SIB5** и SIB9 кластеризуются вместе с атлантической группой; с ней же кластеризуется **SIB26** в NJ древе, в то время как в MP древе этот гаплотип является базальным по отношению к кластеру Acadia+Atlantic+SIB1-3,5,9. Остальные сибирские гаплотипы, за исключением **SIB29**, образуют отдельный кластер. Гаплотип **SIB29** находится в основании кластера, соответствующего супергруппе ASA. Ни один метод кластерирования не выявляет высокой бутстрэп-поддержки каких-либо крупных кластеров сибирских гаплотипов или каких-либо их комбинаций с гаплотипами групп Atlantic и/или Acadia.

Топология деревьев, построенных на основании других моделей нуклеотидных замен, несколько отличается от представленной на рис. 114. На них гаплотипы SIB1, SIB2, SIB3, **SIB5**, SIB9 объединяются с кластером Atlantic+Acadia и на некоторых деревьях образуют монофилетическую группу; **SIB26** и **SIB29** в ряде случаев попадают в основной кластер сибирских гаплотипов. В сети гаплотипов супергруппы ASA (рис. 115) гаплотипы групп Siberia и Atlantic близки, SIB1, SIB2, SIB3, **SIB5**, и SIB9 занимают промежуточное положение между гаплотипами группы Atlantic и остальными сибирскими гаплотипами. Гаплотипы группы Acadia отделяются от

атлантических и сибирских, отличаясь от тех и других минимум шестью мутациями (дивергенция 1.2%).

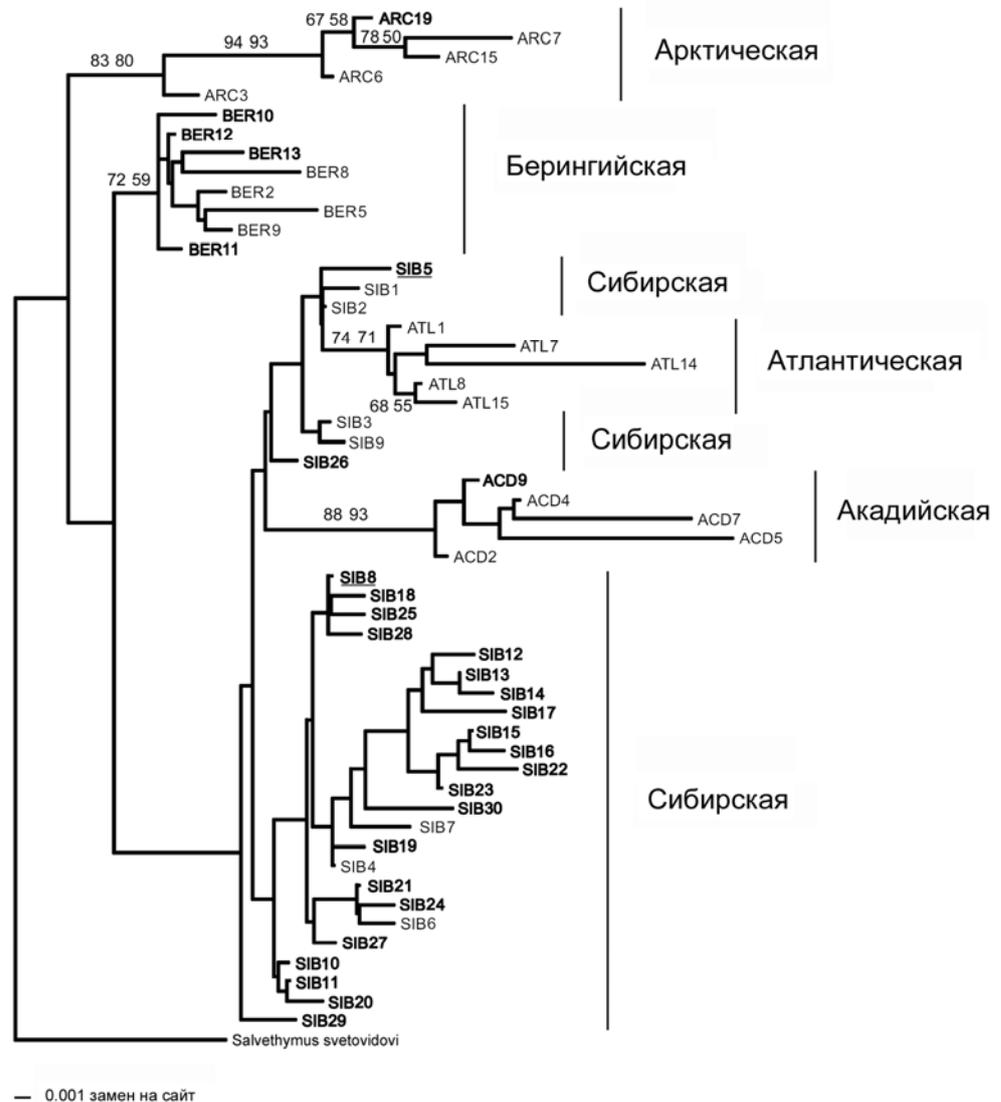


Рис. 114. Консенсусное NJ древо гаплотипов контрольной области мтДНК арктического гольца *S. alpinus* complex, обнаруженных в настоящем исследовании (жирный шрифт, обозначения гаплотипов соответствуют таковым в табл. Б63), и некоторых гаплотипов, обнаруженных Бруннером и др. (Brunner *et al.*, 2001, обычный шрифт). Показаны филогенетические группы гаплотипов гольцов, выделенные Бруннером и др. (Brunner *et al.*, 2001). На ветвях приведены величины бутстрэп-поддержки (>50%) для NJ и MP деревьев.

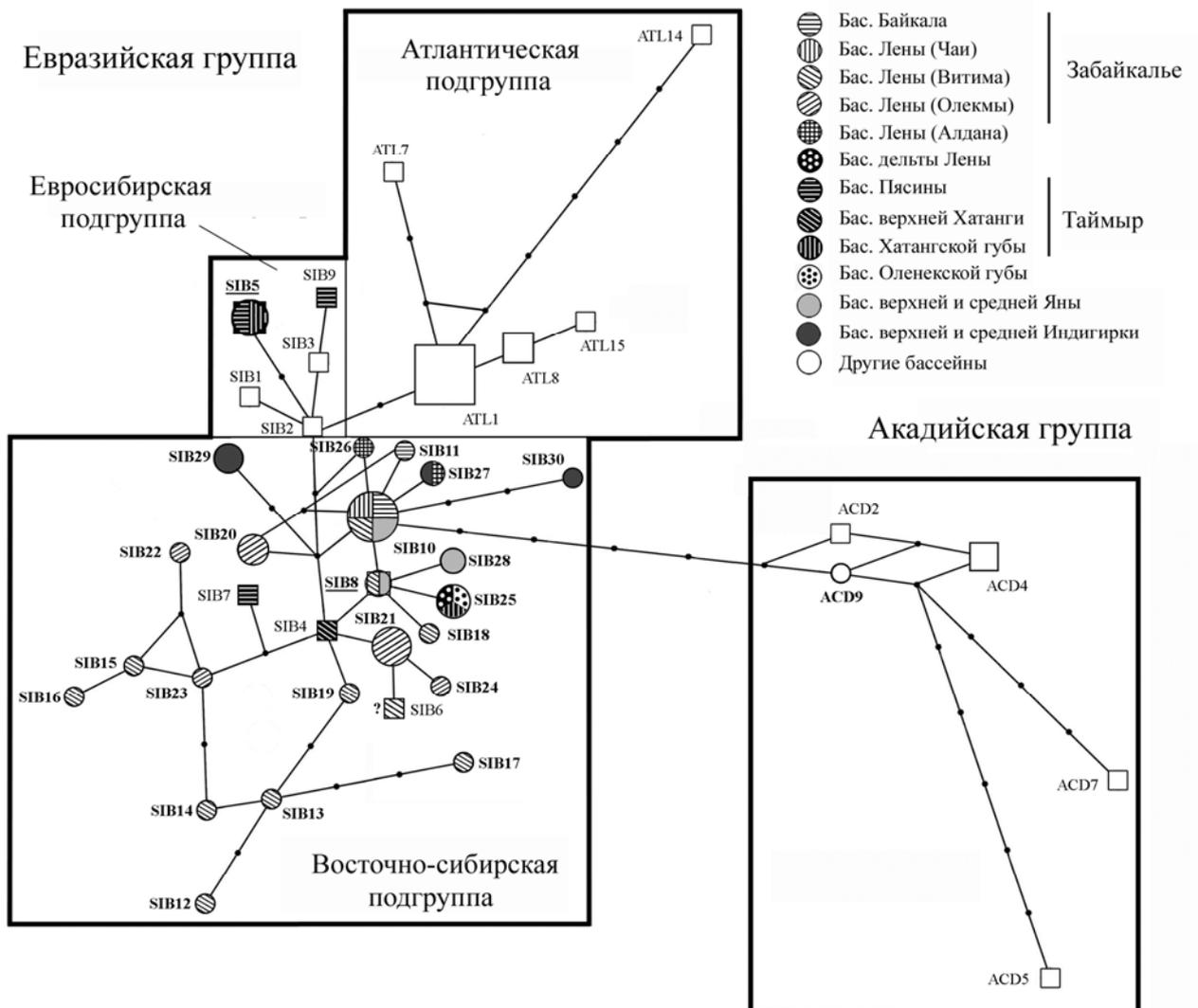


Рис. 115. Медианная сеть гаплотипов контрольной области мтДНК арктических гольцов филогенетической супергруппы Atlantic-Siberia-Acadia. Кружки, жирный шрифт – гаплотипы, обнаруженные в данной работе, квадраты, обычный шрифт – в работе Бруннера и др. (Brunner *et al.*, 2001), кружки с квадратами, жирный подчеркнутый шрифт – в обеих. Линии ограничивают филогенетические группы и подгруппы.

Таким образом, филогенетические взаимоотношения выявленных в настоящей работе последовательностей мтДНК в основном соответствуют схеме, предложенной Бруннером и его соавторами, за исключением целостности группы Siberia. На основании полученных результатов мы не видим оснований для выделения атлантических и сибирских гаплотипов в две самостоятельные филогенетические группы, равноценные группам Bering и Arctic, как это делают Brunner *et al.* (2001).

Отметим, что по данным Шедько и др. (2007) самостоятельность групп Siberia и Atlantic также не очевидна. Соответственно, мы считаем, что все гольцы супергруппы ASA из Евразии могут рассматриваться в пределах одной евроазиатской (Eurasian) группы, которая включает атлантическую (ATL1-18), евросибирскую (SIB1,2,3,5,9) и восточно-сибирскую (SIB4,6,8,10-30) подгруппы. Гаплотипы SIB26 и SIB 29 предварительно отнесены к последней подгруппе на основании их положения в сети гаплотипов (рис. 115) и географического распространения в континентальных районах Сибири. Следует отметить, что по данным анализа гена цитохрома b (Osinov *et al.*, 2015) гольцы из оз. Лама (5 форм) и двух забайкальских озер (Леприндокан, Усу) с одной стороны и из Фенноскандии и с атлантического побережья Северной Америки - с другой образуют две разные клады с высокой бутстрэп-поддержкой, соответствующие группам Siberia и Atlantic+Acadia *sensu* Brunner *et al.* (2001).

5.3.2.2. Генетическое разнообразие и филогеография арктических гольцов Сибири по данным анализа мтДНК

Данные анализа мтДНК указывают на высокое генетическое разнообразие арктических гольцов Восточной Сибири, обусловленное значительной генетической дифференциацией гольцов из континентальных горных районов. В Забайкалье обнаружено 16 гаплотипов, гаплотипическое разнообразие $h=0.848$, нуклеотидное разнообразие $\pi=0.0066$, в других горных районах в бассейнах Алдана, верхнего и среднего течения Яны, Индигирки и Колымы – 8 гаплотипов, $h=0.805$, $\pi=0.0075$. В то же время в районах арктических побережий Сибири отмечено только 2 гаплотипа, $h=0.215$, $\pi=0.0042$. При этом наибольшие значения нуклеотидного разнообразия (0.0053-0.0083) наблюдались в тех водоемах (озера Кунгасалах, Баганитта-Кюель, Лама, р. Новая) и бассейнах (бассейны Пясины, дельты Лены, Хатангской и Оленекской губ), в которых встречались гаплотипы разных филогенетических групп (SIB25 - BER10) или подгрупп (SIB7, SIB25 - SIB5, SIB9) (см. ниже), а также в бассейнах Витима и верхней/средней Индигирки (Табл. 65). Согласно результатам AMOVA, различия между 4 районами Сибири, между речными бассейнами внутри районов и различия внутри бассейнов объясняют сходные доли общей генетической дисперсии - соответственно, 36%, 31% и 33%, во всех случаях $p<0.001$ (табл. Б66).

В этой связи уместно сравнение гольцов Забайкалья и Европейских Альп – района, близкого к Забайкалью по размерам, высоте над уровнем моря, положению в глубине материка и также поделенному между несколькими речными бассейнами (Рейна, Роны и Дуная). У альпийских гольцов найдено лишь три гаплотипа – один широко распространенный (ATL1) и два локальных (ATL2, ATL3), каждый из которых отличается от первого лишь на одну нуклеотидную замену (Brunner *et al.*, 2001). ATL1 также распространен на побережьях северной Европы и в Гренландии, что указывает на недавнее происхождение гольцов европейских Альп от проходной формы. Значение гаплотипического разнообразия (0.283) в три, а нуклеотидного (0.0005) – более, чем в 10 раз ниже, чем в Забайкалье (Brunner *et al.*, 2001).

Географическое распределение гаплотипов обнаруживает следующие закономерности. Единственный обнаруженный в этой работе гаплотип группы Arctic (**ARC19**) был найден на островах Элсмир и Мелвилл в Канадском Арктическом архипелаге и в арктической области материковой части северной Канады (Юкон), единственный гаплотип группы Acadia **ACD9** – в оз. Фладз Понд, шт. Мэн (США) (рис. 112). Гаплотипы группы Bering **BER12** и **BER13** отмечены у мальмы Юкона и Аляски. Первый идентичен, в пределах перекрывающегося фрагмента в 485 пар оснований, наиболее широко распространенному в азиатской части тихоокеанского бассейна гаплотипу этой группы BER21, который встречается на Камчатке, Сахалине и Курильских островах (Шедько и др., 2007). Два других гаплотипа найдены далеко от ареала мальмы у типичных арктических гольцов с побережий Сибири – в бассейне Оленекской губы, в дельтах Лены, Яны и Индигирки (**BER10**), а также в континентальном горном озере Черечень в бассейне верхней Колымы (**BER11**).

Обычно гаплотипы этой группы встречаются у северной мальмы Камчатки, Чукотки и Аляски (Brunner *et al.*, 2001; Taylor *et al.*, 2008; Alekseyev *et al.*, 2009b); они были также отмечены у арктических гольцов Аляски (т.е. у гольцов, близких к гольцу Таранца), симпатричных с северной мальмой (Taylor *et al.*, 2008), и у южной мальмы (Шедько и др., 2007), к которым попали от северной мальмы в результате интрогрессивной гибридизации. Интрогрессия между арктическим гольцом и мальмой отмечалась и в исследованиях, основанных на других генетических маркерах – SINE's (Hamada *et al.*, 1998), аллозимы (Reist *et al.*, 1997). В целом, интрогрессия и обмен генами широко распространены у гольцов (Wilson, Bernatchez, 1998). Видимо,

и к арктическим гольцам Сибири гаплотипы группы Bering попали от *S. malma* тихоокеанского бассейна в предшествующие эпохи и маркируют их восточное происхождение, хотя возможны и другие объяснения. На основании различий в филогенетических схемах, построенных по аллозимам и мтДНК, Шедько и его соавторы (Шедько и др., 2007) предположили, что гаплотипы группы Bering первоначально были характерны для альпиноидных арктических гольцов, затем попали от них в результате интрогрессивной гибридизации к северной мальме и в конце концов полностью заместили ее исходную митохондриальную ДНК.

Гаплотипы евроазиатской группы широко распространены в Сибири на восток до бассейна Индигирки в континентальных районах и до дельты Лены в районах арктических побережий. В континентальных районах обнаружены: в бассейне верхней и средней Индигирки гаплотипы **SIB27**, **SIB29** и **SIB30**; верхней и средней Яны - **SIB8**, **SIB10**, и **SIB28**, Алдана - **SIB26** и **SIB27**, Витима - **SIB10**, **SIB12**, **SIB13**, **SIB14**, **SIB19**, **SIB15**, **SIB16**, **SIB17**, **SIB18** и **SIB8**, Олекмы - **SIB20**, **SIB21**, **SIB22**, **SIB23**, **SIB24**, Чаи - **SIB10**, Байкала - **SIB10** и **SIB11**. Далее к северу евроазиатская группа представлена гаплотипами **SIB25** (арктические побережья – бассейны Хатангской и Оленекской губ, дельта Лены) и **SIB5** (Таймыр – бассейн Пясины и побережье Хатангской губы), а также **SIB7**, **SIB9** (бас. Пясины – оз. Лама) и **SIB4** (бас. Хатанги – оз. Аян), отмеченными Бруннером и его соавторами.

Из гаплотипов, найденных в Забайкалье, за его пределами обнаружены **SIB8** и **SIB10**, отмеченные в бассейне Яны, что подтверждает северное происхождение забайкальских гольцов. Наши результаты не подтверждают наличия общего гаплотипа (**SIB4**) в Забайкалье и на Таймыре (Brunner *et al.*, 2001), поскольку мы не нашли его ни в оз. Гольцовом, где он был указан этими авторами, ни в других озерах Забайкалья. В бассейнах Алдана и Индигирки обнаружен общий гаплотип **SIB27**, что указывает на распространение гольцов через Алдано-Индигирский вздораздел. Гаплотипов, общих для Забайкалья или бас. верхней/средней Яны с одной стороны и бассейнов верхней/средней Индигирки или Алдана – с другой, не отмечено. Также не отмечено гаплотипов, общих для бассейнов Витима и Олекмы в Забайкалье. В бассейнах верхнего/среднего течения Лены, Яны и Индигирки и в дельтовых районах этих рек общие гаплотипы отсутствуют. На Таймыре перекрываются области распространения гаплотипов евросибирской (**SIB5**, **SIB9**) и восточно-сибирской

(SIB4, SIB7, **SIB25**) подгрупп этой группы, причем в некоторых популяциях бассейна Хатангской губы (р. Новая, оз. Кунгасалах) и р. Пясины (оз. Лама) гаплотипы двух подгрупп симпатричны (соответственно, **SIB5-SIB25** и SIB7-SIB9). Ареалы гаплотипов евроазиатской (**SIB25**) и берингийской (**BER10**) групп перекрываются в бассейне Оленёкской губы и в дельте Лены, причем в первом районе эти гаплотипы отмечены в одной, а во втором - в разных популяциях (рис. 112, Табл. Б63).

Четыре из 16 отмеченных в Забайкалье гаплотипов имеют внутри этого района широкое распространение: **SIB10** в 10 озерах бассейнов Байкала, Чаи и нижнего Витима (Мамы) и в одном бассейна верхнего течения Витима, **SIB14** в четырех озерах бассейна верхнего Витима, **SIB21** – в шести озерах бассейна верхней Чары (приток нижней Олёкмы), **SIB20** – в трех озерах бассейна р. Хани (приток верхней Олекмы) и приводораздельной части бассейна р. Токко (приток Чары). Каждый из остальных 12 гаплотипов отмечен только в одном озере. В двух озерах Забайкалья найдено 3 гаплотипа, в трех – два гаплотипа и в 24 – один. Гаплотипы из одного озера отличаются на 1-3 нуклеотидные замены, за исключением оз. Леприндокан (до 6 замен).

Во всех озерах с симпатрическими формами эти формы имеют один или два общих гаплотипа, в семи из них (Светлинское, Каларский Даватчан, Леприндокан, Бол. Намаракит, Ирбо, Североничатское, Тунэрндэ) - это общие уникальные (встречающиеся только в данном озере) гаплотипы.

5.3.3. Дифференциация по микросателлитной ДНК

Анализ мтДНК (раздел 5.3.2) не позволил оценить степень генетической дивергенции внутриозерных форм и выяснить их происхождение в тех озерах, где не были обнаружены уникальные для озера гаплотипы. Для прояснения этих вопросов, а также для оценки по ядерным маркерам генетического разнообразия арктических гольцов Забайкалья, его распределения на разных иерархических уровнях географической шкалы, связи с параметрами населенных ими озер, корреляции между генетической и морфологической дивергенцией симпатрических форм был проведен анализ изменчивости микросателлитов (Самусенок и др., 2006; Гордеева и др., 2010; Alekseyev *et al.*, 2013; Gordeeva *et al.*, 2015) (Табл. 67).

5.3.3.1. Генетическое разнообразие арктических гольцов Сибири по данным анализа микросателлитной ДНК

В выборках наблюдались разные уровни генетической изменчивости, скорректированное число аллелей на локус \hat{A} варьировало от 1.7 до 4.7, генетическое разнообразие (ожидаемая гетерозиготность) H_E - от 0.126 до 0.529. Величины этих показателей положительно коррелированы с площадью озер (\hat{A} : $r=0.653$, $P=0.0002$; H_S : $r=0.573$, $P=0.0018$) и отрицательно – с их высотой над уровнем моря (\hat{A} : $r=-0.448$, $P=0.019$; H_S : $r=-0.352$, $P=0.071$). Оценки \hat{A} и H_E также отрицательно коррелированы с модальной длиной гольцов в выборках, в результате у карликовых гольцов отмечено значимо большее число аллелей на локус, чем у других форм (t-тест: $P=0.007$ (карлики-мелкие) и $P=0.00004$ (карлики-крупные)), а у крупных – значимо меньшие значения обоих показателей (t-тест: \hat{A} : $P=0.00004$ (крупные-карлики) и $P=0.014$ (крупные-мелкие), H_S : $P=0.00014$ (крупные-карлики) и $P=0.0013$ (крупные-мелкие)).

Это, скорее всего, объясняется разной скоростью накопления у них мутаций, увеличивающих разнообразие в микросателлитных локусах, связанной с разным возрастом созревания (в среднем, у изученных в этой части работы карликовых, мелких и крупных гольцов - 4, 7 и 10 лет) и, соответственно, разной длиной поколений. Чем меньше длина поколения, тем больше мутаций произойдет за один и тот же период времени. Также, возможно, эти различия объясняются меньшей вероятностью случайной утраты аллелей в результате генетического дрейфа в популяциях с высокой численностью (обычно характерной для карликовой формы) по сравнению с популяциями с низкой (обычно характерной для крупной формы).

Генетическая дифференциация гольцов Забайкалья по данным анализа микросателлитов оказалась очень высока. Оценки F_{ST} и R_{ST} , приходящиеся на различия между бассейнами (0.079; 0.277 – результаты AMOVA, табл. Б68) выше, чем соответствующие оценки различий между гольцами Скандинавии, Исландии и Британских островов (0.022; 0.071), полученные при изучении изменчивости микросателлитов (хотя и другого набора локусов) гольцов Северной Европы (Wilson *et al.* 2004). Аналогично, более высокие оценки были получены и на других уровнях иерархического анализа. Как и по данным анализа мтДНК, по данным анализа микросателлитов наибольшее генетическое разнообразие сосредоточено в бассейне

Витима, занимающем центральную и наиболее крупную часть забайкальского ареала гольца.

5.3.3.2. Генетическая дифференциация симпатрических форм по данным анализа микросателлитной ДНК

Число локусов, в которых обнаружены значимые различия генных/генотипических частот при попарных сравнениях симпатрических форм, варьирует между озерами (табл. Б69). Попарные значения F_{ST} между симпатрическими формами практически во всех случаях статистически значимы и варьируют от 0.030 между карликами и мелкими гольцами в оз. Бол. Намаракит до 0.497 между карликами и крупными гольцами в оз. Даватчан, ρ_{ST} - от 0.011 между карликами и крупными в оз. Кудушкит до 0.440 между карликами и крупными в оз. Даватчан. Оценки F_{ST} и R_{ST} не коррелированы с показателями генетического разнообразия (H_E и \hat{A}), т.е. величина генетических различий между симпатрическими формами в разных озерах не зависит от генетического разнообразия форм в этих озерах.

Результаты AMOVA показаны в табл. Б68. Оценки генетической дифференциации, полученные из F - и R -статистик, значимы на всех уровнях географической шкалы. Около половины всей изменчивости (48.2%, F_{ST}) приходится на долю различий между популяциями (формами). Вклад различий по оценкам F_{ST} между симпатрическими формами внутри озёр значителен и примерно соответствует вкладу различий между четырьмя бассейнами (Байкала и трёх крупных притоков Лены). Доля изменчивости, приходящейся на выборки одной формы из одного озера разных лет много меньше той, что приходится на различия между выборками симпатрических форм, это свидетельствует о поддержании репродуктивной изоляции между симпатрическими формами из поколения в поколение.

Результаты факторного анализа матриц мультилокусных генотипов представлены на рис. 116. Обращает на себя внимание заметная сегрегация симпатрических форм на FCA диаграммах практически во всех озерах. Ее степень различается между озерами, достигая максимума в оз. Каларский Даватчан, где наблюдается полное разделение (с большим разрывом) карликовой и мелкой форм.

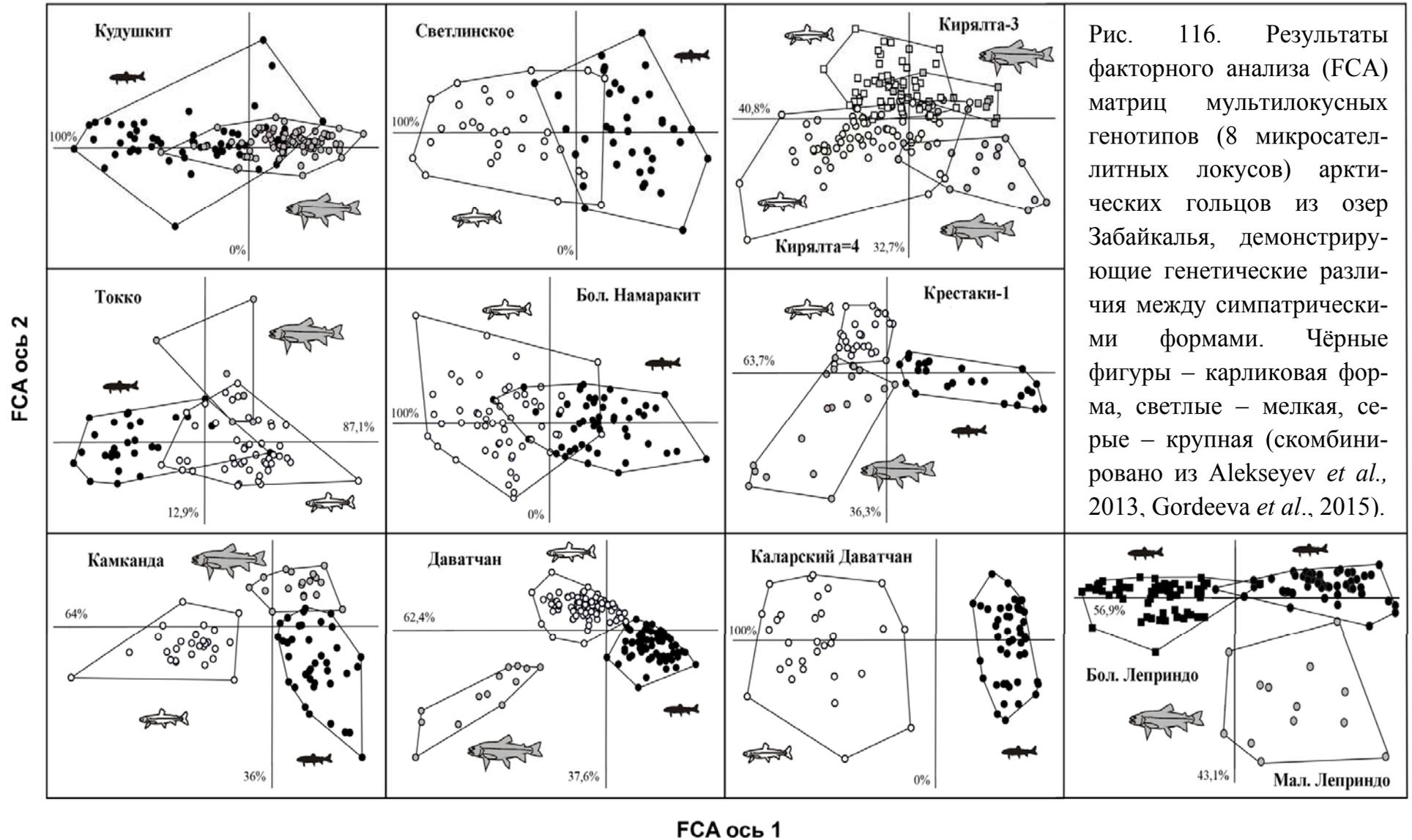


Рис. 116. Результаты факторного анализа (FCA) матриц мультилокусных генотипов (8 микросателлитных локусов) арктических гольцов из озер Забайкалья, демонстрирующие генетические различия между симпатрическими формами. Чёрные фигуры – карликовая форма, светлые – мелкая, серые – крупная (скомбинировано из Alekseyev *et al.*, 2013, Gordeeva *et al.*, 2015).

Высокий уровень различий форм обнаружен в озерах Даватчан и Камканда. В них отличия одной из симпатрических форм (соответственно, крупной и мелкой) от двух других (соответственно, карликовой и мелкой, карликовой и крупной) приближаются к тем, что найдены в оз. Каларский Даватчан, в то время, как две другие формы в каждом из этих озер различаются несколько меньше, но все равно практически без перекрывания. Значительные генетические различия форм найдены также в оз. Крестаки-1 и в системе озер Бол. и Мал. Леприндо.

Оценки величины исторической миграции (потока генов) между симпатрическими формами m' варьируют между озерами. Наиболее интенсивный поток генов отмечен в оз. Камканда из популяции мелкой формы в популяцию карликовой (0.042), а наименее интенсивный - в оз. Кирялта-4 из популяции мелкой формы в популяцию крупной (0.002). Оценки современного потока генов варьируют от 0.002 в оз. Даватчан (из популяции крупной формы в популяцию мелкой) до 0.320 в оз. Кудушкит. Оценки эффективной миграции между формами Nem были низки и не превышали 4 мигрантов на поколение, за исключением озер Кудушкит и Большой Намаракит (Табл. 69). Асимметричный поток генов между формами отмечен в 7 из 10 озер.

Величины генетических различий симпатрических форм гольцов F_{ST} и R_{ST} отрицательно коррелированы как со средним показателем сходства Животовского r_{zh} по всем меристическим признакам (соответственно, $r = -0.47$, $P < 0.05$ и $r = -0.74$, $P < 0.001$), так и с r_{zh} , вычисленным только для числа жаберных тычинок ($r = -0.51$, $P < 0.05$ и $r = -0.73$, $P < 0.001$). Также обнаружена положительная корреляция F_{ST} и R_{ST} с глубиной населенных озер ($r = 0.68$, $P < 0.01$ и $r = 0.50$, $P < 0.05$). С увеличением глубины озер происходит разделение литоральной, пелагической и профундальной зон, влекущее сегрегацию как нагульных, так и нерестовых биотопов; изменяются численность, биомасса и состав зоопланктона и зообентоса, что способствует трофической специализации: на разных глубинах устанавливаются разные температурные режимы, что дает возможность расхождения по срокам нереста; увеличивается общая сложность биоты (для забайкальских озер – Тахтеев и др., 2009). В целом, в глубоких озерах выше разнообразие ресурсов, обеспечивающее дивергенцию по экологии и параметрам

жизненного цикла. В частности, только в таких озерах имеется профундальный биотоп, в котором в разных частях ареала, включая Забайкалье, происходит специализация глубоководных карликовых форм гольца (Klemetsen 2010). В мелких озерах разнообразие ресурсов меньше, что затрудняет диверсификацию.

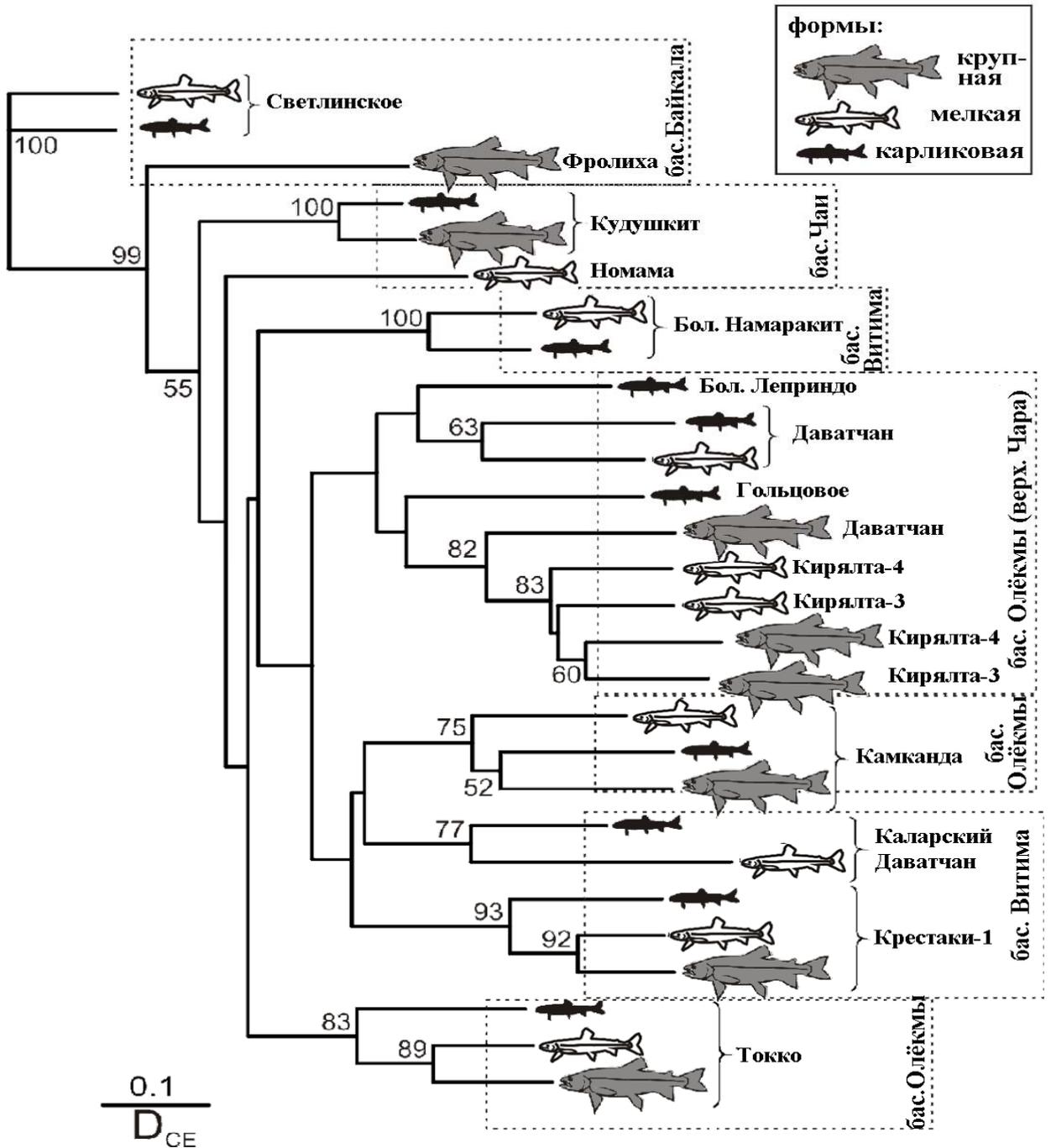


Рис. 117. Бескорневое консенсусное дерево популяций арктических гольцов, построенное методом NJ по величинам хорд-расстояний (Cavalli-Sforza, Edwards, 1967). Вдоль ветвей указаны индексы бутстрэпа (в процентах).

В дендрограмме, построенной по микросателлитным данным (рис. 117), симпатрические и парапатрические (Кирылта-3,4) формы образуют монофилетические кластеры с высокой бутстрэп-поддержкой, что указывает на их независимую параллельную дивергенцию в разных озерах и озёрных системах. Исключение составляет крупная форма из оз. Даватчан, непосредственно не объединяющаяся с карликовой и мелкой формами из этого озера, что весьма неожиданно, учитывая её большую морфологическую близость с мелкой формой (разделы 4.1.3.3., 5.1).

5.4. Плейстоценовая история и пути расселения арктических гольцов Сибири

Очевидно, что плейстоценовая история арктических гольцов Восточной Сибири, где не было сплошного ледникового покрова, а имелись отдельные горно-долинные оледенения (Розенбаум, Шполянская, 2000) отличается от таковой гольцов Европы и Северной Америки, которые в ледниковые периоды покрывались сплошными ледниковыми щитами. Принято считать, что там во время последних оледений арктические гольцы и другие рыбы сохранялись в немногих периферийных ледниковых рефугиумах далеко за пределами современного ареала, откуда небольшие группы, в результате прохождения через «бутылочное горлышко» утратившие значительную часть предкового разнообразия, реколонизировали его после таяния ледника. Соответственно, современные европейские и североамериканские гольцы в основном представлены молодыми генетически обеднёнными популяциями постплейстоценового возраста; жилые популяции произошли в недавнее время от проходных. Морфологическая и экологическая специализация гольцов, обитающих в современное межледниковье на территориях, подверженных оледенениям, имеет недавнее происхождение и будет утрачена в следующий ледниковый период (Hewitt, 1996; Power, 2002).

Высокое морфологическое и генетическое разнообразие арктических гольцов внутренних районов Сибири, не соответствующее низкому уровню такового у рыб, недавно колонизировавших районы последнего оледенения,

может рассматриваться как свидетельство их большего возраста по сравнению с гольцами из ряда других частей ареала. Мы не видим оснований ограничивать распространение гольцов в Сибири постплейстоценовым временем. Учитывая последние оценки времени диверсификации внутри *S. alpinus* (0.781-0.0117 млн. лет назад - Олейник и др., 2015), можно полагать, что арктические гольцы заселили континентальные районы Сибири не позднее конца среднего-начала верхнего плейстоцена. В межледниковье холодолюбивые гольцы распространялись вдоль северных побережий, а во время последовавшего оледенения в связи с похолоданием климата смогли подняться по сибирским рекам в глубь материка. При этом вряд ли уместно говорить о ледниковых рефугиумах (убежищах), т.к. в периоды оледенений условия здесь, видимо, были более благоприятны для гольцов, чем в настоящее время, они имели более широкий ареал и образовывали более крупные популяции. Скорее можно рассматривать современную горную область их распространения как межледниковый рефугиум, в котором им предстоит пережить тёплый период до следующего оледенения. В ледниковое время гольцы могли обитать в равнинных и предгорных озерах континентальной Сибири, тогда намного более холодных, точно так же, как сейчас они обитают в низкорасположенных озерах арктических побережий. С потеплением климата они, где это было возможно, поднимались в освобождающиеся от ледников холодноводные горные озера и формировали в них изолированные популяции, а в прежних местообитаниях исчезали. Хотя проходная форма, безусловно, играла важную роль в первоначальном заселении гольцами Сибири, непосредственным предком современных гольцов ее континентальных горных районов была не она, а жилые формы сибирских палеозер. Также можно полагать, что при постплейстоценовой реколонизации современного ареала в Сибири гольцы не совершали протяженных миграций, не проходили таких «бутылочных горлышек», как в Европе и Северной Америке и, видимо, не утрачивали значительную часть предкового генетического разнообразия.

Большая часть арктических гольцов континентальной Сибири близка к гольцам Европы. Несмотря на явную географическую структурированность гаплотипического разнообразия евроазиатской группы в Сибири, гаплотипы,

обнаруженные в разных районах и речных бассейнах, не образуют соответствующих им кластеров (рис. 115), а уровни генетического разнообразия на разных уровнях географической шкалы сходны (результаты AMOVA). Эти факты свидетельствуют о том, что континентальная Сибирь заселялась одной группой, близкой к предку европейских и сибирских гольцов и имевшей высокое генетическое разнообразие, но в разных районах и речных бассейнах в связи с изоляцией сохранялись разные митохондриальные клоны. После заселения горных озер в них возникали уникальные гаплотипы, что приводило к увеличению локального разнообразия.

На сибирских арктических побережьях, судя по генетической обедненности арктических гольцов (низкое гаплотипическое и нуклеотидное разнообразие по сравнению с гольцами континентальной Сибири (табл. Б65)), они предположительно исчезали в ледниковые эпохи, включая последнюю. Соответственно, эти области были ими реколонизированы в голоцене. Наличие в северных сибирских популяциях гаплотипов евросибирской и восточно-сибирской подгрупп евроазиатской группы и гаплотипов группы Bering указывает на то, что заселение шло с запада, востока и, возможно, с юга и что в районе северных побережий Сибири происходил вторичный контакт между гольцами разных потоков. При этом пока не ясно, где и когда произошла интрогрессивная гибридизация предков арктических гольцов с побережий Сибири, имеющих гаплотип **BER10**, с мальмой и были ли это евроазиатские гольцы или гольцы, близкие к гольцу Таранца.

Более детальное сопоставление полученных филогеографических данных с палеогеографическими можно провести для Забайкалья. В соответствии с реконструкциями четырех последних плейстоценовых оледенений в северо-восточном Забайкалье (Еникеев, 2009), первое из них, самаровское (280-200 тыс. лет назад), было покровным (по другим данным – горно-покровным (Кислицын, 2002), полупокровным (Гиенко, 1983) или горно-долинным (Осадчий, 1982)), и горы Забайкалья были целиком покрыты ледником. В Забайкалье и Прибайкалье установился озерный режим: к югу от ледника существовало огромное Забайкальское палеозеро, а к северу – Якутское «море» в бассейне Лены (рис. 118а). Следующие три оледенения – тазовское (160-130

тыс. лет назад), муруктинское (зырянское) (100-55 тыс. лет назад) и последнее, сартанское (25-10 тыс. лет назад) были менее масштабными, горно-долинного типа (рис. 118б-г).

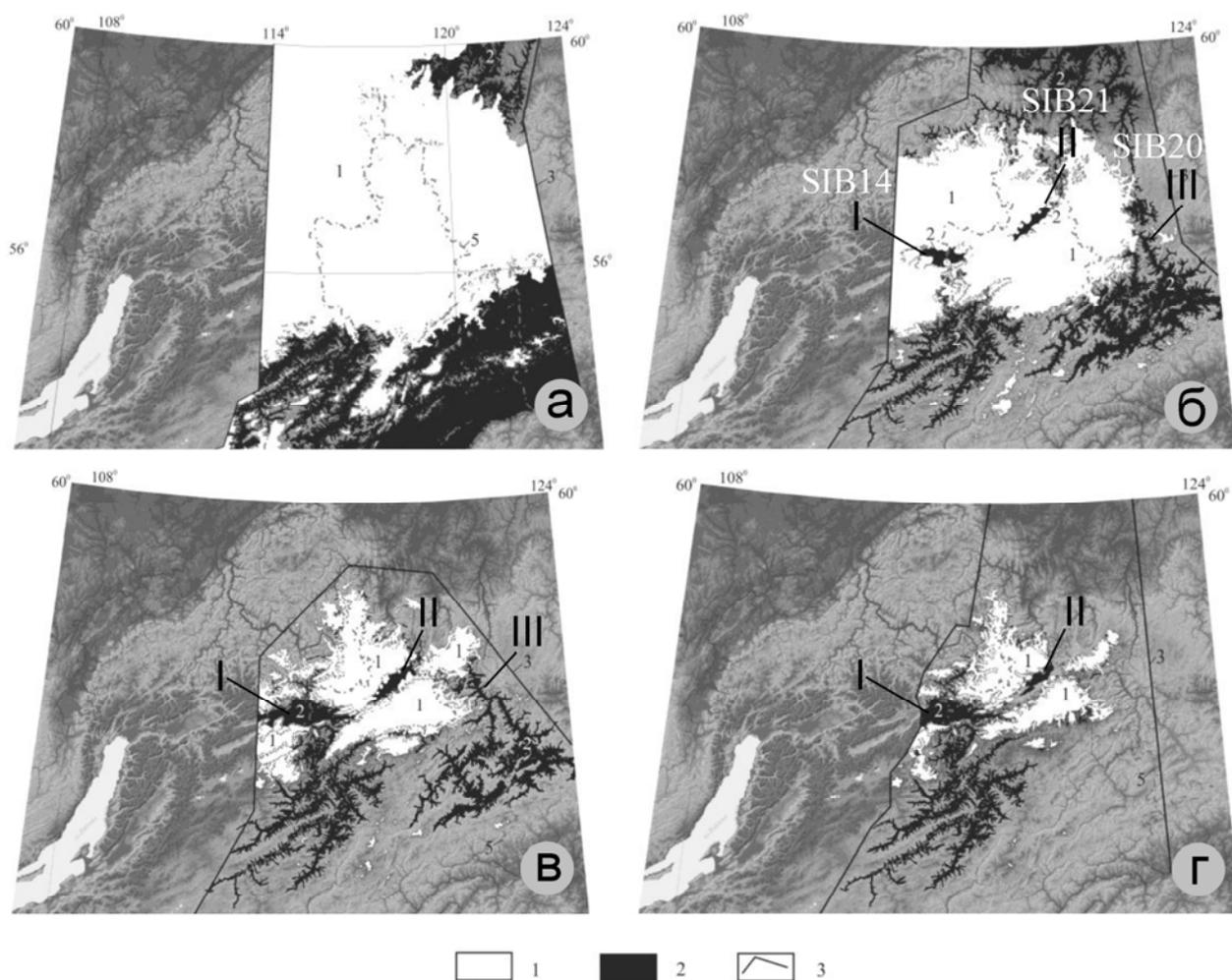


Рис. 118. Палеогеография четырех неоплейстоценовых оледенений в Забайкалье: самаровского (280-200 тыс. лет назад) (а), тазовского (160-130 тыс. лет назад) (б), муруктинского (=зырянского - 100-55 тыс. лет назад) (в) и сартанского (25-10 тыс. лет назад) (по Еникееву, 2009, с изменениями). 1 – ледники, 2 – ледниково-подпрудные озера, 3 – границы характеризуемой территории. Ледниково-подпрудные озера: I – Верхневитимское, II – Чарское, III – Верхнеолёкминское. На рисунке б указаны гаплотипы мтДНК арктического гольца, предположительно возникшие в этих озерах.

В северном Забайкалье существовали три крупных ледниково-подпрудных озера, занимавших верховье Витима с Муйско-Куандинской впадиной, Чарскую впадину и верховье Олёкмы (последнее - только в тазовское и муруктинское оледенения), в которых могли возникнуть, соответственно, гаплотипы **SIB14**, **SIB21** и **SIB20**, распространенные в современных популяциях, основанных гольцами из этих озер. Происхождение гольцов из бассейна Чары с

гаплотипом **SIB21** от общего предка из крупного среднечетвертичного подпрудного озера, существовавшего в Чарской впадине (Музис, 1982; Еникеев, 2009), подтверждается и их положением в дендрограмме, построенной по данными анализа микросателлитной ДНК (рис. 117), в которой они образуют монофилетический кластер. Низовья Витима, включая бассейн Мамы, были отделены ледником от Верхневитимского озера, и в них, как и в других озерах верхней Лены (Чаи), а также Байкала, получил распространение гаплотип **SIB10**.

Этот гаплотип имеет наибольшую частоту встречаемости (обнаружен в 12 из 49 сибирских популяций, в том числе в бас. Яны); в сети гаплотипов он является центром для наибольшего числа ветвей (8), отходящих от него к гаплотипам, найденным в Забайкалье, в бассейнах Яны и Индигирки, а также к группе *Acadia* (рис. 115). Судя по его широкой распространенности в Забайкалье и за его пределами, он является предковым для забайкальских гаплотипов. Наличие этого гаплотипа в бассейне оз. Байкал и прилегающей части бассейна Лены, а также тот факт, что гольцы из бассейнов Байкала и верхней Лены (Чаи) занимают в дендрограмме, построенной на основании данных по микросателлитам базальное положение (рис. 117), указывают на проникновение арктических гольцов в бассейн Байкала из верховий бассейна Лены на раннем этапе их расселения в Забайкалье. Это может рассматриваться как подтверждение стока Байкала через Лену в прошлом (Мац и др., 2001); другой, более вероятный путь такого проникновения – через водораздел без прямого соединения двух бассейнов. Возможность такого расселения подтверждается геоморфологическими данными о плейстоценовых перехватах верховьев притоков Лены реками байкальского бассейна (Базаров и др., 1981) и находками других рыб, характерных для бассейна Лены, в притоках Байкала (ленского хариуса (Матвеев и др., 2006; Weiss *et al.*, 2006) и пестроногого подкаменщика (наши совместно с коллегами из ИГУ неопубликованные данные)). Все эти данные подтверждают гипотезу ингрессии ленских вод в бассейн Байкала (Пронин и др., 2007 и приведенные в этой работе ссылки). Наша находка популяции гольца в оз. Амут (бас. Верхней Ангары-Байкала) на слабо выраженном водоразделе с Леной указывает на вероятное место, где гольцы

могли проникнуть в бас. Байкала.

Наши данные по мтДНК также с очевидностью указывают на то, что оз. Токко в истоке р. Токко, где отмечен гаплотип **SIB20**, было перехвачено бассейном Чары у бассейна Хани. Озеро отделено от верховий принадлежащей к бассейну Хани р. Олонгдо лишь невысоким семисотметровым участком, из него в направлении этой реки вытекает р. Токко, но затем делает крутой поворот в сторону бассейна Чары. Очевидно, что верхний участок р. Токко с озером в прошлом принадлежал р. Олонгдо. За счет таких речных перехватов, характерных для гидросети Восточной Сибири (Коржув, 1979), мог происходить перенос некоторых гаплотипов между бассейнами через водоразделы.

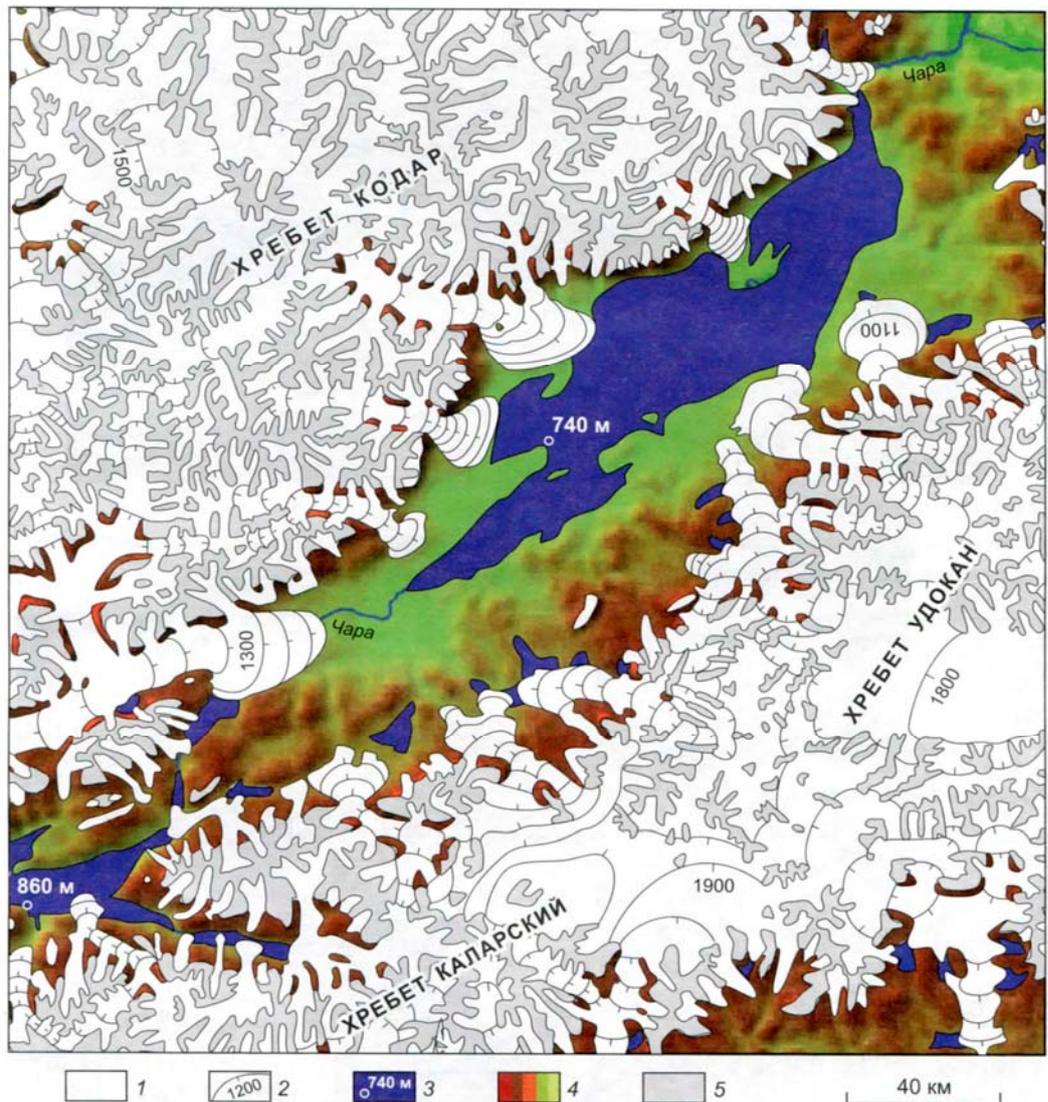


Рис. 119. Палеогеографическая карта максимальной стадии сартанского оледенения района верхней Чары. 1 – ледник; 2 – изолинии поверхности ледника; 3 – ледниково-подпрудные озера; 4,5 – горы: ниже (4) и выше (5) снеговой линии. По Еникееву с соавторами (2013).

Существование в ледниковые эпохи в Забайкалье Верхневитимского, Верхнечарского, Верхнеолекминского, а также более мелких палеозер, по крайней мере, в последние 160 тыс. лет, позволяет предполагать, что арктический гольц мог постоянно обитать в данном районе в течение всего этого времени – в периоды оледенений в низкорасположенных приледниковых озерах, а в межледниковья, как и в нынешнее – в холодноводных высокогорных. Оно также предполагает наличие в прошлом намного более крупных популяций арктического гольца в непосредственной близости от современных. На рис. 119 приведена палеогеографическая карта максимальной стадии сартанского оледенения района верхней Чары, из которой видно, что Верхнечарское палеозеро располагалось всего в нескольких километрах от покрытых ледником озёр Бол. и Мал. Леприндо и Гольцовое, в нём гольцы могли переждать оледенение и отсюда легко могли заселить эти озера после таяния ледника. А озера Леприндокан и Даватчан вообще не были затронуты ледником, т.е. в последнее оледенение в них могли обитать гольцы.

5.5. Происхождение симпатрических форм

Происхождение симпатрических форм у гольцов исследовалось в ряде работ. Хиндар с соавторами (Hindar *et al.*, 1986) анализировали аллозимную изменчивость в 7 естественных и 8 интродуцированных популяциях гольцов Норвегии и обнаружили, что различия между регионами объясняли значительно большую долю общей генетической изменчивости, чем различия между симпатрическими формами в 4 естественных полиморфных популяциях. В двух из этих полиморфных популяций симпатрические карликовая и нормальная формы кластеризовались друг с другом, а в двух других – с гольцами из аллопатрических популяций. Авторы отвергли гипотезу Нимана и др. (Nyman *et al.*, 1981) о том, что карликовая и нормальная формы, или какие-либо другие группировки арктического гольца в исследуемом регионе, являются разными видами. Вольпе и Фергюсон (Volpe & Ferguson, 1996) проверяли гипотезу симпатрического либо аллопатрического происхождения четырех симпатрических морф гольца из оз. Тингваллаватн в Исландии. Секвенирование

контрольной области мтДНК, RFLP и однолокусный анализ минисателлитной ДНК (single locus minisatellite DNA analysis) не позволили выбрать одну из этих гипотез. Однако многолокусный анализ минисателлитной ДНК (multilocus minisatellite DNA analysis) показал большее генетическое сходство симпатрических форм Тингваллаватна друг с другом, чем какой-либо из них с двумя протестированным аллопатрическим популяциям, что свидетельствовало об их симпатрическом происхождении. Гисласон и др. (Gislason *et al.*, 1999) изучали микросателлиты гольцов из 5 озер Исландии и обнаружили, что внутри каждой из 4 полиморфных популяций симпатрические формы кластеризовались вместе и имели общие уникальные для данного озера аллели. Авторы трактовали этот результат как важное, хотя и не неоспоримое свидетельство в пользу внутриозерного происхождения форм. В другом, более широкомасштабном, исследовании микросателлитной изменчивости гольцов из 43 озер Европы было показано, что в 10 из этих озер имеются симпатрические генетически различающиеся популяции (Wilson *et al.*, 2004). В шести из них эти формы монофилетично объединялись друг с другом, что указывало на их симпатрическое происхождение (хотя, как отметили авторы, однозначно его не доказывало). В четырех озерах симпатрические формы оказались более близкими к другим, аллопатрическим, популяциям, чем друг к другу, что давало веские основания предполагать их аллопатрическое происхождение. В одном из этих озер, оз. Лох Раннох (Шотландия), генетическая обособленность двух симпатрических форм была ранее продемонстрирована однолокусным анализом минисателлитной ДНК (Hartley *et al.* 1992, 1995).

На Таймыре (Западная Сибирь) были обнаружены различия в частотах аллелей аллозимных локусов между некоторыми симпатрическими морфотипами гольцов из озёр Лама и Собачье, но не между морфотипами из оз. Аян (Осинов и др., 1996; Осинов, 2002). Низкий уровень дивергенции симпатрических форм гольцов Таймыра и Забайкалья по аллозимам позволил предположить их внутриозерное происхождение путем симпатрического формообразования (Осинов, 2002). Однако эти данные недостаточны для того, чтобы отвергнуть модель аллопатрического происхождения форм за счет множественных инвазий. Как отмечено выше, Бруннер и др. (Brunner *et al.*, 2001)

обнаружили разные гаплотипы контрольной области мтДНК у симпатрических глубоководной «пучеглазки» и гольца Дрягина (“*S. drjagini*”) из оз. Лама, Таймыр. В этом же озере Радченко (2003а, 2004) нашла разные фрагменты рестрикции АТФазы 6/ND4L и разные гаплотипы цитохрома b митохондриальной ДНК у «пучеглазки» и гольца Дрягина с одной стороны и боганидской палии - с другой. Однако в этих исследованиях анализировались лишь по 1-2 экз. каждой формы.

Результаты морфологического анализа симпатрических форм, изученных в настоящей работе, не дали возможности однозначно судить о путях их происхождения в силу параллельной изменчивости морфологических признаков, однако могли рассматриваться как косвенное указание на то, что в изученных озерах они возникали преимущественно в результате симпатрического формообразования, что нуждалось в проверке генетическими методами.

Анализ мтДНК показал, что наибольшая доля генетической дисперсии, выявленная AMOVA (93%, $p < 0.001$) распределена между озерами с симпатрическими формами, и только 1.5% ($p < 0.05$) – между симпатрическими формами внутри озер и 5.5% ($p < 0.001$) – внутри симпатрических форм (табл. Б66). В 6 озерах Забайкалья (Светлинское, Каларский Даватчан, Леприндокан, Бол. Намаракит, Ирбо, Североничатское) и одном в бассейне Алдана (Тунэрндэ) у симпатрических форм обнаружены общие уникальные гаплотипы. Поскольку в Забайкалье была проведена весьма подробная инвентаризация населенных гольцом озер, и все известные популяции гольца были включены в настоящее исследование, представляется маловероятным, что эти гаплотипы будут найдены где-либо еще в этом регионе. Соответственно, мы считаем, что они возникли в каждом из озер у общих предков симпатрических форм. Следует отметить, что, хотя наличие общих уникальных гаплотипов у симпатрических форм может быть не только результатом их происхождения от общего предка, но и результатом интрогрессии, трудно предположить, что в нескольких озерах такая интрогрессия привела к полному (или почти полному) замещению гаплотипов у одной из форм гаплотипами другой формы. В то же время не было найдено гаплотипов, которые бы маркировали аналогичные формы (крупную, мелкую

или карликовую) из разных озер или какие-либо специфические комбинации аллопатрических форм. Эти результаты свидетельствуют о том, что карликовая, мелкая и крупная формы – это не три монофилетические линии, которые независимо распространялись по региону, а, напротив, они полифилетичны и неоднократно возникали *de novo* в разных озерах.

Анализ изменчивости микросателлитных локусов показал, что почти все включенные в него симпатрические формы генетически ближе друг к другу, чем к каким-либо аллопатрическим гольцам и образуют монофилетические кластеры, соответствующие разным озерам (рис. 117). Эта кластеризация подтвердила симпатрическое происхождение форм в озерах Светлинское, Каларский Даватчан, Бол. Намаракит, на которое указывали данные анализа мтДНК, и продемонстрировала их симпатрическое происхождение в озерах Кудушкит, Даватчан (карликовой и мелкой форм), Камканда, Крестаки-1, Токко и в системе Кирылта-3+Кирылта-4, где из-за отсутствия уникальных гаплотипов оно не могло быть однозначно установлено по данным анализа мтДНК. Возможным исключением является крупная форма из оз. Даватчан, которая, судя по данным анализа микросателлитов, могла попасть в него из системы озер Кирылта-3,-4, расположенных в том же речном бассейне.

В целом, полученные результаты показывают, что в разных озерах Забайкалья происходили независимые процессы симпатрической дивергенции, которые привели к формированию в разной степени репродуктивно изолированных друг от друга внутриозерных форм, различающихся по уровню генетического разнообразия. Степень их генетической дивергенции коррелирована со степенью фенотипической дивергенции, включая адаптивные признаки трофической морфологии (число жаберных тычинок), а также с физическими параметрами (глубиной) озер. Наблюдаемые в разных озерах ситуации можно квалифицировать как в разной степени продвинутые стадии симпатрического формообразования – от симпатрических форм с высокой степенью обмена генами (Светлинское, Кудушкит) до практически полностью изолированных форм (Даватчан, Каларский Даватчан, Камканда).

Таким образом, в изученных полиморфных популяциях гольцов симпатрическое, а не аллопатрическое формообразование представляется

наиболее вероятным механизмом образования внутриозерных форм. Случаи симпатрии форм арктического гольца, имеющих аллопатрическое происхождение, более вероятны в северных районах Сибири в зонах вторичного контакта между берингийской и евроазиатской группами и между подгруппами последней.

Заключение

Арктические гольцы издавна привлекали внимание ученых, а в последние десятилетия интерес к ним значительно усилился. Тем не менее, гольцы, обитающие на огромной территории континентальной Сибири, оставались крайне слабо изученными. Сибирь рассматривалась как место, где из-за отсутствия сплошного оледенения в ледниковые периоды могли сохраниться древние филогенетические линии этих холодолюбивых рыб, при этом предполагалось, что при отступлении ледников сибирские популяции гольцов могли служить тем источником, из которого происходило заселение освобождающихся ото льда водоемов северных и северо-западных районов (Behnke, 1972, 1980, 1984; Johnson, 1980). Уже одно это показывало необходимость углубленного изучения гольцов Сибири.

Представления о том, что после потепления климата в голоцене реликтовые популяции гольцов должны были сохраниться в холодноводных озерах горных районов Сибири к югу от основной части ареала, поддерживались находками гольцов в Забайкалье, верховьях Индигирки и Колымы (Georgi, 1775; Кожов, 1950; Томилов, 1954; Кириллов, 1964; Шапошникова, 1971; Калашников, 1978; Савваитова и др., 1981). Однако из-за труднодоступности горных районов такие находки были единичны и не позволяли судить о масштабах распространения в них гольцов.

На основании проведенного исследования становится очевидным, что арктические гольцы широко распространены в горах Восточной Сибири. В Байкало-Становой области в северном Забайкалье они обитают в пределах Станового нагорья (Баргузинского, Верхнеангарского, Северо- и Южно-Муйского, Делюн-Уранского, Каларского хребтов, хребтов Кодар и Удокан); Северо-Байкальского, Патомского и Олекмо-Чарского нагорий в бассейнах Байкала и Лены (Чаи, Витима, Олекмы). В северо-восточной Сибири гольцы населяют водоемы в бассейнах Алдана, верхнего и среднего течений Яны, Индигирки и Колымы на территории Верхоянского хребта, хребтов Сетте-Дабан, Сунтар-Хаята, Черского, Улахан-Чистай, Селенняхского, Момского, Колымского нагорья. Распространение гольцов в горах Сибири в основном

совпадает с границами плейстоценовых покровных и горно-долинных оледенений, за исключением бассейна Колымы и части бассейна Индигирки, где таких оледенений не было.

Горная часть ареала в северо-восточной Сибири, очевидно, смыкается с арктической его частью в районе северных отрогов Верхоянского хребта, хребта Черского и входящих в их состав более мелких хребтов – Хараулахского, Селенняхского, хребта Кулар. Фактически здесь имеется сплошной ареал, простирающийся от побережий Северного Ледовитого океана до водораздела с Тихим океаном и в ряде мест – за него, до рек Охотоморского бассейна, а также далее на восток на территорию Чукотки и северной части Магаданской области. Внутри этой области, однако, имеются обширные районы низменностей и плоскогорий, в которых гольц, очевидно, отсутствует. Это участки, прилежащие к долинам среднего течения Яны и ее крупных притоков от хребта Кулар на севере до Янского плоскогорья (включительно) на юге; южные части Яно-Индигирской и Колымской низменностей, Абыйская низменность, Алазейское и Юкагирское плоскогорья.

Байкало-Становая часть ареала (Забайкалье) отделена от северо-восточной части большим расстоянием, однако не исключено, что в ходе дальнейших исследований популяции арктического гольца будут обнаружены в бассейнах правобережных горных притоков Олекмы и Алдана на территории Станового хребта, Алданского нагорья, Алдано-Учурского хребта, южной части хребта Сетте-Дабан, Алдано-Майского нагорья. В этом случае Байкало-Становая и северо-восточная горные области распространения окажутся соединенными.

В горных областях гольцы распространены мозаично, населяя лишь небольшую часть подходящих для их обитания озер. Это связано как с тем, что в период заселения многие озера были недоступны или непригодны для жизни гольцов, а некоторые современные озера вообще не существовали, так и с ограниченной, на более поздних этапах, возможностью реколонизации озер, в которых популяции гольцов исчезали в силу климатических или иных причин.

Границы ареала арктического гольца на территории Сибири и плотность заселения разных его участков, несомненно, существенно менялись в зависимости от климатических флуктуаций. В периоды плейстоценовых

похолоданий гольцы по магистралям крупных сибирских рек распространялись к югу и образовывали многочисленные популяции в водоемах их придаточной системы, в том числе в равнинных и предгорных, как мы это наблюдаем в настоящее время на севере Сибири. При этом здесь существовали условия для свободного перемещения гольцов по озерно-речным системам и колонизации новых водоемов. В северных, прибрежных, районах в это время гольцы, видимо, исчезали или существенно сокращались в численности из-за суровости климата. В периоды потеплений гольцы отступали к северу, а на юге поднимались в наиболее высокогорные озера, освобождающиеся из-под горно-долинных ледников, где оказывались в условиях изоляции. В расположенных ниже водоемах они исчезали, не выдерживая изменившихся температурных условий и конкуренции со стороны более теплолюбивых рыб.

При описаниях четвертичной истории рыб Европы и Северной Америки, включая арктических гольцов, обычно принимается, что они пережили оледенения в ледниковых рефугиумах - свободных от ледников районах, откуда затем распространялись по освобождающимся ото льда водоемам при таянии ледников. Вряд ли понятие ледниковых рефугиумов применимо при реконструкциях плейстоценовой истории гольцов Сибири, поскольку, в отличие от Северной Европы, здесь не было сплошного оледенения. Фактически бóльшая часть континентальной Восточной Сибири могла быть пригодна для жизни гольцов в периоды похолоданий, и ее трудно назвать «рефугиумом» в обычно вкладываемом в это понятие смысле ограниченного по территории убежища. Скорее можно было бы назвать горные районы Сибири, в которых в наши дни сохраняются популяции арктических гольцов, «межледниковыми рефугиумами».

Таким образом, представляется, что в холодные периоды ареал арктического гольца во внутренних районах Сибири был шире, а число популяций больше, и в настоящее время мы имеем дело с остатками, хотя и весьма внушительными, этого древнего сибирского ареала. В отличие от прежних времен, современные популяции на его территории, за исключением популяций близкорасположенных озер в одной речной системе, не имеют связи друг с другом, т.к. изменившиеся условия в вытекающих реках препятствуют

миграции между озерами. После утраты этой связи некоторые популяции вместе с озерами мигрировали через водоразделы в результате перехватов верховьев рек одного бассейна верховьями рек другого.

В горных районах Сибири обнаружено высокое генетическое разнообразие арктических гольцов, контрастирующее с генетической обедненностью молодых популяций гольцов из горного участка ареала в европейских Альпах и, видимо, свидетельствующее об их большем возрасте. Можно полагать, что заселение большей части горных районов Сибири произошло не позднее конца среднего-начала верхнего плейстоцена. Хотя популяции большинства современных озёр, находившихся под ледниками во время последнего оледенения, видимо, имеют возраст, не превышающий 10-12 тысяч лет, часть обнаруженного в них разнообразия, очевидно, была унаследована от предковых популяций из близрасположенных не затронутых ледниками водоемов. Такими водоёмами могли быть горные ледниково-подпрудные озёра, а также предгорные и равнинные водоёмы за пределами областей оледенения, в те времена достаточно холодноводные для обитания в них гольцов.

Генетически все изученные гольцы континентальной Сибири из бассейнов Байкала, Лены, Яны и Индигирки, а также гольцы Таймыра и часть гольцов Оленекской губы и дельты Лены наиболее близки к гольцам Европы; гаплотипы митохондриальной ДНК европейских и сибирских гольцов относятся к одной Евразийской филогенетической группе. На северо-восточных побережьях Сибири от Оленекской губы до дельты Индигирки, а также в верховьях бассейна Колымы обнаружены арктические гольцы с гаплотипами берингийской группы, характерной для северной мальмы. Эти гаплотипы могли попасть в их геном в результате интрогрессивной гибридизации их предков с мальмой в восточной части ареала, откуда затем эти гольцы распространялись вдоль побережий на запад, но не проникли в верховья сибирских рек, за исключением наиболее восточного бассейна Колымы. Это распространение по побережьям с востока предположительно происходило позднее, чем заселение внутренних районов Сибири гольцами с гаплотипами Евразийской группы – в конце плейстоцена-голоцене. В районе дельты Лены и Оленекской губы имеет место вторичный

контакт двух групп. О недавнем заселении побережья Сибири свидетельствует низкое генетическое разнообразие гольцов, прошедших через «бутылочное горлышко». Видимо, суровые климатические условия ледниковых периодов приводили к значительному сокращению численности или даже исчезновению гольцов на северных материковых окраинах, и эти территории вновь заселялись в периоды потеплений гольцами с запада, востока и, возможно, из южных континентальных районов.

Полученные генетические данные указывают на явную филогеографическую структурированность гольцов Сибири. В разных речных бассейнах наблюдаются неперекрывающиеся или частично перекрывающиеся, но не монофилетичные наборы гаплотипов, и они не образуют кластеров, соответствующих речным бассейнам; генетическое же разнообразие распределено примерно в равных долях внутри бассейнов, между ними и между районами Сибири. Это можно трактовать как результат быстрого распространения высокополиморфной группы вселенцев по территории Сибири с последующей утратой части предкового полиморфизма, сохранением разных митохондриальных клонов в разных речных бассейнах и районах Сибири и возникновением уникальных гаплотипов в изолированных популяциях. Общие гаплотипы обнаружены в популяциях из бассейнов Алдана и Индигирки, а также Яны, Витима, Чаи и Байкала. Это свидетельствует о распространении гольцов через алдано-индигирский водораздел и о возможных связях гольцов Забайкалья с популяциями Верхоянского хребта. Получены убедительные данные, свидетельствующие о том, что в бассейн Байкала гольцы проникли через Байкало-Ленский водораздел из прилежащих частей бассейнов Чаи и Витима, а также проникали через водоразделы в некоторые озера, расположенные в верховьях притоков Лены 3-4 порядка из соседних притоков.

В то же время гаплотипов, общих для Забайкалья или бассейна верхней/средней Яны с одной стороны и бассейнов верхней/средней Индигирки или Алдана – с другой, не отмечено. Также не отмечено общих гаплотипов между бассейнами Витима и Олекмы в Забайкалье. В бассейнах верхнего/среднего течения Лены, Яны и Индигирки и в дельтовых районах этих рек общие гаплотипы также отсутствуют.

Во внутренних районах Сибири обнаружено очень высокое морфологическое разнообразие гольцов, в частности, по меристическим признакам, которое в одном только Забайкалье сравнимо с разнообразием гольцов на всей остальной части ареала в Европе, Азии и Северной Америке. Забайкалье является одним из основных центров разнообразия арктических гольцов на ареале. Ограниченные данные по горным популяциям северо-восточной Сибири свидетельствуют о том, что и в этом районе может существовать сравнимое разнообразие – в частности, с бассейне Индигирки.

Основной морфологической особенностью гольцов горных районов Сибири является большое число жаберных тычинок. По этому признаку наблюдается большая межпопуляционная изменчивость, так что гольцы из некоторых популяций отличаются по нему друг от друга без перекрытия. При этом даже наиболее малотычинковые популяции обычно характеризуются большим числом тычинок по сравнению с гольцами северной части ареала, а наиболее многотычинковые имеют самые высокие значения признака в пределах всего видового комплекса. Большое число жаберных тычинок у гольцов Сибири трудно объяснить действием современных факторов; можно предположить, что оно связано с происхождением их от многотычинковых предков. Такие предковые формы могли формироваться в древних крупных приледниковых озерах Сибири, богатых планктоном, который был основной пищей мелких гольцов в условиях отсутствия (из-за холодного климата) насекомых и их личинок.

В настоящее время в сибирских озерах встречаются гольцы-полифаги, бентофаги, энтомофаги, хищники, но формами, достигающими наибольшего морфологического своеобразия, являются планктофаги. Высокая специализация ряда популяций и форм к питанию планктоном является основным направлением морфологической эволюции гольцов Сибири и, в частности, Забайкалья. Именно у таких форм число и длина жаберных тычинок достигают наибольших значений. От менее специализированных гольцов-полифагов и бентофагов многотычинковые планктофаги отличаются также пропорциями тела. Дивергенция между этими двумя группами по пластическим признакам является характерной особенностью диверсификации гольцов Забайкалья.

Многотычинковые планктоноядные гольцы возникали неоднократно и независимо в разных районах Сибири и в разных популяциях внутри этих районов. От подобных форм, видимо, произошли такие специализированные, достигшие видовой самостоятельности гольцы, как чукотские малоротая паляя *Salvelinus elgyticus* и длинноперая паляя *Salvethymus svetovidovi*.

В морфологической эволюции последнего вида существенную роль играл педоморфоз; его необычные морфологические особенности можно в значительной степени объяснить недоразвитием структур, нормально развитых у большинства представителей рода *Salvelinus*. В частности, утрата конечных стадий развития скелета привела к отсутствию или недоразвитию у *S. svetovidovi* ряда окостенений, поздно закладывающихся в онтогенезе гольцов. В разных популяциях арктических гольцов Забайкалья наблюдаются разные промежуточные стадии аналогичной ювенилизации морфологии скелета, что позволяет реконструировать вероятный путь морфологической эволюции *S. svetovidovi*. Таким образом, отличительные признаки скелетной морфологии длинноперой паляи свидетельствуют не столько об ее примитивности, как считалось ранее, сколько о педоморфности, и этот вид может быть производным от гольцов, близких по морфологии к современным представителям *S. alpinus* complex.

Во многих горных озерах Сибири обнаружены по две или три симпатрические формы гольцов, различающиеся по темпу роста, размерам взрослых особей, возрасту полового созревания и продолжительности жизни, окраске, морфологии, питанию, предпочитаемым биотопам, местам и срокам нереста и другим параметрам. Наиболее характерными различиями между формами являются различия по размерам, в соответствии с которыми они классифицированы как карликовая, мелкая и крупная. В Забайкалье одноименные формы из разных озер не обнаруживают сходства по меристическим признакам или генетическим маркерам, т.е. ни морфологические, ни генетические данные не подтверждают гипотезы о том, что эти формы являются тремя независимыми филогенетическими линиями, каждая из которых самостоятельно распространялась по забайкальским озерам и вступала в них во вторичный контакт с представителям двух других линий. Наоборот,

симпатрические формы из одного озера обнаруживают большее сходство друг с другом, чем с любой из аллопатрических форм. Морфологическими методами такое сходство выявляется между формами в тех озерах, где они находятся на ранней стадии морфологической дивергенции, при анализе мтДНК – в озерах, в которых обнаружены уникальные гаплотипы, а наиболее чувствительным методом анализа микросателлитов – практически во всех исследованных озерах. Таким образом, в изученной части ареала в Забайкалье эти формы возникали независимо в разных озерах на основе симпатрического формообразования.

Можно полагать, что изначально внутренние районы Сибири заселялись мигрирующими по рекам гольцами, популяции которых были мономорфны, как современные популяции северных проходных гольцов. Это были средние или крупные гольцы, подобные тем, что обитают в термокарстовых озерах дельты Лены и ряде других тундровых озер севера Сибири. В Забайкалье такие популяции отмечены в некоторых озерах бассейнов Байкала, Чаи и Витима. По типу питания они могли быть бентофагами, полифагами, хищниками, но не планктофагами, т.к. в реках этот вид корма отсутствует. Карликовых гольцов среди них не было. Последние не отмечаются ни в популяциях проходных гольцов, ни в молодых и недолговечных тундровых популяциях; очевидно, что для их возникновения необходимо определенное время эволюции в стабильных озерных условиях при наличии в них соответствующих ресурсов.

После заселения озер гольцами в них происходил резкий рост численности популяции и в результате возрастающей конкуренции за бентосную пищу происходило замедление роста в первые годы жизни, которое затем сменялось ускорением роста после перехода к хищничеству. Период замедленного роста мог удлиняться настолько, что некоторые гольцы начинали созревать при мелких размерах до начала ускорения роста; популяция разделялась на формы, между которыми происходили горизонтальные и вертикальные трансформации. В случае горизонтальных трансформаций гольцы мог в начале жизни несколько сезонов нереститься при мелких размерах, затем переходить к хищничеству, на несколько лет прекращать размножение и вновь созревать и размножаться уже при размерах более крупной формы. Такие трансформации выявляются между карликовыми, мелкими и крупными

формами гольцов в некоторых сибирских озерах при исследовании регистрирующих возраст и рост структур. Вертикальные трансформации подразумевают появление в потомстве одной формы особей других форм. На этом раннем этапе дивергенции формы гольцов являются ненаследственными, эпигенетическими, и наличие трансформаций между ними является тому свидетельством. Дальнейшая их дивергенция приводит к снижению частоты трансформаций до нуля на фоне возникновения и усиления генетических различий.

Ведущим фактором дивергенции является трофический полиморфизм. Одни гольцы, созревающие при мелких размерах, сохраняют бентосный тип питания и с возрастом уже не переходят к хищничеству, поскольку не достигают необходимых для этого размеров. В других случаях более мелкая форма (или одна из них) переходит к планктофагии. В европейских популяциях карликовые гольцы обычно являются бентофагами, а «нормальные» (в основном соответствующие гольцам, называемым в этой работе мелкими) – планктофагами; в изученных сибирских популяциях нет столь четкой связи - в разных озерах и мелкие, и крупные гольцы могут быть либо бентофагами, либо планктофагами. Крупные гольцы становятся специализированными хищниками, рано переходящими на питание рыбой. В отличие от некоторых северных популяций, крупных бентофагов в горных районах Сибири пока не обнаружено. Разные размеры и разные типы питания форм влекут за собой их расхождение по биотопам; возникают различия по времени и местам нереста, формируется репродуктивная изоляция, происходит разделение ростовых каналов форм, усиливается их морфологическая дивергенция и происходит генетическая дифференциация. Возникают «безмерные виды» *sensu* Мауг (1963).

В разных озерах Сибири наблюдаются разные уровни симпатрической дивергенции форм гольцов – от морфологически близких эпигенетических форм до полностью морфологически обособленных, генетически различных и репродуктивно изолированных. Эти уровни соответствуют последовательным этапам эволюционной дивергенции форм. Наиболее дивергировавшие друг от друга симпатрические формы гольцов обнаружены в нескольких озерах Забайкалья. В озерах Даватчан, Камканда, Каларский Даватчан, Большое и

Малое Леприндо, Кирылта-3, помимо различий по темпу роста, размерам и экологии имеются значительные различия по меристическим признакам; во всех, кроме последнего, обнаружены четкие различия форм по микросателлитам. В оз. Бол. Намаракит формы различаются по числу хромосом и хромосомных плеч. В ряде озер между формами обнаружены различия по местам и срокам нереста. Наибольшие экологические и морфологические (с большим хиатусом) различия обнаружены в оз. Даватчан между глубоководными карликовыми гольцами с одной стороны и мелкими и крупными – с другой. Значительные генетические (по микросателлитам) различия, большое перекрытие в сроках нереста с мелкой формой и отсутствие промежуточных особей указывают на полную репродуктивную изоляцию карликовой формы, фактически достигшей уровня биологического вида. Сравнивая наблюдаемые на «временном срезе» ситуации в разных озерах и выстраивая их в ряд по возрастанию степени обособленности внутриозерных форм гольцов, имитирующий временную повледовательность, мы имеем возможность провести «процессуальную реконструкцию» (*sensu* Мейен, 1984) симпатрической эволюционной дивергенции этих форм.

Выводы

1. Помимо районов северных побережий Сибири, арктические гольцы широко распространены в её континентальных горных областях - в Байкальской горной стране в бассейнах Байкала, Чаи, Витима и Олекмы, на территории хребтов Сунтар-Хаята, Верхоянского, Черского и др. в бассейнах Алдана, Яны, Индигирки и Колымы. Эта часть ареала является остатком более широкого древнего ареала, включавшего в периоды плейстоценовых похолоданий как ледниково-подпрудные горные озера, так и предгорные и равнинные водоемы свободных от оледенений зон.

2. Арктические гольцы, обитающие в большинстве внутренних районов Сибири, родственны гольцам Европы (имеют мтДНК Евразийской филогенетической группы). Они заселили эти районы не позднее конца среднего-начала верхнего плейстоцена, мигрируя вдоль арктических побережий в межледниковья и поднимаясь по сибирским рекам до их верховий в периоды похолоданий. В верховьях они распространялись через водоразделы - в частности, Байкало-Ленский и Алдано-Индигирский. На побережьях арктические гольцы, видимо, исчезли во время последнего оледенения и реколонизировали их в позднем плейстоцене-голоцене с запада, востока и, возможно, юга. При этом восточные побережья заселили арктические гольцы с мтДНК северной мальмы (берингийской филогенетической группы), попавшей к их предкам в результате прошлой интрогрессивной гибридизации с нею.

3. Арктические гольцы континентальных гор Сибири отличаются высокой морфологической и генетической межпопуляционной изменчивостью, а Забайкалье является одним из основных центров разнообразия арктических гольцов на всем ареале и районом их активного формообразования. Основным направлением морфологической эволюции, лежащим в основе диверсификации забайкальских гольцов, является независимое возникновение в разных озёрах много- и длиннотычинковых форм в результате глубокой специализации отдельных группировок к планктофагии.

4. В большинстве озер Сибири совместно обитают две или три формы арктического гольца, различающиеся по темпу роста, морфологии, экологическим особенностям, параметрам жизненного цикла и генетическим характеристикам. В изученной части ареала эти формы возникали независимо в разных озерах на основе симпатрического формообразования.

5. В озерах Сибири наблюдаются разные уровни различий симпатрических форм арктических гольцов – от морфологически близких эпигенетических форм до полностью морфологически обособленных, генетически различных и репродуктивно изолированных. Эти уровни соответствуют последовательным этапам эволюционной дивергенции форм.

6. Симпатрические формы возникают в результате разделения изначально единой популяции на основе разделения пищевых ресурсов и различий в темпе роста и возрасте созревания. На ранней стадии их дивергенции возможны горизонтальные трансформации между формами в течение жизни в результате ускорения роста в позднем онтогенезе. Дальнейшая дивергенция связана с биотопической сегрегацией, расхождением по срокам и местам нереста, накоплением генетических различий и формированием репродуктивной изоляции.

Благодарности

Автор глубоко благодарен своим учителям – д.б.н., профессору Ксении Александровне Савvaitовой и д.б.н. Михаилу Валентиновичу Мине, являющимся для него высоким образцом отношения к науке, за переданные знания, ценные советы при обобщении полученных результатов и поддержку на разных этапах выполнения диссертации, к.б.н. Валерию Андреевичу Максимову за привитые навыки полевых исследований.

Автор благодарит академиков Д.С. Павлова и Ю.Ю. Дгебуадзе, чл.-корр. РАН В.М. Захарова за постоянную поддержку своих исследований, а коллективы

кафедры ихтиологии МГУ и лаборатории постнатального онтогенеза ИБР РАН за постоянную помощь на протяжении многих лет совместной работы.

Автор искренне признателен М.Ю. Пичугину (МГУ) и сотрудникам кафедры зоологии позвоночных и экологии ИГУ Р.С. Андрееву, А.И. Вокину, А.Н. Матвееву, В.П. Самусенку, А.Л. Юрьеву за многолетнее сотрудничество в изучении гольцов, совместные экспедиции и дружескую поддержку, а также А.Ф. Кириллову (ЯО Госрыбцентра), в течение многих лет поддерживавшему проводимые автором исследования предоставляемыми материалами и личным участием.

Автор благодарен Р. Байно (Ин-т исследований пресных вод ун-та Манитобы, Канада), Н.В. Гордеевой (ИОГен РАН), П.К. Гудкову (ИМГиГ ДВО РАН), Е.Ю. Крысанову (ИПЭЭ РАН), А.Г. Осинovu (МГУ), Дж. и М. Пауэрам (ун-т Ватерлоо, Канада), Дж. Рейсту (Ин-т исследований пресных вод ун-та Манитобы, Канада), Э.М. Смириной, А.А. Соколову (ИБР РАН) за совместные исследования, обсуждение и обобщение результатов.

Автор выражает благодарность Н.В. Алексеевой (МГУ), С.Г. Афанасьеву (Востсибрыбцентр), Б.Э. Богданову (ЛИН СО РАН), В.В. Булдыгерову (ВОСТСИБНИИГИМС), В.Г. Бакастовой, А.С. Голубцову (ИПЭЭ РАН), А.В. Исаеву (ИГУ), А.А. Калининой, Е.Ф. Кирику (ИБР РАН), И.Б. Книжину (ИГУ), А.В. Ледневу (ИГУ), А.Г. Осинovu (МГУ), В.К. Помазкину (ИГУ), В.В. Пулярову (ИГУ), Д.Б. Салманову (ИГУ), И.В. Самусенку (ИГУ), Т.Н. Седых (ИГУ), В.С. Хлыстову (ИГУ), И.Г. Хорошеву (ИГУ), А.Т. Чубинишвили (ИБР РАН), Д.В. Черкашину (ИГУ), А.Т. Чубинишвили (ИБР РАН), А.Ю. Шанину (МГУ), Н.П. Шапошнику, Ф.Н. Шкилю (ИБР РАН), Д.В. Щепоткину (ИБР РАН), И.И. Юрьеву (ИГУ), сотрудникам метеостанции «Большая Лепринда» Т.Н. Болотиной, А.М. Новикову и др. за помощь в сборе, Д.А. Акжигитовой, М.А. Груздевой, К.В. Кузищину (МГУ) и А.А. Соколову (ИБР РАН) – в обработке материала, А.Б. Бабенко (ИПЭЭ РАН), И. Грегори (ун-т Оттавы, Канада), Ф. Кёчису (Отдел Рыболовства шт. Мэн, США), Д.Н. Красавину (Росгидромет), О.Л. Макаровой (ИПЭЭ РАН), П.М. Тычкину (Якутрыбвод) – за предоставленные материалы; К. Адамсу (ун-т Глазго, Шотландия), И.Ю.

Баклушинской (ИБР РАН), А.С. Кондрашову (Мичиганский ун-т, США), М.В. Мине (ИБР РАН), В.П. Самусенку (ИГУ) за ценные замечания.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты № 94-04-12701-а, 96-04-63026-к, 97-04-49819-а, 97-04-63032-к, 00-04-48050-а, 00-04-63050-к, 01-04-63055-к, 02-04-63034-к, 03-04-48329-а, 03-04-63012-к, 04-04-63029-к, 05-04-63069-к, 06-04-48352-а, 06-04-63112-к, 08-04-00061-а, 09-04-10040-к, 10-04-10071-к, 11-04-00109-а, 12-04-10053-к, 14-04-00022-а, 14-04-10014-к), программ фундаментальных исследований Президиума РАН «Биологическое разнообразие» и «Живая природа: современное состояние и проблемы развития», Фонда Джона Д. и Кэтрин Т. МакАртуров.

Список литературы

- Агапов И.Д. Биология трески (*Gadus morhua* L.) западного побережья Новой Земли // Труды Всесоюзного Арктического Института. 1937. Т. 100. С 25-46.
- Агапов И.Д., Топорков Г.Н. Некоторые данные о рыбах западного побережья Новой Земли // Проблемы Арктики. 1937. № 2. С. 103-109.
- Александрова В.Д., Зубков А.И. Физико-географический очерк Новой Земли // Новоземельская экскурсия. 1937. Ч. 1. Л.: Изд-во Главсевморпути. 148 с.
- Алексеев С.С. О редукции скелетных элементов у гольцов *Salvelinus alpinus* Забайкалья и путях формирования морфологических особенностей длинноперой палии Световидова *Salvethymus svetovidovi* // Вопр. ихтиологии. 2000. Т. 40. № 4. С. 446-456.
- Алексеев С.С. Возраст и рост симпатрических и аллопатрических группировок арктического гольца *Salvelinus alpinus* complex Забайкалья // Труды кафедры зоологии позвоночных (под ред. П.Я.Тугариной). 2001. Т. 1. Иркутск: Изд-во ИГУ. С. 66-90.
- Алексеев С.С., Булдыгеров В.В., Пичугин М.Ю., Самусенок В.П. Распространение арктического гольца *Salvelinus alpinus* (Salmonidae) в Забайкалье // Вопр. ихтиологии. 1999. Т. 39. № 1. С. 48-56.
- Алексеев С.С., Гордеева Н.В., Матвеев А.Н., Самусенок В.П., Вокин А.И., Юрьев А.Л. Три симпатрические формы арктического гольца *Salvelinus alpinus* complex (Salmoniformes, Salmonidae) из озера Камканда, северное Забайкалье // Вопр. ихтиологии. 2014. Т. 54. №. С. 387-412.
- Алексеев С.С., Кириллов А.Ф. Первая находка арктического гольца *Salvelinus alpinus* complex в бассейне Алдана и ее значение для понимания истории расселения гольцов в Восточной Сибири // Вопр. ихтиологии. 2001. Т.41. № 4. С.465-480.
- Алексеев С.С., Кириллов А.Ф. К вопросу о реликтовом ареале арктического гольца *Salvelinus alpinus* complex (Salmoniformes, Salmonidae) в Восточной Сибири: новые находки в бассейнах Индигирки и Яны // Прикладная экология севера : Междунар. науч.-практич. конф. Якутск, 20-21 марта, 2003. Материалы. 2003. С. 72-78.
- Алексеев С.С., Макарова О.Л., Смирнова Э.М. Озерный арктический голец *Salvelinus*

- alpinus* complex с острова Большевик (архипелаг Северная Земля) // Вопр. ихтиологии. 2003. Т. 43. № 6. С. 842-846.
- Алексеев С.С., Матвеев А.Н., Пичугин М.Ю., Самусенок В.П., Шевелева Н.Г. 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.) // Бюлл. МОИП. Сер. Биол. 2000а. Т. 105. Вып. 4. С. 22-41.
- Алексеев С.С., Пичугин М.Ю. Новые данные о распространении и биологии гольца *Salvelinus alpinus* в Забайкалье // Первый конгресс ихтиологов России (Астрахань, сентябрь 1997 г.) : тез. докл. М. : Изд-во ВНИРО, 1997. С. 33-34.
- Алексеев С.С., Пичугин М.Ю. Новая форма гольца *Salvelinus alpinus* (Salmonidae) из озера Даватчан в Забайкалье и ее морфологические отличия от симпатрических форм // Вопр. ихтиологии. 1998. Т. 38. № 3. С. 328-337.
- Алексеев С.С., Пичугин М.Ю., Крысанов Ю.Е. Исследования гольцов *Salvelinus alpinus* (Salmonidae) Забайкалья, внесенных в Красную Книгу РСФСР: симпатрические формы из озера Большой Намаракит (морфология, экология, кариология) // Вопр. ихтиологии. 1997. Т. 37. № 5. С. 588-602.
- Алексеев С.С., Пичугин М.Ю., Самусенок В.П. Разнообразие гольцов Забайкалья по меристическим признакам, их положение в комплексе *Salvelinus alpinus* и проблема происхождения симпатрических форм // Вопр. ихтиологии. 2000б. Т. 40. № 3. С. 293-311.
- Амстиславский А.З. О двух формах гольца *Salvelinus alpinus* (L.) озера Большое Щучье (Полярный Урал) // Экология. № 2. 1976. С. 86-89.
- Атлас пресноводных рыб России: В 2 т. Т.1. / Под ред. Ю.С. Решетникова. М.: Наука, 2002. 379 с.
- Багирян-Михайлова С.Ш. Анализ морфологических особенностей гольцов Забайкалья многомерными статистическими методами // Эколого-фаунистические исследования. Биологические ресурсы территории в зоне строительства БАМ. М.: Изд-во МГУ. 1981. С. 167-180.
- Базаров Д.Б. Геоморфология Северного Прибайкалья и Станового нагорья. М.: Наука. 1981. 198 с.
- Белых Ф.И. Озеро Лама и его рыбохозяйственное использование // Рыбохозяйственное

- значение Норильских озер. (Тр. Ин-та поляр. земледелия, животноводства и промысл. хоз-ва. Сер. "Промысл. хоз-во") .1940. Вып. 11. С. 73-100.
- Берг Л.С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. 1948. Ч.1. М-Л.: Изд-во АН СССР. С. 1-466.
- Большаинов Д.Ю., Макеев В.М. Архипелаг Северная Земля: оледенение, история развития природной среды. С.-Пб.: Гидрометеиздат. 1995. 217 с.
- Борисов П.Г. Новый вид гольца - *Salvelinus jacuticus* n. sp. // Материалы к ихтиофауне бассейна р. Лены. Тр. Совещ. по изуч. производительных сил. Сер. Якутская. Вып. 3. М.: Изд-во АН СССР. 1932. С. 1-42.
- Бурмакин Е.В. Рыбы островов Советской Арктики // Тр. Арктического НИИ Глав. упр. сев. мор. пути мин. мор. флота СССР. 1957. Т. 205. С. 127-151.
- Васильев В.П. Кариотипы некоторых форм арктического гольца *Salvelinus alpinus* (L.) водоемов Камчатки // Вопр. ихтиологии. 1975. Т. 15. Вып. 3. С. 417-430.
- Васильев В.П. Эволюционная кариология рыб. М.: Наука. 1985. 304 с.
- Васильева Е.Д. Популяционный анализ остеологических признаков гольцов рода *Salvelinus*. Дис. канд. биол. наук. М.: МГУ. 1977. 157 с.
- Васильева Е.Д. Остеология нейвы (р. *Salvelinus*, Salmoniformes, Salmonidae) озера Корраль, бассейн р. Охоты // Вестн. МГУ. Сер. 16, Биология. № 4. 1978. С. 3-10.
- Васильева Е.Д. Краниологический анализ гольцов (*Salvelinus*, Salmoniformes, Salmonidae) полуострова Таймыр // Зоол. журн. Т. 59. Вып.3. 1980а. С. 402-412.
- Васильева Е.Д. Популяционная изменчивость онтогенетических преобразований черепа у арктических гольцов // Внутривидовая изменчивость животных. М.: Наука. 1980б. С. 160-166.
- Васильева Е.Д. Озерный голец *Salvelinus alpinus* (L) из бассейна реки Зарубиха (к вопросу о гольцах и палиях Кольского полуострова) // Вопр. ихтиологии. 1981. Т. 21. №. 2. С. 232-247.
- Вейр Б. Анализ генетических данных. М.: Мир. 1995. 400 с.
- Вершинин Н.В., Красикова В.А., Ольшанская О.Л., Подлесный А.В. Биологические основы рациональной постановки рыбного хозяйства в Норильской озерно-речной системе // Рыбное хозяйство внутренних водоемов СССР. М. 1963. С. 134-137.
- Викторовский Р.М. Механизмы видообразования у гольцов Кроноцкого озера. М.:

Наука. 1978. 111 с.

- Викторовский Р.М., Глубоковский М.К., Ермоленко Л.Н., Скопец М.Б. Гольцы рода *Salvelinus* из озера Эльгыгытхын (Центральная Чукотка) // Рыбы в экосистемах лососевых рек Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. 1981. С. 67-78.
- Вильсон А.П. Материалы к познанию биологии ладожской палии //Тр. ГОСНИОРХа. 1939. Т. 22. Вып. 1. С. 184-188.
- Волобуев В.В. Систематики и экология нейвы *Salvelinus neiva* Taranetz оз. Уегинского (бассейн р. Охоты) // Вопр. ихтиологии. 1976. Т. 16. № 6. С. 989-999.
- Волобуев В.В. О карликовой форме нейвы *Salvelinus neiva* (Salmoniformes, Salmonidae) из озера Корраль (бассейн реки Охота). Зоол. журн. 1977. Т. 56. № 3. С. 405-411.
- Выркин В.Б. Морфометрия и некоторые особенности природы озер Амутской котловины // Озера Баргузинской долины. Новосибирск: Наука. 1986. С. 43-46.
- Гиенко А.Я. Ледниковый рельеф и древние ледники Чикоконского хребта (Южное Забайкалье) // География и природные ресурсы. 1983. № 4. С. 104-108.
- Глубоковский М.К. Сравнительная остеология и дивергенция гольцов рода *Salvelinus* (Nilsson) Richardson // Основы классификации и филогении лососевидных рыб. Л.: Изд-во Зоол. ин-та АН СССР. 1977. С. 38-44.
- Глубоковский М.К. Внутривидовая изменчивость и межвидовые отличия особенностей строения черепа у гольцов (*Salvelinus*, Salmoniformes) // Фауна пресных вод Дальнего Востока. Владивосток. ДВНЦ АН СССР. 1980. С. 136-171.
- Глубоковский М.К. Эволюционная биология лососевых рыб. М.: Наука. 1995. 343 с.
- Глубоковский М.К., Фролов С.В., Ефремов В.В., Рыбникова И.Г., Катугин О.Н. Филогенетические связи и систематика гольцовых рыб озера Эльгыгытхын // Биологические проблемы Севера. Природа впадины озера Эльгыгытхын (проблемы изучения и охраны). Магадан: Изд-во ДВО РАН. 1993. С. 149-177.
- Глубоковский М.К., Черешнев И.А., Черненко Е.В., Викторовский Р.М. Распространение гольцов (*Salvelinus*, Salmoniformes) арктической группы на азиатском побережье Тихого океана // Систематика и экология рыб континентальных водоемов Дальнего Востока. Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР. 1979. С. 86-98.
- Гордеева Н.В., Осинов А.Г., Алексеев С.С., Матвеев А.Н., Самусенок В.П.

- Генетическая дифференциация арктических гольцов *Salvelinus alpinus* complex Забайкалья, выявленная по микросателлитным маркерам // Вопр. ихтиологии. 2010. Т. 50. № 3. С. 293-304.
- Гудков П.К. О симпатричных формах гольцов рода *Salvelinus* из некоторых озер Чукотского полуострова // Вопр. ихтиологии. 1993. Т.33. № 5. С.618-625.
- Гудков П.К., Алексеев С.С., Кириллов А.Ф. Морфо-экологические особенности жилых гольцов рода *Salvelinus* некоторых озер Охотско-Колымского региона // Вопр. ихтиологии. 2003. Т. 43. № 5. С. 639-646.
- Динамика ландшафтных компонентов и внутренних морских бассейнов Северной Евразии за последние 130 000 лет. Атлас-монография / Ред. А.А. Величко. М.: Геос. 2002. 232 с
- Дорогостайский В.Ч. Озера Прибайкалья, их природа и экономическое значение. Озеро Фролиха // Изв. Вост.-Сиб. Отд. Русского Геогр. Общества. Иркутск. 1924. Т. 47. С. 1-7.
- Дрягин П.А. Рыбные ресурсы Якутии // Труды Совета по изучению производительных сил Якутской АССР. 1933. Вып. 5. Изд-во АН СССР, Л. С. 3-94.
- Еникеев Ф.И. Плейстоценовые оледенения Восточного Забайкалья и юго-востока Средней Сибири // Геоморфология. 2009. № 2. С. 33-49.
- Еникеев Ф.И., Потемкина В.И., Старышко В.Е. Стратиграфия и эволюция климата и растительности позднего кайнозоя северного Забайкалья. Новосибирск: ГЕО. 2013. 131С.
- Есипов В.К. Материалы по биологии и промыслу новоземельского гольца (*Salvelinus alpinus* L) // Тр. Арктического ин-та. 1935. Т. 17. С. 5-70.
- Есипов В.К. Звери, птицы и рыбы Арктики. Архангельск: Севоблгиз. 1937. 120 с.
- Есипов В.К. Рыбы Карского моря. Л.: Изд-во АН СССР. 1952. 147 с.
- Животовский Л.А. Показатель сходства популяций по полиморфным признакам // Журн. общ. биол. 1979. Т. 60. № 4. С. 578-562.
- Зайцев Г.Н. Методика биометрических расчетов. Математическая статистика в экспериментальной ботанике. М.: Наука. 1973. 256 с.
- Заплатин М.А. Чара. С киноаппаратом по Забайкалью. М.: Мысль. 1964. 144 с.
- Калашников Ю.Е. Рыбы бассейна реки Витим. Новосибирск: Наука. 1978. 190 с.
- Каницкий С.В. Биологическая характеристика рыб озер Баргузинской котловины //

- Озера Баргузинской долины. Новосибирск: Наука. 1986. С. 148-156.
- Карасев Г.Л. Рыбы Забайкалья. Новосибирск: Наука. 1987. 296 с.
- Кириллов А.Ф. Аборигенная ихтиофауна озер дельты Лены // Международная конференция "Озера холодных регионов" (июнь 2000). Доклады, часть 5. Вопросы ресурсоведения, ресурсопользования, экологии и охраны. Якутск: Изд-во Якутского ун-та. 2000. С. 53-65.
- Кириллов А.Ф., Салова Т.А. Морфология и экология арктического гольца *Salvelinus alpinus* (L) из озера Большой Олер бассейна реки Большая Чукочьа // Международная конференция "Озера холодных регионов" (июнь 2000). Доклады, часть 5. Вопросы ресурсоведения, ресурсопользования, экологии и охраны. Якутск: Изд-во Якутского ун-та. 2000. С. 65-71.
- Кириллов Ф.Н. Животный и растительный мир Сордонохского плато // Позвоночные животные Якутии. Якутск. 1964. С. 83-90.
- Кириллов Ф.Н. Рыбы Якутии. М.: Наука. 1972. 360 с.
- Клейненберг С.Е., Смирин Э.М. К методике определения возраста амфибий // Зоол. журн. Т. 48. Вып. 7. 1969. С. 1090-1094.
- Клюканов В.А. Положение корюшковых в системе отряда Salmoniformes // Вопр. ихтиологии. 1975. Т. 15. №. 1. С. 320.
- Колюшев А.И. О биологических различиях гольцов и палий озер Кольского п-ова // Тр. ГОСНИОРХа. 1964. Т. 57. С. 183-187.
- Колюшев А.И. К морфологии и систематическому положению палии озер Кольского п-ова // Тр. Карельского отд. ГОСНИОРХа. 1967. Т. 5. Вып. 1. С. 269-273.
- Колюшев А.И. Некоторые остеологические признаки гольцов и палий (род *Salvelinus*) Северо-Запада СССР в связи с вопросом их систематического положения // Вопр. ихтиологии. 1971. Т. 11. № 4. С. 565-574.
- Кожов М.М. Пресные воды Восточной Сибири. Иркутск. 1950. 368 с.
- Кожов М.М. Озеро Фролиха. Иркутск: ОГИЗ. 1942. 31 с.
- Коржуев С. С. Миграция водоразделов // Морфоструктурный анализ речной сети СССР. М.: Наука. 1979. С. 256 – 261.
- Лебедев В.Д., Савваитова К.А. К систематике гольцов рода *Salvelinus* дельты Лены // Вестник Моск. ун-та. 1965. № 2. С. 46-56.
- Логашев М.В. Озеро Мелкое и его рыбохозяйственное значение // Рыбохозяйственное

- значение Норильских озер. (Тр. Ин-та поляр. земледелия, животноводства и промысл. хоз-ва. Сер. "Промысл. хоз-во". 1940. Вып. 11. С. 7-71.
- Лягина Т.Н. О внутривидовой изменчивости плотвы *Rutilus rutilus* (L.) (Cyprinidae) // Вопр. ихтиологии. 1984. Т. 24. № 5. С. 718-732.
- Майр Э. Принципы зоологической систематики. М: Мир. 1971. 454 с.
- Максимов В.А., Савваитова К.А., Медников Б.М., Ломов А.А., Пичугин М.Ю., Павлов С.Д. Горный голец – новая форма арктического гольца (род *Salvelinus*) из водоемов Таймыра // Вопр. ихтиологии. 1995. Т.35. № 3. С.296-301.
- Мамонтов А.М., Карабань Е.И., Об урожайности поколений даватчана озера Фролиха // Всес. конф. "Проблемы экологии Прибайкалья" : тез. докл. Иркутск. 1982. С. 79.
- Матвеев А.Н., Самусенок В.П., Юрьев А.Л. Ихтиофауна горных озер северной части Байкальской рифтовой зоны и ее изменения в результате антропогенного воздействия // Экосистемы и природные ресурсы горных стран: Материалы первого международного симпозиума «Байкал. Современное состояние поверхностной и подземной гидросферы горных стран». – Новосибирск: Наука. 2004. С. 181-188.
- Матвеев А.Н., Самусенок В.П., Рожкова Н.А., Бондаренко Н.А., Кравцова Л.С., Шевелева Н.Г., Слугина З.В., Юрьев А.Л. Биота Витимского заповедника: структура биоты водных экосистем. Новосибирск: Изд-во СО РАН, филиал «ГЕО». 2006. 256 с
- Мац В.Д., Вивенко О.С., Моложников В.Н. и др. Грамнинские озера в зоне влияния трассы БАМ. Новосибирск: Наука. 1980. 88 с.
- Мац В.Д., Уфимцев Г.Ф., Мандельбаум М.М., Алакшин А.М., Поспеев А.В., Шимарев М.Н., Хлыстов О.М. Кайнозой Байкальской рифтовой зоны. Строение и геологическая история. Новосибирск: Изд-во СО РАН, филиал «ГЕО». 2001. 252 с.
- Мейен С.В. Принципы исторических реконструкций в биологии // Системность и эволюция. М.: Наука. 1984. С. 7-32.
- Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях. М.: Наука. 1974. 254 с.
- Мина М.В. Данные по экологии и систематике озерных гольцов рода *Salvelinus* дельты р. Лены // Вопр. ихтиологии. 1962. Т. 2. № 2. С. 230-241.

- Мина М.В. Рост рыб (методы исследования в природных популяциях) // Итоги науки и техники. Сер. Зоология позвоночных. 1973а. Т.4. С. 68-115.
- Мина М.В. Способ объективизации и уточнения оценок возраста рыб, в частности микижи *Salmo mykiss* Walbaum р. Камчатки // Вопр. ихтиологии. 1973б. Т. 13. № 1(178). С. 109-118.
- Мина М.В. Микроэволюция рыб. М.: Наука. 1986. 207 с.
- Михин В.С. Рыбы и рыбный промысел реки Хатанги и Хатангского залива // Рыбохозяйственное значение Норильских озер. М.; Л. (Тр. ин-та полярного земледелия, животноводства и сельского хозяйства. Сер. «Промысл. хоз-во». 1941. Вып. 16. С. 37-72.
- Михин В.С. Рыбы озера Таймыр и Таймырской губы // Тр. ГосНИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва. 1955. Т.35. С. 35-43.
- Музис А.И. Среднечетвертичный озерный водоем Чарской впадины // Мезозойские и кайнозойские озера Сибири. Новосибирск: Наука. 1982. С. 125-138.
- Мухомедияров Ф.Б. К биолого-систематической характеристике даватчана // Тр. Восточно-Сибирского ун-та. 1942. Т. 2. Вып. 3. С. 119-126.
- Никольский Г.В., Громичевская Н.А., Морозова Г.И., Пикулева В.А. Рыбы бассейна Верхней Печоры. М.: Изд-во МОИП. Нов. Сер. Отд. Зоол. 1947. Вып. 6 (21). С. 5-199.
- Олейник А.Г., Скурихина Л.А., Брыков В.А. Генетическая дифференциация трех симпатричных видов гольцов рода *Salvelinus* по данным PCR-RFLP анализа митохондриальной ДНК // Генетика. 2003. Т. 39. № 8. С. 1099–1105.
- Олейник А.Г., Скурихина Л.А., Брыков В.А. Дифференциация мальмы *Salvelinus malma* и гольца Таранца *Salvelinus taranetzi* по данным PCR-RFLP анализа митохондриальной ДНК // Генетика. 2004. Т. 40. № 3. С. 386–392.
- Олейник А.Г., Скурихина Л.А., Брыков В.А. Филогения гольцов рода *Salvelinus* по данным анализа митохондриальной ДНК // Генетика. 2015. Т. 51. № 1. С. 63-77.
- Олейник А.Г., Скурихина Л.А., Брыков В.А., Крэйл П.А., Венбург Дж.К. Дифференциация мальмы *Salvelinus malma* Азии и Северной Америки по данным PCR-RFLP анализа митохондриальной ДНК // 2005. Генетика. 2005. Т. 41. № 5. С. 626–634.

- Олейник А.Г., Скурихина Л.А. Генетическая дивергенция симпатричных гольцов рода *Salvelinus* из озера Начикинское (Камчатка) // Генетика. 2007. Т. 43. № 8. С.1097–1106.
- Олейник А.Г., Скурихина Л.А., Чукова Е.И. Филогеография южной азиатской мальмы *Salvelinus malma krascheninnikovi*: генеалогический анализ митохондриальной ДНК // Генетика. 2010. Т. 46. № 2. С. 226–238.
- Олейник А.Г., Скурихина Л.А., Брыков В.А. Популяционно-генетическая структура северной мальмы *Salvelinus malma malma* Азии и Северной Америки // 2011. Генетика. Т. 47. № 12. С. 1642–1654.
- Ольшанская О.Л. Обзор ихтиофауны реки Пясины // Вопр. ихтиологии. 1965. Т. 5. № 2(35). С. 261-278.
- Осадчий С.С. К проблеме соотношения пловциальных и ледниковых эпох на территории Забайкальского севера // Позднекайнозойская история озер в СССР (к XI Конгрессу ИНКВА в СССР, Москва, 1982 г.). Новосибирск, 1982. С. 61-71.
- Осинов А.Г. Эволюционные взаимоотношения между основными таксонами *Salvelinus alpinus* - *Salvelinus malma* complex: результаты сравнительного анализа аллозимных данных разных авторов // Вопр. ихтиологии. 2001. Т. 41. № 2. С. 167-183.
- Осинов А.Г. Арктический голец *Salvelinus alpinus* Забайкалья и Таймыра: генетическая дифференциация и происхождение // Вопр. ихтиологии. 2002. Т. 42. № 2. С. 149-160.
- Осинов А.Г., Алексеев С.С., Кириллов А.Ф. Арктический голец *Salvelinus alpinus* из озера Улахан-Силян-Кюель (бассейн реки Яна): биология, морфология, генетика, филогения // Вопр. ихтиологии. 2003. Т. 43. № 1. С. 58-72.
- Осинов А.Г., Павлов С.Д., Максимов В.А. Аллозимная изменчивость и генетическая дифференциация популяций арктического гольца *Salvelinus alpinus* (L.) на ареале от Балтики до Таймыра // Генетика. 1996. Т. 32. № 4. С.547-559.
- Остроумов Н.А. Рыбы и рыбный промысел р. Пясины // Тр. Полярной комиссии. 1937. Т. 30. С. 7-114.
- Павлов Д.А., Лососевые (биология развития и воспроизводство). М.: МГУ. 1989. 214 с.
- Павлов Д.А. Морфологическая изменчивость в раннем онтогенезе костистых рыб М.: ГЕОС, 2007. 262 с.

- Павлов Д.А., Осинов А.Г. Размножение и развитие карликовой формы арктического гольца *Salvelinus alpinus* из озера Даватчан (Забайкалье) // Вопр. ихтиологии. 2008. Т. 48. № 1. С. 102-119.
- Павлов Д.А., Пичугин М.Ю., Савваитова К.А. Размножение и развитие даватчана *Salvelinus alpinus erythrinus* и проблема разнообразия особенностей воспроизводства у арктических гольцов // Вопр. ихтиологии. 1990. Т. 30. №. 6. С. 941-956.
- Павлов Д.А., Пичугин М.Ю., Савваитова К.А. К проблеме формирования жизненной стратегии у арктических гольцов рода *Salvelinus* // Вопр. ихтиологии. 1993. Т.33. № 6. С. 753-762.
- Павлов С.Д. Симпатрические формы гольцов (род *Salvelinus*) из озера Аян (Таймырский полуостров) // Вопр. ихтиологии. 1997. Т. 37. № 4. С.465-474.
- Павлов Д.С., Савваитова К.А., Кузицин К.В., Груздева М.А., Павлов С.Д., Медников Б.М., Максимов С.В., Разнообразие рыб Таймыра: систематика, экология, структура видов как основа биоразнообразия в высоких широтах, современное состояние в условиях антропогенного воздействия. Москва: Наука. 1999. 208 с.
- Павлов С.Д., Савваитова К.А., Максимов В.А. О взаимоотношениях симпатрических группировок арктических гольцов в озере Собачье (Норило-Пясинская водная система) // Систематика, биология и биотехника разведения лососевых рыб. Л. 1994. С. 148-151.
- Пармузин Ю.П. Морфологические черты озер // Сб. науч. тр.: Озера Северо-Запада Сибирской платформы. Новосибирск: СО изд-ва Наука, 1981. С. 15-21.
- Пичугин М.Ю. Материалы к изучению раннего развития мелкой формы гольца рода *Salvelinus* из оз. Даватчан (бассейн р.Чары) // Тр. каф. зоол. позв. Иркут. госуд. ун-та/ П.Я. Тугарина (ред.). Иркутск: изд-во ИГУ. 2001а. Т.1. С. 98-113.
- Пичугин М.Ю. О темпе и особенностях раннего развития карликового гольца р. *Salvelinus* оз. Гольцовое (бассейн р.Чары, Забайкалье) // П.Я. Тугарина (ред.). Тр. каф. зоол. позв. Иркут. госуд. ун-та . Иркутск. 2001б. Т. 1. С. 91-97.
- Пичугин М.Ю. Развитие искусственного гибрида и выявление элементов репродуктивной изоляции между симпатрическими формами гольца Дрягина и пучеглазки *Salvelinus alpinus* complex (Salmonidae) из горного озера Собачье (Таймыр) // Вопр. ихтиологии. 2009а. Т. 49. № 2. С. 240–253.

- Пичугин М.Ю., Развитие элементов скелета в эмбрионально-личиночный период у карликовой и мелкой симпатрических форм *Salvelinus alpinus* complex из оз. Даватчан (Забайкалье) // Вопр. ихтиологии. 2009б. Т. 49. № 6. С. 763–780.
- Пичугин М.Ю., Чеботарева Ю.В. Особенности личиночного периода развития холодноводной озерно-речной формы гольца Дрягина (род *Salvelinus*) из оз. Лама (п-ов Таймыр) // Вопр. ихтиологии. 2011. Т. 51. № 2. С. 260-274.
- Политов Д.В., Омельченко В.Т., Салменкова Е.А., Малинина Т.В., 1998. Генетическая дифференциация арктических и дальневосточных гольцов рода *Salvelinus* // Генетика. Т. 34. № 1. С. 83-92.
- Пономарев В.И. Арктический голец // Красная книга Республики Коми (под ред. А.И. Таскаева). 2009. С. 628.
- Пономарев В.И., Лоскутова О.А.. Горные озера особо охраняемых природных территорий западных склонов Северного и Приполярного Урала: общая характеристика, перспективы изучения и уставного использования // Современное состояние и перспективы развития особо охраняемых территорий европейского Севера и Урала (к 75-летию Печоро-Илычского заповедника). Научно-практическая конференция. Сыктывкар. 2006. С. 148-160.
- Попов П.Ф. Рыбопромысловый очерк водоемов бассейна р. Витим // Изв. Биол.-геогр. НИИ при Иркутск. гос. ун-те. 1951. Т. 12. Вып. 4. С. 3-28.
- Правдин И. Ф. Руководство по изучению рыб. М.: Пищ. пром-сть. 1966. 324 с.
- Пробатов А.Н. О распространении и морфологии гольца (*Salvelinus alpinus* (L)) // Тр. Якутского отд. СибНИОРХ. 1969. Вып. 3. С. 149-163.
- Пронин Н.М. Паразиты рыб водоемов Чарской котловины (Забайкальский север) // Вопросы географии и биологии (ученые записки кафедр естеств.-геогр. ф-та). Чита: Читинский гос. пед. ин-т. 1966. С. 120-159.
- Пронин Н.М. О биологии даватчана и восточно-сибирского сига Куандо-Чарского водораздела // Ученые записки Иркутского пед. ин-та, сер. биол. Вост.-Сиб. книжн. изд-во. 1967. Вып. 24. Ч. 1. С. 59-68.
- Пронин Н.М. Рыбы Верхнечарской котловины (Забайкальский север) // Тр. Бурятского ин-та естеств. наук БФ СО АН СССР. 1977. Т. 15. С. 110-140.
- Пронин Н.М., Матвеев А.Н., Самусенок В.П., Бобков А.И., Соколов А.В. и др. Рыбы озера Байкал и его бассейна. Улан-Удэ: Изд-во Бурятского науч. центра СО

РАН. 2007. 284 с.

- Радченко О.А. Изменчивость митохондриальной ДНК в популяциях озерных гольцов рода *Salvelinus* Дальнего Востока и Сибири // Вопр. ихтиологии. 2003а. Т. 43. № 4. С. 553-561.
- Радченко О.А. Сравнительный рестрикционный анализ митохондриальной ДНК в некоторых популяциях озерного гольца рода *Salvelinus* // Генетика. 2003б. Т. 39. № 1. С. 103-106.
- Радченко О.А. Изменчивость нуклеотидных последовательностей гена цитохрома b митохондриальной ДНК гольцов рода *Salvelinus* // Генетика. 2004. Т. 40. № 3. С. 322-333.
- Радченко О.А. Изменчивость митохондриальной ДНК гольцов рода *Salvelinus*. Магадан: СВНЦ ДВО РАН. 2005. 153 с.
- Редкозубов И.Ю., Мовчан В.А. К изучению даватчана *Salvelinus alpinus erythrinus* (Georgi) оз. Фролиха // Вопр. ихтиологии. 1974. Т. 14. Вып. 2. С. 330-332.
- Ретовский Л.О. Питание мальков новоземельского гольца (*Salvelinus alpinus* L.) // Тр. Арктического ин-та. 1935. Т. 17. С. 89-105.
- Решетников Ю.С. О связи между количеством жаберных тычинок и характером питания у гольцов *Salvelinus* // Зоол. журн. 1961. Т. 40. № 10. С. 1574-1576.
- Розенбаум Г.Э., Шполянская Н.А. Позднекайнозойская история криолитозоны Арктики и тенденции ее будущего развития. М.: Научный мир, 2000. 100 с.
- Романов В.И. Сравнительная характеристика симпатрических гольцов рода *Salvelinus* Хантайского озера // Морфология, структура популяций и проблемы рационального использования лососевидных рыб. Корд. совещ. по лососевидным рыбам : тез. докл. Л. : Наука, 1983а. С. 175-176.
- Романов В.И., Экологическая структура гольцов (р. *Salvelinus*) Хантайского озера // Вопросы географии Сибири. 1983б. Вып. 14. С. 73-88.
- Романов В.И. Популяционная структура гольцов (р. *Salvelinus*) озера Таймыр // Генетика природных популяций. Материалы IV Всесоюзного совещания (Борок, ноябрь, 1990 г.). М. 1990. С. 242-243.
- Романов В.И. К вопросу о популяционной структуре гольцов (р. *Salvelinus*) озера Кета // Задачи и проблемы развития рыбного хозяйства на внутренних водоемах Сибири. Матер. конф. по изучению водоемов Сибири. Томск. 1996. С. 97-98.

- Романов В.И. Использование краниологических признаков для оценки статуса симпатрических гольцов (род *Salvelinus*) Хантайского озера (Таймырский полуостров) // Биологическое разнообразие животных Сибири. Материалы науч. конф., посв. 110-летию начала регулярных зоологических исследований и образования в Сибири. Томск. 1998. С. 97-99.
- Романов В.И. Сравнительный анализ краниологических признаков симпатрических гольцов (род *Salvelinus*) озера Хантайского // Эволюция жизни на Земле: Матер. II Междунар. Симпозиума. Томск: Изд-во НТЛ, 2001. С. 459-465.
- Романов В.И. Морфологические особенности массовых форм гольцов (род *Salvelinus*) озера Хантайского // Вестник ТПУ, сер. естественные и точные науки. 2003. Вып. 4(36). С. 66-72.
- Романов В.И., Фауна, систематика и биология рыб в условиях озерно-речных гидросистем южного Таймыра. Автореф. дисс. докт. биол. наук. Томск. 2005. 42 с.
- Рудакова В.А. Гольцы (gen. *Salvelinus*) бассейна Гыданского залива // Тр. Ин-та полярного земледелия, животноводства и промыслового х-ва. Сер. Промысловое х-во. 1941. Т. 15. С. 131-136.
- Русанов В.В. Современное состояние гидробиоценоза озера Орон // VIII съезд Гидробиологического о-ва РАН. Т. 1. (Калининград, 16-23 сентября 2001 г.) : тез. докл. Калининград, 2001. С. 263-264.
- Рутилевский Г.Л. Рыбы о. Столбового // Тр. Арктического ин-та. Т. 224. С. 118-120.
- Рыбы и рыбное хозяйство в бассейне озера Байкал, 1958. Под ред. М.М., Кожова, К.И. Мишарина. Иркутск: Иркут. кн. изд-во. 1963. 743 с.
- Савваитова К.А. Гольцы (род *Salvelinus*) озера Начикинского (Камчатка) и некоторые проблемы систематики озерных гольцов Голарктики // Вопр. ихтиологии. 1976. Т.16. № 2(97). С. 274-282.
- Савваитова К.А. Арктические гольцы (структура популяционных систем, перспективы хозяйственного использования). М.: Агропромиздат. 1989. 223 с.
- Савваитова К.А. К проблеме симпатрических форм у гольцов рода *Salvelinus* (Salmonidae) из водоемов Восточной Сибири // Биологические проблемы Севера. Биология гольцов Дальнего Востока. Владивосток: ДВО АН СССР. 1991. С.5-20.

- Савваитова К.А., Васильев В.П. О симпатрических популяциях у гольца рода *Salvelinus* (Salmoniformes, Salmonidae) из оз. Начикинское (Камчатка) // Научн. докл. высш. школы. Биол. науки. 1976. Т. 29. № 2. С. 80-86.
- Савваитова К.А., Волобуев В.В. К систематике арктических гольцов *Salvelinus alpinus* complex (Salmoniformes, Salmonidae) // Зоол. журн. 1978. Т. 57. № 10. С. 1534-1543.
- Савваитова К.А., Максимов В.А. Формообразование у гольцов рода *Salvelinus* (Salmoniformes, Salmonidae) из озер дельты Лены // Зоол. журн. 1980. Т. 59. № 12. С. 1820-1830.
- Савваитова К.А., Максимов В.А. О симпатрических формах гольцов рода *Salvelinus* (Salmonidae) из Пегтымельских озер Чукотки // Черешнев А.И., Глубоковский М.К. (ред.). Биологические проблемы Севера. Биология гольцов Дальнего Востока. Владивосток: ДВО АН СССР. 1991. С. 37-56.
- Савваитова К.А., Максимов В.А., Кобылянский С.Г. Ихтиофауна озер Куандо-Чарского водораздела (Северное Забайкалье) // Эколого-фаунистические исследования. Биологические ресурсы территории в зоне строительства БАМ. М: Изд-во МГУ. 1981а. С. 103-118.
- Савваитова К.А., Максимов В.А., Нестеров В.Д. К систематике и экологии гольцов рода *Salvelinus* (сем. Salmonidae) водоемов полуострова Таймыр // Вопр. ихтиологии. 1980. Т. 20. вып., 2. С. 195-210.
- Савваитова К.А., Максимов В.А., Мережин В.К. Гольцы рода *Salvelinus* (Salmonidae, Salmoniformes) Куандо-Чарских горных озер Забайкалья // Эколого-фаунистические исследования. Биологические ресурсы территории в зоне строительства БАМ. М: Изд-во МГУ, 1981б. С. 119-166.
- Савваитова К.А., Максимов В.А., Медведева Е.Д. Даватчан *Salvelinus alpinus erythrinus* (Georgi) // Вопр. ихтиологии. 1977а. Т. 17. №., 2. С.203-219.
- Савваитова К.А., Медведева Е.Д., Максимов В.А. Глубоководный голец (*Salvelinus*, Salmonidae, Salmoniformes) Норильских озер // Вопр. ихтиологии. 1977б. Т. 17. № 6. С. 992-1008.
- Савваитова К.А., Смольянов И.И. Гонец Хантайского озера // Вопр. ихтиологии. 1967. Т. 7. № 2(43). С. 304-397.

- Самусенок В.П. Экология арктического гольца *Salvelinus alpinus* (L.) высокогорных водоемов Северного Забайкалья. Дис. канд. биол. наук. Иркутск. 2000. 186 с.
- Самусенок В.П., Алексеев С.С., Матвеев А.Н. и др. Вторая в бассейне Байкала и самая высокогорная в России популяция арктического гольца *Salvelinus alpinus* complex (Salmoniformes, Salmonidae) // Вопр. ихтиологии. 2006. Т. 46. № 5 С. 616-629.
- Световидов А.Н. О зависимости между характером пищи и числом пилорических придатков у рыб // Докл. АН СССР. 1934. Т. 3. № 1.
- Световидов А.Н. О зависимости между количеством пилорических придатков и характером питания рыб // Очерки по общим вопросам ихтиологии. Изд-во АН СССР. 1953. С. 282-289.
- Сиделев Г.Н. Ихтиофауна крупных озер // Сб. науч. тр.: Озера Северо-Запада Сибирской платформы. Новосибирск: Наука, СО. 1981. С. 151-168.
- Скопец М.Б., Гольцы // Рыболов. 1994. № 2.
- Скрябин А.Г. Рыбы Баунтовских озер Забайкалья. Новосибирск: Наука. 1977. 232 с.
- Сластников Г.С. О возрасте и темпе роста новоземельского гольца (*Salvelinus alpinus* L.) // Тр. Арктического ин-та. 1935. Т. 17. С.71-88.
- Смирнов А.Ф. Палья Онежского озера. Биология, промысел, разведение // Рыбное хозяйство Карелии. 1933. Вып. 2. С. 110-127.
- Смирнов А.Ф. Палии Сегозера // Труды Карельск. филиала АН СССР. 1956. Вып. 5. С. 119-124.
- Смирнов А.Ф. Морфологическая и биологическая характеристика лудной и ямной палии Ладожского озера // Рыбное хозяйство Карелии. 1964. Вып. 8. С. 130-140.
- Смирнов В.В. Структура и продукционные возможности ихтиоценозов // Грамнинские озера в зоне влияния БАМ. Новосибирск: Наука. 1980. С. 74-81.
- Смирнов С.В., Держинский К.Ф., Левин Б.А. О зависимости числа чешуи в боковой линии у африканского усача *Barbus intermedius* (Cyprinidae) от скорости онтогенеза (по экспериментальным данным) // Вопр. ихтиологии. 2006. Т. 46. № 1 С. 134-138.
- Соллертинский Е.С. Перспективы развития рыбного хозяйства в Бурят-Монгольской АССР на второстепенных водоемах // Проблемы Бурят-Монгольской АССР. 1936. Т. 2. М.-Л. С. 237-252.

- Таранец А.Я. О некоторых новых пресноводных рыбах из Дальневосточного Края // Докл. АН СССР. 1933. Сер. А. № 2. С. 83-85.
- Таранец А.Я. Пресноводные рыбы бассейна северо-западной части Японского моря // Тр. ЗИН АН СССР. 1936. Т. 4. Вып. 2. С. 483-537.
- Тахтеев В.В., Судакова Е.А., Матвеев А.Н. и др. Биота водоемов Байкальской рифтовой зоны. Иркутск: изд-во ИГУ. 2009. 231 с.
- Тимофеев-Ресовский Н.В., Воронцов Н.Н., Яблоков А.В. Краткий очерк теории эволюции. М.: Наука. 1977. 301 с.
- Толчин С.В., Зиновьев Е.А. Экологическая оценка оз. Орон (Витимский заповедник) // Всерос. Конф. (14-16 ноября 2001 г., Томск) : тез. докл. Томск, 2001. С. 75-77.
- Томилов А.А. Материалы по гидробиологии некоторых глубоководных озер Олекмо-Витимской горной страны // Тр. Иркутского ун-та. 1954. Т. 11. Сер. биол. С. 5-85.
- Фролов С.В. Кариотипы кунджи *Salvelinus leucomaenis* (Pallas) и белого гольца *S. albus* Glubokovsky из бассейна реки Камчатки // Биология гольцов Дальнего Востока. Владивосток: ДВОАН СССР. 1991. С. 103-111.
- Фролов С.В. Изменчивость кариотипа боганидской палии, *Salvelinus boganidae* Berg, озера Эльгыгытгын // Генетика. 1994. Т. 30. № 2. С. 261-264.
- Фролов С.В. Чрезвычайно своеобразный кариотип эндемичной гольцовой рыбы *Salvethymus svetovidovi* // Докл. РАН. 1993. Т. 329. № 3. С. 363-364.
- Фролов С.В. Изменчивость и эволюция кариотипов лососевых рыб. Владивосток: Дальнаука. 2000. 229 с
- Черешнев И.А. Систематическое положение проходного гольца рода *Salvelinus* (Nilsson) Richardson р. Амгуэмы (Чукотка) // Систематика и биология пресноводных организмов Северо-Восточной Азии/ Тр. Биол.-почв. ин-та. 1978. Т. 49 (152). С. 76-89.
- Черешнев И.А. Систематика проходного гольца (род *Salvelinus*) из бассейна реки Ионивеем (Чукотский полуостров) // Систематика и экология рыб континентальных водоемов Дальнего Востока. Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1979. С. 114-125.

- Черешнев И.А. К вопросу о таксономическом статусе симпатрических проходных гольцов рода *Salvelinus* (Salmonidae) Восточной Чукотки // Вопр. ихтиологии. 1982. Т.22. № 6. С. 922-936.
- Черешнев И.А. Биологическое разнообразие пресноводной ихтиофауны Северо-Востока России. Владивосток: Дальнаука. 1996. 198 с.
- Черешнев И.А. Аннотированный список рыбообразных и рыб пресных вод Арктики и сопредельных территорий // Вопр. ихтиологии. 1996. Т. 36. №.5. С. 597-608.
- Черешнев И.А. Пресноводные рыбы Чукотки. Магадан: СВНЦ ДВО РАН. 2008. 324 с.
- Черешнев И.А., Скопец М.Б. *Salvethymus svetovidovi* gen. et sp. nova - новая эндемичная рыба из подсемейства лососевых (Salmoninae) из озера Эльгыгытгын (Центральная Чукотка) // Вопр. ихтиологии. 1990. Т. 30. № 2. С. 201-213.
- Черешнев И.А., Скопец М.Б. Гольцовые рыбы (Salmonidae, Salvelini) озера Эльгыгытгын (Центральная Чукотка) I. Морфология и эволюция // Сб. науч. тр. ГОСНИОРХ. СПб. 1992а. Т. 304. С. 239-254.
- Черешнев И.А., Скопец М.Б.. Гольцовые рыбы (Salmonidae, Salvelini) озера Эльгыгытгын (Центральная Чукотка) II. Особенности биологии // Сб. науч. тр. ГОСНИОРХ. СПб. 1992б. Т. 304. С. 255-276.
- Черешнев И.А., Скопец М.Б. Биология гольцовых рыб озера Эльгыгытгын // Биологические проблемы Севера. Природа впадины озера Эльгыгытгын (проблемы изучения и охраны). Магадан: Изд-во Сев.-вост. комплексн. НИИ ДВО РАН. 1993. С. 105-127.
- Черешнев И.А., Шестаков А.В., Скопец М.Б. Определитель пресноводных рыб Северо-Востока России. Владивосток: Дальнаука. 2001. 128 с.
- Шапошникова Г.Х. Сравнительно-морфологическое описание некоторых видов рода *Salvelinus* (Nilsson) Richardson // Тр. Зоол.ин-та АН СССР. 1971. Т.48. С.4-29.
- Шедько С.В., Гинатулина Л.К., Мирошниченко И.Л., Немкова Г.А. Филогеография митохондриальной ДНК южной азиатской мальмы *Salvelinus curilus* Pallas, 1814 (Salmoniformes, Salmonidae): опосредованная интрогрессия генов? // Генетика. 2007. Т. 43. № 2. С. 227–239.

- Шедько С.В., Мирошниченко И.Л., Немкова Г.А. Филогения лососевых рыб (Salmoniformes: Salmonidae) и ее молекулярная датировка: анализ ядерного гена RAG1 // Вопр. ихтиологии. 2012. Т. 48. № 5. С. 676-680.
- Adams C.E. Does the underlying nature of polymorphism in the Arctic charr differ across the species? // Kircheis F.W. (ed.). Proceedings of the eighth and ninth ISACF workshops on Arctic char, 1996 and 1998. ISACF Information Series N. 7, Univ. Maine, Orono. 1999. P. 61-69
- Adams C.E., Fraser D., Huntingford F.A., Greer R.B., Askew C.M., Walker A.F. Trophic polymorphism amongst Arctic charr from Loch Rannoch, Scotland // J. Fish Biol. 1998. V 52. P. 1259-1271.
- Adams C.E., Fraser D., McCarthy I., Sheilds S., Waldron S., Alexander G. Stable isotopes analysis reveals ecological segregation in a bimodal size polymorphism in Arctic charr from Loch Tay, Scotland // J. Fish Biol. 2003. V. 78. P. 43–49.
- Adams C.E., Hamilton D.J., McCarthy I., Wilson A.J., Grant A., Alexander G., Waldron S., Snorasson S.S., Ferguson M.M., Skúlason S. Does breeding site fidelity drive phenotypic and genetic sub-structuring of a population of Arctic charr? // Evol. Ecol. 2006. V. 20. P. 11–26.
- Adams C.E., Huntingford F.A. Inherited differences in head allometry in polymorphic charr from Loch Rannoch, Scotland // J. Fish Biol. 2002a. V. 60. P. 515–520.
- Adams C.E., Huntingford F.A. The functional significance of inherited differences in feeding morphology in a sympatric polymorphic population of Arctic charr // Evolutionary Ecology. 2002b. V. 16. P. 15–25.
- Adams C.E., Huntingford F.A. Incipient speciation driven by phenotypic plasticity? Evidence from sympatric populations of Arctic charr // Biol. J. Linnean Soc. 2004. V. 81. P. 611–618.
- Adams C.E., Maitland P.S. Arctic charr in Britain and Ireland – 15 species or one? // Ecol. Freshw. Fish. 2007. V. 16. P. 20–28.
- Adams C.E., Wilson A.J., Ferguson M.M. Parallel divergence of sympatric genetic and body size forms of Arctic charr, *Salvelinus alpinus*, from two Scottish lakes // Biol. J. Linnean Soc. 2008. V. 95. P. 748–757.

- Adams C.E., Wilson A.J., Fraser D., Alexander G., Ferguson M.M., Patterns of phenotypic and genetic variability show hidden diversity in Scottish Arctic charr // *Ecol. Freshw. Fish.* 2007. V. 16. P. 78–86.
- Akaike H. A new look at the statistical model identification // *IEEE Transactions on Automatic Control.* 1974. V. 19. N 6. P. 716–723.
- Alberch P., Gould S.J., Oster G.F., Wake D.B. Size and shape in ontogeny and phylogeny // *Paleobiology.* 1979. V.5. P. 296-317.
- Alekseyev S.S., Bajno R., Gordeeva N.V., Reist J.D., Power M., Kirillov A.F., Samusenok V.P., Matveev A.N. Phylogeography and sympatric differentiation of the Arctic charr *Salvelinus alpinus* (L.) complex in Siberia as revealed by mtDNA sequence analysis // *J. Fish Biol.* 2009a. V.75. P. 368–392.
- Alekseyev S.S., Gordeeva N.V., Samusenok V.P., Matveev A.N., Andreev R.S., Yur'ev A.L., Smirina E.M., 2013. Extant and extinct forms of Arctic charr *Salvelinus alpinus* (L.) complex from the Leprindo lake system (Transbaikalia): differentiation in life history, morphology, and genetics // *J. Ichthyology.* V. 53. V. 10. P. 792-803.
- Alekseyev S.S., Mina M.V., Smirina E.M., Sokolov A.A. Late ontogeny growth acceleration and size form transformations in Transbaikalian Arctic charr, *Salvelinus alpinus* complex: evidence from fin ray cross section growth layers // *Environ. Biol. Fish.* 2009. V. 86. P. 487-505.
- Alekseyev, S.S., Pichugin M.Yu., Samusenok V.P. Studies of charrs *Salvelinus alpinus* complex from Transbaikalia (distribution, diversity and the problem of sympatric forms) // Kircheis F.W. (ed.). Proceedings of the eighth and ninth ISACF workshops on Arctic char, 1996 and 1998. ISACF Information Series N.7, Univ.Maine. 1999. P. 71-86.
- 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. Freshw. Res.* 1995. V. 71. P. 128-149.
- Alekseyev S.S., Samusenok V.P., Matveev A.N., Pichugin M.Yu. Diversification, sympatric speciation, and trophic polymorphism of Arctic charr (*Salvelinus alpinus* complex) in Transbaikalia // *Environ. Biol. Fish.* 2002. V.64. N 1-3. P. 97-114.
- Alexander G., Adams C. E. Phenotypic variation in Arctic charr from Scotland and Ireland // *Aqua.* 2000. V. 4. P. 77–88.

- Arctic charr - Scottish natural heritage. <http://www.snh.gov.uk/about-scotlands-nature/species/fish/freshwater-fish/charr/> 2013.
- Baker T.T., Timmons S. Precision of ages estimated from five bony structures of arctic char (*Salvelinus alpinus*) from the Wood river system, Alaska // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1991. V. 48. P. 1007-1014.
- Balon E.K. Comparative ontogeny of charrs // E.K.Balon (ed). Charrs: salmonid fishes of the genus *Salvelinus*. Perspectives in vertebrate science 1. Dr. W.Junk Publishers, The Hague. 1980. P. 703-720.
- Balon E.K., Penczak T. The dwarfed charr of Dösener See, an alpine lake in Austria // E.K.Balon (ed). Charrs: salmonid fishes of the genus *Salvelinus*. Perspectives in vertebrate science 1. Dr. W.Junk Publishers, The Hague. 1980. P. 773-794.
- Bandelt H.-J., Forster P., Röhl A. Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies // Molecular Biology and Evolution. 1999. V. 16. P. 37-48.
- Barbour S.E. Food size and jaw shape in Arctic charr, *Salvelinus alpinus* // Biology of the Arctic charr. Proceedings of the International Symposium on Arctic charr, Winnipeg, Manitoba, May 1981, (L. Johnson & B.L. Burns (eds.)) Winnipeg: Univ. Manitoba Press, 1984. P. 571-574.
- Barluenga M., Stölting K.N., Salzburger W., Muschick M., Meyer A. Sympatric speciation in Nicaraguan crater lake cichlid fish // Nature. 2006. V. 439. № 9. P. 719-723.
- Barton N.H., Slatkin M. A quasi-equilibrium theory of the distribution of rare alleles in a subdivided population // Heredity. 1986. V. 56. P. 409-415.
- Berli P. MIGRATE — a maximum likelihood program to estimate gene flow using the coalescent, Tallahassee/Seattle. 2003.
- Behnke R.J. The systematics of salmonid fishes of recently glaciated lakes // J. Fish. Res. Board Can. 1972. V. 29. № 6. P.639-671.
- Behnke R.J. A systematic review of the genus *Salvelinus* // Charrs: salmonid fishes of the genus *Salvelinus*. Perspectives in vertebrate science 1 (ed. Balon E.K.). The Hague: Dr. W. Junk Publishers. 1980. P. 441-480.
- Behnke R.J. Organizing the diversity of Arctic charr complex // Biology of the Arctic charr (eds. Johnson L., Burns B.L.). Winnipeg: Univ. Manitoba Press. 1984. P. 3-21.
- Behnke R.J. Interpreting the phylogeny of *Salvelinus* // Physiol. Ecol. Japan. 1989. Spec. Vol. 1. P. 35-48.

- Belkhir K., Borsa P., Chikhi L. Raufaste N., Bonhomme F. (1996-2004) GENETIX 4.05, logiciel sous Windows TM pour la génétique des populations. Université de Montpellier II, Montpellier (France). 2002.
- Berg L.S. Die Cataphracti des Baikal-Sees. Wissenschaftliche Ergebnisse einer zoologischen Expedition nach dem Baikal-See. St. Petersburg, Berlin. 1907. II+75 S.
- Berg L.S. The fishes of the Khatanga river basin // Материалы комиссии по изучению Якутской республики. 1926. Вып. 2. С. 1-14.
- Berg L.S. Übersicht der Verbreitung der Susswasserfische Europas // Zoogeographica. 1932. Bd. 50. S. 107-208.
- Bilton H.T., Jenkison D.W. Age determination of sockeye (*Oncorhynchus nerka*) and chum (*O. keta*) salmon from examination of pectoral fin rays // J. Fish. Res. Bd. Can. 1969. V. 26. P. 1199-1203.
- Bolnick D.I., Fitzpatrick B.M. Sympatric speciation: models and empirical evidence // Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst. V. 38. 2007. P. 459–487.
- Brenden T.O., Hallerman E.M., Murphy B.R. Sectioned pelvic fin ray ageing of muskellunge *Esox masquinongy* from a Virginia river: comparisons among readers, with cleithrum estimates, and with tag-recapture growth data // Fish. Manag. Ecol. 2006. V. 13. P. 31-37.
- Brenner T. The arctic charr, *Salvelinus alpinus salvelinus*, in the prealpine Attersee, Austria // E.K.Balon (ed). Charrs: salmonid fishes of the genus *Salvelinus*. Perspectives in vertebrate science 1.Dr. W.Junk Publishers, The Hague. 1980. P. 765-772.
- Brunner P.C., Douglas M.R., Osinov A., Wilson C.C., Bernatchez L. Holarctic phylogeography of Arctic charr (*Salvelinus alpinus* L.) inferred from mitochondrial DNA sequences // Evolution. 2001. V. 55. P. 573-586.
- Buresch R. Studien am Seesaibling mehrerer Alpenseen // Z. Fisch. 1925. V. 23. P. 99-109.
- Burnet A.M.R. An examination of the use of scales and fin rays for age determination of brown trout (*Salmo trutta* L) // N. Z. J. Mar. Freshw. Res. 1969. V. 3. № 1. P. 147-151.
- Campana S.E. How reliable are growth back-calculations based on otoliths? // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1990. V. 47. P. 2219-2227.
- Cavalli-Sforza L.L., Edwards A.W.F. Phylogenetic analysis: models and estimation procedures // Amer. J. Hum. Genet. 1967. V. 19. P. 233-257.

- Cavender T.M. Cytotaxonomy of North American *Salvelinus* // Biology of the Arctic Charr. L. Johnson, B.L. Burns (eds). Univ. Manitoba Press. Winnipeg. 1984. P. 431-445.
- Corrigan L.J., Winfield I.J., Hoelzel A.R., Lucas M.C. Dietary plasticity in Arctic charr (*Salvelinus alpinus*) in response to long-term environmental change // Ecol. Freshw. Fish. 2011. V. 20. P. 5–13.
- Crane P.A., Lewis C.J., Kretschmer E.J., Miller S.J., Spearman W.J., DeCicco A.L., Lisac M.J., Wenburg J.K. Characterization and inheritance of seven microsatellite loci from Dolly Varden, *Salvelinus malma*, and cross-species amplification in Arctic char, *S. alpinus* // Conservation Genetics. 2004. V. 5. P. 737-741.
- Danley P.D., Market J.A., Arnegard M.E., Kocher T.D. Divergence with gene flow in the rock-dwelling cichlids of Lake Malawi // Evolution. 2000. V. 54. № 5. P. 1725-1737.
- Danzmann R.G., Ferguson M.M., Skulason S. *et al.* Mitochondrial DNA diversity among four sympatric morphs of Arctic charr, *Salvelinus alpinus* L., from Thingvallavatn, Iceland // J. Fish Biol. 1991. V. 39. N 5. P. 649-659.
- de March L., de March B, Eddy W. Limnological, fisheries and stream zoobenthic studies at Stanwell-Fletcher Lake, a large high arctic lake // Can. Dep. Ind. North. Aff. ESCOM Report A1-04. 1978. xiv + 84 pp.
- Dieckmann U., Doebeli M. On the origin of species by sympatric speciation // Nature. 1999. V. 400. P. 354–357.
- Dick T.A., Belosevich M. Parasites of arctic charr *Salvelinus alpinus* (Linnaeus) and their use in separating sea-run and non-migrating charr // J. Fish Biol. 1981. V. 18. P. 339-347.
- Dieringer D., Schlotterer C. Microsatellite Analyzer (MSA): a platform independent analysis tool for large microsatellite data sets // Mol. Ecol. Notes. 2003. V. 3. P. 167–169.
- Disney J.E., Wright J.E.Jr., Cytogenetic analyses of a *Salvelinus* hybrid reveal an evolutionary relationship between the parental species // Cytogenet. Cell Genet. 1987. V. 45. P. 196-205.
- Doljan E. Der Seesaibling (*Salmo salvelinus*) und seine wirtschaftliche Bedeutung // Öst. Fisch. Z. 1920. V. 17.
- Dörfel H.J. Untersuchungen zur Problematik der Saiblings-Populationen (*Salvelinus alpinus* (L.)) im Überlinger See (Bodensee) // Arch. Hydrobiol. Suppl. 47(1). 1974. P. 80-105.

- Elliott J.M., Baroudi E. The ecology of Arctic charr, *Salvelinus alpinus*, and brown trout, *Salmo trutta*, in Windermere (northwest England) // Nordic J. Freshw. Res. 1995. V. 71. P. 33-48.
- Excoffier L., Smouse P.E., Quattro J.M. Analysis of molecular variance inferred from metric distances among DNA haplotypes: application to human mitochondrial DNA restriction data // Genetics. 1992. V. 131. P. 479–491.
- Excoffier L., Laval L.G., Schneider S. Arlequin ver. 3.0 : An integrated software package for population genetic data analysis // Evolutionary Bioinformatics Online 1. 2005. P. 47-50.
- Felsenstein J. Confidence limits on phylogenies: an approach using the bootstrap // Evolution. 1985. V. 39. P. 783-791.
- Felsenstein J. Inferring Phylogenies. Sinauer Associates, Sunderland, Mass. 2004.
- Ferguson A. Systematics of Irish charrs as indicated by electrophoretic analysis of tissue proteins // Biochem. Syst. Ecol. 1981. V. 9. P. 225-232.
- Fink W.L. Phylogenetic analysis and the detection of ontogenetic patterns // McKinney M.L. (ed.) Heterochrony in evolution: a multidisciplinary approach. Plenum Press, New York-London. 1988. P.71-91.
- Fraser D., Adams C. E., Huntingford F. A., Trophic polymorphism among Arctic charr *Salvelinus alpinus* L., from Loch Ericht, Scotland // Ecol. Freshw. Fish. 1998. V. 7. P. 184–191.
- Fraser D., Huntingford F. A., Adams C. E. Foraging specialism, prey size and life-history patterns: a test of prediction using sympatric polymorphic Arctic charr (*Salvelinus alpinus*) // Ecol. Freshw. Fish. 2008. V.17. P. 1-9.
- Freyhof J., Kottelat M. *Salvelinus evasus* sp. n., a charr from deep waters of Lake Ammersee, southern Germany (Teleostei: Salmonidae), with comments on two extinct species // Revue Suisse de Zoologie. 2005. V. 112. № 1. P. 253-269.
- Frost W.E. Some observations on the biology of charr *Salvelinus willughbii* (Günther) of Windermere // Verhandlungen der Internationale Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie. 1951. V. 9. P. 105-110.
- Frost W.E. The homing behaviour of charr *Salvelinus willughbii* (Günther) in Windermere // Animal Behaviour. 1963. V. 11. P. 74-82.

- Frost W.E. Breeding habits of Windermere charr *Salvelinus willughbii* (Günther), and their bearing on speciation of these fish // Proc. Royal Soc. London (B). 1965. V. 163. P. 232-284
- Frost W.E. The food of charr *Salvelinus willughbii* (Günther) in Windermere // J. Fish Biol. 1977. V. 11. P. 531-547.
- Gardner A.S., Walker A.F., Greer R.B. Morphometric analysis of two ecologically distinct forms of Arctic charr, *Salvelinus alpinus* (L.), in Loch Rannoch, Scotland // J. Fish Biol. 1988. V. 32. N. 6. P. 901-910.
- Garduño-Paz M.V., Demetriou M., Adams C.E. Variation in scale shape among alternative sympatric phenotypes of Arctic charr *Salvelinus alpinus* from two lakes in Scotland // J. Fish Biol. 2010. V. 76. P. 1491-1497.
- Garduño-Paz M.V., Adams C.E., Verspoor E., Knox D, Harrod C. Convergent evolutionary processes driven by foraging opportunity in two sympatric morph pairs of Arctic charr with contrasting post-glacial origins // Biol. J. Linn. Soc. 2012. V. 106. P. 794-806.
- Garside E.T. Developmental rate and vertebral number in salmonids // J. Fish. Res. Board Can. 1966. V. 23. № 10. P. 1537-1551.
- Georgi J.G. Bemerkungen einer Reise im Russischen Reich im Jahre 1772. Bd I. St. Petersburg. Gedruckt bei der Keiserl. Academie der Wissenschaften. 1775. 506 S.
- Gerdeaux D. Etude de l'âge et de la croissance du sander (*Lucioperca lucioperca*) dans le lac de Creteil par squelettochronologie // Bagliniere J.-L., Castanet J., Conand F., Meunier F.J. (eds.) Tissus durs et âge individual des vertébrés. Colloque national Bondy, du 4 au 6 mars 1991. Paris. 1992. P. 299-306
- Gislason D., Ferguson M.M., Skulason S., Snorrason S.S. Rapid and coupled phenotypic and genetic divergence in Icelandic Arctic char (*Salvelinus alpinus*) // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1999. V. 56. P. 2229-2234.
- Göçer M., Ekingen G. Comparisons of various bony structures for the age determination of *Liza ramada* (Risso, 1826) population from the Mersin Bay // Ege Univ. J. Fish. Aquat. Sci. 2005. V. 22. № 1-2. P. 211-213.
- Gomez-Uchida D., Dunphy K.P., O'Connell M.F., Ruzzante, D.E. Genetic divergence between sympatric Arctic charr *Salvelinus alpinus* morphs in Gander Lake, Newfoundland: roles of migration, mutation and unequal effective population sizes // J. Fish Biol. 2008. V. 73. P. 2040–2057.

- Gordeeva N.V., Alekseyev S.S., Matveev A.N., Samusenok V.P. Parallel evolutionary divergence in Arctic charr *Salvelinus alpinus* (L.) complex from Transbaikalia: variation in differentiation degree and segregation of genetic diversity among sympatric forms // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 2015. V. 72. P. 96-115.
- Goudet J. FSTAT, a program to estimate and test gene diversities and fixation indices. Version 2.9.3.2. <http://www.unil.ch/izea/software/fstat.html>. 2001.
- Gould S.J. Ontogeny and Phylogeny. Cambridge: Harvard University Press. 1977. 501 p.
- Gullestad N. On the biology of char (*Salmo alpinus* L.) in Svalbard. I. Migratory and non-migratory char in Revvatnet, Spitsbergen // Norsk Polarinst. Årbok 1973. 1975. P. 125-140.
- Günther A. Catalogue of the fishes in the British Museum. V. 6. London. 1866. 386 p.
- Haempel O. Studien am Seesaiblingen Mehrerer Alpenseen // Verh. Internat. Verein Limnol. 1924. Bd. 2. P. 129-135.
- Hamada M., Takasaki N., Reist J.D., DeCicco A.L., Goto A., Okada N. Detection of the ongoing sorting of ancestrally polymorphic SINEs toward fixation or loss in populations of two species of charr during speciation // Genetics. 1998. V. 150. P. 301-311.
- Hammar J. Evolutionary ecology of Arctic charr. Ph. D. Thesis, Uppsala University. 1998.
- Hartley, S.E. The chromosomes of salmonid fishes // Biol. Rev. 1987. V. 62. P. 197-214.
- Hartley S.E. Chromosomes and constitutive heterochromatin distribution in Arctic charr, *Salvelinus alpinus* (L.) (Pisces: Salmonidae) // Genetica. 1989. V. 79. P. 161-166.
- Hartley S.E., Bell A.A., Taggart J.B. DNA fingerprinting in Arctic charr, *Salvelinus alpinus* (L.) - preliminary analyses with multi- and single-locus minisatellite probes // Nordic J. Freshw. Res. 1995. V. 71. P. 265-274.
- Hartley S.E., McGowan C.M., Greer R.B., Walker A.F. The genetics of sympatric Arctic charr *Salvelinus alpinus* (L.) populations from Loch Rannoch, Scotland // J. Fish Biol. 1992. V. 41. P. 1021-1031.
- Hasegawa M., Kishino K., Yano T. Dating the human-ape splitting by a molecular clock of mitochondrial DNA // J. Mol. Evol. 1985. V. 22. P. 160-174.
- Henricson J., Nyman L. The ecological and genetical segregation of two sympatric species of dwarfed char (*Salvelinus alpinus* (L.) species complex) // Rep. Inst. Freshwat. Res. Drottningholm. 1976. N. 55. P. 15-37.

- Hesthagen T., Hindar K., Jonsson B., Ousdal J.Ø. Effects of acidification on normal and dwarf arctic charr *Salvelinus alpinus* in a Norwegian lake // Biol. Conservation. 1995. V. 74. P. 115-123.
- Hewitt G.M. Some genetic consequences of ice ages, and their role in divergence and speciation // Biol. J. Linn. Soc. 1996. V. 58. P. 247-276.
- Hindar K., Jonsson B. Habitat and food segregation in dwarf and normal Arctic charr (*Salvelinus alpinus*) from Vangsvatnet lake, western Norway // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1982. V. 39. P. 1030-1045.
- Hindar, K., Jonsson, B. Ecological polymorphism in Arctic charr // Biol. J. Linnean Soc. 1993. V. 48. P. 63–47.
- Hindar K., Ryman N., Ståhl G. Genetic differentiation among local populations and morphotypes of Arctic charr, *Salvelinus alpinus*. Biol. J. Linn. Soc. 1986. V. 27. P. 269-285.
- Horn H.S. Measurement of “overlap” in comparative ecological studies // Amer. Natur. 1966. V. 100. P. 419-424.
- Hubbs C.L. The structural consequences of modification of developmental rate in fishes, considered in reference to certain problems of evolution // Am. Nat. 1926. V. 60. P. 57-81.
- Hunter J.G. Hazen Lake // Fish. Res. Board Can., Arctic Unit. Annual report and investigators summaries (April 1, 1959 to March 31, 1960). 1960. P. 18-20.
- James F.C., McCulloch C.E. Multivariate analysis in ecology and systematics: panacea or Pandora’s box? // Annu. Rev. Ecol. Syst. 1990. V. 21. P. 129-166.
- Johnson L. The dynamics of arctic fish populations // Proc. Circumpolar conf. on Northern Ecology. Nat. Res. Council, Ottawa. 1975. P. III 79-101.
- Johnson L. Arctic charr // E.K.Balon (ed). Charrs: salmonid fishes of the genus *Salvelinus*. Perspectives in vertebrate science 1. Dr. W. Junk Publishers, The Hague. 1980. P. 15-98.
- Johnson L. Homeostatic characteristics of single species stocks in arctic lakes // Can. J. Fish Aquat. Sci. 1983. V. 40. P. 987-1024.
- Johnson P.A., Hoppenstaedt F.C., Smith J.J., Bush G.L. Conditions for sympatric speciation: a diploid model incorporating habitat fidelity and non-habitat assortative mating // Evolutionary Ecology. 1996. V. 10. P. 187–205.

- Jonsson B., Hindar K. Reproductive strategy of dwarf and normal Arctic charr (*Salvelinus alpinus*) from Vangsvatnet lake, western Norway // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 1982. V. 39. P. 1404-1413.
- Jonsson B., Jonsson, N. Polymorphism and speciation in Arctic charr // *J. Fish Biol.* 2001. V. 58. P. 605-638.
- Jonsson, B., Skulason S. Polymorphic segregation in Arctic charr *Salvelinus alpinus* (L.) from Vatnshlidarvatn, a shallow Icelandic lake // *Biol. J. Linn. Soc.* 2000. V. 69. P. 55-74.
- Kahilainen K.K, Siwertsson A., Gjelland K.Ø., Knudsen R., Bøhn T., Amundsen P.-A. The role of gill raker number variability in adaptive radiation of coregonid fish // *Evol. Ecol.* 2011. V. 25. P. 573-588.
- Kalinowski S.T. hp-rare 1.0: a computer program for performing rarefaction on measures of allelic richness // *Mol. Ecol. Notes.* 2005. V 5. P. 187–189.
- Kettle-White A. New fish records: stoneloach, roach and a spring spawning Arctic charr population in Loch Awe, Argyll // *Glasgow Naturalist* 2001. V. 23. P. 120.
- Kimura M. A simple method for estimating evolutionary rate of base substitution through comparative studies of nucleotide sequences // *J. Mol. Evol.* 1980. V. 16. P. 111 - 120.
- Kirillov A.F. Fish fauna of the Lena delta lakes having nonannual connection with the river // *Northern knowledge serves northern needs. Summaries of papers.* Yakutsk. 1996. P. 50.
- Klemetsen A. The charr problem revisited: exceptional phenotypic plasticity promotes ecological speciation in postglacial lakes // *Freshw. Rev.* 2010. V. 3. P. 49-74.
- Klemetsen A. The most variable vertebrate on Earth // *J. Ichthyology.* 2013. V. 53. V. 10. P. 781-791.
- Klemetsen A., Amundsen P.-A., Dempson J.B., Jonsson B., Jonsson N., O'Connell M.F., Mortensen E. 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. Freshw. Fish.* 2003. V. 12. P. 1-59.
- Klemetsen A., Amundsen P.-A., Knudsen R., Hermansen B. A profundal, winter-spawning morph of Arctic charr *Salvelinus alpinus* (L.) in lake Fjellfrøsvatn, northern Norway // *Nordic J. Freshw. Res.* 1997. N 73. P.13-23.
- Klemetsen A., Elliott J.M., Knudsen R., Sørensen P. Evidence for genetic differences in the

- offspring of two sympatric morphs of Arctic charr // J. Fish Biol. 2002. V. 60. P. 933–950.
- Klemetsen A., Grotnes P.E. Food and habitat segregation by two sympatric Arctic char populations // Verh. Internat. Verein. Limnol. 1975. V. 19. P. 2521-2528.
- Klemetsen A., Grotnes P.E. Coexistence and immigration of two sympatric Arctic charr // Charrs: salmonid fishes of the genus *Salvelinus*. Perspectives in vertebrate science 1 (Balon, E.K. ed.). Hague: Dr. W. Junk Publishers. 1980. P. 757-763.
- Klemetsen A., Grotnes P.E., Andersen C. Preliminary studies of North Norwegian arctic char lakes // Verh. Internat. Verein. Limnol. 1972. V. 18. P. 1107–1113.
- Klemetsen A., Grotnes E., Holthe H., Kristoffersen A. Bear Island charr // Rep. Inst. Freshw. Res., Drottingholm. 1985. V. 62. P. 98-119.
- Kligerman A.D., Bloom S.E. Rapid chromosomes preparation from solid tissues of fishes // J. Fish Res. Board Can. 1977. V. 34. N 2. P. 266-269.
- Knudsen R., Klemetsen A., Amundsen P.-A., Hermansen B. Incipient speciation through niche expansion: an example from the Arctic charr in a subarctic lake // Proc. R. Soc. B. 2006. V. 273. P. 2291-2298.
- Knudsen R., Kristoffersen R., Amundsen P.-A. Parasite communities in two sympatric morphs of Arctic charr, *Salvelinus alpinus* (L.), in northern Norway // Can. J. Zool. 1997. V. 75. P. 2003–2009.
- Kondrashov A.S., Mina M.V. Sympatric speciation: when is it possible? // Biol. J. Linn. Soc. 1986. V. 27. P. 201-223.
- Kondrashov A.S., Kondrashov F.A. Interactions among quantitative traits in the course of sympatric speciation // Nature. 1999. V. 400. P. 351–354.
- Lamby K. Zur Fischereibiologie des Myvatn, Nord-Island // Z. Fisch. Hilfswissensch. 1941. V. 39. P. 749-805.
- Le Cren E.D., Kipling C. Some marking experiments on spawning populations of char // International Commission North West Atlantic Fishes. Fish Special Publication 4. 1963. P. 130-139.
- Lindsey C.C. Stocks are chameleons: plasticity of gill rakers of coregonid fishes // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1981. V. 38. P. 1497-1506.
- Lindsey C.C. Factors controlling meristic variation // Hoar W.S., Randall D.J. (eds). Fish physiology. V. XI-B San Diego, CA. Academic Press. 1988. P. 197-274.

- Louarn H.L. Comparaison entre les écailles et d'autres structures osseuses pour la détermination de l'âge et de la croissance // Bagliniere J.-L., Castanet J., Conand F., Meunier F.J. (eds.) Tissus durs et âge individuel des vertébrés. Colloque national Bondy, du 4 au 6 mars 1991. Paris. 1992. P. 325-334.
- Mac Gregor R.B., Mac Crimmon H.R. Evidence of genetic and environmental influences on meristic variation in the rainbow trout, *Salmo gairdneri* (Richardson) // Env. Biol. Fish. 1977. V. 2. P. 25-33.
- Magnusson K.P., Ferguson M.M. Genetic analysis of four sympatric morphs of Arctic charr, *Salvelinus alpinus*, from Thingvallavatn, Iceland // Env. Biol. Fish. 1987. V. 20. P. 67-73.
- Maitland P. World status and conservation of the Arctic charr *Salvelinus alpinus* (L.) // Nordic J. Freshw. Res. 1995. V. 71. P. 113-127.
- Malmquist H.J. Phenotype-specific feeding behaviour of two arctic charr *Salvelinus alpinus* morphs // Oecologia. 1992. V. 92. P. 354-361.
- Martin N.V., Olver C.H. The lake charr, *Salvelinus namaycush* // E.K.Balon (ed). Charrs: salmonid fishes of the genus *Salvelinus*. Perspectives in vertebrate science 1. Dr. W. Junk Publishers, The Hague. 1980. P. 205-277.
- Martin N.V., Sandercock F.K. Pyloric caeca and gill raker development in lake trout, *Salvelinus namaycush*, in Algonquin Park, Ontario // J. Fish. Res. Board Can. 1967. V. 24. P. 965-974.
- Mayr E. Animal species and evolution. Cambridge, MA, USA: Harvard University Press. 1963.
- McCarthy I.D., Fraser D., Waldron S., Adams C.E. Stable isotope analysis reveals temporal stability of a trophic polymorphism and an ontogenetic trophic level shift among Arctic charr from Loch Ericht, Scotland // J. Fish Biol. 2004. V. 65. P. 1435-1440.
- McNamara K.J. A guide to the nomenclature of heterochrony // J. Paleontol. 1986. V.60. N.1. P. 4-13.
- McPhail J.D. A systematic study of the *Salvelinus alpinus* complex in North America // J. Fish. Res. Board Can. 1961. V.18. P. 793-816.
- Mills C.A. The Windermere populations of arctic charr *Salvelinus alpinus* // Physiol. Scol. Japan. Spec. 1989. V. 1. P. 371-372.
- Mills K.H., Beamish R.J. Comparison of fin-ray and scale age determination for lake

- whitefish (*Coregonus clupeaformis*) and their implications for estimates of growth and annual survival // *Can J. Fish. Aquat. Sci.* 1980. V. 37. № 3. P. 534-544.
- Mills K.H., Chalanchuk S.M. The fin-ray method of aging lake whitefish // *Ann. Zool. Fennici.* 2004. V. 41. P. 215-233.
- Mills K.H., Chalanchuk S.M., Allan D.J. Abundance, annual survival, and recruitment of unexploited and exploited lake charr, *Salvelinus namaycush*, populations at the experimental lakes area, northwestern Ontario // *Env. Biol. Fish.* 2002. V. 64. № 1-3. P. 281-292.
- Mina, M.V., Mironovsky A.N., Dgebuadze Yu.Yu. Morphometry of barbel of Lake Tana, Ethiopia: multivariate ontogenetic channels // *Folia Zool.* 1996. V. 45 (suppl. 1). P. 109-116.
- Morita K., Matsuishi T. A new model of growth back-calculation incorporating age effect based on otoliths // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 2001. V. 58. № 9. P. 1805-1811.
- Mottley C. McC. The effect of temperature during development on the number of scales in the Kamloops trout, *Salmo kamloops* Jordan // *Contrib. Can. Biol. Fish.* 1934. V. 8. № 20. P. 254-263.
- Murray C.B., Beacham T.D. Effect of varying temperature regimes on the development of pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) eggs and alevins // *Can. J. Zool.* 1986. V. 64. P. 670-676.
- Nilsen P., Klemetsen A. Anadromous, resident and landlocked Arctic charr on the coast of Finnmark, N. Norway // Johnson L., Burns B.L. (eds.) *Biology of the Arctic charr. Proc. Int. Symp. Arctic charr, Winnipeg, Manitoba, May 1981, Univ. Manitoba Press, Winnipeg.* 1984. P. 79-89.
- Nei M. *Molecular evolutionary genetics.* N.Y.: Columbia Univ. Press. 1987. 512 p.
- Nei M., Tajima F. DNA polymorphism detectable by restriction endonucleases // *Genetics.* 1981. V. 105. P. 207-217.
- Nilsson N.-A. Studies on the feeding habits of trout and char in north Swedish lakes // *Report of the Institute of Freshw. Research, Drottningholm.* 1955. V. 36. P. 162-225.
- Nilsson N.-A., Filipsson O. Characteristics of two discrete populations of Arctic charr (*Salvelinus alpinus* L.) in a north Swedish lake // *Report of the Institute of Freshw. Research, Drottningholm.* 1971. V. 51. P. 90-108.
- Noakes D.L.G., Charr truth: sympatric differentiation in *Salvelinus* species // *Env. Biol. Fish.*

2008. V. 83. P. 7-15.
- Norden C.R. Comparative osteology of representative salmonid fishes, with particular reference to the grayling (*Thymallus arcticus*) and its phylogeny // J. Fish. Res. Board Can. 1961. V. 18. N 5. P. 679-791.
- Nordeng H. On the biology of char (*Salmo alpinus* L.) in Salangen, North Norway. Part I. Age and spawning frequency determined from scales and otoliths // Nytt Magasin for Zoologi. 1961. V. 10. P. 67–123.
- Nordeng H. Solution of the "char problem" based on Arctic char (*Salvelinus alpinus*) in Norway // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1983. V. 40. N 9. P. 1372-1387.
- Nygren A., Nilsson B., Jahnke M. Cytological studies in *Salmo trutta* and *Salmo alpinus* // Hereditas. 1971. V. 67. N 2. P. 259-268.
- Nyman L. A new approach to the taxonomy of the “*Salvelinus alpinus* species complex” // Rep. Inst. Freshwat. Res. Drottingholm. 1972. N. 52. P. 103-131.
- Nyman L., Hammar J., Gydemo R. The systematics and biology of landlocked populations of Arctic char from Northern Europe // Rep. Inst. Freshwat. Res. Drottingholm. 1981. N. 59. P. 128-141.
- O’Connell M.F., Dempson J.B. The biology of Arctic charr, *Salvelinus alpinus*, of Gander Lake, a large, deep, oligotrophic lake in Newfoundland, Canada // Env. Biol. Fish. 2002. V. 64. P. 115–126.
- O’Connell M. F., Dempson J. B., Power M. Ecology and trophic relationships of the fishes of Gander Lake, a large, deep, oligotrophic lake in Newfoundland, Canada // Intern. Rev. Hydrobiol. 2005. V. 90. P. 486–510.
- Oleinik A.G., Skurikhina L.A., Brykov V.A. Divergence of the *Salvelinus* species mitochondrial DNA from northeastern Asia // Ecol. Freshw. Fish. 2007. V. 16. № 1. P. 87–98.
- Oleinik A.G., Skurikhina L.A. Mitochondrial DNA diversity and relationships of endemic charrs of the genus *Salvelinus* from lake Kronotskoye (Kamchatka Peninsula) // Hydrobiologia. 2010. V. 650. № 1. P. 145–159.
- Oleinik A.G., Skurikhina L.A., Bondar E.I., Brykov V.A. Phylogeography of northern Dolly Varden *Salvelinus malma malma* (Salmoniformes: Salmonidae) from Asia and North America: an analysis based on the mitochondrial DNA genealogy // J. Ichthyol. 2013. V. 53. V. 10. P. 820-832.

- Orska J. The influence of temperature on the development of meristic characters of the skeleton in Salmonidae. Pt. I. Temperature-controlled variations of the number of vertebrae in *Salmo irideus* Gibb // Zool. Polon. 1962. V. 12. Fasc. 3. P. 309-339.
- Orska J. The influence of temperature on the development of meristic characters of the skeleton in Salmonidae. Pt. II. Variation in dorsal and anal fin ray count correlated with temperature during development of *Salmo irideus* Gibb. // Ibid. 1963. V. 13. Fasc. 1-2. P. 4-76.
- Osinov A.G., Senchukova A.L., Muge N.S., Pavlov S.D., Chereshev I.A. Speciation and genetic divergence of three species of charr from ancient Lake El'gygytyn (Chukotka) and their phylogenetic relationships with other representatives of the genus *Salvelinus* // Biol. J. Linn. Soc. 2015. V. 116. P. 63-85.
- Østbye K., Præbel K., Hassve M., Hagenlund M. Into the Abyss I: genetic structure and life history variation in the four sympatric arctic char morphs in the deep lake Tinnsjøen // 8th International Charr Symposium June 14th-18th 2015, Tromsø, Book of Abstracts. 2015. P. 16.
- Paetkau D., Slade R., Burden M., Estoup A. Genetic assignment methods for the direct, real-time estimation of migration rate: a simulation-based exploration of accuracy and power // Mol. Ecol. 2004. V.13. P. 55-65.
- Page, R.D.M. TreeView: An application to display phylogenetic trees on personal computers // CABIOS. 1996. V. 12. P. 357-358.
- Panfili J., Loubens G. Mise en évidence des structures de croissance pour l'estimation de l'âge individuel des poissons, exemple de *Prochilodus nigricans* (Prochilodidae, Characiformes) // Bagliniere J-L, Castanet J, Conand F, Meunier FJ (eds) Tissus durs et âge individuel des vertébrés. Colloque national Bondy, du 4 au 6 mars 1991. Paris. 1992. P. 335-340.
- Parker H.H., Johnson L. Population structure, ecological segregation and reproduction in non-anadromous Arctic charr, *Salvelinus alpinus* (L), in four unexploited lakes in the Canadian high Arctic // J. Fish Biol. 1991. V. 38. N. 1. P. 123-147.
- Partington J.D., Mills C.A. An electrophoretic and biometric study of Arctic charr, *Salvelinus alpinus* (L.) from ten British lakes // J. Fish Biol. 1988. V. 33. N. 5. P. 791-817.
- Pechlaner R. Historical evidence for the introduction of Arctic charr into high-mountain lakes

- of the Alps by man // Johnson L., Burns B.L. (eds.) Biology of the Arctic charr. Proc. Int. Symp. Arctic charr, Winnipeg, Manitoba, May 1981, Univ. Manitoba Press, Winnipeg. 1984. P. 549-557.
- Peronnet I., Dupouy H., Rivoalen J.-J. *et al.* Techniques de lecture d'âge a partir des rayons epineux de la nageoire caudale pour la cardine *Lepidorhombus wiffiagonis* et a partir des sections d'illicium pour les baudroies, *Lophius piscatorius* et *Lophius budegassa* // Bagliniere J.-L., Castanet J., Conand F., Meunier F.J. (eds.) Tissus durs et âge individual des vertébrés. Colloque national Bondy, du 4 au 6 mars 1991. Paris. 1992. P. 307-324.
- Phillips R.B, Gidex L.I., Westrich K.M., DeCicco A.L. Combined phylogenetic analysis of ribosomal ITS1 sequences and new chromosome data supports three subgroups of Dolly Varden char (*Salvelinus malma*) // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1999. V. 56. P. 1504–1511.
- Phillips R.B., Pleyte K.A., Hartley S.E. Stock-specific differences in the number and chromosomal position of the nucleolar organizer regions (NORs) in arctic charr (*Salvelinus alpinus*) // Cytogenet. Cell Genet. 1988. V.48. N 1. P. 9-12.
- Pigeon D., Chouinard A., Bernachez L. Multiple modes of speciation involved in the parallel evolution of sympatric morphotypes of lake whitefish (*Coregonus clupeaformis*, Salmonidae) // Evolution. 1997. V. 51. N 1. P. 196-205.
- Piry S., Alapetite A., Cornuet, J.-M., Paetkau D., Baudouin, L., Estoup, A. GeneClass2: A Software for Genetic Assignment and First-Generation Migrant Detection // J. Heredity. 2004 V. 95. P. 536-539.
- Pleyte K.A., Phillips R.B., Hartley S.E., Q-band chromosomal polymorphism in arctic charr (*Salvelinus alpinus*) // Genome. 1989. V. 32. N. 1. P. 129-133.
- Posada D., Crandall K.A. Modeltest: Testing the model of DNA substitution // Bioinformatics. 1998. V. 14. P. 817 - 818.
- Power G. Charrs, glaciations and seasonal ice // Env. Biol. Fish. 2002. V. 64. P. 17-35.
- Power M., Power G., Reist J.D., Bajno R. Ecological and genetic differentiation among the Arctic charr of Lake Aigueau, Northern Quebec // Ecol. Freshw. Fish. 2009. V. 18. P. 445–460.
- Præbel K., Østbye K., Hassve M., Hagenlund M. Into the Abyss II: evolutionary origin and temporal separation of the four sympatric arctic char morphs in the deep Lake

- Tinnsjøen // 8th International Charr Symposium June 14th-18th 2015, Tromsø, Book of Abstracts. 2015. P. 17.
- Qadri S.U. Osteology and morphology of the genera *Cristivomer* and *Salvelinus* and their relationships with other Salmonidae. Ph.D. Thesis. Univ. Ottawa. Ontario. 1964. 296 p.
- Quartier A. Morphologie et biologie de *Salvelinus alpinus* dans le lac Neuchatel // Rev. Suisse Zool. 1951. V. 58. P. 631-637.
- Rannala B., Mountain J.L. Detecting immigration by using multilocus genotypes // Proceedings of the National Academy of Sciences USA. 1997. V. 94. P. 9197-9201.
- Raymond M., Rousset F. GENEPOP (3.4): population genetics software for exact tests and ecumenicism // J. Heredity. 1995. V. 86. P. 248-249.
- Reimer G. Beiträge zur Ernährung des Seesaiblings (*Salvelinus alpinus*) in Österreich // Arch. Hydrobiol. 1985. Bd. 105. N 2. S. 229-238.
- Reisinger E. Zum Saiblingsproblem // Carinthia II. 1953. V. 63. S. 74-102.
- Reist J.D., Johnson J.D., Carmichael T.J. Variation and specific identity of the char from Northwestern Arctic Canada and Alaska // Amer. Fish. Soc. Symp. 1997. V.19. P. 250-261.
- Reist J.D., Gyselman E., Babaluk J.A., Johnson J.D., Wissink R. Evidence of two morphotypes of Arctic char (*Salvelinus alpinus* (L.)), from lake Hazen, Ellesmere Island, Northwest Territories, Canada // Nordic J. Freshw. Res. 1995. V. 71. P. 396-410.
- Reist, J.D., Power, M. & Dempson, B. Arctic charr (*Salvelinus alpinus*): a case study of the importance of understanding biodiversity and taxonomic issues in northern fishes // Biodiversity. 2013. V.14. P. 45–56.
- Riget F.F., Nygaard K.H., Christensen B. Population structure, ecological segregation, and reproduction in a population of Arctic char (*Salvelinus alpinus*) from lake Tasersuaq, Greenland // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1986. V. 43. N. 5. P. 985-992.
- Ritchie M.G., Phillips S.D.F. The genetics of sexual isolation // Howard, D., Berlocher, S. (eds) Endless forms: species and speciation. Oxford: Oxford University Press. 1998. P. 291-308.
- Rohlf F.J. NTSYS-pc, numerical taxonomy and multivariate analysis system, version 2.0. User Guide. N.Y. 1998. 31p.

- Rousset F. Equilibrium values of measures of population subdivision for stepwise mutation processes // *Genetics*. 1996. V. 142. P. 1357-1362.
- Sambrook J., Fritsch E.F., Maniatis T. *Molecular Cloning: A Laboratory Manual*. N.Y.: Cold Spring Harbor Lab. Press. 1989. 1626 p.
- Sandlund O.T., Gunnarson K., Jonasson P.M., Jonsson B., Lindem T., Magnusson K.P., Malmquist H.J., Sigujonsdottir H., Skulasson S., Snorasson S.S. The Arctic charr *Salvelinus alpinus* in Thingvallavatn // *Oikos*. 1992. V. 64. P. 305-351.
- Sandlund O.T., Jonsson B., Malmquist H.J., Gydemo R., Lindem T., Skulason S., Snorrason S.S., Jonasson P.M. Habitat use of Arctic charr *Salvelinus alpinus* in Thingvallavatn, Iceland // *Env. Biol. Fish.* 1987. V. 20. P. 263-274.
- Saunders, L.H., Power, G. The Arctic charr, *Salveinus alpinus* (Linnaeus), of Matamek Lake, Quebec // *Naturaliste Canadien* 1969. V.96. P. 919–934.
- Savvaitova K.A. Patterns of diversity and processes of speciation in Arctic char // *Nordic J. Freshw. Res.* 1995. V. 71. P. 81-91.
- Schillinger A. Der Tiefseesaibling // *Allg. Fisherei-Ztg.* 1901. Bd. 26(16). N. 7. S. 149-151.
- Schliwen U., Tautz D., Pääbo S. Sympatric speciation suggested by monophyly of crater lake cichlids // *Nature*. 1994. V. 368. P. 629–632.
- Sekerak A.D., Thomson H., Bain H., Ackerman J. Summer surveys of the marine ecology of Creswell Bay, Somerset Island and Assistance Bay, Cornwallis Island, N.W.T. 1975 LGL Ltd. // *Env. Res. Associates, Toronto, Ontario*. 1976. 215 p.
- Senchukova A.L., Mogue N.S., Pavlov S.D., Mel'nikova M.N. Genetic differentiation in charrs of the genus *Salvelinus* of the Kronotskoe lake-river system and their relationships with other charr populations of the Kamchatka peninsula // *J. Ichthyol.* 2013. V. 53. V. 10. P. 840-848.
- Seppovaara O. Char (*Salvelinus alpinus* L.) and its fishing industrial importance in Finland // *Suomen Kalatalous*. 1969. V. 37. P. 1–75. [на финском с английским резюме].
- Skoglund S., Siwertsson A., Amundsen P.-A., Knudsen R. Morphological divergence between three Arctic charr morphs – the significance of the deep-water environment // *Ecol. Evol.* 2015. V. 5. N 15. P. 3114-3129.
- Skreslet S. The ecosystem of the Arctic Lake Nordlaguna, Jan Mayen Island. III. Ecology of Arctic char, *Salvelinus alpinus* (L.) // *Astarte*. 1973. V. 6. N 2. P. 43-54.
- Skúlason S., Noakes D.L., Snorrason S.S. Ontogeny of trophic morphology in four sympatric

- morphs of arctic charr *Salvelinus alpinus* in Thingvallavatn, Iceland // Biol. J. Linn. Soc. 1989a. V. 38. P. 281-301.
- Skúlason S., Snorrason S.S., Noakes D.L., Ferguson M.M., Malmquist H.J. Segregation in spawning and early life history among polymorphic Arctic charr, *Salvelinus alpinus*, in Thingvallavatn, Iceland // J. Fish Biol. (Suppl. A). 1989b. V. 35. P. 225-232.
- Skúlason S., Snorrason S.S., Jonsson B. Sympatric morphs, populations and speciation in freshwater fish with emphasis on Arctic charr // Magurran A.E., May R.M. (eds.) Evolution of biological diversity. Oxford University Press. Oxford. 1999. P. 70-92.
- Slatkin M. Rare alleles as indicators of gene flow // Evolution. 1985. V. 39. P. 53-65.
- Slettan A., Olsaker I., Oystein L. Segregation studies and linkage analysis of Atlantic salmon microsatellites using haploid genetics // Heredity. 1997. V. 78. P. 620-627.
- Smalås A., Amundsen P.-A., Knudsen R. Contrasting life history strategies between sympatric Arctic charr morphs, *Salvelinus alpinus* // J. Ichtyol. 2013. V. 53. P. 856–866.
- Small M.P., Beacham T.D., Withler R.E., Nelson R.J. Discriminating coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) populations within the Fraser River, British Columbia, using microsatellite DNA markers // Mol. Ecol. 1998. V. 7. P. 141-155.
- Sokal R.R., Rohlf F.J. Biometry. The principles and practice of statistics in biological research. Second edition. W.H. Freeman and co. San Francisco. 1981. 859 p.
- Søreide F., Dolmen D, Hindar K. Den mystiske dypvannsfisken I Tinnsøen // Fauna. 2006. V. 59. P. 122-129 [на норвежском, с английским резюме].
- Sparholt H. The population, survival, growth, reproduction and food of Arctic charr, *Salvelinus alpinus* (L.), in four unexploited lakes in Greenland // J. Fish Biol. 1985. V. 26. N. 3. P. 313-330.
- Staples D.J. Methods for ageing red gurnard (Teleostei: Triglidae) by fin rays and otoliths // NZ J. Mar. Freshw. Res. 1971. V. 5. № 1. P. 70-79
- Steinböck O. Der Schwarzsee ob Solden, 2792 m, Otztal, der hochste Fischsee der Alpen // Verh. Internat. Verein. Limnol. 1949. Bd. 10. S. 442-450.
- Sun Ch.-L., Wang Sh.-P., Yeh S.-Z. Age and growth of the swordfish (*Xiphias gladius* L.) in the waters around Taiwan determined from anal-fin rays // Fish. Bull. 2002. V. 100. P. 822-835.
- Svårdson G. The coregonid problem. IV. The significance of scales and gillrakers // Rep.

- Inst. Freshw. Res. Drott. 1952.V. 33. P. 141–166.
- Svärdson G. Rödingen //Fiske. 1961. V. 1961. P. 25-37. [на шведском]
- Svärdson G. Speciation of Scandinavian Coregonus // Rep. Inst. Freshw. Res. Drottningholm. 1979. V. 57. P. 1-95.
- Svedäng H. Genetic basis of life-history variation of dwarf and normal Arctic charr, *Salvelinus alpinus* (L.), in Stora Rosjön, central Sweden // J. Fish Biol. 1990. V. 36. P. 917-932.
- Svenning M.-A., Borgstrom R. Population structure in landlocked Spitsbergen Arctic charr, sustained by cannibalism? // Nordic J. Freshw. Res. 1995. V. 71. P. 421-431.
- Swofford D.L. PAUP: Phylogenetic Analysis Using Parsimony (and Other Methods). Sunderland, MA: Sinauer Associates. 1998.
- Takezaki N., Nei M. Genetic distances and reconstruction of phylogenetic trees from microsatellite DNA // Genetics. V. 144. P. 389-399.
- Tamura K., Nei M. Estimation of the number of nucleotide substitutions in the control region of mitochondrial DNA in humans and chimpanzees // Mol. Biol. Evol. 1993. V. 10. P. 512-526.
- Tamura K., Dudley J., Nei M., Kumar S. MEGA4: Molecular Evolutionary Genetics Analysis (MEGA) software version 4.0. 2007.
- Tåning A.V. Experimental study of meristic characters in fishes // Biol. Rev. 1952. V. 27. P. 169-197.
- Taylor E. B., Lowery E., Lilliestrale A., Elz A., Quinn T.P. Genetic analysis of sympatric char populations in western Alaska: Arctic char (*Salvelinus alpinus*) and Dolly Varden (*Salvelinus malma*) are not two sides of the same coin // J. Evol. Biol. 2008. V. 21. P. 1609–1625.
- Taylor E.B., Redenbach Z., Costello A.B., Pollard S.M., Pacas C.J. Nested analysis of genetic diversity of northwestern North American charr, Dolly Varden (*Salvelinus malma*) and bull trout (*Salvelinus confluentus*) // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 2001. V. 58. P. 406-420.
- Taylor, W.R., Van Dyke C.C. Revised procedures for staining and clearing small fishes and other vertebrates for bone and cartilage study // Cybium. 1985. V.9. P. 107-119.
- Telnes T., Saegrov H. Reproductive strategies in two sympatric morphotypes of Arctic charr in Kalandsvatnet, west Norway //J. Fish Biol. 2004. V. 65. P. 574-579.
- Tissot B.N. Multivariate analysis. McKinney M.L. (ed.) Heterochrony in evolution: a

- multidisciplinary approach, Plenum Press, New York-London. 1988. P. 35-51.
- Todd T. N. Environmental modification of gill raker number in coregonine fishes // Arch. Hydrobiol. Spec. Issues Advanc. Limnol. 1998. V. 50. P. 305-315.
- Turner G.F. Burrows, M.T. A model of sympatric speciation by sexual selection. Proc. R. Soc. London B. 1995. V. 260. P. 287-292.
- Verspoor E., Knox D., Greer R., Hammar J. Mitochondrial DNA variation in Arctic charr (*Salvelinus alpinus* (L.)) morphs from Loch Rannoch, Scotland: evidence for allopatric and peripatric divergence // Hydrobiologia. 2010. V. 650. P. 117-131.
- Volpe J.P., Ferguson M.M. Molecular genetic examination of the polymorphic Arctic charr, *Salvelinus alpinus*, of Thingvallavatn, Iceland // Mol. Ecol. 1996. V. 5. P. 763-772.
- Waddington C.H. Epigenetics and evolution // Symp. Soc. Exp. Biol. 1953. V. 7. P. 186-199.
- Walker A.F. Stream spawning of Arctic charr in Scotland // Ecol. Freshw. Fish. 2006. V. 16. P. 47-53.
- Walker A.P., Greer R.B. Two ecologically distinct forms of Arctic charr *Salvelinus alpinus* (L.) in Loch Rannoch, Scotland // Biol. Conserv. 1988. V. 43. P. 43-61.
- Weir B.S., Cockerham C.C. Estimating F-statistics for the analysis of population structure // Evolution. 1984. V. 38. P. 117-125.
- Weiss S., Knizhin I., Kirillov A., Froufe E. Phenotypic and genetic differentiation of two major phylogeographic lineages of arctic grayling *Thymallus arcticus* in the Lena River, and surrounding Arctic draining basins // Biol. J. Linn. Soc. 2006. V. 88. P. 511-525.
- Westgaard J.I., Klemetsen A., Knudsen R. Genetic differences between two sympatric morphs of Arctic charr confirmed by microsatellite DNA // J. Fish Biol. 2004. V. 65. P. 1185-1191.
- Wilder D.G. A comparative study of anadromous and freshwater populations of brook trout (*Salvelinus fontinalis* (Mitchill)) // J. Fish. Res. Board Can. 1952. V. 9. N 4. P. 169-203.
- Wilson A.J., Gislason D., Skulason S., Snorrasson S.S., Adams C.E., Alexander G., Danzman R.G., Ferguson M.M. Population genetic structure of Arctic Charr, *Salvelinus alpinus* from northwest Europe on large and small spatial scales // Mol. Ecol. 2004. V. 13. P. 1129-1142.
- Wilson C.C., Bernatchez L. The ghost of hybrids past: fixation of arctic charr (*Salvelinus*

alpinus) mitochondrial DNA in an introgressed population of lake trout (*S. namaycush*) // Mol. Ecol. 1998. V. 7. P. 127-132.

Woods P. J., Skúlason S., Snorrason S. S., Kristj´ansson B. K., Malmquist H. J., Quinn T. P. Intraspecific diversity in Arctic charr, *Salvelinus alpinus*, in Iceland: I. detection using mixture models // Evol. Ecol. Res. 2012. V. 14. P. 973-992.

Woods P. J., Young D., Skúlason S., Snorrason S. S., Quinn T. P. Resource polymorphism and diversity of Arctic charr *Salvelinus alpinus* in a series of isolated lakes // J. Fish Biol. 2013. V. 82. P. 569-587.

Wright S. Evolution in Mendelian populations. *Genetics*. 1931. V. 16. P. 97-159.

Zaykin D.V., Pudovkin A.I. Two programs to estimate significance of χ^2 values using pseudo-probability tests // J. Hered., 1993. V. 84, p. 152.

**Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт
биологии развития им. Н.К. Кольцова РАН**

На правах рукописи

**АЛЕКСЕЕВ
Сергей Сергеевич**

**РАСПРОСТРАНЕНИЕ, РАЗНООБРАЗИЕ И ДИВЕРСИФИКАЦИЯ
АРКТИЧЕСКИХ ГОЛЬЦОВ *SALVELINUS ALPINUS* (L.) COMPLEX
(SALMONIFORMES, SALMONIDAE) СИБИРИ**

Специальность 03.02.06 – ихтиология

**Приложения к диссертации на соискание ученой степени
доктора биологических наук**

Москва 2016

ОГЛАВЛЕНИЕ

Приложение А. Рисунки и фотографии гольцов	9
Рис. А1. Три формы арктического гольца, выращенные из одной кладки икры, полученной от производителей мелкой жилой формы из оз. Оверватн (Норвегия). (из Nordeng, 1983).....	10
Рис. А2. Глубоководный голец из оз. Тиннсейэн. Фото F. Søreide (из Klemetsen, 2010)	10
Рис. А3. Арктические гольцы из оз. Фьелльфросватн (из Klemetsen et al., 2010)...	11
Рис. А4. Три формы арктического гольца из оз. Скогсфьордватн (из Skoglund et al., 2015)	11
Рис. А5. Четыре формы арктического гольца из оз. Тингваллаватн (Исландия). Фото К. Gunnarsson и А. Gardarson (из Sandlund et al., 1992)	12
Рис. А6. Три формы арктического гольца из оз. Лох Раннох (из Verspoor et al., 2010)	13
Рис. А7. Формы арктического гольца из оз. Хейзен. Рисунок P. Vescei (из Reist et al., 2013)	13
Рис. А8. Формы арктического гольца из из водоемов Таймыра. Рисунки К.В. Кузицина (из Павлова и др., 1999)	14
Рис. А9. Гольцы из оз. Эльгыгытгын (из Глубоковского и др., 1993)	14
Рис. А10. Арктический голец из оз. Фролиха.....	15
Рис. А11. Гольцы мелкой формы из оз. Светлинское (фото В.П. Самусенка и А.Л. Юрьева)	15
Рис. А12. Арктический голец из оз. Амут.....	15
Рис. А13. Арктические гольцы из оз. Номама.....	16
Рис. А14. Арктический голец из оз. Огиендо-1 (мелкая форма)	16
Рис. А15. Арктический голец из оз. Огиендо-3 (крупная форма - взрослый экземпляр и молодь)	17
Рис. А16. Арктические гольцы из оз. Кудушкит.....	17
Рис. А17. Арктические гольцы из оз. Каларский Даватчан.....	18
Рис. А18. Арктический голец из оз. Джелло (карликовая форма)	19
Рис. А19. Арктические гольцы карликовой формы из оз. Джелло с нарушениями в строении позвоночника.....	19

Рис. А20. Арктические гольцы из оз. Леприндокан. Сверху вниз: крупная (2 экз.), мелкая (2 экз.) форма.....	20
Рис. А21. Арктические гольцы из оз. Бол. Намаракит (рисунок).....	21
Рис. А22. Арктические гольцы из оз. Бол. Намаракит (фото)	22
Рис. А23. Малек арктического гольца из оз. Леприндокан, выращенный в лаборатории из искусственно оплодотворенной икры (фото М.Ю. Пичугина).....	22
Рис. А24. Арктические гольцы из оз. Падоринское.....	23
Рис. А25. Арктические гольцы из оз. Даватчанда.....	24
Рис. А26. Арктические гольцы из оз. Крестаки-1.....	24
Рис. А27. Арктический голец из оз. Соли.....	25
Рис. А28. Арктические гольцы из оз. Ирбо.....	25
Рис. А29. Арктические гольцы из оз. Амудиса.....	26
Рис. А30. Арктические гольцы из системы озер Леприндо.....	27
Рис. А31. Арктические гольцы из оз. Гольцовое.....	28
Рис. А32. Арктические гольцы из оз. Кирылта-3 и Кирылта-4.....	29
Рис. А33. Три формы арктического гольца из оз. Камканда.....	30
Рис. А34. Арктические гольцы из оз. Лёша (Фото В.П. Самусенка)	31
Рис. А35. Арктические гольцы из оз. Североничатское.....	31
Рис. А36. Арктические гольцы из оз. Даватчан.....	32
Рис. А37. Карликовый голец из оз. Даватчан.....	33
Рис. А38. Арктические гольцы из оз. Токко.....	33
Рис. А39. Арктический голец из оз. Усу.....	34
Рис. А40. Арктический голец из оз. Джампа-Кюель.....	34
Рис. А41. Арктические гольцы с о-ва Большевик (фото О.Л. Макаровой)	35
Рис. А42. Арктические гольцы с о-ва Большевик (рисунок)	35
Приложение Б. Таблицы.....	36
Таблица Б1. Водоемы Сибири и Северной Америки, в которых собирался материал.....	37
Таблица Б2. Объем исследованного материала.....	39
Таблица Б3. Горные и предгорные водоемы Урала и Сибири, в которых обитает арктический голец (за исключением приведенных в табл. Б1)	41

Таблица Б4. Длина и масса арктического гольца разного возраста из оз. Фролиха.	43
Таблица Б5. Питание арктического гольца из озер Забайкалья (% сырой массы пищевого комка)	44
Таблица Б6. Длина (мм) арктического гольца разного возраста из оз. Светлинское	46
Таблица Б7. Масса тела (г) арктического гольца разного возраста из оз. Светлинское.	47
Таблица Б8. Длина и масса арктического гольца разного возраста из оз. Амут.....	48
Таблица Б9. Длина и масса арктического гольца разного возраста из оз. Номама..	49
Таблица Б10. Длина и масса арктического гольца разного возраста из оз. Огиендо-1 (оба пола)	50
Таблица Б11. Длина и масса карликовой формы арктического гольца разного возраста из оз. Кудушкит.....	50
Таблица Б12. Длина и масса крупной формы арктического гольца разного возраста из оз. Кудушкит.....	51
Таблица Б13. Пластические признаки арктических гольцов из оз. Каларский Даватчан.....	52
Таблица Б14. Длина и масса карликовой формы арктического гольца разного возраста из оз. Каларский Даватчан.....	53
Таблица Б15. Длина и масса карликовой формы арктического гольца разного возраста из оз. Джелло (без уродливых особей)	54
Таблица Б16. Длина и масса мелкой формы арктического гольца разного возраста из оз. Леприндокан.....	55
Таблица Б17. Пластические признаки карликовой формы арктического гольца из оз. Бол. Намаракит.....	56
Таблица Б18. Пластические признаки мелкой формы арктического гольца из оз. Бол. Намаракит.....	57
Таблица Б19. Коэффициент различия Майра CD по пластическим признакам между мелкими и карликовыми гольцами разного размера, возраста и пола из оз. Бол. Намаракит.....	58
Таблица Б20. Длина (мм) арктического гольца разного возраста из оз. Бол. Намаракит.....	59

Таблица Б21. Масса тела (г) арктических гольцов разного возраста из оз. Бол. Намаракит.....	60
Таблица Б22. Длина и масса мелкой формы арктического гольца разного возраста из оз. Падоринское.....	61
Таблица Б23. Длина и масса мелкой формы арктического гольца разного возраста из оз. Даватчанда.....	62
Таблица Б24. Длина и масса карликовой формы арктического гольца разного возраста из оз. Крестаки-1 (оба пола)	62
Таблица Б25. Длина и масса мелкой формы арктического гольца (вторая группировка) разного возраста из оз. Крестаки-1 (оба пола)	63
Таблица Б26. Длина и масса крупной формы арктического гольца разного возраста из оз. Крестаки-1 (оба пола)	63
Таблица Б27. Морфологические признаки гольцов крупной формы из озер Орон и Крестаки-1.....	64
Таблица Б28. Длина и масса мелкой формы арктического гольца разного возраста из оз. Ирбо (оба пола)	65
Таблица Б29. Длина и масса мелкой формы арктического гольца разного возраста из оз. Амудиса.....	66
Таблица Б30. Длина и масса крупной формы арктического гольца разного возраста из озер Озерное-1 и Озерное-4 (оба пола)	67
Таблица Б31. Длина и масса карликовой формы арктического гольца разного возраста из озер Бол. и Мал. Леприндо.....	68
Таблица Б32. Длина и масса карликовой формы арктического гольца разного возраста из оз. Гольцовое (1996-1999)	70
Таблица Б33. Состав пищи арктического гольца из озера Гольцовое (встречаемость, % от числа содержащих пищу желудков) в августе 1977 и 1978 годов.....	70
Таблица Б34. Длина и масса мелкой формы арктического гольца разного возраста из озер Кирылта-3 и Кирылта-4.....	71
Таблица Б35. Длина и масса крупной формы арктического гольца разного возраста из озер Кирылта-3 и Кирылта-4.....	72

Таблица Б36. Пластические признаки самцов и самок трех форм арктического гольца из оз. Камканда.....	73
Таблица Б37. Пластические признаки разных размерных групп трех форм арктического гольца из оз. Камканда (оба пола)	74
Таблица Б38. Коэффициент различия Майра CD по пластическим признакам, приведенным в таблицах 36П и 37П, между самцами и самками, размерными группами и формами арктического гольца арктического гольца из оз. Камканда..	75
Таблица Б39. Длина и масса карликовой формы арктического гольца разного возраста из озера Камканда.....	76
Таблица Б40. Длина и масса мелкой формы арктического гольца разного возраста из озера Камканда.....	77
Таблица Б41. Длина и масса крупной формы арктического гольца разного возраста из озера Камканда.....	78
Таблица Б42. Длина и масса мелкой формы арктического гольца разного возраста из озера Лёша.....	78
Таблица Б43. Длина и масса арктического гольца разного возраста из озера Североничатское.....	79
Таблица Б44. Пластические признаки самцов и самок карликовой и мелкой форм арктического гольца из оз. Даватчан.....	80
Таблица Б45. Пластические признаки разных размерных групп трех форм арктического гольца из оз. Даватчан (оба пола)	81
Таблица Б46. Коэффициент различия Майра CD по пластическим признакам, приведенным в таблицах 44П и 45П, между самцами и самками, размерными группами и формами арктического гольца из оз. Даватчан.....	82
Таблица Б47. Длина и масса карликовой формы арктического гольца разного возраста из озера Даватчан (1996-2005)	83
Таблица Б48. Длина и масса мелкой формы арктического гольца разного возраста из озера Даватчан (1996-2005).....	84
Таблица Б49. Длина и масса крупной формы арктического гольца разного возраста из озера Даватчан	85
Таблица Б50. Длина и масса арктического гольца разного возраста из озера Токко.....	86

Таблица Б51. Длина арктического гольца разного возраста из оз. Тунэрдэ.....	87
Таблица Б52. Пластические признаки арктического гольца из оз. Тунэрдэ.....	87
Таблица Б53. Нагрузки собственных векторов на первые две главные компоненты, полученные при анализе 26 индексов промеров тела карликовой формы и молодежи мелкой формы арктического гольца из оз. Тунэрдэ методом главных компонент.....	88
Таблица Б54. Длина и масса арктического гольца разного возраста из озера Улахан-Сиян-Кюель (оба пола) и число самцов и самок в возрастных группах.....	88
Таблица Б55. Длина и масса карликовой формы арктического гольца разного возраста из озера Черечень.....	89
Таблица Б56. Меристические признаки и длина жаберных тычинок у арктических гольцов из озер Сибири.....	90
Таблица Б57. Коэффициент различия Майра CD и показатель сходства Животовского r_{zh} между выборками симпатрических форм арктического гольца из озер Забайкалья по меристическим признакам. Симпатрические пары расположены в порядке убывания значений CD	96
Таблица Б58. Нагрузки собственных векторов на первую главную компоненту, полученные при анализе методом главных компонент 10 меристических признаков симпатрических форм арктического гольца из озёр Забайкалья.....	97
Таблица Б59. Нагрузки собственных векторов на вторую главную компоненту, полученные при анализе методом главных компонент пропорций тела (27 абсолютных промеров) выборок арктического гольца из 9 озер Забайкалья с симпатрическими формами и объединенной выборки из 10 озер.	98
Таблица Б60. Процент редукции некоторых скелетных элементов у гольцов <i>Salvelinus alpinus</i> из разных озер Забайкалья и у длинноперой палии Световидова <i>Salvethymus svetovidovi</i>	99
Таблица Б61. Показатели, характеризующие рост и возраст арктических гольцов Сибири.....	100
Таблица Б62. Индивидуальная абсолютная (ИАП), относительная (ИОП) плодовитость и диаметр зрелых ооцитов у арктических гольцов из озер Сибири	101

Таблица Б63. Гаплотипы контрольной области мтДНК (507 пар оснований) гольцов из водоемов Сибири и Северной Америки и результаты анализа дифференциации между симпатрическими формами (теста на гомогенность p).....	102
Таблица Б64. Последовательности фрагмента 507 пар оснований контрольной области митохондриальной ДНК у арктического гольца, проанализированные в настоящей работе.....	103
Таблица Б65. Гаплотипическое (h) и нуклеотидное (π) разнообразие в популяциях гольцов Сибири, сгруппированных по локальностям, бассейнам, районам и филогенетическим группам.	104
Таблица Б66. Результаты иерархического анализа молекулярной вариации (AMOVA) у арктических гольцов Сибири по данным исследования мтДНК.....	105
Таблица Б67. Характеристика выборок арктических гольцов Забайкалья, использованных для микросателлитного анализа.....	105
Таблица Б68. Результаты иерархического анализа молекулярной вариации (AMOVA) у арктических гольцов Забайкалья по данным исследования микросателлитов.....	106
Таблица Б69. Генетическая дифференциация и демографические параметры симпатрических форм и популяций соседних озер арктических гольцов Забайкалья	107

ПРИЛОЖЕНИЕ А. РИСУНКИ И ФОТОГРАФИИ ГОЛЬЦОВ.

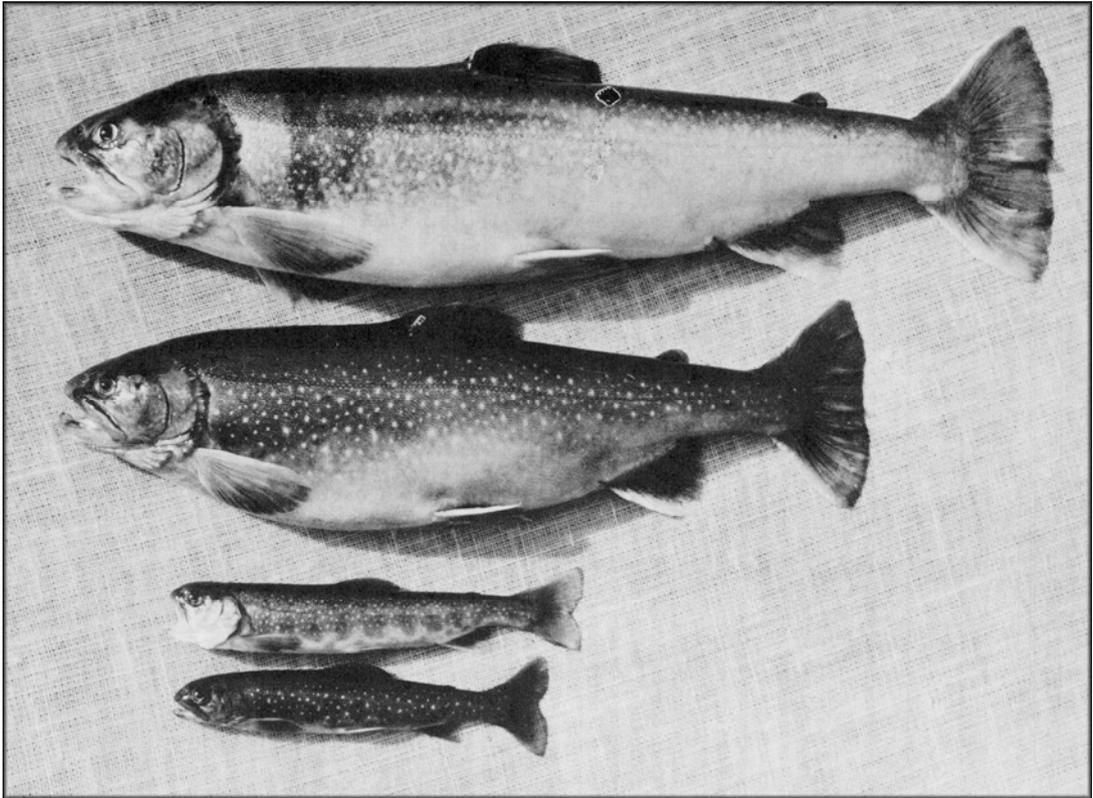


Рис. А1. Три формы арктического гольца, выращенные из одной кладки икры, полученной от производителей мелкой жилой формы из оз. Оверватн (Норвегия). Сверху – проходная самка, длина 56.5 см, смолтифицировалась в возрасте 1+ при длине 25.2 см, созрела в возрасте 4+ при длине 51.5 см; в середине – самка крупной жилой формы, длина 44.9 см, созрела в возрасте 2+ при длине 27.8 см; внизу – гольцы мелкой жилой формы длиной 20-21 см, созревшие в возрасте 1+ при длине 17.5 см (из Nordeng, 1983).



Рис. А2. Глубоководный голец из оз. Тиннсйозн. Фото F. Søreide (из Klemetsen, 2010).

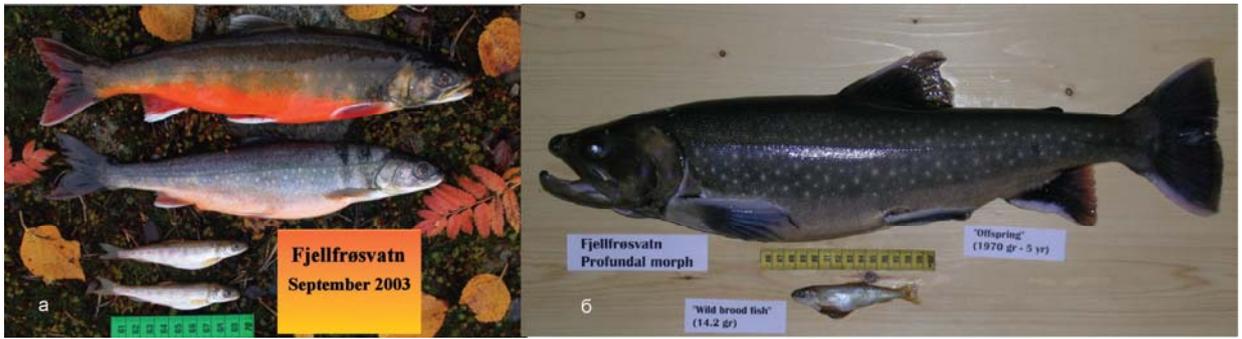


Рис. А3. Арктические гольцы из оз. Фьелльфросватн. а – нормальная (литоральная, сверху) и карликовая (глубоководная, внизу) формы. б – самка карликовой формы (внизу) и самец, выращенный из ее икры при обильном кормлении (сверху) (из Klemetsen *et al.*, 2010).

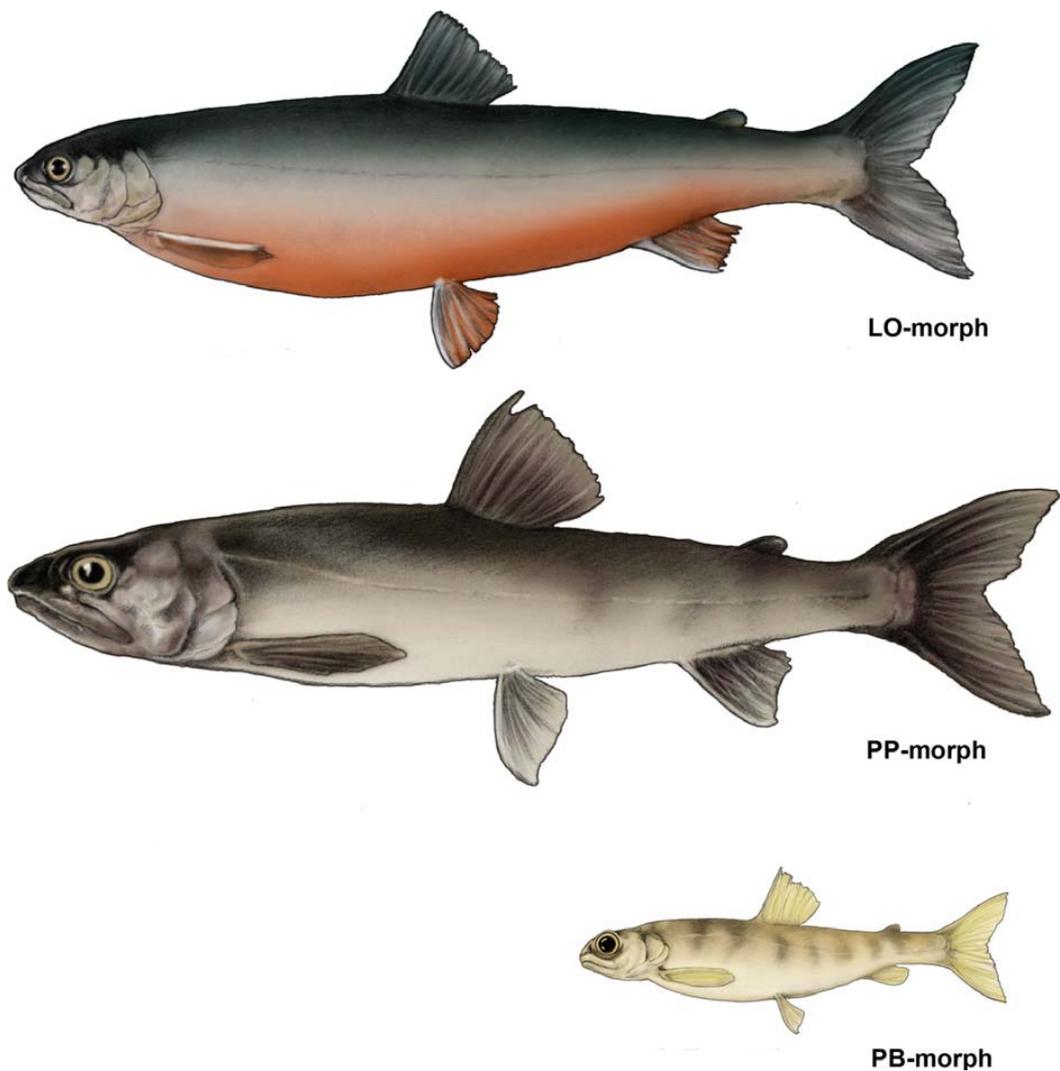


Рис. А4. Три формы арктического гольца из оз. Скогсфьордватн. Сверху вниз: литоральная всеядная, глубоководная хищная, глубоководная бентосоядная (из Skoglund *et al.*, 2015).

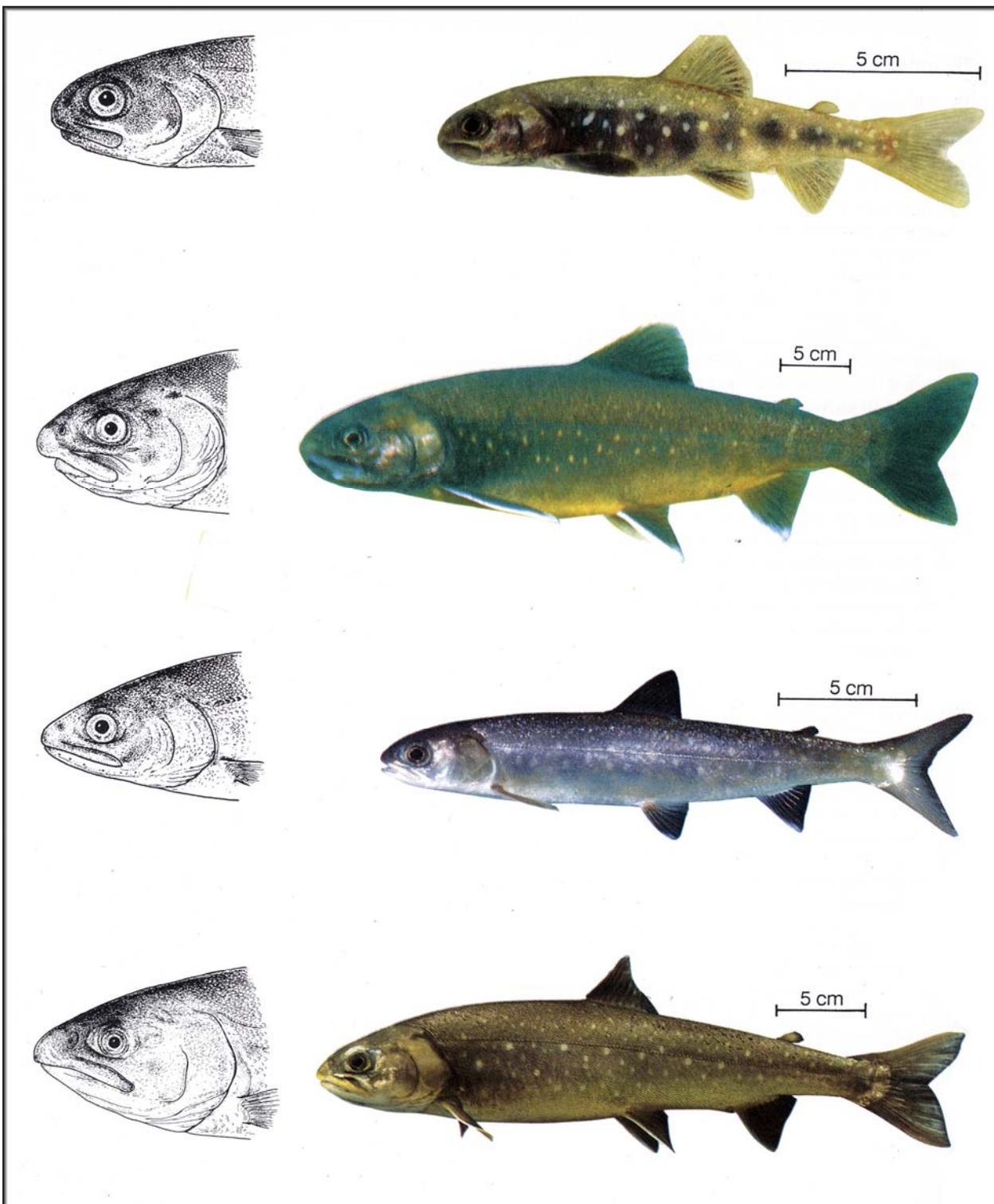


Рис. А5. Четыре формы арктического гольца из оз. Тингваллаватн (Исландия).
Сверху вниз: мелкий бентофаг (11.3 см), крупный бентофаг (34.0 см), пелагический
планктофаг (12.5 см), хищник (31.5 см). Фото К. Gunnarsson и А. Gardarson (из
Sandlund *et al.*, 1992).



Рис. А6. Три формы арктического гольца из оз. Лох Раннох. Сверху вниз: хищная, планктоноядная, бентосоядная (из Verspoor *et al.*, 2010).

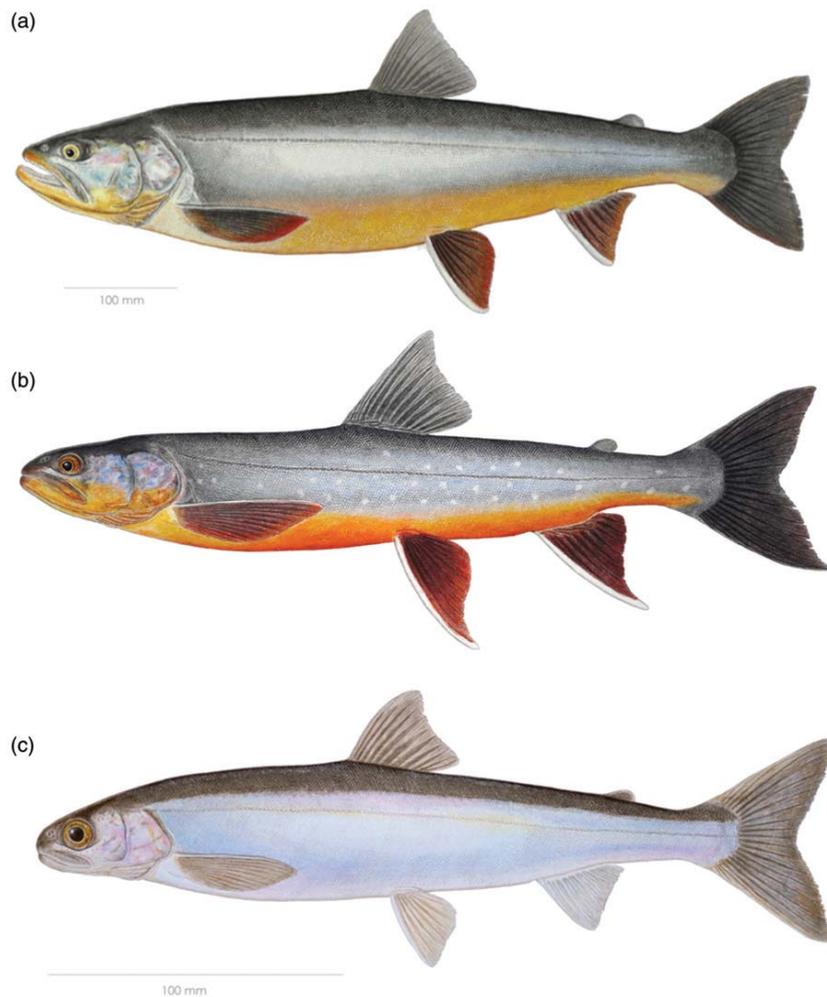


Рис. А7. Три формы арктического гольца из оз. Хейзен. Сверху вниз: крупная хищная (длина по Смитту 650 мм), мелкая (419 мм), возможная карликовая (250 мм). Рисунок Р. Vescei (из Reist *et al.*, 2013).

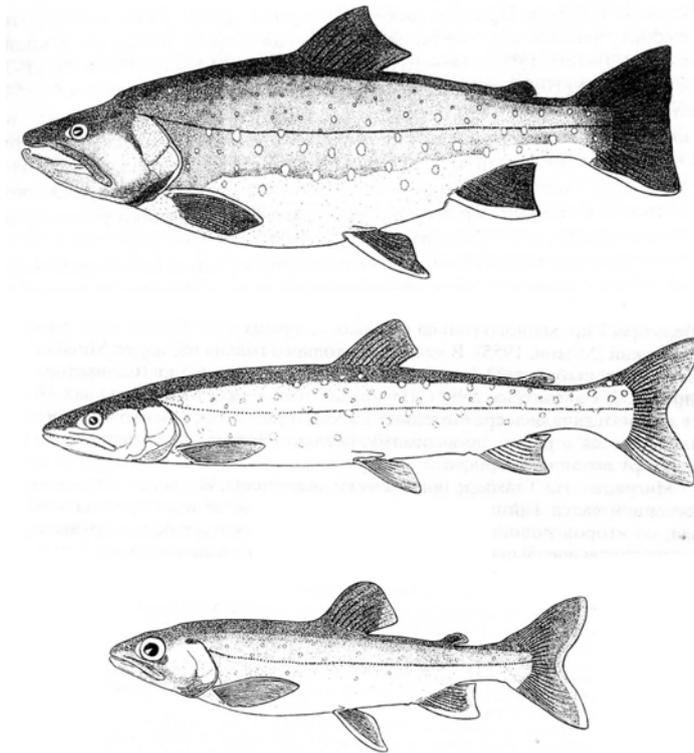


Рис. А8. Формы арктического гольца из водоемов Таймыра. Сверху вниз: голец Дрягина, боганидская паляя, «пучеглазка». Рисунки К.В. Кузищина (из Павлова и др., 1999).

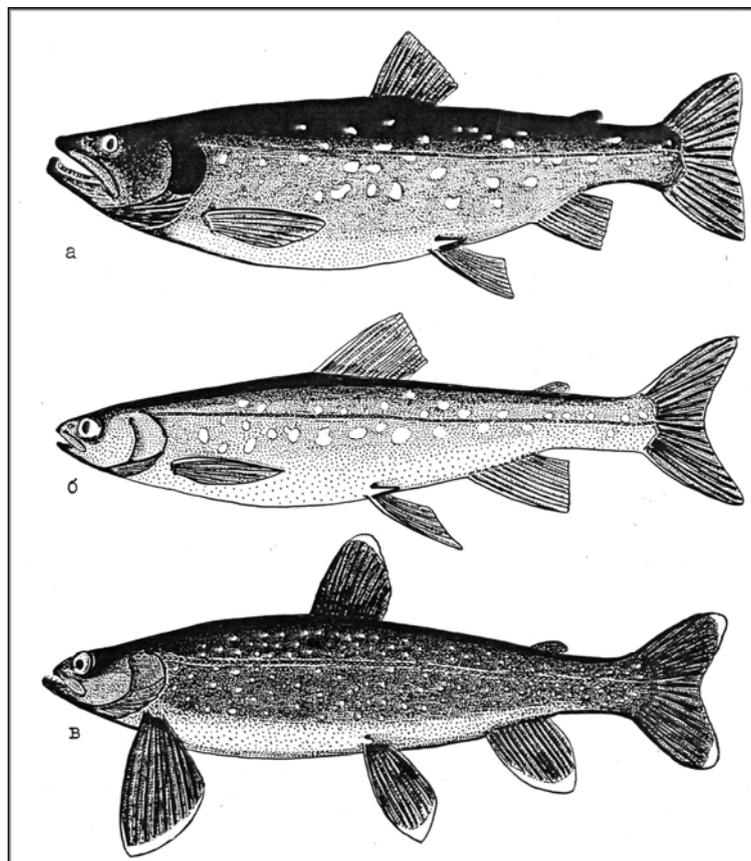


Рис. А9. Гольцы из оз. Эльгыгытгын. а – «боганидская паляя», АС 800 мм, б – малоротая паляя, АС 205 мм, в – длинноперая паляя Световидова, АС 282 мм. Все зрелые самцы. Из: Глубоковский и др. (1993).



Рис. А10. Арктический голец из оз. Фролиха



Рис. А11. Гольцы мелкой формы из оз. Светлинское (фото В.П. Самусенка и А.Л. Юрьева)



Рис. А12. Арктический голец из оз. Амут



Рис. А13. Арктические гольцы из оз. Номама. Вверху - крупная форма, внизу – мелкая.



Рис. А14. Арктический голец из оз. Огиендо-1 (мелкая форма)



Рис. А15. Арктический голец из оз. Огиендо-3 (крупная форма - взрослый экземпляр и молодь)

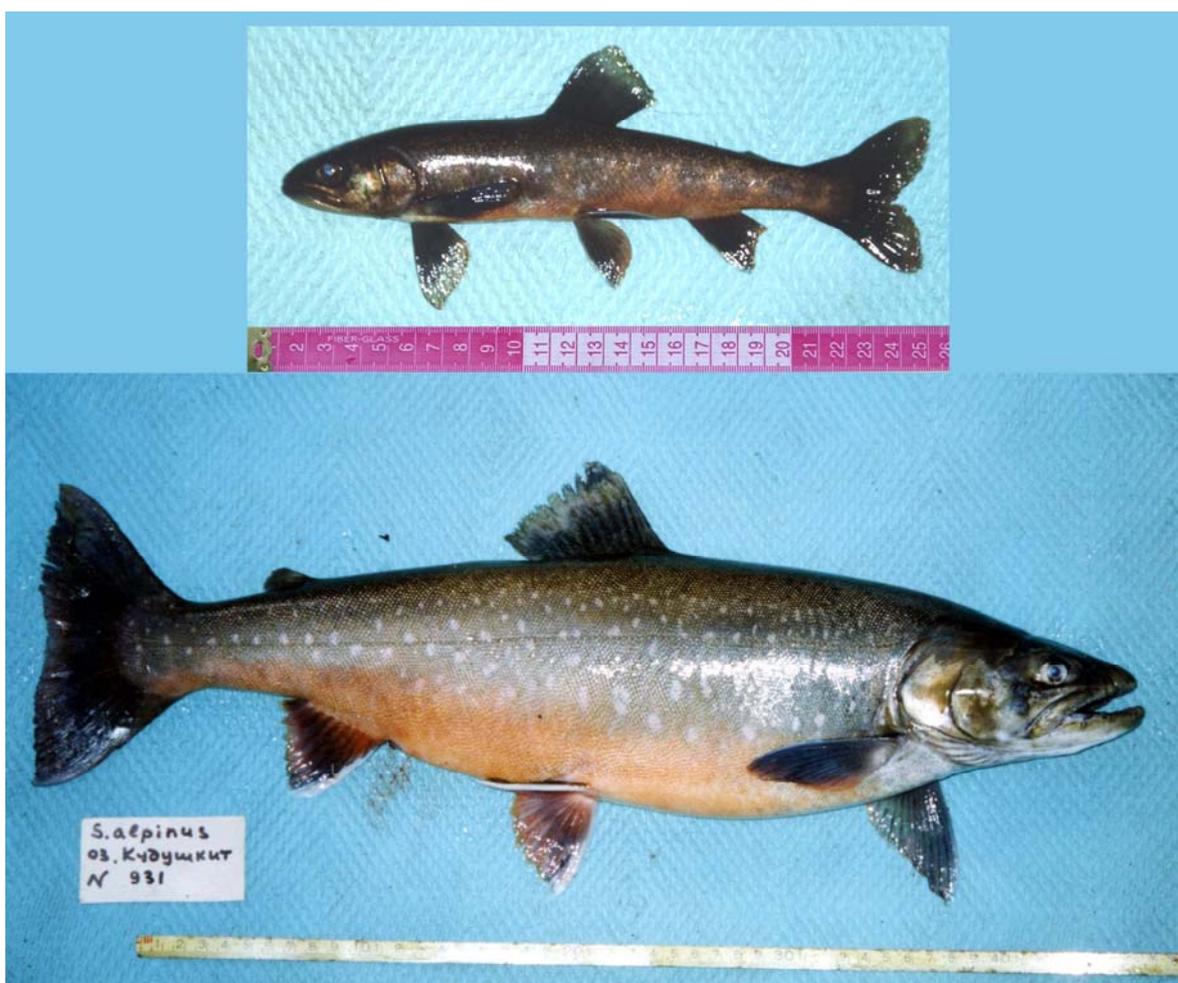


Рис. А16. Арктические гольцы из оз. Кудушкит. Вверху - карликовая форма (один из наиболее крупных экземпляров), внизу - (крупная форма)



Рис. А17. Арктические гольцы из оз. Каларский Даватчан. Сверху вниз: карликовая, мелкая (самка, самец), крупная (самец) форма

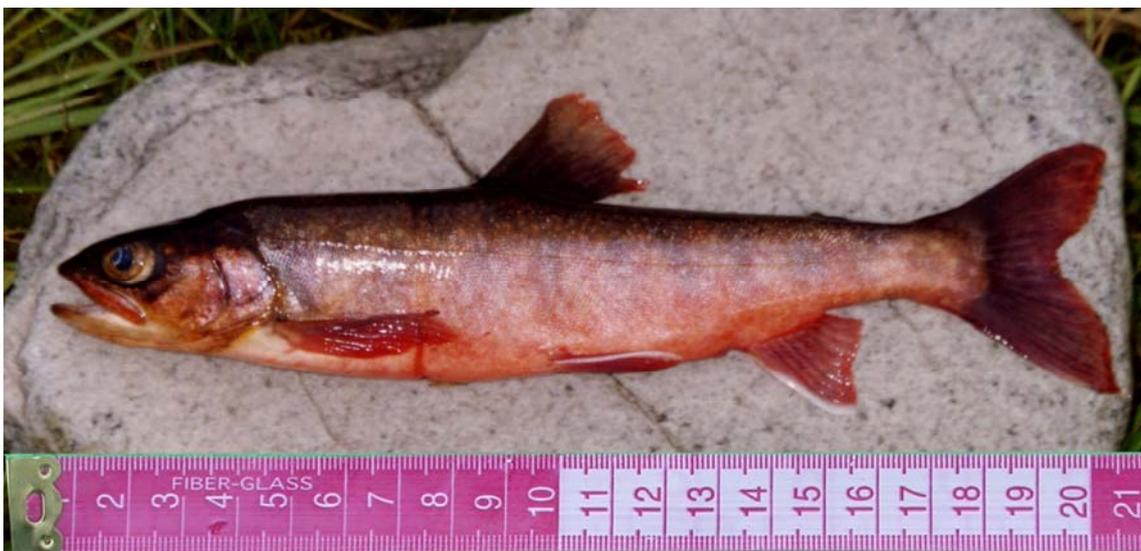


Рис. А18. Арктический голец из оз. Джело (карликовая форма)

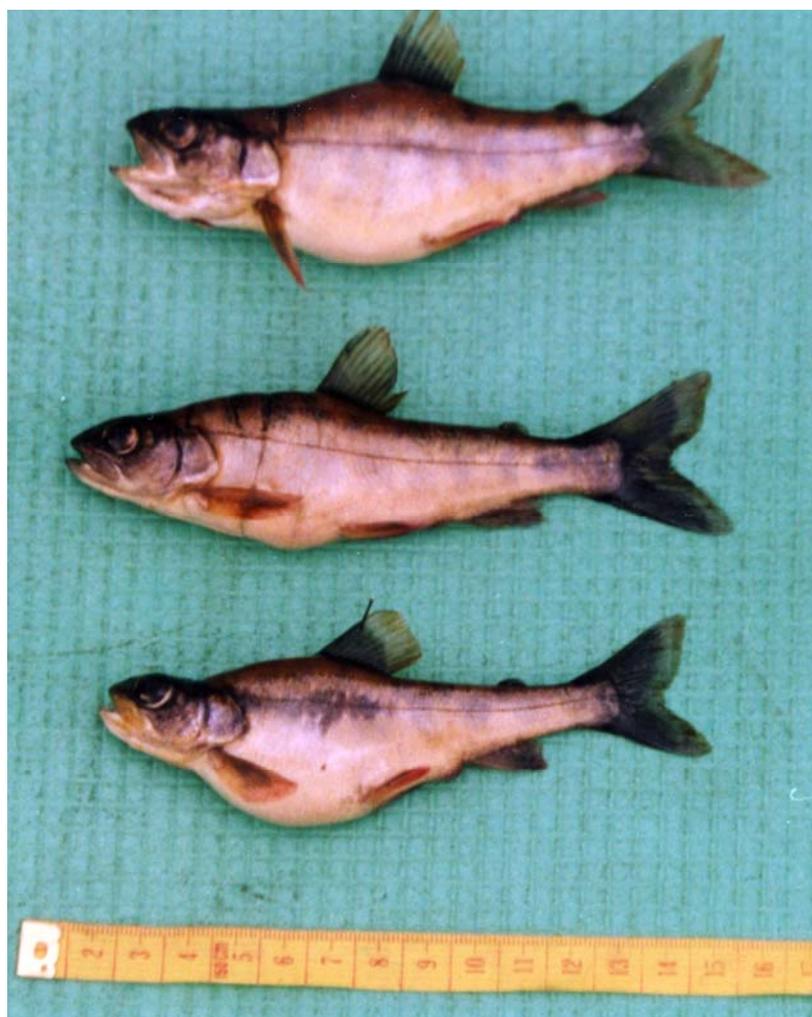


Рис. А19. Арктические голцы карликовой формы из оз. Джело с нарушениями в строении позвоночника



Рис. А20. Арктические гольцы из оз. Леприндокан. Сверху вниз: крупная (2 экз.), мелкая (2 экз.) форма

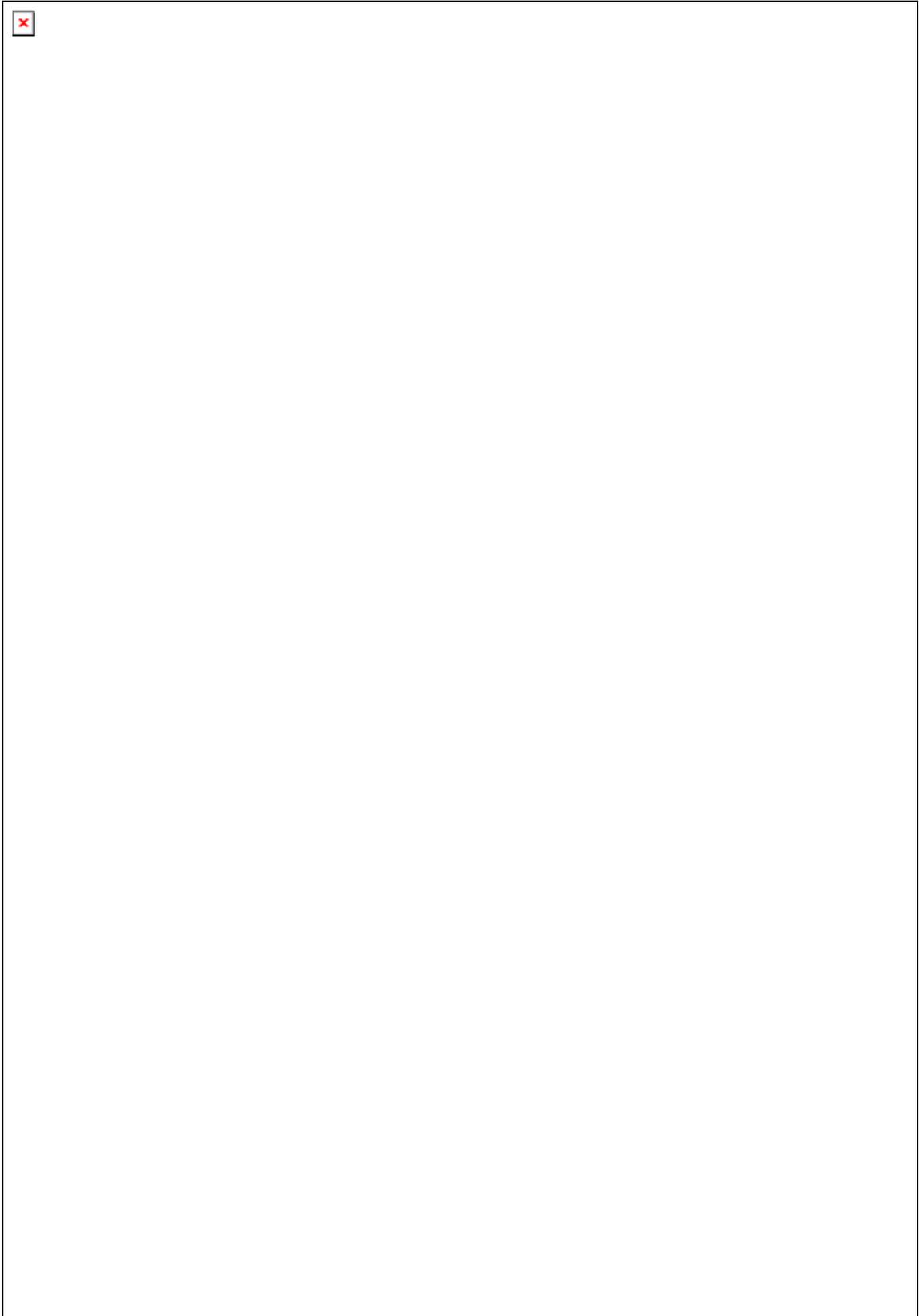


Рис. А21. Арктические гольцы из оз. Бол. Намаракит. Сверху вниз: мелкая форма, самец, мелкая форма, самка, карликовая форма, самец, карликовая форма, самка. Показаны самцы с наиболее развитыми плавниками (Рисунок В. Маслова).



Рис. А22. Арктические гольцы из оз. Бол. Намаракит. Вверху карликовая форма (самец и самка), внизу мелкая форма (самец и самка) Масштаб: 5 см.



Рис. А23. Малек арктического гольца из оз. Леприндокан, выращенный в лаборатории из искусственно оплодотворенной икры. Видна белая окраска верхних частей лучей спинного плавника (как у взрослых гольцов из оз. Бол. Намаракит) (фото М.Ю. Пичугина).

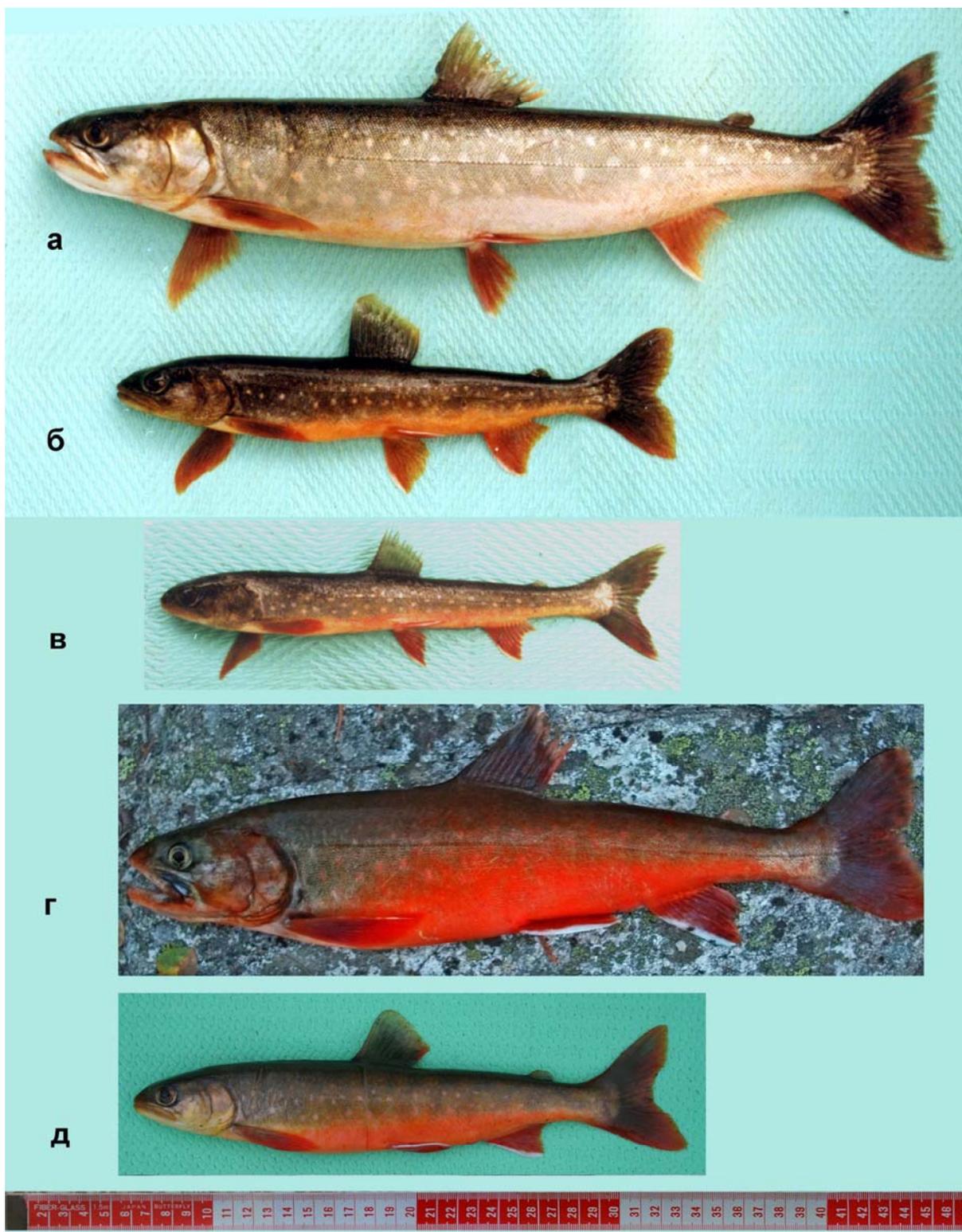


Рис. А24. Арктические гольцы из оз. Падоринское (а, г - крупная форма, б, в, д - мелкая; а-в - 1996 г.; г, д - 2007 г.).



Рис. А25. Арктические гольцы из оз. Даватганда. Вверху – крупная форма, внизу – мелкая.



Рис. А26. Арктические гольцы из оз. Крестаки-1. Сверху вниз: крупная, мелкая и карликовая формы.



Рис. А27. Арктический голец из оз. Соли



Рис. А28. Арктические гольцы из оз. Ирбо (вверху мелкая, внизу крупная форма)



Рис. А29. Арктические гольцы из оз. Амудиса (вверху – крупная, внизу - мелкая форма)

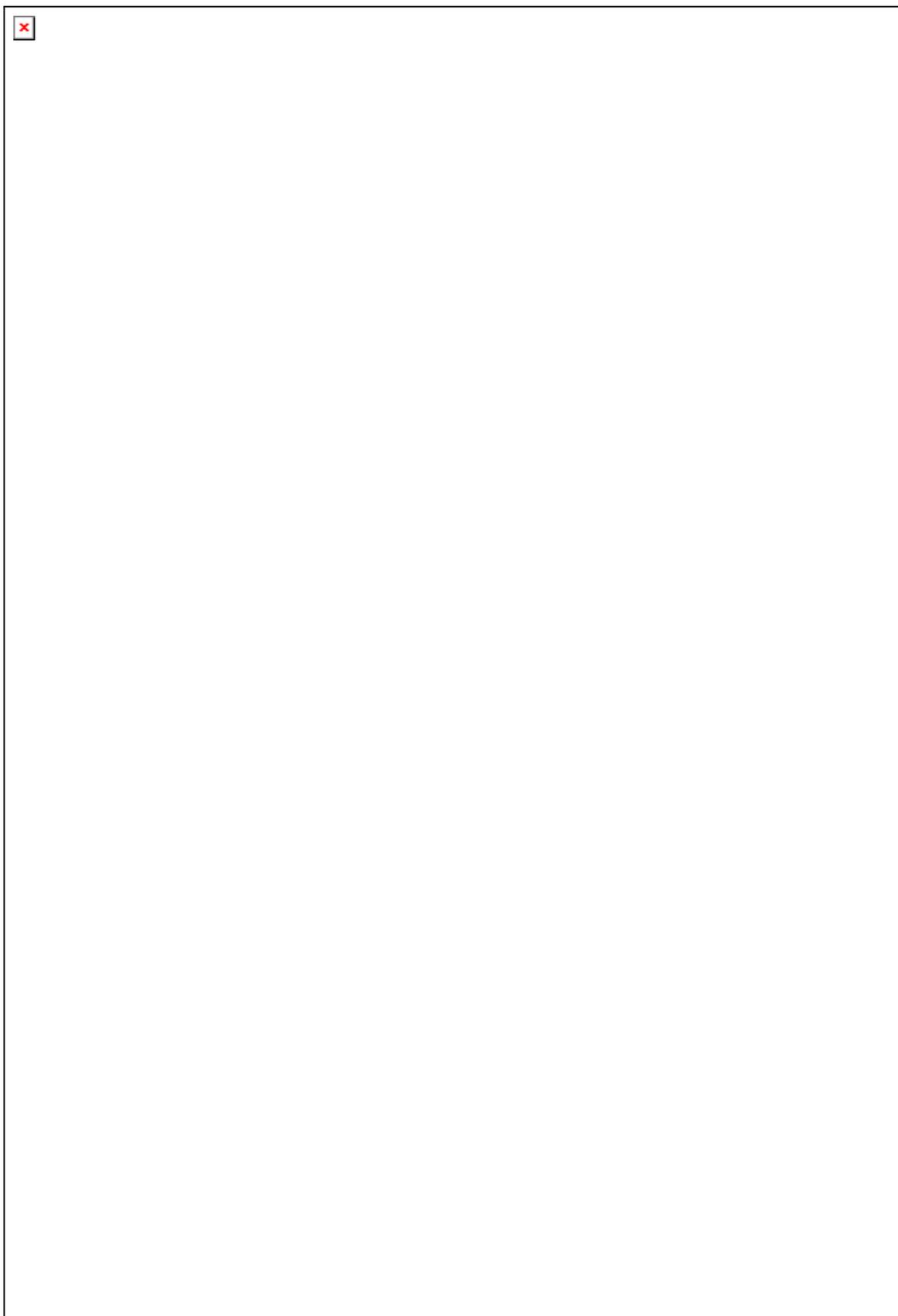


Рис. А30. Арктические гольцы из системы озер Леприндо. а- крупная форма (Мал. Леприндо, текущий самец в брачном наряде); б,в - «мелкая» форма (б - Бол. Леприндо, текущий самец в брачном наряде, в -Мал. Леприндо, зрелая самка); г-ж - карликовая форма, зрелые самцы (г,е -Бол. Леприндо, д,ж -Мал. Леприндо, е,ж - максимальное развитие брачного наряда).

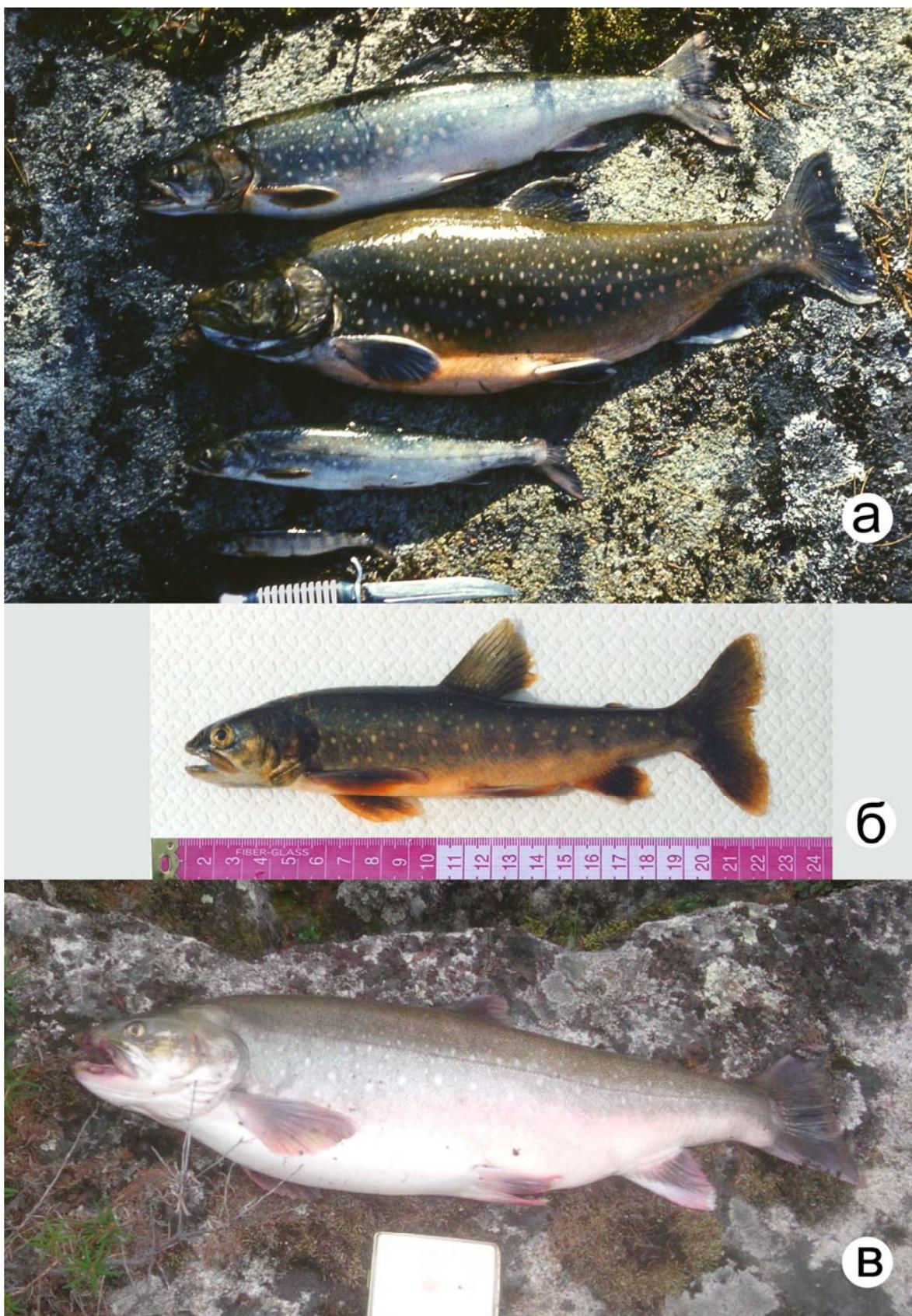


Рис. А31. Арктические гольцы из оз. Гольцовое. а – сверху вниз: крупная форма – незрелый и зрелый самцы, мелкая форма, карликовая форма (1977 г., фото [В.А. Максимова](#)); б – карликовая форма (1996 г.), в – крупная форма (2014 г., фото С. Новикова)



Рис. А32. Арктические гольцы из оз. Кирялта-3 (крупная и мелкая формы,верху) и Кирялта-4 (крупная и мелкая формы,внизу)

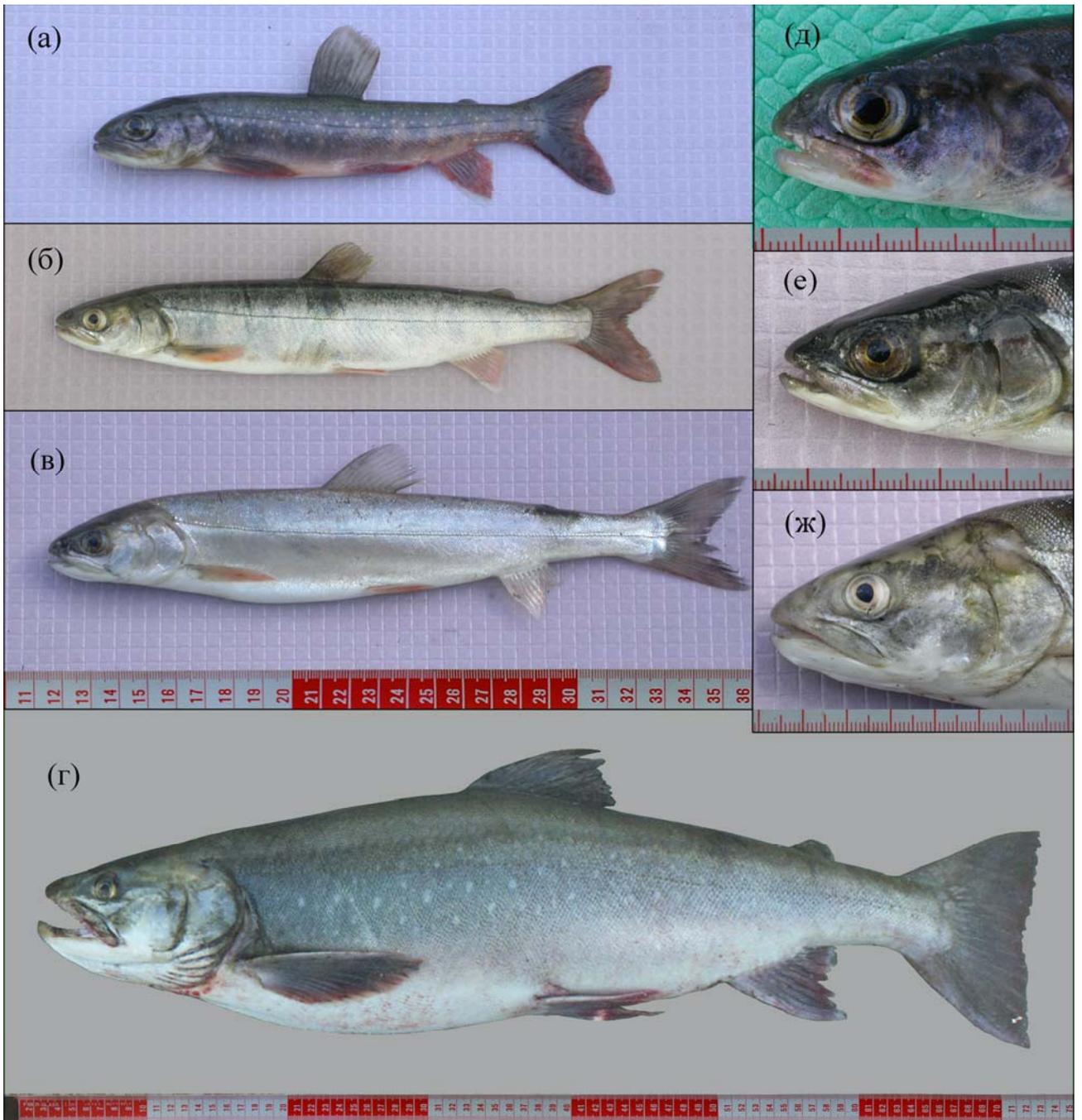


Рис. А33. Три формы арктического гольца из оз. Камканда: (а) карликовая, (б) мелкая, (в) крупная (молодь), (г) крупная (взрослый экземпляр); (д) голова карликовой, (е) мелкой и (ж) крупной формы.



Рис. А34. Арктические гольцы из оз. Лёша. Вверху – крупная форма, внизу – два экземпляра мелкой. Фото В.П. Самусенка



Рис. А35. Арктические гольцы из оз. Североничатское. Сверху вниз: зрелый самец крупной формы, молодь крупной формы, зрелый самец карликовой формы.



Рис. А36. Арктические гольцы из оз. Даватчан. Сверху вниз: крупная и мелкая форма, мелкая и карликовая форма, молодь мелкой и карликовая форма.

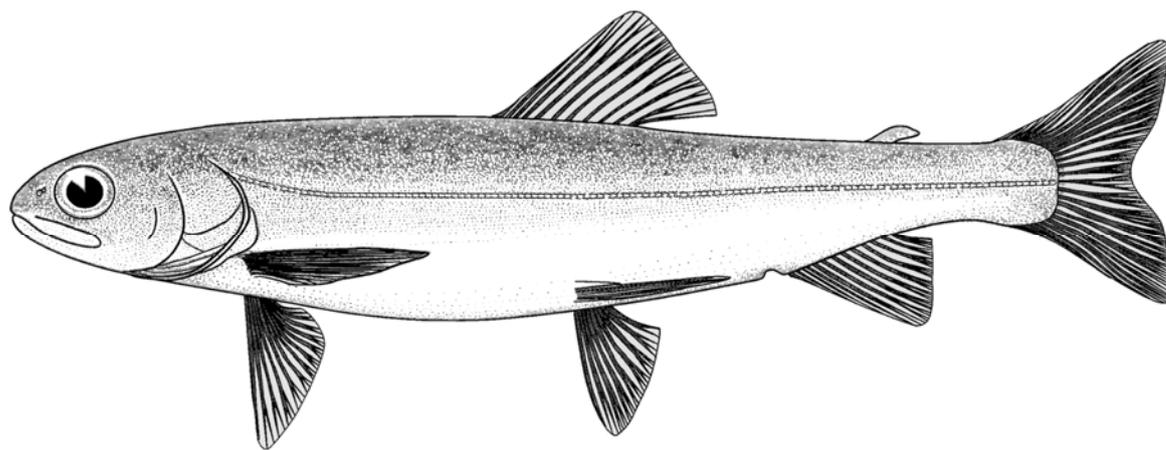


Рис. А37. Карликовый голец из оз. Даватчан.



Рис. А38. Арктические голцы из оз. Токко. Сверху вниз: карликовая, мелкая, крупная форма.



Рис А39. Арктический голец из оз. Усу



Рис. А40. Арктический голец из оз. Джампа-Кюель.

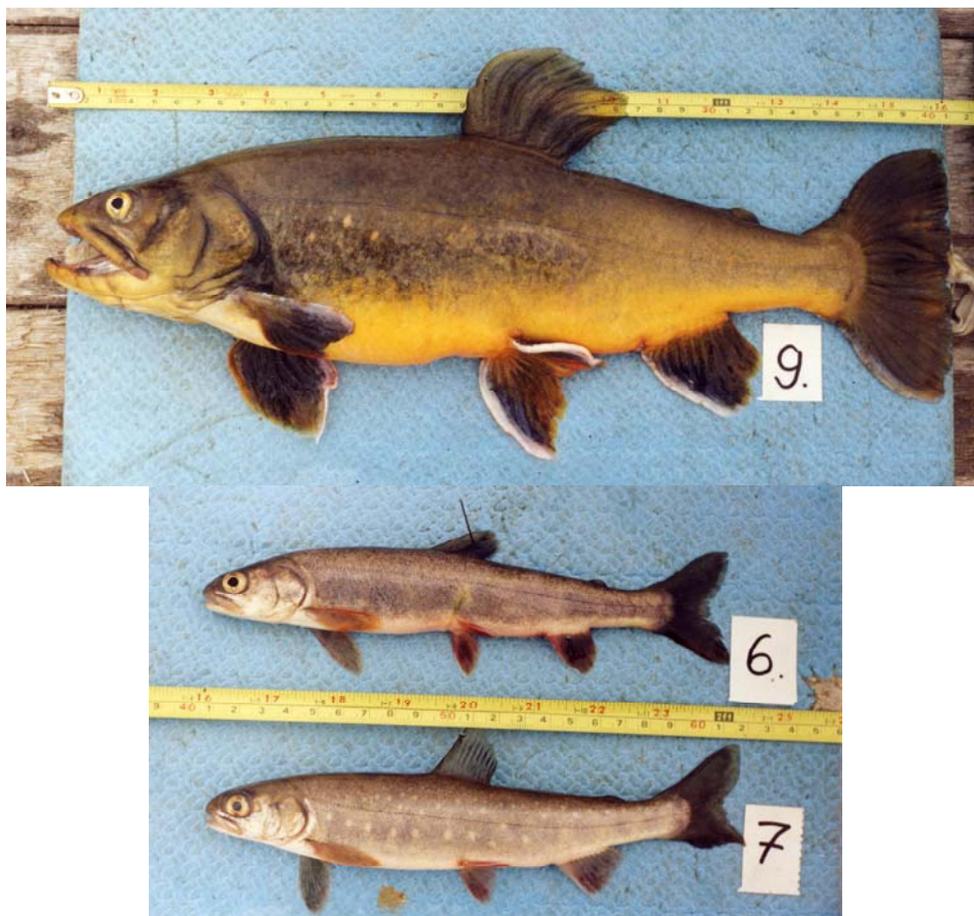


Рис. А41. Арктические гольцы с о-ва Большевик. Вверху – крупная, внизу – карликовая форма (фото О.Л.Макаровой).

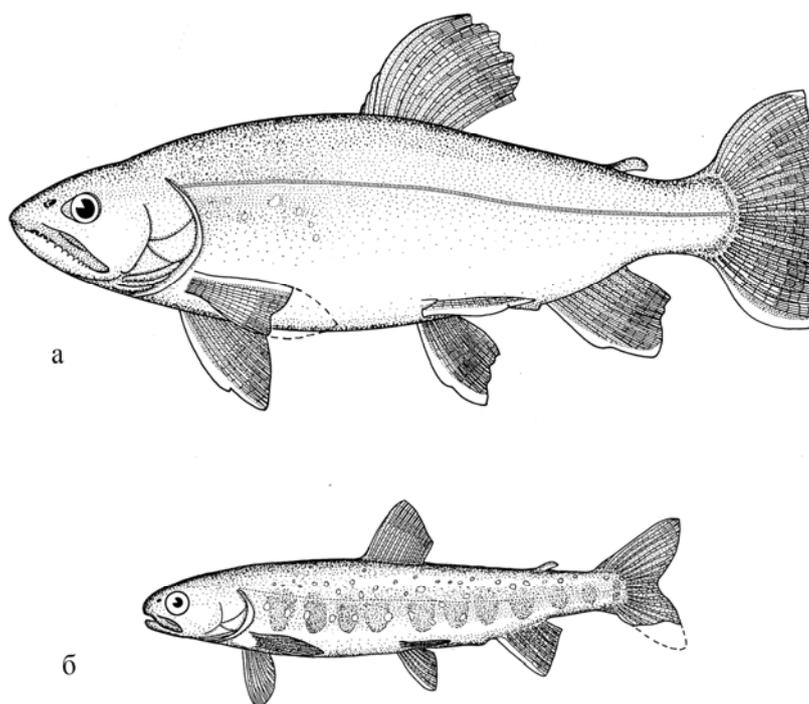


Рис. А42. Арктические гольцы с о-ва Большевик. а – крупная форма (№ 9 на Рис. А39П), б – карликовая форма (№ 7 на Рис. А39П).

ПРИЛОЖЕНИЕ Б. ТАБЛИЦЫ

Таблица Б1. Водоемы Сибири и Северной Америки, в которых собирался материал.

№	озеро/река	коорд с.ш.	инаты в.д.	Регион, бассейн	макс. длина, км	макс. шири на, км	макс. глубин а, м	высота над ур. моря, м	другие виды рыб
Забайкалье									
1	оз. Фролиха	55°26'	110°02'	Фролиха→оз. Байкал	7.8	1.5	80	528.6	ло,щ,п,г,сщ,н,о,ш
2	оз. Светлинское*	55°38'	110°31'	Светлая→Верх. Ангара→оз. Байкал	1.7	0.6	35	1766	г,сг
3	оз. Амут (В-ангарский)	56°31.5'	112°00'	Амутбира→Чуро→Верх. Ангара→оз. Байкал	4.1	0.7	29	936	г,го,сг,по
4	оз. Номама	56°16'	110°16.5'	Номама→Асектамур→Чая	5	0.6	35	1302	ло,х,г,н,по
5	оз. Огиендо-1*	56°18'	110°31.5'	Огиендо→Нюсидек→Чая	0.9	0.5	17	1580±20	г,по
6	оз. Огиендо-3*	56°18'	110°27.5'	Огиендо→Нюсидек→Чая	0.7	0.3	14	1410	х,г,сг
7	оз. Кудушкит*	56°33'	110°37'	Кудушкит→Чая	1	0.3	17	1573	не отмечены
8	оз. Даватчан(Каларский)	56°16.5'	119°39'	Каларский Калакан→Калар→Витим	3	2	46	1250	х,г,сг,по
9	оз. Джелло	56°01.5'	117°11.5'	Джелло→Калар→Витим	1.4	0.3	25	1284	х,сг
10	оз. Леприндокан	56°33'	117°29'	Куанда→Витим	6.6	2.5	25.5	1056	ло,лт,х,г,гл,сг,н,по
11	оз. Бол. Намаракит	56°14.5'	116°57.5'	Куанда→Витим	7	4	43	987	х,гл,сг,о
12	оз. Падоринское	57°08'	115°36'	Лев. Падора→Падора→Витим	1.1	0.3	14	1300±20	х
13	оз. Даватчанда*	56°48'	116°10.5'	Девичанда→Таллаи→Витим	0.8	0.3	23	1174	х,н,по
14	оз. Крестаки-1*	56°50.5'	116°23'	Огородный→Култушная→оз.Орон→Витим	2	0.3	21	1400	не отмечены
15	оз. Ирбо	56°42'	114°21'	Сред. Мамакан→Мамакан→Витим	2.8	0.8	60	1181	х,г,н,по
16	оз. Соли	56°31'	110°56.5'	Соли→Майгунда→Лев. Мама→Мама→Витим	4.6	1.2	48	929	лт,г,о
17	оз. Амудиса	57°01.5'	112°40'	Амудиса→Бол. Конкудера→Конкудера→Витим	2.0	0.9	35	1088	г,сг,н,по
18	оз. Озерное-1*	56°57.5'	112°45'	Озерный→Бол. Конкудера→Конкудера→Мама→Витим	1.0	0.7	-	1252	?
19	оз. Озерное-4*	56°58.5'	112°48.5'	Озерный→Бол. Конкудера→Конкудера→Мама→Витим	0.9	0.6	22	1090	?
20	оз. Леша*	57°09'	119°38'	Олондо→Хани→Олекма	0.25	0.15	11	1300±20	х
21	оз. Камканда	57°05.5'	119°48.5'	Кабакан→Камканда→Хани →Олекма	3.8	0.7	32	1119	(лт),х,г,сг
22	оз. Гольцовое*	56°36.5'	117°25'	оз. Бол. Леприндо→Чара→Олекма	0.8	0.6	25	1100±20	не отмечены
23	оз. Мал. Леприндо	56°36.5'	117°22'	Чара→Олекма	7	1.5	62.5	978	с,х,г,гл,сщ,сг,н,по
24	оз. Бол. Леприндо	56°37'	117°31'	Чара→Олекма	11.5	2.8	64.5	975	ло,т,с,х,щ,п,г,гл,к,сщ, сг, н,о,по
25	оз. Даватчан	56°27'	117°33'	Угаргасса→Лурбун→Чара→Олекма	4.4	1.4	(46)	1101	х,г,гл,н,по
26	оз. Кирылта-3	57°08.5'	119°27'	Кирылта→Курунг-Юрях→Чара→Олекма	2	0.25	25	1360	г,по
27	оз. Кирылта-4	57°06.5'	119°28'	Кирылта→Курунг-Юрях→Чара→Олекма	3.6	0.6	34	1317	х,г,по?
28	оз. Североничатское*	57°48.5'	117°38.5'	оз. Ничатка→Сень→Чара→Олекма	0.7	0.6	25	686	го,сщ,сг
29	оз. Токко	57°11'	119°41'	Токко→Чара→Олекма	1.8	0.4	40.5	1360	г
30	оз. Усу	57°35'	119°50'	Лев. Усу→Усу→Чоруода→Токко→Чара→Олекма	3.4	1.3	20	1023	х,г,сг,н
Таймыр									
31	оз. Круглое	70°05'	87°30'	Пясины	0.6	0.5	>20	~105	?
32	оз. Рысь	70°05'	87°29'	Пясины	1.0	0.4	~10	~105	?
33	оз. Кунгасалах	74°35'	107°15'	Хатангская губа	27	15.5	?	76	?
34	р. Новая	74°16'	109°15'	Хатангская губа					?
Оленекская губа									
35	оз. Баганьтта-Кюель	73°30'	118°07'	Оленекская губа	9.0	5.0	10	6	?

Окончание таблицы Б1.

Бас. Алдана									
36	оз. Сикумэ	63°08'	139°33'	Наледный→Вост. Хандыга→Алдан	0.9	0.4		1330	не отмечены
37	оз. Тунерндэ	63°07'	139°30'	Наледный→Вост. Хандыга→Алдан	3.9	0.45	19	1320	не отмечены
38	оз. Джампа-Кюель	62°45'	137°32'	Тумат→Вост. Хандыга→Алдан	4.0	2.3	36	622	?
Дельта Лены									
39	оз. Гусинка*	72°30.5'	125°05'	Гусиная протока →Оленекская протока	1.2	1.0	6	10	?
40	оз. Булкурка*	72°15'	126°02'	Булкурская протока →Оленекская протока	2.0	1.3	?	9	?
41	оз. Артист	71°14.5'	128°42,5'	Артист-Юряге→Кунга→Хопто-Юряге→губа Буор-Хая	1.0	0.4	?	150	?
Бас. Яны									
42	оз. Улахан-Силян-Кюель	65°18'	130°10'	Протока→оз. Куччугуй-Силян-Кюель→Силян→Дулгалах→Яна	8.1	1.4	>50	759	ло,х,щ,н
43	оз. Лыбалах	66°45'	128°25'	Кюннях-Лыбалах→Бытантай→Яна	10.0	1.0		936	?
44	оз. Кегюлюк	67°52'	130°17'	Безымянный ключ→Улахан-Саккырыр→Бытантай→Яна	2.8	0.6	?	668	?
45	Куранах*	71°21'	134°32'	Куранах→Янский залив	0.7	0.7	10	12	?
Бас. Индигирки									
46	оз. Кобюма-1*	63°13.5'	139°38'	Кобюма→Сунтар→Кюенте→Индигирка	0.5	0.25	?	1260	?
47	оз. Кобюма -1а*	63°16'	139°39'	Кобюма→Сунтар→Кюенте→Индигирка	0.6	0.15	?	1380	?
48	оз. Кобюма -2*	63°27'	140°23'	Слепой→Луговая→Кобюма→Сунтар→Кюенте→Индигирка	1.0	0.8	?	1196	?
49	оз. Урасалах-Кюель	66°01'	141°47'	Безымянный ручей→Кутур→Чибагалах→Индигирка	2.0	0.9	?	930	?
50	оз. Кенгре	66°04'	141°25'	Безымянный ручей→Чибагалах→Индигирка	1.2	0.2	?	830	?
51	оз. Малая Чашка (Часка)	70°36.5'	148°27'	оз. Хатыстах-Лайда→Индигирка	1.5	1.2	?	5	?
Бас. Колымы									
52	оз. Черечень(Прозрачное)	65°06.5'	148°16'	Серечен→Рассоха→Ясачная→Колыма	1.9	0.6	13	794	н
Архипелаг Северная Земля									
53	оз. Безымянное	78°15'	103°00'	о. Большевик	0.75	0.5	?	44	?
Северная Америка									
54	оз. Александра	81°77'	65°53'	о. Элсмир	3.0	1.75	?	?	?
55	р. Беверли	75°07'	107°83'	о. Мелвилл	-	-	-	-	?
56	оз. 103	69°43'	139°60'	Юкон	0.2	0.075	?	100	?
57	р. Каноз	68°60'	138°75'	Юкон	-	-	-	-	?
58	оз. Фрейзер	57°15'	154°10'	Аляска	15	1.5	59	108	?
59	оз. Карлук	57°26'	154°06'	Аляска	19.6	3.2	126	111	?
60	оз. Фладз Понд	44°17'	69°53'	шт. Мэн	2.5	0.9	45	91	?

Примечание. Звездочкой отмечены местные и присвоенные нами названия озер. Под одним названием с номерами приведены близкорасположенные озера в верховьях одной реки, нумерация от верхнего к нижнему. со - сибирский осетр *Acipenser baeri* Brandt, ло - ленок острорылый *Brachymystax lenok* (Pallas), лт - ленок тупорылый *Brachymystax tumensis* Mori, т - таймень *Hucho taimen* (Pallas), с - сиг-пыжьян *Coregonus lavaretus pidschian* (Gmelin), ту - тугун *C. tugun* (Pallas), в - валец *Prosopium cylindraceum* (Pallas), х - байкалоленский хариус *Thymallus arcticus baicalolenensis*, щ - обыкновенная щука *Esox lucius* L., п - плотва *Rutilus rutilus* (L.), е - сибирский елец *Leuciscus leuciscus baikalensis* (Dybowski), я - язь *Leuciscus idus* (L.), г - обыкновенный голянь (L.), гл - голянь Лаговского *Ph. lagowskii* Dybowski, го - озерный голянь *Ph. percunrus* (Pallas), к - серебряный карась *Carassius auratus gibelio* (Bloch), сщ - сибирская щиповка *Cobitis melanoleuca* Nichols, сг - сибирский голец *Barbatula toni* (Dybowski), н - налим *Lota lota* L., о - речной окунь *Perca fluviatilis* L., ер - ерш *Gymnocephalus cernuus* (L.), по - пестроногий подкаменщик *Cottus poecilopus* Heckel, ш - песчаная широколобка *Paracottus kesslerii* (Dybowski). При составлении таблицы, помимо собственных, использованы данные из работ: Кожов, 1942; Томилов, 1954; Пронин, 1967, 1977; Калашников, 1978; Савванитова и др., 1981а; Карасев, 1987; Алексеев и др., 1999, 2000а, 2003; Alekseyev et al., 1999, 2002, 2009; Алексеев, Кириллов, 2001, 2003; Гудков и др., 2003; Самусенок и др., 2006; Пронин и др., 2007, а также информация, предоставленная А.Ф. Кирилловым (СО Госрыбцентра), А.Н. Матвеевым (ИГУ), В.П. Самусенком (ИГУ), Дж.Рейстом (Ун-т Манитобы, Канада).

Таблица Б2. Объем исследованного материала

№	Озеро/река	Месяц, год сбора	Био	Мер	Джт	Пла	Ост	Воз	Пит	Цит	мтДНК	Мс
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
1	Фролиха	VII 1998*, VIII 2009	116	20				101	43		5	80
2	Светлинское	VIII 2004*	196	50+49	33			196	99		23	67
3	Амут (В-ангарский)	VII-VIII 2010	88	32+30	55			88				
4	Номама	VI 1997, 1999	236	20	20		20	86	104		19	31
5	Огиендо-1	VII 1999	94	20	20			69	74		6	
6	Огиендо-3	VI 1997	16	16	14		15	13	15		13	
7	Кудушкит	VIII 1997, VIII 2009	449	47	181		46	391	94		18	158
8	Каларский Даватчан	VIII 2001, VII 2014	439	110+318	422	167		428			39	72
9	Джелло	VIII 2003	123	20+34	20			110			10	
10	Леприндокан	IX 1996, VII 1998*, VIII 1999*, VII 2001, VIII 2005, XI 2014	187	28+22	24	18	23	185	85		19	
11	Бол. Намаракит	IX 1995, VIII 2003	460	100+50	145	238	123	357	117	33	11	107
12	Падоринское	VII 1996, VII 2007	308	30	109	133	20	255	104		9	
13	Даватчанда	VII 1997	163	23	20		20	135	131		13	
14	Крестаки-1	VII 1997	221	61	83	120	52	213	107		25	65
15	Ирбо	VI 1996, VI 2002*	127	24	19	61	20	106	41		8	
16	Соли	VII 1999	19	19	17			19	18		5	
17	Амудиса	VIII 2006	186	29+42	16			181			8	
18	Озерное-1	VIII 2006*	32	25+6	13			32			4	
19	Озерное-4	VIII 2006*	52	25+27	11			49			4	
20	Леша	VII 1997, VI 1999*, VIII 2001*+VIII 2005*, IX, X 2013	175	21	20	33	20	119	100		16	
21	Камканда	VI 2000*, VIII 2001*, VII-VIII 2004, IV, X, XI 2013, IX, XI 2014	829	130+726	855	334		754	166		18	82
22	Гольцовое	X 1995, IX 1996, VI 1997*, VIII 1999*, VII 2008	384	30+30	30	32	50	197	180		13	62
23	Мал. Леприндо	VII 2008, VIII 2010, VII 2013, II 2014, I-III, V-VII, IX, X 2015	230	52	52			230	38		1	63
24	Бол. Леприндо	IX 1996, VII 1998*, VIII 1999*, VII 2001, VIII 2005, VII-IX 2013, VI-X 2015	602	55	55	28	27	536	89		18	68
25	Даватчан	IX 1996, VI 1998*, VII 1999*, VII 2001, VIII 2005, VIII 2011	605	103+98	203	167	70	482	222		21	161
26	Кирылта-3	VI 1999, VI 2000*, VIII 2001*, VIII 2005	335	76+56	163	73		283	77		12	74
27	Кирылта-4	VII 1997, VI 1999, @VI 2000*, VIII 2001*+VIII 2005	377	50+45	173	67	20	295	172		15	99
28	Североничатское	VIII 2000	147	50	25			131	55		14	
29	Токко	VII 1997, VI 1999*, VIII 2001*, VII, IX, X 2013, VIII, XI 2014, VII 2015	630	49	75	110	40	234	210		16	87

Окончание таблицы 2П.

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
30	Усу	2004**, IX 2013	66	10	10			10			10	
31	Круглое	***									2	
32	Рысь	***									4	
33	Кунгасалах	***	-								5	
34	Р. Новая	***									5	
35	Баганытта-Кюель	2004**									1	
36	Тунэрндэ	VII 1999**	425	39		37		67			11	
37	Сикумэ	VII 1999**	83									
38	Джампа-Кюель	**	1	1							1	
39	Гусинка	IX 2004**									9	
40	Булкурка	IX 2004**									3	
41	Артист	**									4	
42	Улахан-Силян-Кюель	III 2001**	41	30	30			35			16	
43	Лыбалах											
44	Кегюлюк	2007**	3	3							3	
45	Куранах	**									8	
46	Кобюма-1	2002,2003***	9	9	9			9			8	
47	Кобюма-1а	2003***	5	5	5			5			5	
48	Кобюма-2	2002**	2	2				1			2	
49	Урасалах-Кюель	2004**	10	10							6	
50	Кенгре	XII 2002, 2004**	6	6	4			6			1	
51	Мал. Чашка	**									11	
52	Черечень	III 2000**	106	51+15	25						5	
53	Большевик	VIII 2000***	9	9	6	9		9				
54	Александра	***									5	
55	р. Беверли	***									5	
56	оз. 103	***									5	
57	р. Каноз	***									5	
58	Фрейзер	***									5	
59	Карлук	***									2	
60	Фладз Понд	***									10	
	Всего		8592	1490+1548	2962	1627	566	6417	2341	33	540	1276

Примечание. Вид анализа: Био - биоанализ, Мер – анализ меристических признаков (после знака + указывается число особей, у которых оценивались только отдельные признаки - число жаберных тычинок и/или пилорических придатков, в оз. Даватчан - также чешуй в боковой линии), Джт – длины жаберных тычинок, Пла - пластических признаков, Ост - остеологических признаков, Воз - возраста и роста, Пит – питания, Цит – цитогенетический анализ, мтДНК – анализ митохондриальной ДНК, Мс – анализ микросателлитов. * - выборки/данные предоставлены В.П. Самусенком и А.Н. Матвеевым (ИГУ), ** - А.Ф. Кирилловым (ЯО Госрыбцентра), *** - другими коллегами (см. гл. 2).

Таблица Б3. Горные и предгорные водоемы Урала и Сибири, в которых обитает арктический голец (за исключением приведенных в табл. Б1).

озеро, река	координаты		Регион, бассейн	макс. длина, км	макс. ширина, км	макс. глубина, м	высота над ур. моря, м	Источник
	С.Ш.	В.Д.						
Урал								
Р.Щугор(?), Кожим, Кось-ю			Печора					Никольский и др., 1947; Берг, 1948
Оз.Озерная-2	64°49'	59°15'	Озерная→Войвож-Сыня→Сыня→Уса→Печора	0.4	0.4		~700	Пономарев, 2009
Оз.Озерная-3	64°50'	59°14.5'	Озерная→Войвож-Сыня→Сыня→Уса→Печора	0.8	0.5		646.5	«
Оз.Озерная-4	64°50.5'	59°14.5'	Озерная→Войвож-Сыня→Сыня→Уса→Печора	0.6	0.4		~640	«
Оз.Безымянное	65°04'	60°06'	Балбанью→Кожим→Кось-ю→Уса→Печора	0.7	0.6		1133.5	«
Оз. «Восьмерка»	65°09'	60°13'	Балбанью→Кожим→Кось-ю→Уса→Печора	1	0.3		~930	«
Оз.Мал. Балбанты	65°09'	60°13'	Балбанью→Кожим→Кось-ю→Уса→Печора	1.5	0.7		~700	«
Оз.Бол. Балбанты	65°12.5'	60°14'	Балбанью→Кожим→Кось-ю→Уса→Печора	1.7	0.6		654	«
Оз.Падежа-Гы	65°11'	60°03'	Падежа-Вож→Лимбекою→Кожим→Кось-ю→Уса→Печора	3	0.6		694	«
Оз.Хамбалты	65°18'?	59°54'?	Хамболью→Лимбекою→Кожим→Кось-ю→Уса→Печора?	0.7?	0.3?		737.8?	«
Оз.Форельное	65°16'	59°55'	Алькешпор→Лимбекою→Кожим→Кось-ю→Уса→Печора	1.3	0.5		757.4(841?)	«
Оз.Индысей-1	65°15'	59°40'	Индысей→Кось-ю→Уса→Печора	0.15	0.1		~620	«
Оз.Индысей-2	65°15.5'	59°40.5'	Индысей→Кось-ю→Уса→Печора	0.2	0.15		~580	«
Оз.Нидысей	65°15.5'	59°41.5'	Нидысей→Кось-ю→Уса→Печора	0.1	0.1		~660	«
Оз.Безымянное	64°53'	59°46'	Бол. Вангыр→Вангыр→Кось-ю→Уса→Печора	0.6	0.6		886.3	«
Оз.Пономаревское	?	?	Вангыр→Кось-ю→Уса→Печора?	?	?			«
Оз.Усваты	67°44'	66°01'	Мал.Уса→Уса→Печора	4	0.5		245.4	«
Озера в р-не оз. Усваты			Мал.Уса→Уса→Печора					«
Оз. Бол. Щучье	67°53'	66°20'	Бол. Щучья→Щучья→Обь	12.5	1		165	Амстиславский, 1976
Путорана								
Оз.Кета	68°41'	90°26'	Рыбная→Норильская→оз.Пясино→Пясино	96	13.3	180	93	Савваитова и др., 1980
Оз.Собачье	69°02'	91°15'	Муксун→оз.Глубокое→Глубокая→оз.Мелкое→Норильская→оз.Пясино→Пясино	46	3.7	162	69	Павлов и др., 1994
Оз.Глубокое	69°16'	90°10'	Глубокая→оз.Мелкое→Норильская→оз.Пясино→Пясино	44.5	6	185	53	Савваитова и др., 1980
Оз.Мелкое	69°22'	89°15'	Норильская→оз.Пясино→Пясино	44	12	25	50	Логашев, 1940; Савваитова и др., 1980
Оз.Капчук (Пясинский)	69°32'	90°53'	Оз.Лама→оз.Мелкое→Норильская→оз.Пясино→Пясино	11.7	3.0		55.7	Савваитова и др., 1980
Оз.Лама	69°33'	90°15'	оз.Мелкое→Норильская→оз.Пясино→Пясино	82	13	254	53	Белых, 1940; Савваитова и др., 1980
Оз.Хантайское	68°17'	90°30'	Хантайка, Енисей	110	18	420	73	Савваитова, Смольянов, 1967; Романов, 1983 а,б
Оз.Курейка (Усть-Ундэ) =Эндэ?	67°50'	92°55'	Курейка→Енисей	28	0.8		214	Сиделев, 1981; Пармузин, 1981
Оз.Анама	67°50'	94°40'	Курейка→оз.Дюпкун→Курейка→Енисей	50	1.7	120	217	«
Оз.Виви			Ниж.Тунгуска→Енисей	88.5	5.5	192	256	«
Оз.Някшингда	66°52'	93°30'	Оз.Ниж.Агата→оз.Северное→Северная→Ниж.Тунгуска→Енисей	26.5	8.5	107	272.2	«
Оз.Верх. Агата	67°00'	92°20'	Оз.Ниж.Агата→оз.Северное→Северная→Ниж.Тунгуска→Енисей	29.2	2.5	111	219	«
Оз.Ниж. Агата	67°10'	92°52'	оз.Северное→Северная→Ниж.Тунгуска→Енисей	56	4.3	161	219	«

Окончание таблицы Б3.

Оз. Эпекли	67°27'	92°30'	оз. Северное→Северная→Ниж. Тунгуска→Енисей	15	1.9	53	211.6	«	
Оз. Северное	67°19'	92°25'	Северная→Ниж. Тунгуска→Енисей	38	3.1	132	201	«	
Оз. Харпича	68°42'	96°50'	Котуй→оз. Дюпкун→Котуй→Хатанга	22.6	1.7	160	481	«	
Оз. Люксина	68°20'	97°30'	Котуй→оз. Дюпкун→Котуй→Хатанга	18	1.6		399	«	
Оз. Дюпкун (Котуйский)	68°02'	98°30'	Котуй→Хатанга	31	4.6	142	388	«	
Оз. Аян	69°10'	94°00'	Аян→Хета→Хатанга	55	3.2	256	470	«	
Оз. Ессей	68°26'	102°25'	Сикэй Сээн(Сикасян)→Котуй→Хатанга	24	17.5		266	Берг, 1948	
Бас. Яны									
Оз. Индеркей	64°41'	132°18'	Отго Сала→Дулгалах→Яна	4	1		932	интернет ¹⁾	
Бас. Индигирки									
Оз. Лабынкыр	62°30'	143°36'	Лабынкыр→Туора-Юрях→Индигирка	14.3	4.1	53(80)	1011	Кириллов, 1972	
Оз. Каскад	65°36,5'	142°51'	Кюеллях-Мустах→Индигирка	2.4	1.7		931	интернет ²⁾	
Бас. Колымы³⁾									
Оз. Дарпир	64°09'	147°59'	Дарпир-Сиен→Дарпир-Юрях→Улахан-Нагаин→Рассоха→Колыма	10	1	80	820	Шапошникова, 1971	
Оз. Джульетта	61°11'	153°56'	Озерный→Джугаджака→Килгана→Бол. Купка→Буюнда→Колыма	0.1	0.1		~850	Радченко, 2003; Гудков и др., 2003	
Озера в р-не оз. Джульетта			Озерный→Джугаджака→Килгана→Бол. Купка→Буюнда→Колыма					Гудков и др., 2003	
Оз. Макси	61°15'	154°25'	Лев. Макси→Макси→Джугаджака→Килгана→Бол. Купка→Буюнда→Колыма	5	1		770	Радченко, 2003; Гудков и др., 2003	
Озера в верховьях рек Тенке, Эльгенья, Берелех			Колыма					Скопец, 1994	

¹⁾ http://sodis-camp.ru/disp?s=fishing_one&id=108399261 ²⁾ <http://yamkan.livejournal.com/2770.html>

³⁾ Систематическое положение гольцов не установлено. Возможно, *S. taranetzi*.

Примечание. Координаты, размеры и высота ряда озер определены по топографическим картам.

Таблица Б4. Длина и масса арктического гольца разного возраста из оз. Фролиха

Воз- раст	Самцы					Самки					Оба пола		
	lim	M	m	σ	n	lim	M	m	σ	n	M	m	σ
Длина тела по Смитту (мм)													
3	147-166	157			2	150-167	158	4.9	8.51	3	158	4.1	9.07
4		168			1						168		
5	262-265	264			2						264		
6	275-320	293	7.1	17.4	6	291-323	309	5.5	13.59	6	301	5.0	17.16
7	290-380	327	6.7	24.13	13	315-363	336	3.8	13.55	13	332	3.9	19.75
8	321-407	363	7.3	23.23	10	312-351	334	3.5	11.96	12	347	4.9	22.83
9	330-425	375	7.9	28.34	13	318-367	343	6.9	18.28	7	364	6.5	29.23
10	355-406	372	16.8	29.16	3	330-360	345			2	361	12.3	27.6
11		401			1	317-391	361	22.5	38.94	3	371	18.8	37.56
12		418			1		415			1	417		
Масса тела (г)													
3	31-46	39			2	31-44	36	4.0	7.00	3	37	3.3	7.38
4		40			1						40		
5	206-243	225			2						225		
6	213-450	294	38.5	94.2	6	260-355	302	16.5	40.32	6	298	20.0	69.24
7	273-516	357	20.9	75.40	13	293-460	371	13.7	49.46	13	364	12.3	62.88
8	315-653	478	30.8	97.37	10	319-475	381	13.6	47.02	12	425	18.7	87.70
9	356-688	508	36.9	133.1	13	305-530	398	30.5	80.69	7	469	28.4	127.1
10	416-585	491	49.7	86.09	3	325-407	366			2	441	43.0	96.09
11		590			1	304-713	481	121.3	210.1	3	508	90.0	180.0
12		675			1		700			1	688		

Примечание. lim - пределы варьирования, M - среднее, m – ошибка среднего, σ - среднее квадратическое отклонение, n – число особей.

Таблица Б5. Питание арктического гольца из озер Забайкалья (% сырой массы пищевого комка)

Озеро	Форма гольца	месяц	n	%п. ж	Пищевой компонент					
					1	2	3	4	5	6
Фролиха	L	VII	43		3.1	0.5	4.5	0.1	91.8	<0.1
Светлинское	D	VIII	35		75.6	14.0	4.9	1.9	0	3.6
	S	VIII	64		74.6	8.9	5.7	1.1	9.3	0.4
	S	VI	59	3.4	0.1	65.9	28.5	0.2	4.6	0.7
Номама		VII	45	0	10.9	63.4	15.2	3.9	6.4	0.2
	S	VII	74	0	11.2	26.9	6.0	33.5	22.3	0.1
Огендо-1	S	VII	74	0	11.2	26.9	6.0	33.5	22.3	0.1
Огиендо-3	L	VI	15	0	2.6	0.6	0.3	-	95.9	0.6
Кудушкит	D	VIII	36	27.8	63.7	4.4	31.2	0.7	-	-
	L(<37см)	VIII	50	6.0	3.2	16.3	58.9	2.5	17.8	1.3
	L(>37см)	VIII	8	0	-	-	3.8	<0.1	96.2	-
Соли	S	VII	18	5.6	33.6	10.0	8.3	23.5	24.1	0.5
Ирбо	S	VII	37	2.7	14.3	1.9	40.8	0.1	42.9	-
	L	VII	4	0	-	-	99.6	0.4	-	-
Падоринское	S	VI	100	0	<0.1	22.1	7.6	0.1	14.3	55.9 ²⁾
	L	VI	4	0	-	<0.1	1.4	-	98.1	0.4
Даватчанда	S	VII	128	0	9.5	12.1	53.2	1.5	23.5	0.2
	L	VII	3	0	-	0.4	8.6	-	90.5	0.5
Крестаки-1	D	VII	30	6.7	19.5	62.3	15.1	2.8	0.1	0.2
	S	VII	54	3.7	8.2	11.4	34.6	39.4	6.3	0.1
	L	VII	23	17.4	-	9.8	4.6	1.7	84.0	-
Б. Намаракит	D	IX	73	37.0	99.5	0.4	-	-	-	0.1
	S	IX	44	0	90.8	8.6	<0.1	-	0.6	-
Леприндокан	S	VII	7	0	99.8	<0.1	0.2	-	-	-
		VIII	63	1.6	83.1	0.4	-	-	14.5	2.0
		IX	15	6.7	99.4	-	-	-	-	0.6
	D	VII(1998)	15	46.7	98.9	0.7	-	-	-	0.4
Б.Леприндо		VII(2001)	39	59.0	39.3	18.7	21.0	-	-	21.0
		VIII	15	6.7	99.8	0.2	-	-	-	-
		IX	20	10.0	100	-	-	-	-	-
М. Леприндо	D	VIII	38	34.2	95.3	3.6	1.1	-	-	-
Б.,М. Леприндо	“S”	VII-IX	5	20.0	-	-	0.4	-	99.6	-
Гольцовое	D	VI	50	6.0	<0.1	7.6	91.9	0.5	-	<0.1
		VII	29	34.5	4.8	28.3	14.4	37.8	14.7 ¹⁾	-
		VIII	29	41.4	94.5	2.9	<0.1	-	2.5	0.1
		IX	44	22.7	41.0	0.3	<0.1	-	-	58.8 ³⁾
		X	28	3.6	83.0	12.9	-	-	-	4.1
Североничатское	D	VIII	26	13.0	51.5	17.8	-	-	30.7 ¹⁾	-
	L	VIII	29	0	0.5	0.5	0.1	-	98.7	0.2
Даватчан	D	VI	18	22.2	68.2	15.5	-	-	-	16.3 ⁴⁾
		VII	22	0	67.2	32.8	-	-	-	-
		IX	46	4.3	10.2	88.3	-	-	-	1.47
	S	VI	15	0	93.7	1.0	5.2	0.1	-	-
		VII	43	4.7	85.8	1.6	6.2	6.4	-	-
		IX	56	8.9	72.1	0.1	-	-	27.7	0.1
Кирылта-3	L	VI-IX	22	9.1	<0.1	-	1.1	<0.1	98.9	0.1
	S	VI	75	0	34.5	8.0	57.1	0.4	<0.1	-
	L	VI	2	0	0.1	-	-	-	99.9	-

Окончание таблицы Б5.

Кирылга-4	S	VI	45	0	32.3	0.42	59.5	0.1	7.6 ¹⁾	0.1
		VII	117	0.9	90.7	5.4	3.0	0.8	-	0.1
	L	VI, VII	10	0	-	<0.1	0.2	-	99.8	-
Леша	S	VI	65	6.2	11.3	61.3	17.9	0.6	5.1	3.8
		VII	28	0	9.6	31.5	21.5	0.1	24.5	12.8
		VIII	7	0	31.5	4.6	15.7	0.3	47.9	-
Токко	D	VI	44	0	15.5	13.1	69.5	0.5	0.4	1.0
		VII	16	0	1.43	23.6	75.0	-	-	-
		VIII	14	14.3	1.8	40.4	0.2	-	53.4 ¹⁾	4.2
	S	VI	28	0	-	5.2	64.2	2.7	27.8	0.1
		VII	67	0	0.3	1.4	52.0	6.1	28.7	11.5
		VIII	32	5.2	<0.1	<0.1	84.7	0.3	14.8	0.2
L	VI, VII	9	11.1	-	0.1	7.3	0.7	91.9	<0.1	
Камканда	D	VII-VIII	44	2.3	0.4	50.2	32.4	16.9	-	0.2
		IV	16	0	0.2	99.8	-	-	-	-
	S	VII-VIII	49	0	58.2	1.2	23.5	17.1	-	-
		IV	35	2.9	99.3	0.07	-	-	-	-
	L	VII-VIII	19	26.3	<0.1	0.1	2.7	-	97.2	-
		IV	3	66.7	-	-	-	-	100.0	-

¹⁾ одна рыба в одном желудке; ²⁾ в основном, икра хариуса; ³⁾ в основном, икра арктического гольца (шел нерест); ⁴⁾ детрит

Примечание: n, число исследованных желудков; % п.ж. – процент пустых желудков; D,S,L – карликовая, мелкая и крупная формы гольца. Пищевые компоненты: 1 – планктон, 2 – бентос, 3 – имаго, субимаго и куколки амфибиотических насекомых; 4 - наземные насекомые и паукообразные; 5 – рыба, 6 – прочее. По Akekseyev et al., 2002, 2013; Самусенок и др., 2006; Алексеев и др., 2014.

Таблица Бб. Длина (мм) арктических гольцов разного возраста из оз. Светлинское

Воз- раст	Самцы					Самки					Оба пола		
	lim	M	m	σ	n	lim	M	m	σ	n	M	m	σ
Карликовая форма													
1		81			1		78			1	80		
2		114			1		89			1	103	7.16	12.40
3	98-127	113	1.60	7.69	23	96-134	112	2.19	9.80	20	112	1.32	8.63
4	112-138	125	5.4	10.89	4	99-150	129	2.02	10.72	22	129	2.08	10.6
5	117-162	133	5.16	14.59	8	128-149	138	4.02	8.99	5	135	3.49	12.59
6	116-149	132	5.54	13.56	6	120-158	138	7.31	16.36	5	135	4.35	14.44
7	135-152	140	3.97	7.93	4	134-164	150	5.03	11.24	5	146	3.58	10.74
8	125-156	143	9.29	16.09	3	145-164	151	3.35	7.50	5	148	4.03	11.4
9		189			1	142-160	153	3.37	7.53	5	159	6.57	16.09
10							138			1	138		
11							150			1	150		
12							195			1	195		
13							153			1	153		
15							183			1	183		
Мелкая форма													
3	144-152	148			2						148		
4	180-184	182			2	161-183	172			2	177	5.32	10.65
5													
6		251			1						251		
7	233-270	252			2	245-254	250			2	251	7.80	15.59
8		250			1		281			1	266		
9		275			1		264			1	270		
11		271			1		306			1	289		
12		319			1	298-320	307	4.99	9.98	4	309	4.61	10.30
13	276-344	313	19.81	34.31	3	305-313	309			2	311	10.96	24.51
14	335-349	342			2	285-318	301	3.53	11.72	11	307	5.30	19.11
15	324-381	345	7.72	20.43	7	306-350	325	13.13	22.74	3	339	6.99	22.10
16		334			1	315-348	332			2	332	9.56	16.56
17		367			1	300-359	325	9.95	24.38	6	331	10.32	27.30
18	332-356	341	7.69	13.32	3		343			1	341	5.47	10.94
19		339			1						339		
20	357-380	369			2						369		
22		364			1						364		

Примечание. Разделение гольцов карликовой и мелкой форм в возрасте 1-4 года проведено приблизительно; длина рыб в возрасте 1-5 лет (4, 5 лет – у части особей) оценивалась по фиксированным формалином экземплярам и корректировалась (см. пояснения в тексте). Обозначения как в табл. Б4.

Таблица Б7. Масса тела (г) арктических гольцов разного возраста из оз. Светлинское

Воз- раст	Карликовая форма															Мелкая форма (оба пола)					
	Самцы					Самки					Оба пола										
	lim	M	m	σ	n	lim	M	m	σ	n	lim	M	m	σ	n	lim	M	m	σ	n	
1		3.7			1		5.9			1	4-6	4.8			2						
2		10.3			1		4.8			1	5-10	7.4	1.59	2.75	3						
3	7-15	10.3	0.39	1.89	23	5-20	10.2	0.86	3.83	20	5-20	10.3	0.43	2.83	43	21-24	22.8				2
4	15-20	16.5	1.31	2.61	4	9-25	16.3	0.86	4.03	22	9-25	16.3	0.75	3.80	26	31-48	41.3	5.72	11.43		4
5	14-28	19.0	1.61	4.54	8	17-29	21.2	2.01	4.49	5	14-29	19.8	1.24	4.48	13						
6	13-28	19.7	2.37	5.80	6	17-28	22.0	2.39	5.35	5	13-28	20.7	1.64	5.45	11		130				1
7	20-31	23.5	2.3	4.59	4	21-37	28.5	2.79	6.23	5	20-37	26.3	1.95	5.85	9	107-158	128	11.1	22.25		4
8	18-34	25.9	4.85	8.40	3	25-30	28.1	0.89	2.00	5	18-34	27.3	1.72	4.86	8						
9		56.8			1	22-38	29.8	2.62	5.86	5	22-57	34.3	4.98	12.19	6	139-172	156				2
10							19.2			1		19.2			1						
11							31.6			1		31.6			1	149-217	183				2
12							55.0			1		55.0			1	238-259	249				2
13							32.5			1		32.5			1	148-307	237	46.9	81.30		3
14																	337				1
15							53.4			1		53.4			1	244-335	288	15.9	35.62		5
16																	293				1
17																216-338	260	30.9	61.77		4
18																273-372	308	37.6	65.05		3
19																	343				1
20																266-406	336				2

Примечание. Разделение гольцов карлковой и мелкой форм в возрасте 1-4 года проведено приблизительно; масса рыб в возрасте 1-5 лет (4, 5 лет – у части особей) оценивалась по фиксированным формалином экземплярам. Обозначения как в табл. Б4.

Таблица Б8. Длина и масса арктического гольца разного возраста из оз. Амут

Воз- раст	Самцы					Самки					Оба пола		
	lim	M	m	σ	n	lim	M	m	σ	n	M	m	σ
Длина тела по Смитту (мм)													
3		137			1	145-159	151	4.1	7.10	3	148	4.6	9.22
4		166			1	175-192	182	3.7	7.41	4	179	4.3	9.53
5	200-245	218	13.6	23.63	3	190-225	207	6.3	14.10	5	211	5.8	16.37
6	230-303	274	9.5	26.74	8	200-310	251	19.1	42.61	5	265	9.4	34.04
7	238-345	307	10.4	35.88	12	212-335	284	8.9	32.03	13	295	6.9	34.47
8	267-362	327	9.3	29.36	10	320-355	342	10.9	18.93	3	330	7.6	27.39
9	355-367	361			2		340			1	354	7.8	13.53
10	320-475	378	26.4	59.01	5		360			2	373	18.5	48.95
11		362			1		370			1	366		
12		475			1		450			1	463		
13		483			1	350-435	393			2	423	38.9	67.35
14							390			1	390		
Масса тела (г)													
3		21			1	23-33	27	3.0	5.13	3	26	2.6	5.25
4		35			1	41-53	47	2.6	5.20	4	44	3.1	6.83
5	68-136	91	22.7	39.26	3	54-95	73	6.9	15.40	5	80	8.6	24.22
6	108-236	178	15.4	43.63	8	65-251	144	32.0	71.63	5	165	15.4	55.69
7	114-363	263	23.4	80.90	12	80-292	202	17.7	63.76	13	230	15.2	76.19
8	161-405	315	26.6	84.06	10	273-413	349	40.8	70.68	3	322	22.1	79.73
9	382-451	417			2		340			1	391	32.4	56.04
10	301-1022	527	128	287	5	408-420	414			2	495	91.1	241
11		408			1		448			1	428		
12		976			1		624			1	800		
13		893			1	420-745	583			2	686	140	242
14							562			1	562		

Примечание. Обозначения как в табл. Б4.

Таблица Б9. Длина и масса арктического гольца разного возраста из оз. Номама

Воз- раст	Самцы				Самки				Оба пола			
	lim	M±m	σ	n	lim	M±m	σ	n	lim	M±m	σ	n
Длина тела по Смитту (мм)												
3		154		1						154		1
4						194		1		194		1
5		207		1		194		1	194-207	201		2
6		216		1		220		1	216-220	218		2
7	257-265	261		2		255		1	255-265	259±3.1	5.29	3
8	245-310	278±5.6	17.8	10	220-285	265±7.0	20.9	9	220-310	272±4.6	19.9	19
9	278-317	293±4.1	12.3	9	265-300	283±6.2	13.8	5	265-317	289±3.6	13.3	14
10	271-352	307±3.5	16.4	22	262-295	279±5.3	13.0	6	262-352	301±3.7	19.4	28
11	292-358	317±9.0	23.9	7	276-358	307±25.8	44.7	3	276-358	314±9.2	29.2	10
12	326-339	333		2					326-339	333		2
13	272-356	333±25.4	44.1	3					272-356	333±25.4	44.1	3
Масса тела (г)												
3		24		1						24		1
4						45		1		45		1
5		58		1		57		1	57-58	57.5		2
6		70		1		86		1	70-86	78		2
7	138-155	147		2		144		1	138-155	146±5.0	8.62	3
8	155-265	193±15.5	41.0	7	87-165	146±14.8	33.1	5	87-265	173±12.6	43.6	12
9	180-255	223±9.2	27.6	9	160-234	193±12.3	27.6	5	160-255	212±8.1	30.2	14
10	160-415	251±10.7	48.9	21	160-220	188±10.9	26.6	6	160-415	237±10.0	52.0	27
11	220-370	277±21.9	58.0	7	190-390	260±65.1	113	3	190-390	272±22.7	71.7	10
12	280-305	293		2					280-305	293		2
13	220-550	357±99.3	172	3					220-550	357±99.3	172	3

Примечание. Обозначения как в табл. Б4.

Таблица Б10. Длина и масса арктического гольца разного возраста из оз. Огиендо-1 (оба пола)

Воз- раст	Длина по Смитту (мм)				Масса тела (г)			
	lim	M±m	σ	n	lim	M±m	σ	n
4		194		1		60		
5	200-214	208±1.81	4.78	7	62-88	81±3.92	10.4	7
6	211-232	224±2.84	7.52	7	86-108	95±2.84	7.52	7
7	223-244	235±4.50	10.1	5	98-122	113±4.80	10.7	5
8	228-265	247±3.75	10.6	8	98-168	127±7.63	21.6	8
9	243-287	266±4.84	16.1	11	118-196	156±9.43	31.3	11
10	276-305	286±4.22	14.0	11	134-239	195±7.61	25.3	11
11	280-303	293±2.39	7.17	9	165-230	206±6.27	18.8	9
12	300-313	305±2.48	5.55	5	182-240	214±9.68	21.7	5
13	310-337	324		2	235-315	275		2
15		330		1		275		1

Таблица Б11. Длина и масса карликовой формы арктического гольца разного возраста из оз. Кудушкит

Воз- раст	1997 г.					2009 г.					1997, 2009 гг.			
	lim	M	m	σ	n	lim	M	m	σ	n	lim	M	m	σ
Длина тела по Смитту (мм)														
3						92-132	111	6.68	14.9	5	92-132	111	6.68	14.9
4						110-153	134	2.17	12.3	32	110-153	134	2.17	12.3
5	133-165	145	7.88	13.7	3	119-165	142	1.96	10.9	28	119-165	142	1.96	10.9
6	128-151	140	4.55	10.2	5	145-159	150	2.56	5.72	5	128-159	145	3.00	9.47
7	128-200	144	3.89	17.4	20	150-168	157	1.70	5.38	10	128-200	148	2.85	15.6
8	141-202	174	7.82	20.7	7	137-188	162	4.22	14.6	12	137-202	166	4.04	17.6
9	161-220	181	13.5	27.1	4		162			1	161-220	177	11.1	24.9
10	162-212	184	9.27	20.7	5	162-210	184	10.2	20.5	4	162-212	184	6.43	19.3
11	171-204	190	8.16	16.3	4	171-227	199			2	171-227	193	9.06	22.2
12						177-208	198	7.12	14.2	4	177-208	198	7.12	14.2
13							202			1		202		
14							200			1		200		
Масса тела (г)														
3						5-17	10	1.98	4.44	5	5-17	10	1.98	4.44
4						11-31	19	0.98	5.56	32	11-31	19	0.98	5.56
5	18-37	30	6.03	10.4	3	15-35	23	0.95	5.28	28	15-37	24	1.08	6.03
6	18-25	22	1.28	2.86	5	25-38	32	2.71	6.06	5	18-38	27	2.17	6.87
7	19-60	26	2.45	11	20	31-40	36	1.16	3.65	10	19-60	29	1.87	10.3
8	20-55	42	5.67	15	7	26-65	41	3.34	11.6	12	20-65	41	2.87	12.5
9	41-86	53	10.9	21.8	4		41			1	41-86	51	8.76	19.6
10	29-60	45	5.73	12.8	5	39-88	59	10.5	21.0	4	29-88	51	5.82	17.5
11	41-70	53	6.47	12.9	4	45-129	87			2	41-129	65	13.6	33.3
12						49-86	71	7.95	15.9	4	49-86	71	7.95	15.9
13							72			1		72		
14							69			1		69		

Примечание: длина и масса оценивались у свежих и фиксированных формалином особей, оценки длины у фиксированных рыб корректировались. Обозначения как в табл. Б4.

Таблица Б12. Длина и масса крупной формы арктического гольца разного возраста из оз. Кудушкит

Воз рас	Самцы					Самки					Оба пола			
	lim	M	m	σ	n	lim	M	m	σ	n	lim	M	m	σ
Длина тела по Смитту (мм)														
7	203-247	218	10.3	20.6	4	202-243	224	8.59	17.2	4	202-247	221	6.3	17.8
8	205-266	227	6.75	19.1	8	201-272	232	6.53	21.7	11	201-272	230	4.64	20.2
9	225-293	264	8.18	21.6	7	217-301	262	7.11	25.6	13	217-301	262	5.31	23.7
10	282-335	306	9.62	21.5	5	250-323	287	6.49	20.5	10	250-335	293	5.73	22.2
11	267-360	316	8.74	29	11	290-338	313	4	13.9	12	267-360	315	4.57	21.9
12	297-385	349	16.1	39.6	6	327-359	338	5.78	12.9	5	297-385	344	8.94	29.6
13	342-425	374	9.25	26.2	8	338-460	366	16.6	44	7	338-460	371	8.90	34.5
14	347-411	386	7.56	22.7	9	333-402	368	13.3	29.8	5	333-411	380	6.9	25.8
15	396-420	408			2	342-515	397	16.8	50.4	9	342-515	399	13.8	45.6
16	425-465	447	9.39	18.8	4	337-434	394	29.2	50.5	3	337-465	424	16.2	42.9
17	357-524	432	24.1	59.1	6	395-467	440	22.5	39	3	357-524	434	16.9	50.8
19						410-530	470			2	410-530	470	60	
Масса тела (г)														
7	62-145	90	19.1	38.2	4	68-128	101	15.8	31.6	4	62-145	95	11.7	33.0
8	56-184	100	13.9	39.3	8	59-192	118	13.2	43.8	11	56-192	111	9.62	41.9
9	90-211	155	15.5	41.0	7	83-260	156	14.2	51.1	13	83-260	156	10.4	46.7
10	200-390	267	34.8	77.8	5	150-260	197	10.3	32.7	10	150-390	220	15.4	59.7
11	170-427	266	23.4	77.7	11	158-260	238	8.80	30.5	12	158-427	252	12.2	58.5
12	225-505	378	48.7	119	6	224-370	296	23.8	53.1	5	224-505	341	30.3	101
13	345-680	445	38.9	110	8	305-930	452	97.3	238	6	305-930	448	45.0	168
14	397-620	501	27.2	81.5	9	355-590	453	43.5	97.2	5	355-620	483	23.2	87.0
15	599-650	625			2	388-1750	638	143	429	9	388-1750	636	116	384
16	700-1000	853	62.9	126	4	382-685	546	88.3	153	3	382-1000	721	78.0	206
17	430-1310	779	127	312	6	500-980	717	141	243	3	4301310	758	92.3	277
19						505-1150	828				505-1150	828		

Примечание: длина и масса оценивались у свежих (преимущественно) и фиксированных формалином особей, оценки длины у фиксированных рыб корректировались. По выборкам 1997, 2009 гг.

Обозначения как в табл. Б4.

Таблица Б13. Пластические признаки арктических гольцов из оз. Каларский Даватчан

Признаки	Карликовая форма									Мелкая форма									CD									
	АС 108-158(138) мм, n=60				АС 160-186(166) мм, n=24				ρ	АС 115-195(168) мм, n=27				АС 200-250(225)мм, n=36				АС 250-350(294) мм, n=20						ρ				
	1				2					3				4				5										
	lim	M	m	σ	lim	M	m	σ		lim	M	m	σ	lim	M	m	σ	lim	M	m	σ	lim	M		m	σ	1-2	2-3
в % длины головы																												
<i>Hc</i>	52-63	57.6	0.36	2.81	50-66	59.7	0.73	3.60	0.36	54-67	59.6	0.61	3.17	57-71	62.6	0.67	4.04	61-74	66.7	0.81	3.61	0.69	0.32	0.02	0.42	<u>0.53</u>	<u>0.98</u>	
<i>hc</i>	35-46	41.2	0.36	2.77	38-47	42.2	0.51	2.48	0.14	38-49	43.3	0.53	2.73	40-50	45.0	0.40	2.42	41-52	46.9	0.57	2.54	0.49	0.20	0.21	0.33	0.38	<u>0.73</u>	
<i>ao</i>	17-26	21.0	0.25	1.96	19-26	21.8	0.37	1.81	0.33	19-27	23.1	0.35	1.84	21-29	24.7	0.28	1.68	26-29	26.9	0.22	1.00	0.76	0.23	0.35	<u>0.45</u>	<u>0.84</u>	<u>1.16</u>	
<i>o</i>	21-29	24.8	0.27	2.09	20-26	23.9	0.34	1.65	-0.23	21-27	23.1	0.31	1.62	17-24	21.3	0.27	1.62	16-20	18.0	0.24	1.08	-0.85	0.24	0.24	<u>0.56</u>	<u>1.21</u>	<u>1.88</u>	
<i>io</i>	18-25	21.4	0.21	1.60	18-26	21.6	0.39	1.89	0.30	19-25	22.4	0.32	1.67	22-27	24.0	0.22	1.35	24-28	26.1	0.30	1.34	0.86	0.06	0.22	<u>0.53</u>	<u>0.79</u>	<u>1.18</u>	
<i>op</i>	50-61	55.5	0.35	2.71	50-59	55.0	0.48	2.37	-0.13	51-59	54.6	0.35	1.84	52-59	55.7	0.26	1.55	53-59	56.7	0.34	1.51	0.46	0.10	0.11	0.32	0.32	<u>0.64</u>	
<i>lrm</i>	35-47	40.6	0.34	2.64	40-47	43.3	0.39	1.93	0.65	37-49	44.2	0.56	2.92	44-50	46.8	0.31	1.83	45-52	48.8	0.35	1.57	0.78	0.59	0.18	<u>0.55</u>	<u>0.59</u>	<u>1.02</u>	
<i>lmx</i>	26-38	32.9	0.30	2.34	29-39	34.1	0.52	2.55	0.48	31-40	35.3	0.54	2.79	33-42	37.4	0.32	1.94	35-41	38.2	0.38	1.69	0.56	0.26	0.22	<u>0.44</u>	0.22	<u>0.64</u>	
<i>hmx</i>	8-12	9.68	0.10	0.81	9-12	9.84	0.16	0.80	0.08	9-12	9.83	0.15	0.76	8-11	9.50	0.12	0.72	8-11	9.55	0.15	0.65	-0.24	0.10	0.00	0.22	0.03	0.15	
<i>lmd</i>	52-67	59.5	0.38	2.96	54-66	59.5	0.58	2.84	0.20	53-63	59.3	0.52	2.7	56-67	61.1	0.43	2.60	59-67	62.7	0.47	2.10	0.63	0.01	0.04	0.34	0.35	<u>0.73</u>	
в % длины тела по Смитту																												
<i>c</i>	19-24	20.8	0.12	0.96	20-24	21.5	0.18	0.90	0.10	19-23	21.7	0.21	1.08	20-23	21.2	0.15	0.89	20-24	21.7	0.22	1.00	0.05	0.37	0.10	0.25	0.24	0.02	
<i>H</i>	14-22	17.1	0.14	1.09	14-21	16.8	0.41	1.87	-0.11	15-17	15.9	0.16	0.82	14-21	16.7	0.30	1.75	16-21	18.4	0.32	1.43	0.58	0.08	0.35	0.30	<u>0.52</u>	<u>1.09</u>	
<i>h</i>	5-8	6.31	0.25	1.92	5-7	6.30	0.08	0.40	-0.17	6-7	6.26	0.05	0.26	6-7	6.51	0.07	0.39	5-8	6.62	0.14	0.62	0.39	0.01	0.06	0.32	0.11	0.37	
<i>aD</i>	40-47	42.5	0.07	0.58	40-45	42.8	0.25	1.23	0.13	40-46	43.0	0.29	1.50	40-46	43.4	0.26	1.54	41-45	42.7	0.24	1.07	-0.03	0.11	0.07	0.09	0.27	0.16	
<i>pD</i>	37-43	40.0	0.20	1.56	38-42	40.3	0.22	1.10	0.09	37-42	39.6	0.23	1.18	37-44	40.4	0.22	1.31	38-43	39.9	0.23	1.04	0.19	0.12	0.29	0.33	0.20	0.16	
<i>aV</i>	46-54	49.6	0.17	1.32	47-53	50.0	0.33	1.63	0.15	45-54	49.7	0.36	1.89	46-52	49.7	0.27	1.62	47-53	50.1	0.42	1.87	0.01	0.14	0.09	0.02	0.13	0.11	
<i>aA</i>	65-72	68.5	0.19	1.51	66-71	69.0	0.25	1.24	0.28	64-72	68.9	0.34	1.77	66-72	69.5	0.22	1.31	66-71	69.2	0.35	1.56	-0.05	0.16	0.01	0.11	0.11	0.00	
<i>P-V</i>	25-31	28.8	0.23	1.79	27-32	29.2	0.25	1.21	0.17	25-32	28.7	0.32	1.68	26-32	29.0	0.23	1.36	27-32	29.4	0.36	1.60	0.13	0.14	0.19	0.05	0.14	0.17	
<i>V-A</i>	17-23	20.2	0.17	1.34	17-22	20.1	0.22	1.06	-0.15	17-23	20.5	0.26	1.38	19-23	20.8	0.20	1.19	19-22	20.5	0.26	1.16	-0.14	0.05	0.16	0.09	0.12	0.03	
<i>pl</i>	14-18	16.4	0.16	1.22	15-18	16.5	0.18	0.89	-0.05	16-18	17.1	0.08	0.42	15-19	17.0	0.17	1.04	16-19	16.9	0.16	0.71	0.02	0.06	0.41	0.01	0.06	0.08	
<i>lD</i>	8-13	10.6	0.11	0.84	8-13	10.4	0.24	1.16	-0.13	8-12	10.3	0.19	0.99	9-12	10.5	0.14	0.83	9-13	11.0	0.19	0.87	0.28	0.10	0.02	0.13	0.31	0.40	
<i>hD</i>	12-17	14.0	0.13	0.97	13-18	13.5	0.30	1.45	0.28	12-17	14.1	0.25	1.30	12-17	14.7	0.21	1.26	13-17	14.7	0.25	1.14	0.20	0.20	0.22	0.26	0.02	0.25	
<i>lA</i>	8-10	8.75	0.15	1.15	8-10	8.70	0.13	0.62	0.05	7-9	7.99	0.08	0.39	7-9	7.82	0.08	0.47	7-9	8.14	0.11	0.47	0.18	0.04	<u>0.70</u>	0.19	0.34	0.17	
<i>hA</i>	10-14	11.4	0.08	0.59	10-14	12.3	0.19	0.95	0.36	9-13	11.0	0.20	1.03	9-14	11.9	0.15	0.92	10-14	12.4	0.25	1.11	0.50	<u>0.49</u>	<u>0.67</u>	<u>0.47</u>	0.22	<u>0.63</u>	
<i>lP</i>	14-18	15.6	0.12	0.93	13-18	16.0	0.21	1.01	0.09	13-20	15.1	0.27	1.43	13-19	15.8	0.23	1.36	13-19	15.9	0.36	1.61	0.33	0.21	0.35	0.22	0.06	0.26	
<i>lV</i>	10-14	11.8	0.13	1.03	11-15	12.5	0.21	1.03	0.18	10-15	11.6	0.23	1.19	11-14	12.1	0.16	0.98	10-15	12.3	0.25	1.12	0.32	0.36	0.40	0.25	0.06	0.29	

Примечание к табл. Б13. *АС* - длина тела по Смитту, *Нс* - высота головы через затылок, *hc* - через середину глаза, *ao* - длина рыла, *o* - горизонтальный диаметр глаза, *io* - межглазничное, *op* - заглазничное расстояние, *lrm* - длина верхней челюсти, *lmx* - длина верхнечелюстной кости, *hmx* - высота верхней челюсти, *lmd* - длина нижней челюсти, *c* - длина головы, *H* - максимальная, *h* - минимальная высота тела, *aD* - антедорсальное, *PD* - постдорсальное, *aV* - антевентральное, *aA* - антеанальное, *PV* - пектоцентральное, *VA* - вентроанальное расстояние, *pl* - длина хвостового стебля, *ID* - длина основания, *hD* - высота спинного плавника, *lA* - длина основания, *hA* - высота анального плавника, *lP* - длина грудного плавника, *lV* - длина брюшного плавника. ρ - показатель корреляции рангов Спирмэна, остальные обозначения как в табл. Б4. Выделены значения ρ , значимые при $p < 0.05$ (жирный шрифт) и значения *CD* в тех случаях, когда различия средних значимы при $p < 0.05$ (жирный прямой шрифт), $p < 0.01$ (жирный курсив) и $p < 0.001$ (жирный подчеркнутый курсив).

Таблица Б14. Длина и масса карликовой формы арктического гольца разного возраста из оз. Каларский Даватчан

возраст	Самцы			Самки			Оба пола		
	lim	$M \pm m$	n	lim	$M \pm m$	n	lim	$M \pm m$	n
Длина тела по Смитту (мм)									
2	77-124	100±10.2	4		105	1	77-124	104±7.3	6
3	106-147	126±3.1	14	125-146	132±3.9	6	106-147	128±2.5	20
4	126-151	137±2.0	14	130-155	140±2.1	11	126-155	138±1.4	26
5	120-165	148±2.3	21	98-165	147±3.8	19	98-165	147±2.1	40
6	141-175	156±7.2	4	130-170	153±4.2	9	130-175	154±3.5	13
7	145-174	157±2.6	12	143-169	156±2.3	12	143-174	157±1.7	24
8	142-193	165±3.8	15	150-186	167±3.5	11	142-193	166±2.6	26
9	156-177	168±3.4	6	143-194	166±5.2	10	143-194	167±3.4	16
10	165-190	174±3.5	7	156-184	167±5.1	5	156-190	171±3.0	12
11		164	1	173-187	181±4.2	3	164-187	177±5.2	4
12		197	1	175-183	179	2	175-197	185±6.4	3
13					177	1		177	1
14					197	1		197	1
15		153	1		190	1	153-190	172	2
16					200	1		200	1
Масса тела (г)									
2	8-16	12±2.3	3		8.5	1	8-16	11±1.5	5
3	13-26	18±1.2	12	14-30	21±2.5	6	13-30	19±1.1	18
4	17-27	22±0.8	13	17-30	24±1.4	10	15-30	22±0.8	24
5	9-39	26±1.8	17	21-42	30±1.4	17	9-42	28±1.2	34
6	23-39	30±1.34	4	20-45	30±2.7	9	20-45	30±2.0	13
7	27-44	32±1.6	12	25-39	32±1.3	12	25-44	32±1.0	24
8	22-51	35±2.2	14	25-55	37±2.7	11	22-55	36±1.7	25
9	35-48	41±2.4	5	21-55	36±3.4	10	21-55	38±2.4	15
10	35-51	42±1.8	7	28-44	36±3.5	5	28-51	40±1.9	12
11		35		37-61	50±7.2	3	35-61	50±7.7	3
12		68		35-59	47	2	35-68	54±9.6	3
13					46	1		46	1
14					51	1		51	1
15		28			66	1		47	2
16					59	1		59	1

Примечание. Обозначения как в табл. Б4.

Таблица Б15. Длина и масса карликовой формы арктического гольца разного возраста из оз. Джелло (без уродливых особей)

Воз раст	самцы					самки					Оба пола			
	lim	M	m	σ	n	lim	M	m	σ	n	lim	M	m	σ
Длина тела по Смитту (мм)														
3	121-148	138	6.32	12.6	4	117-141	134	4.6	10.3	5	117-148	136	2.74	10.8
4		146			1	146-155	151	2.65	4.58	3	146-160	153	2.46	5.95
5	148-176	162	3.17	10	10	139-173	155	3.67	12.7	12	139-176	158	6.41	11.8
6	158-198	176	6.13	15	6	146-200	174	6.98	18.5	7	146-200	175	3.22	16.3
7	172-213	199	13.7	23.7	3	153-213	182	8.63	21.1	6	153-213	188	1.91	22.2
8	175-225	195	15.3	26.5	3	174-195	184	3.93	8.79	5	174-225	188	1.97	16.6
9	160-211	186	25.5	36.1	2	175-210	193	17.5	24.7	2	160-211	189	0.79	25.6
10	200-225	211	7.37	12.8	3	163-200	180	10.8	18.7	3	163-225	196	1.27	22.2
11	170-230	205	7.86	20.8	7	172-199	186	13.5	19.1	2	170-230	201	1.96	21.1
12	208-232	224	7.84	13.6	3	177-185	181	4	5.66	2	177-232	207	0.99	25.4
13	170-240	199	11.8	26.3	5						170-240	199	0.98	26.3
14												233		
Масса тела (г)														
3	20-33	27.7	3.16	6.31	4	15-29	24.5	2.5	5.59	5	15-33	25.9	3.74	5.78
4		32			1	31-38	35.3	2.19	3.79	3	31-40	36.1	3.05	3.88
5	34-52	44	2.13	6.73	10	27-52	39.6	2.67	9.23	12	27-52	41.6	7.63	8.31
6	50-72	58.5	3.61	8.85	6	30-82	55.4	6.07	16	7	30-82	56.8	3.63	12.8
7	56-93	80	12	20.8	3	42-76	58.3	5.85	14.3	6	42-93	65.6	2.08	18.8
8	57-107	78.7	14.8	25.7	3	45-76	60.4	5.11	11.4	5	45-107	67.3	1.85	18.8
9	48-97	72.5	24.5	34.6	2	39-78	58.5	19.5	27.6	2	39-97	65.5	0.77	26.8
10	58-100	82.3	12.6	21.8	3	40-60	48.3	6.01	10.4	3	40-100	65.3	1.22	24.1
11	53-119	79.7	8.12	21.5	7	49-74	61.5	12.5	17.7	2	49-119	75.7	1.95	21.2
12	87-120	105	9.7	16.8	3	58-64	61	3	4.24	2	58-120	87.6	0.96	27.1
13	61-113	77.2	9.24	20.7	5						61-113	77.2	1.1	20.7
14												79		

Примечание. Обозначения как в табл. Б4.

Таблица Б16. Длина и масса мелкой формы арктического гольца разного возраста из оз. Леприндокан

возраст	Самцы			Самки			Оба пола		
	lim	M±m	n	lim	M±m	n	lim	M±m	n
Длина тела по Смитту (мм)									
4	196-240	218±8.0	5	184-202	193	2	184-240	211±7.4	7
5	211-257	232±4.0	17	201-267	233±6.9	9	201-270	238±3.2	34
6	222-288	247±2.4	37	215-285	252±3.3	28	215-293	251±2.0	73
7	236-303	259±5.9	14	239-303	267±5.1	13	236-303	263±3.7	30
8	266-292	274±3.5	8		290	1	247-292	271±3.7	14
9	269-285	277	2	247-294	271	2	247-296	278±9.1	5
10	-	-	-	-	-	-	313-317	315	2
11	-	282	1		294	1	282-294	288	2
14							320-347	334	2
Масса тела (г)									
4	70-152	103±14.3	5	65-90	78	2	65-152	96±11.3	7
5	100-195	131±7.1	18	83-170	120±9.8	9	83-195	128±5.8	27
6	110-264	155±5.6	32	103-230	159±6.1	27	103-264	157±4.1	59
7	136-283	188±15.2	12	119-340	188±18.2	11	119-340	188±12.7	19
8	196-251	225±12.0	4	-	259	1	196-259	232±11.5	5
9	-	204	1	178-285	232	2	178-285	222±32.2	3
10	-	-	-	-	-	-	-	-	-
11	-	206	1	-	243	1	206-243	225	2

Примечание. Обозначения как в табл. Б4.

Таблица Б17. Пластические признаки карликовой формы арктического гольца из оз. Бол. Намаракит

Признаки	Самцы												Самки												ρ		
	Неповозрелые, 3-8 лет; АС 109-178(144) мм, n=31				Половозрелые молодые, 5-10 лет; АС 152-238(179) мм, n=22				Половозрелые старые, 11-23 лет, АС 170-230(189) мм; n=25				ρ	Неповозрелые, 3-8 лет; АС 103-180(147) мм, n=45				Половозрелые молодые, 6-10 лет; АС 148-220(175) мм, n=9				Половозрелые старые, 11-18 лет, АС 172-227(192) мм; n=18				ρ	
	1				2				3					4				5				6					
	lim	M	m	σ	lim	M	m	σ	lim	M	m	σ		lim	M	m	σ	lim	M	m	σ	lim	M	m			σ
	в % длины головы																										
<i>Hc</i>	58-66	62.0	0.33	1.82	61-68	63.6	0.50	2.26	59-69	64.3	0.50	2.39	0.43	59-66	62.6	0.36	1.80	60-68	63.3	0.83	2.49	59-68	63.4	0.59	2.49	0.34	
<i>hc</i>	41-50	44.7	0.38	2.10	41-49	44.9	0.56	1.90	40-51	46.8	0.56	2.71	0.27	40-50	45.7	0.49	2.44	42-49	45.0	0.87	2.60	42-47	44.5	0.41	1.73	-0.22	
<i>ao</i>	20-27	23.0	0.35	1.96	21-26	23.6	0.37	1.8	20-26	23.8	0.37	1.84	0.16	20-27	23.5	0.37	1.84	21-26	22.9	0.58	1.74	20-25	21.9	0.35	1.46	-0.09	
<i>o</i>	21-26	24.0	0.26	1.45	20-26	23.8	0.33	1.81	21-28	23.6	0.33	1.56	-0.29	21-28	24.6	0.31	1.54	23-28	25.2	0.61	1.83	23-30	26.0	0.48	2.03	0.27	
<i>io</i>	19-24	22.3	0.26	1.47	21-27	23.6	0.42	1.67	20-27	23.7	0.42	2.05	0.58	20-25	22.9	0.29	1.44	22-25	23.3	0.34	1.03	20-24	22.8	0.29	1.22	0.13	
<i>op</i>	50-60	53.4	0.43	2.37	49-56	52.6	0.32	2.16	48-55	50.1	0.32	1.62	-0.47	48-61	54.4	0.58	2.90	50-56	53.1	0.64	1.93	46-55	50.7	0.53	2.24	-0.19	
<i>lrm</i>	37-48	42.1	0.49	2.74	41-51	45.3	0.55	3.04	46-56	50.9	0.55	2.64	0.78	38-48	42.4	0.55	2.77	42-50	45.2	0.94	2.82	42-47	45.2	0.43	1.83	0.68	
<i>lmx</i>	31-36	34.0	0.27	1.52	32-44	36.4	0.34	2.41	38-44	41.0	0.34	1.76	0.76	30-39	34.4	0.44	2.21	33-38	36.1	0.55	1.64	32-41	36.2	0.46	1.96	0.60	
<i>hmx</i>	8-11	8.9	0.15	0.85	7-10	8.3	0.19	0.88	7-10	8.1	0.19	0.97	-0.47	8-10	8.9	0.13	0.64	8-10	9.1	0.27	0.82	7-10	7.9	0.20	0.84	-0.32	
<i>lmd</i>	54-63	57.4	0.43	2.41	53-66	60.5	0.61	3.48	57-70	65.0	0.61	3.26	0.70	52-64	58.4	0.58	2.91	58-64	61.0	0.59	1.78	58-65	61.0	0.44	1.88	0.56	
	в % длины тела по Смитту																										
<i>c</i>	19-22	20.4	0.14	0.80	20-24	20.9	0.18	0.90	21-25	22.5	0.18	0.92	0.46	18-21	19.9	0.13	0.67	19-21	19.8	0.22	0.65	19-21	20.0	0.16	0.69	-0.35	
<i>H</i>	14-20	17.2	0.28	1.56	15-20	17.9	0.44	1.48	15-23	18.3	0.44	2.27	0.20	15-21	16.7	0.28	1.42	16-20	17.9	0.50	1.49	14-19	16.8	0.31	1.30	0.11	
<i>h</i>	6-8	7.3	0.11	0.61	6-9	7.3	0.17	0.62	6-9	7.3	0.17	0.84	0.10	6-8	7.2	0.09	0.46	7-8	7.2	0.10	0.30	6-7	6.4	0.11	0.48	-0.41	
<i>aD</i>	40-46	42.5	0.28	1.54	40-45	42.6	0.32	1.33	42-47	44.0	0.32	1.60	0.25	40-46	42.6	0.26	1.32	40-44	42.0	0.43	1.30	40-43	41.8	0.25	1.04	-0.31	
<i>pD</i>	38-42	40.0	0.19	1.08	38-43	40.2	0.28	1.25	37-42	39.2	0.28	1.33	-0.18	37-42	40.1	0.22	1.11	39-44	41.2	0.39	1.16	37-43	40.4	0.37	1.59	0.14	
<i>aV</i>	47-53	50.2	0.32	1.80	48-52	50.0	0.30	1.21	46-52	49.5	0.30	1.47	-0.34	48-53	50.0	0.24	1.19	47-51	49.2	0.43	1.29	47-52	49.3	0.36	1.52	-0.40	
<i>aA</i>	63-72	68.0	0.36	2.01	63-70	67.7	0.34	1.94	64-71	67.7	0.34	1.67	-0.11	63-71	67.6	0.36	1.78	63-70	67.4	0.64	1.92	63-71	67.6	0.48	2.02	-0.10	
<i>P-V</i>	27-34	30.7	0.32	1.81	27-33	29.9	0.23	1.45	26-30	28.3	0.23	1.19	-0.64	26-33	30.1	0.28	1.40	27-32	30.0	0.48	1.45	28-34	30.4	0.37	1.59	0.06	
<i>V-A</i>	16-21	19.4	0.22	1.21	16-21	19.1	0.20	1.42	17-21	19.0	0.20	0.99	-0.06	17-22	19.1	0.26	1.28	19-22	20.0	0.36	1.07	18-22	20.1	0.26	1.11	0.36	
<i>pl</i>	15-19	17.0	0.13	0.75	14-19	17.0	0.23	1.13	15-19	16.2	0.23	1.11	0.18	15-19	16.9	0.18	0.89	15-20	17.4	0.44	1.32	15-19	16.5	0.22	0.92	-0.06	
<i>lD</i>	8-13	11.3	0.22	1.20	10-13	11.2	0.17	0.74	10-13	11.4	0.17	0.86	-0.17	10-13	11.1	0.18	0.90	9-11	10.7	0.25	0.75	9-12	10.0	0.18	0.78	-0.29	
<i>hD</i>	12-16	14.8	0.19	1.06	12-18	14.8	0.49	1.55	14-23	17.3	0.49	2.20	0.30	12-17	14.4	0.22	1.09	12-16	13.6	0.42	1.25	10-16	12.9	0.38	1.62	-0.43	
<i>lA</i>	7-11	9.3	0.16	0.88	7-10	9.0	0.13	0.66	8-11	9.2	0.13	0.63	-0.19	8-11	9.4	0.16	0.80	7-9	8.3	0.24	0.71	6-9	7.7	0.14	0.61	-0.60	
<i>hA</i>	11-15	12.0	0.17	0.94	11-15	12.5	0.30	1.25	11-17	13.8	0.30	1.41	0.51	10-14	11.7	0.18	0.88	11-14	12.0	0.36	1.09	11-14	12.6	0.25	1.07	0.35	
<i>lP</i>	14-17	16.2	0.14	0.79	15-19	17.2	0.31	1.20	17-23	19.3	0.31	1.50	0.69	15-18	16.1	0.18	0.90	15-18	15.9	0.37	1.11	14-19	16.1	0.25	1.06	-0.08	
<i>lV</i>	10-13	12.0	0.14	0.79	12-15	13.2	0.26	0.94	13-18	15.2	0.26	1.14	0.74	10-14	11.8	0.13	0.63	11-15	12.1	0.38	1.14	11-14	12.1	0.18	0.76	0.20	

Примечание. Обозначения как в табл. Б4 и Б13.

Таблица Б18. Пластические признаки мелкой формы арктического гольца из оз. Бол. Намаракит

Признаки	Самцы												Самки												ρ		
	Неполовозрелые молодые, 3-6 лет; АС 151-220(189) мм, n=12				Незрелые, 8-11 лет; АС 263-334(303) мм, n=20				Половозрелые, 9-10 лет, АС 305-353(325) мм; n=11				ρ	Неполовозрелые молодые, 3-5 лет; АС 159-198(174) мм, n=4				Незрелые, 8-10 лет; АС 251-322(292) мм, n=13				Половозрелые, 8-12 лет, АС 298-340(317) мм; n=17				ρ	
	7				8				9					10				11				12					
	lim	M	m	σ	lim	M	m	σ	lim	M	m	σ		lim	M	m	σ	lim	M	m	σ	lim	M	m			σ
	в % длины головы																										
<i>Hc</i>	60-67	62.4	0.58	2.00	63-70	66.5	0.49	2.17	66-74	70.2	0.76	2.51	0.63	61-65	62.9	0.67	1.34	64-70	66.6	0.53	1.92	64-74	68.1	0.65	2.66	0.54	
<i>hc</i>	41-48	45.4	0.66	2.30	41-47	44.8	0.39	1.76	43-53	47.3	0.95	3.14	0.08	42-47	44.8	1.00	1.99	42-52	45.0	0.80	2.88	43-51	45.7	0.48	1.98	0.13	
<i>ao</i>	22-26	24.0	0.44	1.52	21-26	23.2	0.32	1.41	23-26	24.4	0.33	1.09	0.15	23-26	24.6	0.70	1.40	21-26	23.1	0.35	1.26	21-27	23.5	0.41	1.70	-0.01	
<i>o</i>	20-23	21.6	0.34	1.19	18-20	19.0	0.2	0.88	16-20	17.9	0.33	1.10	-0.66	21-25	22.4	0.94	1.88	18-21	19.4	0.28	0.99	17-21	18.6	0.33	1.36	-0.33	
<i>io</i>	21-26	24.1	0.47	1.62	27-31	28.7	0.24	1.06	27-33	29.6	0.48	1.60	0.67	23-26	23.9	0.69	1.37	24-32	28.4	0.59	2.14	27-32	28.8	0.32	1.31	0.38	
<i>op</i>	51-60	55.1	0.63	2.17	53-58	55.8	0.27	1.20	52-57	54.9	0.49	1.61	-0.04	55-56	55.3	0.34	0.67	54-58	56	0.38	1.37	53-57	55.2	0.32	1.33	0.03	
<i>lrm</i>	40-49	43.9	0.71	2.45	43-48	45.6	0.36	1.62	48-51	49.7	0.29	0.95	0.72	39-42	40.8	0.79	1.57	43-49	45.4	0.52	1.87	44-48	46.0	0.38	1.58	0.57	
<i>lmx</i>	32-36	34.0	0.36	1.26	35-40	36.7	0.25	1.14	36-40	38.6	0.40	1.32	0.77	32-37	34.5	1.00	1.99	34-40	36.5	0.48	1.73	36-40	37.0	0.28	1.16	0.44	
<i>hmx</i>	8-10	8.6	0.20	0.71	5-9	7.1	0.17	0.77	7-9	7.6	0.20	0.67	-0.49	8-10	8.8	0.45	0.90	7-9	7.7	0.23	0.84	6-9	7.7	0.19	0.79	-0.29	
<i>lmd</i>	55-63	59.0	0.76	2.63	58-64	61.3	0.34	1.52	63-68	65.7	0.41	1.37	0.64	56-61	58.2	0.88	1.76	58-65	61.8	0.53	1.92	60-66	62.4	0.40	1.65	0.31	
	в % длины тела по Смитту																										
<i>c</i>	18-20	18.9	0.20	0.69	17-19	18.4	0.11	0.49	18-21	19.5	0.23	0.76	0.01	18-20	19.0	0.22	0.43	17-19	17.8	0.14	0.52	17-19	18.2	0.15	0.63	-0.39	
<i>H</i>	14-18	16.5	0.35	1.22	17-20	18.7	0.17	0.77	19-26	22.9	0.55	1.84	0.80	15-18	16.5	0.64	1.28	14-19	18.1	0.37	1.34	16-22	20.1	0.33	1.35	0.55	
<i>h</i>	6-8	7.1	0.10	0.33	6-7	6.9	0.07	0.33	7-9	7.9	0.17	0.56	0.03	6-7	6.9	0.14	0.27	6-8	6.7	0.13	0.47	6-8	7.1	0.12	0.48	-0.03	
<i>aD</i>	36-44	41.3	0.64	2.22	42-46	43.9	0.25	1.10	42-45	43.7	0.29	0.95	0.50	42-45	42.8	0.62	1.24	41-45	42.7	0.29	1.05	41-45	43.3	0.25	1.04	0.27	
<i>pD</i>	39-45	40.9	0.41	1.43	35-43	40.6	0.40	1.80	39-43	40.5	0.34	1.12	0.00	41-43	41.6	0.43	0.86	40-44	42.0	0.29	1.06	40-44	42.0	0.28	1.14	-0.20	
<i>aV</i>	47-51	48.8	0.33	1.15	45-50	48.0	0.27	1.20	45-50	47.7	0.42	1.39	-0.27	48-51	48.7	0.67	1.33	47-49	47.8	0.22	0.78	44-50	48.1	0.35	1.46	0.19	
<i>aA</i>	64-68	66.9	0.36	1.24	66-70	68.0	0.28	1.24	63-69	67.3	0.58	1.91	0.23	64-69	66.4	1.24	2.48	66-71	68.3	0.4	1.44	67-71	69.1	0.27	1.11	0.26	
<i>P-V</i>	29-32	30.2	0.29	1.01	29-32	30.5	0.19	0.84	28-31	29.7	0.40	1.32	0.05	29-33	30.7	0.88	1.75	29-33	31.1	0.23	0.83	28-35	31.0	0.39	1.60	0.19	
<i>V-A</i>	17-21	18.9	0.32	1.11	19-22	20.7	0.19	0.84	18-23	20.5	0.46	1.51	0.46	17-21	19.2	0.73	1.45	19-23	20.6	0.27	0.97	20-24	21.9	0.26	1.08	0.38	
<i>pl</i>	17-19	17.8	0.23	0.79	17-19	17.8	0.16	0.72	15-17	16.5	0.17	0.55	-0.42	18-20	18.5	0.49	0.98	17-19	18.0	0.15	0.52	16-19	17.5	0.19	0.77	-0.50	
<i>ID</i>	9-12	10.8	0.19	0.65	10-12	10.7	0.17	0.75	11-13	11.5	0.21	0.69	0.14	9-11	10.2	0.48	0.95	10-12	10.5	0.16	0.59	9-12	10.5	0.12	0.51	0.00	
<i>hD</i>	13-16	14.8	0.23	0.80	12-16	13.5	0.29	1.29	14-21	16.6	0.81	2.70	-0.07	12-14	13.2	0.51	1.02	11-16	12.8	0.47	1.69	10-19	14.6	0.62	2.55	0.00	
<i>lA</i>	8-10	8.9	0.21	0.72	7-10	8.0	0.16	0.70	8-10	8.9	0.20	0.65	-0.24	8-10	8.6	0.42	0.84	7-9	8.1	0.17	0.60	7-9	8.2	0.13	0.52	-0.22	
<i>hA</i>	10-13	11.9	0.23	0.78	11-16	12.5	0.27	1.20	12-18	14.3	0.54	1.80	0.39	11-12	11.4	0.33	0.66	10-13	11.7	0.30	1.09	11-15	12.7	0.34	1.39	0.21	
<i>lP</i>	15-17	16.1	0.24	0.84	15-21	17.3	0.28	1.27	18-26	20.4	0.65	2.16	0.74	14-16	15.0	0.40	0.80	14-18	15.6	0.26	0.93	14-20	17.1	0.43	1.76	0.25	
<i>lV</i>	11-13	11.9	0.17	0.59	11-14	12.5	0.19	0.83	13-18	14.6	0.46	1.51	0.69	10-12	11.1	0.19	0.37	9-12	11.2	0.21	0.76	10-14	12.3	0.30	1.25	0.20	

Примечание. Обозначения как в табл. Б4 и Б13.

Таблица Б19. Коэффициент различия Майра CD по пластическим признакам между мелкими и карликовыми гольцами разного размера, возраста и пола из оз. Бол. Намаракит

При- знаки	Различия, связанные с ростом, возрастом и созреванием												Различия между полами						Различия между формами							
	Карликовая форма						Мелкая форма						Карликовая форма			Мелкая форма			Карлики-молодь мелких				Зрелые			
	самцы			самки			самцы			самки			1-4	2-5	3-6	7-10	8-11	9-12	самцы		самки		3-9	6-12		
	1-2	2-3	1-3	4-5	5-6	4-6	7-8	8-9	7-9	10-11	11-12	10-12							1-7	2-7	3-7	4-10			5-10	6-10
<i>Hc</i>	0.39	0.15	0.55	0.16	0.02	0.19	0.98	0.79	1.73	1.13	0.33	1.30	0.17	0.06	0.18	0.15	0.02	0.41	0.10	0.28	0.43	0.10	0.10	0.13	1.20	0.91
<i>hc</i>	0.05	0.41	0.44	0.14	0.12	0.29	0.15	0.51	0.35	0.04	0.14	0.23	0.22	0.02	0.52	0.14	0.04	0.31	0.16	0.12	0.28	0.20	0.04	0.08	0.09	0.32
<i>ao</i>	0.16	0.05	0.21	0.17	0.31	0.48	0.27	0.48	0.15	0.56	0.14	0.35	0.13	0.20	0.58	0.21	0.04	0.32	0.29	0.12	0.06	0.34	0.54	0.94	0.20	0.51
<i>o</i>	0.06	0.06	0.13	0.18	0.21	0.39	1.26	0.56	1.62	1.05	0.34	1.17	0.20	0.38	0.67	0.26	0.21	0.28	0.91	0.73	0.73	0.64	0.75	0.92	2.14	2.18
<i>io</i>	0.41	0.03	0.40	0.16	0.22	0.04	1.72	0.34	1.71	1.28	0.12	1.83	0.21	0.11	0.28	0.07	0.09	0.27	0.58	0.15	0.11	0.36	0.25	0.42	1.62	2.37
<i>op</i>	0.18	0.66	0.83	0.27	0.58	0.72	0.21	0.32	0.05	0.34	0.30	0.05	0.19	0.12	0.16	0.07	0.08	0.10	0.37	0.58	1.32	0.25	0.85	1.58	1.49	1.26
<i>lrm</i>	0.55	0.99	1.64	0.50	0.00	0.61	0.42	1.60	1.71	1.34	0.17	1.65	0.05	0.02	1.28	0.77	0.06	1.46	0.35	0.26	1.38	0.37	1.00	1.29	0.33	0.23
<i>lmx</i>	0.61	1.10	2.13	0.44	0.03	0.43	1.13	0.77	1.78	0.54	0.17	0.79	0.11	0.07	1.29	0.15	0.07	0.65	0.00	0.65	2.32	0.02	0.44	0.43	0.78	0.26
<i>hmx</i>	0.35	0.11	0.44	0.14	0.72	0.68	1.01	0.35	0.72	0.63	0.00	0.65	0.00	0.47	0.11	0.12	0.37	0.07	0.19	0.19	0.30	0.06	0.17	0.52	0.30	0.12
<i>lmd</i>	0.53	0.67	1.34	0.55	0.00	0.54	0.55	1.52	1.68	0.84	0.17	1.23	0.19	0.10	0.78	0.18	0.15	1.09	0.32	0.25	1.02	0.04	0.79	0.77	0.15	0.40
<i>c</i>	0.29	0.88	1.22	0.08	0.15	0.07	0.42	0.88	0.41	1.26	0.35	0.75	0.34	0.71	1.55	0.09	0.59	0.94	1.01	1.26	2.24	0.82	0.74	0.89	1.79	1.36
<i>H</i>	0.23	0.11	0.29	0.41	0.39	0.04	1.11	1.61	2.09	0.61	0.74	1.37	0.17	0.00	0.42	0.00	0.28	0.88	0.25	0.52	0.52	0.07	0.51	0.12	1.12	1.25
<i>h</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	1.03	0.85	0.30	1.12	0.90	0.27	0.42	0.27	0.09	0.11	0.68	0.33	0.25	0.77	0.21	0.21	0.17	0.41	0.53	0.67	0.43	0.73
<i>aD</i>	0.03	0.48	0.48	0.23	0.09	0.34	0.78	0.10	0.76	0.04	0.29	0.22	0.03	0.23	0.83	0.43	0.56	0.20	0.32	0.37	0.71	0.08	0.31	0.44	0.12	0.72
<i>pD</i>	0.09	0.39	0.33	0.48	0.29	0.11	0.09	0.03	0.16	0.21	0.00	0.20	0.05	0.41	0.41	0.31	0.49	0.66	0.36	0.26	0.62	0.76	0.20	0.49	0.53	0.59
<i>aV</i>	0.07	0.19	0.21	0.32	0.04	0.26	0.34	0.12	0.43	0.43	0.13	0.22	0.07	0.32	0.07	0.04	0.10	0.14	0.47	0.51	0.27	0.52	0.19	0.21	0.63	0.40
<i>aA</i>	0.08	0.00	0.08	0.05	0.05	0.00	0.44	0.22	0.13	0.48	0.31	0.75	0.11	0.08	0.03	0.13	0.11	0.60	0.34	0.25	0.27	0.28	0.23	0.27	0.11	0.48
<i>P-V</i>	0.25	0.61	0.80	0.04	0.13	0.10	0.16	0.37	0.21	0.16	0.04	0.09	0.19	0.03	0.76	0.18	0.36	0.45	0.18	0.12	0.86	0.19	0.22	0.09	0.56	0.19
<i>V-A</i>	0.11	0.04	0.18	0.38	0.05	0.42	0.92	0.09	0.61	0.58	0.63	1.07	0.12	0.36	0.52	0.12	0.06	0.54	0.22	0.08	0.05	0.04	0.32	0.35	0.60	0.82
<i>pl</i>	0.00	0.36	0.43	0.23	0.40	0.22	0.00	1.02	0.97	0.33	0.39	0.57	0.06	0.16	0.15	0.40	0.16	0.76	0.52	0.42	0.84	0.86	0.48	1.05	0.18	0.59
<i>lD</i>	0.05	0.13	0.05	0.24	0.46	0.65	0.07	0.56	0.52	0.19	0.00	0.21	0.10	0.34	0.85	0.38	0.15	0.83	0.27	0.29	0.40	0.49	0.29	0.12	0.06	0.39
<i>hD</i>	0.00	0.67	0.77	0.34	0.24	0.55	0.62	0.78	0.51	0.15	0.42	0.39	0.19	0.43	1.15	0.88	0.23	0.38	0.00	0.00	0.83	0.57	0.18	0.11	0.14	0.41
<i>lA</i>	0.19	0.16	0.07	0.73	0.45	1.21	0.63	0.67	0.00	0.35	0.09	0.29	0.06	0.51	1.21	0.19	0.08	0.60	0.25	0.07	0.22	0.49	0.19	0.62	0.23	0.44
<i>hA</i>	0.23	0.49	0.77	0.15	0.28	0.46	0.30	0.60	0.93	0.17	0.40	0.63	0.16	0.21	0.48	0.35	0.35	0.50	0.06	0.30	0.87	0.19	0.34	0.69	0.16	0.04
<i>lP</i>	0.50	0.78	1.35	0.10	0.09	0.00	0.57	0.90	1.43	0.35	0.56	0.82	0.06	0.56	1.25	0.67	0.77	0.84	0.06	0.54	1.37	0.65	0.47	0.59	0.30	0.35
<i>lV</i>	0.69	0.96	1.66	0.17	0.00	0.22	0.42	0.90	1.29	0.09	0.55	0.74	0.14	0.53	1.63	0.83	0.82	0.83	0.07	0.85	1.91	0.70	0.66	0.88	0.23	0.10
Среднее	0.23	0.40	0.65	0.26	0.24	0.38	0.57	0.66	0.88	0.52	0.28	0.69	0.13	0.25	0.69	0.29	0.25	0.57	0.30	0.36	0.77	0.37	0.42	0.56	0.60	0.67

Примечание. Номера выборок соответствуют номерам в табл. Б17 и Б18. Обозначения как в табл. Б4 и Б13.

Таблица Б20. Длина (мм) арктических гольцов разного возраста из оз. Бол. Намаракит

Воз- раст	Самцы					Самки					Оба пола				
	lim	M	m	σ	n	lim	M	m	σ	n	lim	M	m	σ	n
Мелкая форма															
3	155-165	160	-	-	2	-	162	-	-	1	155-165	161	2.90	5.03	3
4	166-172	170	1.91	3.31	3	176-177	177	-	-	2	166-177	173	2.00	4.47	5
5	201-230	213	4.68	11.5	6	-	204	-	-	1	201-230	212	4.17	11.0	7
6	219-220	220	0.50	0.71	2	-	-	-	-	-	219-220	220	0.50	0.71	2
7	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
8	263-334	302	6.60	23.8	13	260-320	293	6.93	21.9	10	260-334	298	4.77	22.9	23
9	275-341	317	4.67	16.8	13	251-340	310	6.97	23.1	11	251-341	314	4.06	19.9	24
10	310-325	317	3.50	6.99	4	303-330	314	3.07	9.21	9	303-330	315	2.32	8.37	13
11	297-326	312	-	-	2	330-349	340	-	-	2	297-349	326	10.7	21.5	4
12	-	-	-	-	-	-	348	-	-	1	-	348	-	-	1
Карликовая форма															
2	90-98	94	4.00	5.66	2	-	-	-	-	-	89-98	92	2.85	4.93	3
3	113-128	121	1.75	4.64	7	107-136	122	3.66	11.0	9	107-136	122	2.14	8.56	16
4	137-146	143	2.89	5.00	3	128-153	140	5.41	10.8	4	128-153	141	3.15	8.34	7
5	114-181	159	2.50	12.5	25	132-178	157	2.98	14.0	22	114-181	158	1.91	13.1	47
6	146-188	167	4.89	13.8	8	143-185	169	7.45	16.7	5	143-188	168	3.98	14.4	13
7	165-188	176	3.46	9.17	7	143-188	172	5.75	16.3	8	143-188	174	3.39	13.1	15
8	157-201	181	5.13	15.4	9	153-195	175	8.44	18.9	5	153-201	179	4.35	16.3	14
9	175-200	184	3.70	9.06	6	172-187	180	4.41	7.64	3	172-200	183	2.79	8.36	9
10	178-200	185	2.42	7.65	10	160-197	182	5.07	12.4	6	160-200	184	2.36	9.43	16
11	167-201	187	2.13	8.24	15	173-202	187	3.22	8.53	7	167-202	187	1.73	8.13	22
12	170-200	189	2.76	9.15	11	172-214	191	5.48	15.5	8	170-214	190	2.73	11.9	19
13	176-220	190	4.25	14.1	11	184-200	191	2.85	6.38	5	176-220	190	3.00	12.0	16
14	169-231	190	6.45	19.4	9	175-227	192	6.77	19.1	8	169-231	191	4.53	18.7	17
15	173-207	190	5.06	12.4	6	178-231	194	5.21	15.6	9	173-231	192	3.64	14.1	15
16	183-230	195	4.83	14.5	9	188-220	201	5.19	12.7	6	183-230	198	3.52	13.6	15
17	176-217	193	6.72	15.0	5	181-233	205	8.04	19.7	6	176-233	200	5.41	17.9	11
18	184-200	190	5.03	8.72	3	187-207	195	6.01	10.4	3	184-207	193	3.70	9.07	6
19	188-219	204	15.5	21.9	2	-	-	-	-	-	188-219	204	15.5	21.9	2
20	190-197	193	2.08	3.61	3	-	-	-	-	-	190-197	192	1.65	3.30	4
>20	188-197	192	1.75	3.91	5	190-220	204	7.29	14.6	4	188-220	198	4.19	11.9	8

Примечание. Обозначения как в табл. Б4.

Таблица Б21. Масса тела (г) арктических гольцов разного возраста из оз. Бол. Намаракит

Возраст	Самцы					Самки					Оба пола				
	lim	M	m	σ	n	lim	M	m	σ	n	lim	M	m	σ	n
Мелкая форма															
3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
4	40-45	43	-	-	2	-	53	-	-	1	40-53	46	3.79	6.56	3
5	63-99	83	5.69	13.9	6	-	76	-	-	1	63-99	82	4.92	13.0	7
6	90-100	95	5.00	7.07	2	-	-	-	-	-	90-100	95	5.00	7.07	2
7	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
8	190-405	288	19.4	70.0	13	175-373	262	22.8	72.0	10	175-405	277	14.7	70.5	23
9	222-470	329	17.7	63.7	13	165-426	326	23.5	78.1	11	165-470	328	14.1	69.0	24
10	300-410	348	22.8	45.6	4	280-393	344	12.6	37.9	9	280-410	345	10.7	38.5	13
11	260-425	343	-	-	2	400-473	437	-	-	2	260-473	390	45.7	91.5	4
12	-	-	-	-	-	-	506	-	-	1	-	506	-	-	-
Карликовая форма															
2	7-7	7	-	-	2	-	-	-	-	-	7-7	7	-	-	3
3	11-20	15	2.73	4.73	3	12-20	15	1.26	3.08	6	11-20	15	1.13	3.39	9
4	-	-	-	-	-	19-36	28	4.91	8.50	3	19-36	28	4.91	8.50	3
5	14-50	37	2.30	8.89	15	23-54	39	4.76	12.6	7	14-54	38	2.12	9.95	22
6	34-59	47	5.57	11.1	4	24-60	45	10.9	18.9	3	24-60	47	5.11	13.5	7
7	47-57	53	3.06	5.29	3	25-60	49	4.30	12.2	8	25-60	50	3.21	10.6	11
8	52-60	56	4.25	6.01	2	38-81	60	9.17	18.3	4	38-81	59	5.97	14.6	6
9	61-70	64	2.10	4.19	4	55-67	60	3.71	6.43	3	55-70	62	1.98	5.23	7
10	51-82	62	4.49	11.0	6	45-81	60	7.52	15.0	4	45-82	61	3.78	12.0	10
11	56-75	65	3.58	8.00	5	49-61	55	3.48	6.03	3	49-75	61	3.00	8.48	8
12	68-78	72	3.18	5.51	3	45-59	53	2.54	5.67	5	45-78	60	3.91	11.1	8
13	57-102	68	6.22	16.5	7	57-73	65	2.66	5.94	5	57-102	67	3.68	12.8	12
14	56-132	89	22.5	39.0	3	50-138	75	13.4	32.9	6	50-138	80	11.1	33.2	9
15	53-80	64	4.07	9.97	6	46-102	63	7.03	18.6	7	46-102	63	4.07	14.7	13
16	42-105	70	7.35	19.5	7	58-91	74	6.02	14.8	6	42-105	72	4.68	16.9	13
17	44-82	61	8.77	17.5	4	57-124	84	16.2	32.4	4	44-124	72	9.57	27.1	8
18	62-70	66	2.31	4.00	3	52-63	59	3.38	5.86	3	52-70	62	2.46	6.02	6
19	60-112	86	-	-	2	-	-	-	-	-	60-112	86	26.0	36.8	2
20	51-67	57	4.91	8.50	3	-	-	-	-	-	51-67	57	3.57	7.14	4
>20	50-81	63	6.81	13.6	4	54-93	69	12.0	20.8	3	50-93	67	6.71	16.4	6

Примечание. Обозначения как в табл. Б4.

Таблица Б22. Длина и масса мелкой формы арктического гольца разного возраста из оз. Падоринское

Воз- раст	Самцы				Самки				Оба пола			
	lim	M±m	σ	n	lim	M±m	σ	n	lim	M±m	σ	n
Длина тела по Смитту (мм)												
3		124		1	118-121	120±1.5	2.12	2	118-124	121±1.73	3.00	3
4	125-143	133±5.29	9.17	3		131		1	125-143	133±3.77	7.55	4
5	126-165	143±4.82	12.8	7	131-153	142±3.65	8.17	5	126-165	143±3.07	10.6	12
6	151-188	174±3.63	11.5	10	125-163	144±19	26.9	2	125-189	169±5.10	17.7	12
7	177-199	191±2.36	7.47	10	189-209	199±6.28	16.6	6	160-209	192±2.83	11.7	17
8	171-234	204±3.98	17.8	20	182-225	202±3.27	12.2	14	171-234	203±2.67	15.5	34
9	190-243	219±3.16	15.2	23	188-224	208±2.07	9.28	20	188-243	214±2.12	13.9	43
10	209-258	230±3.65	13.7	14	189-239	212±3.71	14.8	16	189-258	221±3.06	16.8	30
11	218-269	240±3.95	15.3	15	202-269	217±5.40	12.1	5	202-269	234±3.93	17.6	20
12	208-272	239±4.27	17.6	17	200-251	221±3.80	13.7	13	200-272	231±3.33	18.3	30
13	227-283	244±6.07	19.2	10	208-247	225±3.63	12.6	12	208-283	234±3.89	18.3	22
14	225-287	247±8.83	23.4	7	210-283	247±21.1	36.5	3	210-287	247±8.13	25.7	10
15	215-285	254±11.8	29.0	6					215-285	254±11.8	29.0	6
16	284-288	286±2.2	3.11	2					284-288	286±2.2	3.11	2
Масса тела (г)												
3		16		1	14-16	15		2	14-16	15±0.61	1.04	3
4	17-28	21±3.61	6.25	3		18		1	17-28	20±2.65	5.30	4
5	15-30	25±2.35	6.23	7	19-32	25±2.32	5.19	5	15-32	25±1.61	5.58	12
6	30-52	43±2.59	8.19	10	15-35	25±10.3	14.5	2	15-52	40±3.24	11.2	12
7	49-67	57±1.76	5.56	10	32-91	59±6.78	17.9	7	32-91	58±2.86	11.8	17
8	42-96	71±3.59	16.0	20	47-84	65±3.24	12.1	14	39-96	69±2.54	14.8	34
9	65-130	91±4.15	19.9	23	46-100	70±2.49	11.1	20	46-130	81±3.00	19.6	43
10	62-148	97±7.03	26.3	14	60-110	88±4.16	16.7	16	60-148	93±3.98	21.8	30
11	60-162	110±8.60	33.3	15	61-124	86±11.4	25.5	5	60-16	104±7.31	32.7	20
12	72-170	109±6.35	26.2	17	57-110	84±4.86	17.5	13	57-170	99±4.73	26.0	30
13	92-185	122±9.58	30.3	10	60-155	92±7.77	26.9	12	60-185	106±6.23	32.0	22
14	100-191	125±11.8	31.1	7	66-275	150±63.6	110	3	66-275	133±18.7	59.1	10
15	95-200	139±18.0	44.1	6					95-200	140±18.0	44.1	6
16	210-212	211	1.41	2					210-212	211±1.00	1.41	2

Примечание. Обозначения как в табл. Б4.

Таблица Б23. Длина и масса мелкой формы арктического гольца разного возраста из оз. Даватчанда

Возраст	Самцы			Самки			Оба пола		
	lim	M±m	n	lim	M±m	n	lim	M±m	n
Длина тела по Смитту (мм)									
3	112-129	121±2.19	8	115-130	122±2.36	6	112-130	121±1.6	14
4	175-187	181	2	130-163	148±4.36	9	130-187	152±5.2	12
5	146-196	177±11.8	4	182-218	195±8.02	4	146-218	186±7.4	8
6	193-258	215±7.16	8	180-234	215±4.84	13	180-258	215±3.9	21
7	198-260	226±4.50	14	190-232	218±3.33	11	190-260	223±2.9	25
8	222-243	234±2.96	6	205-245	226±4.90	8	205-245	228±3.3	15
9	213-220	217	2	220-232	226±2.47	4	213-232	223±2.6	6
10	211-252	234±4.91	8	205-255	228±7.11	7	205-255	231±4.1	15
11	225-283	254±9.25	6	277-280	279	2	225-283	260±7.8	8
12	230-295	260±19.0	3	267-282	272±5.00	3	230-295	266±9.2	6
13	280-285	283	2				280-285	283	2
Масс тела (г)									
3	17-29	21±1.82	8	18-30	22±1.70	6	12-30	22±1.2	14
4	52-64	58	2	25-50	38±3.33	9	24-64	41±3.6	12
5	35-75	61±4.56	4	70-115	82±11.0	4	35-115	72±7.7	8
6	78-152	104±8.17	8	60-138	111±7.99	13	60-152	108±5.8	21
7	86-167	121±6.27	14	79-130	115±5.07	11	79-167	118±4.1	25
8	114-176	144±8.60	6	95-163	120±7.94	8	94-176	128±6.5	15
9	112-137	125	2	118-123	120±3.84	4	110-137	121±4.2	6
10	108-160	134±6.59	8	89-172	129±11.7	7	89-172	132±6.3	15
11	110-210	157±16.0	6	220-240	230	2	110-240	175±16.8	8
12	138-300	203±49.5	3	162-228	195±19.1	3	138-300	199±23.8	6
13	185-240	213	2				257-262	260	2

Примечание. Обозначения как в табл. Б4.

Таблица Б24. Длина и масса карликовой формы арктического гольца разного возраста из оз. Крестаки-1 (оба пола)

Возраст	Длина тела по Смитту (мм)				Масса тела (г)			
	lim	M±m	σ	n	lim	M±m	σ	n
5	120-161	145±4.34	14.4	11	17-32	26.4±1.31	4.36	11
6	132-172	151±2.52	11.5	21	17-41	29.1±1.54	7.07	21
7	134-182	151±3.69	14.3	15	21-56	34.8±2.97	11.5	15
8	133-169	152±2.84	11.4	16	25-52	35.3±1.81	7.24	16
9	145-171	156±1.89	7.06	14	31-45	35.6±1.12	4.2	14
10	150-166	158±3.33	6.65	4	33-42	37.5±2.33	4.65	4
11	153-165	159		2	32-33	32.5		2
12		185		1		57		1
13		181		1		42		1

Примечание: Длина и масса гольцов в возрасте 5-7, 13 лет преимущественно определялись у фиксированных формалином особей; длина корректировалась. Остальные рыбы измерялись и взвешивались в свежем состоянии. Обозначения как в табл. Б4.

Таблица Б25. Длина и масса мелкой формы арктического гольца (вторая группировка) разного возраста из оз. Крестаки-1 (оба пола)

Воз раст	Длина тела по Смитту (мм)				Масса тела (г)			
	lim	M±m	σ	n	lim	M±m	σ	n
5	186-199	193		2	47-60	53.6		2
6	193-219	209±3.70	9.06	6	58-82	71.6±3.92	9.61	6
7	219-280	242±8.80	21.6	6	88-210	119±19.4	47.6	6
8	252-320	290±5.73	19.8	12	125-270	213±14.0	48.4	12
9	290-340	308±3.22	12.1	14	220-325	272±9.76	36.5	14
10	300-340	315±3.64	13.1	13	220-390	293±14.2	51.2	13
11	295-340	323±8.56	22.7	7	220-490	324±32.4	85.8	7
12	336-380	352±10.2	20.4	4	360-380	373±6.67	11.5	3
13	342-370	356±8.09	14	3	370-430	410±20.0	34.6	3
16		338		1		355		1

Примечание: Длина и масса гольцов в возрасте 5-7 лет и частично – в возрасте 8 лет определялись у фиксированных формалином особей, длина корректировалась. Остальные рыбы измерялись и взвешивались в свежем состоянии. Обозначения как в табл. Б4.

Таблица Б26. Длина и масса крупной формы арктического гольца разного возраста из оз. Крестаки-1 (оба пола)

Воз раст	Длина тела по Смитту (мм)				Масса тела (г)			
	lim	M±m	σ	n	lim	M±m	σ	n
12		445		1		850		1
13	410-500	451±9.55	27.0	8	510-1250	834±97	257	7
14	415-577	487±25.9	63.3	6	700-1910	1191±193	472	6
15	485-545	507±19.2	33.3	3	1040-1450	1180±135	234	3
16	445-550	489±24.3	48.5	4	800-1040	920±170	339	4
17	530-535	533		2	1300-1410	1355		2

Примечание. Рыбы измерялись и взвешивались в свежем состоянии. Обозначения как в табл. Б4.

Таблица Б27. Морфологические признаки гольцов крупной формы из озер Орон и Крестаки-1

При- знаки	Оз. Орон АС 298-560 (437) мм; n=24 (по Калашникову, 1978)			Оз. Крестаки-1 АС 410-577 (473) мм; n=21(sb-рс)/20(Нс-IV)			CD
	lim	M±m	σ	lim	M±m	σ	
<i>sb</i>	28-32	30.0±0.27	1.33	29-32	30.6±0.22	1.02	0.26
<i>rb1</i>	9-12	10.8±0.14	0.69	11-12	11.5±0.11	0.51	<u>0.58</u>
<i>rb2</i>				10-12	11.0±0.08	0.38	0.19
<i>D</i>	9-11	10.0±0.09	0.46	9-11	9.7±0.13	0.58	0.29
<i>A</i>	7-9	8.2±0.11	0.55	7-9	8.0±0.12	0.55	0.18
<i>P</i>	11-13	12.3±0.12	0.60	12-13	12.5±0.11	0.51	0.18
<i>V</i>	8-9	8.2±0.08	0.39	8-8	8.0±0.00	0	0.51
<i>рс</i>	37-63	50.5±1.09	5.35	45-67	53.7±1.09	4.99	0.31
в % длины головы							
<i>Нс</i>	58-73	65.2±0.85	4.15	53-66	58.9±0.74	3.32	<u>0.84</u>
<i>hc</i>	42-52	46.1±0.52	2.52	39-47	42.1±0.50	2.23	<u>0.84</u>
<i>ao</i>	27-35	31.8±0.39	1.89	27-33	29.6±0.40	1.8	<u>0.60</u>
<i>o</i>	12-16	13.9±0.29	1.41	11-15	12.8±0.29	1.28	0.41
<i>io</i>	33-40	36.1±0.34	1.68	28-36	32.5±0.44	1.98	<u>0.99</u>
<i>lmx</i>	36-42	38.4±0.30	1.46	38-47	42.8±0.52	2.31	<u>1.18</u>
<i>hmx</i>	7-10	8.0±0.14	0.70	6-8	7.2±0.15	0.65	<u>0.60</u>
<i>lmd</i>	59-67	62.9±0.46	2.22	64-73	67.7±0.58	2.58	<u>0.99</u>
в % длины тела по Смитту							
<i>c</i>	17-20	18.4±0.12	0.60	20-23	21.3±0.17	0.78	<u>2.14</u>
<i>H</i>	20-25	21.7±0.25	1.24	14-21	17.6±0.40	1.78	<u>1.35</u>
<i>h</i>	6.0-7.6	6.8±0.11	0.52	6-8	6.88±0.09	0.38	0.09
<i>aD</i>	43-49	44.9±0.34	1.68	41-46	44.1±0.36	1.61	0.24
<i>pD</i>	39-44	41.4±0.30	1.45	36-41	39.5±0.33	1.47	<u>0.64</u>
<i>aV</i>	53-55	53.5	-	45-52	49.6±0.37	1.67	
<i>aA</i>	73-75	74.2	-	63-73	69.1±0.51	2.27	
<i>P-V</i>	28-33	30.3±0.27	1.30	23-30	27.8±0.33	1.5	<u>0.90</u>
<i>V-A</i>	19-22	21.0±0.19	0.91	19-22	20.4±0.19	0.85	0.37
<i>pl</i>	15-19	17.2±0.20	0.98	15-15	16.9±0.19	0.87	0.15
<i>lD</i>	9-12	10.3±0.13	0.62	10-11	10.6±0.12	0.52	0.23
<i>hD</i>	9-12	10.5±0.14	0.67	11-16	12.7±0.25	1.12	<u>1.25</u>
<i>lA</i>	7-10	7.6±0.17	0.84	7-8	7.7±0.08	0.37	0.14
<i>hA</i>	6-11	9.8±0.12	0.60	10-14	11.4±0.20	0.87	<u>1.10</u>
<i>lP</i>	11-15	12.9±0.19	0.95	14-19	16.4±0.31	1.4	<u>1.48</u>
<i>lV</i>	9-11	10.4±0.15	0.74	10-15	12.5±0.27	1.19	<u>1.08</u>

Примечание. Обозначения как в табл. Б4 и Б13.

Таблица Б28. Длина и масса мелкой формы арктического гольца разного возраста из оз. Ирбо (оба пола)

Возраст	1996 г.				2003 г.			
	lim	M±m	σ	n	lim	M±m	σ	n
Длина тела по Смитту (мм)								
3					142-183	161±3.3	12.9	15
4		194		1	157-205	181±4.04	14.6	13
5	216-242	232±4.38	10.7	6	188-219	204±2.89	10.7	13
6	237-264	252±3.27	9.81	9	225-258	245±5.70	12.7	5
7	228-275	256±2.83	14.7	27	256-278	264±7.25	12.6	3
8	268-274	271		2		300		1
9		244		1		281		1
10						288		1
11		294		1				
13								
14		272		1				
Масса тела (г)								
3					24-52	37.3±2.07	8.01	15
4		57		1	34-80	55.2±3.75	13.5	13
5	88-122	104±5.02	12.3	6	66-105	80.6±2.91	10.5	13
6	108-161	133±5.97	17.9	9	108-166	139±9.69	21.7	5
7	94-242	143±5.51	28.6	27	140-224	177±24.7	42.8	3
8	159-174	167		2		264		1
9		127		1		222		1
10						274		1
11		222		1				
13		157						
14		187		1				

Примечание: длина и масса гольцов в выборке 1996 г. определялись у фиксированных формалином особей (длина корректировалась), в выборке 2003 г. – у свежих рыб. Обозначения как в табл. Б4.

Таблица Б29. Длина и масса мелкой формы арктического гольца разного возраста из оз. Амудиса

Воз- раст	Самцы				Самки				Оба пола		
	lim	M±m	σ	n	lim	M±m	σ	n	lim	M±m	σ
Длина тела по Смитту (мм)											
5		139		1						139	
6	157-177	169±3.25	7.97	6	155-172	166±5.36	9.29	3	155-177	168±2.65	7.95
7	168-201	192±8.09	16.2	4	155-212	188±7.13	18.9	7	155-212	190±5.20	17.2
8	174-227	208±6.26	17.7	8	180-210	196±4.52	11.1	6	174-227	203±4.29	16
9	220-260	236±6.89	16.9	6	179-240	211±8.28	23.4	8	179-260	221±6.37	23.8
10	235-265	249±2.41	9.04	14	210-252	237±2.98	11.6	15	210-265	242±2.22	12.0
11	238-278	255±3.41	12.3	13	223-260	241±3.74	11.2	9	223-278	249±2.89	13.5
12	240-290	257±3.04	13.9	21	228-283	245±5.99	16.9	8	228-290	253±2.87	15.5
13	215-305	258±4.83	20.5	18	250-320	277±12.0	26.8	5	215-320	262±4.78	22.9
14	238-325	266±7.53	26.1	12	230-245	238±7.50	10.6	2	230-325	262±7.02	26.3
15	245-305	291±18.1	44.2	6					245-355	291±18.1	44.2
16	283-360	333±24.9	43.1	3					283-360	333±24.9	43.1
17		300		1						300	
19	325-360	343±17.5	24.7	2					325-360	343±17.5	24.7
21		340		1						340	
Масса тела (г)											
5		23		1						23	
6	32-52	42±3.12	7.63	6	31-44	39±4.18	7.23	3	31-52	41±2.38	7.13
7	38-76	66±9.22	18.4	4	31-80	60±6.33	16.8	7	31-80	62±5.04	16.7
8	42-111	87±8.4	23.8	8	52-85	70±5.00	12.3	6	42-111	80±5.62	21
9	94-162	122±11.3	27.6	6	57-136	95±11.2	31.7	8	57-162	106±8.53	31.9
10	108-177	138±6.09	22.8	14	64-164	115±7.03	27.2	15	64-177	126±5.07	27.3
11	92-221	150±8.49	30.6	13	69-132	110±7.53	22.6	9	69-221	134±7.16	33.6
12	104-247	147±8.7	39.9	21	107-196	127±10.2	29	8	104-247	142±7.02	37.8
13	65-275	151±11.3	48.1	18	149-280	178±25.5	57.1	5	65-280	157±10.4	50.1
14	110-326	170±22.4	77.4	12	85-133	109±24.0	33.9	2	85-326	161±20.1	75.2
15	92-365	215±39.7	97.2	6					92-365	215±39.7	97.2
16	228-521	379±84.7	147	3					228-521	379±84.7	147
17		247		1						247	
19	375-418	397±21.5	30.4	2					375-418	397±21.5	30.4
21		295		1						295	

Примечание: рыбы измерялись и взвешивались в свежем состоянии. Обозначения как в табл. Б4.

Таблица Б30. Длина и масса крупной формы арктического гольца разного возраста из озер Озерное-1 и Озерное-4 (оба пола)

Возраст	Озерное-1					Озерное-4				
	lim	M	m	σ	n	lim	M	m	σ	n
Длина тела по Смитту (мм)										
4						190				1
5	161-223	192	31	43.8	2	198-232	218	10.4	18	3
6	193-257	220	13.7	27.4	4	265-317	293	11.2	22.4	4
7	231-278	256	4.73	15	10	272-372	333	11.5	32.5	8
8	273-314	299	7.32	16.4	5	315-392	374	7.38	27.6	14
9	256-317	293	18.9	32.7	3	360-405	382	9.30	20.8	5
10						371-422	393	10.6	21.2	4
11		368			1	391-411	401	10.0	14.1	2
12							402			1
13		374			1		389			1
14	354-386	368	9.39	16.3	3	374-437	405	18.2	31.5	3
15	390-404	397	7.00	9.9	2		423			1
16		382			1	435-488	462	26.5	37.5	2
Масса тела (г)										
4						59				1
5	33-89	61	28.0	39.6	2	71-109	96	12.5	21.7	3
6	59-135	85	17.5	35	4	160-311	241	34.7	69.4	4
7	95-180	133	7.57	23.9	10	106-489	319	42.8	121	8
8	143-263	215	20.7	46.3	5	295-566	427	26.4	98.7	14
9	124-238	194	35.3	61.1	3	433-584	492	25.1	56.2	5
10						426-754	538	76.9	154	4
11		399			1	439-704	572	133	187	2
12							588			1
13		426			1		585			1
14	376-479	432	30.0	52.0	3	413-706	565	84.8	147	3
15	411-503	457	46.0	65.1	2		628			1
16		482			1	612-871	742	130	183	2

Примечание: рыбы измерялись и взвешивались в свежем состоянии. Обозначения как в табл. Б4.

Окончание таблицы Б31

Возраст	Бол. Леприндо (2013 г., оба пола)					Мал. Леприндо (2013-2015 гг., оба пола)				
	lim	M	m	σ	n	lim	M	m	σ	n
Длина тела по Смитту (мм)										
2		97			1	82				1
3	113-124	120	3.65	6.32	3	125-132	129			2
4	116-161	143	2.54	11.3	20	145-154	149	2.18	4.36	4
5	126-171	151	0.99	8.96	82	142-180	167	2.01	8.52	18
6	129-173	153	0.98	9.52	94	152-215	176	1.37	11.6	71
7	126-188	155	1.46	10.8	54	164-210	187	1.13	8.59	58
8	138-175	155	1.11	8.35	57	167-205	188	1.45	7.80	29
9	138-186	157	2.87	11.5	16	169-216	192	3.46	13.4	15
10	143-178	160	1.58	8.96	32	183-210	196	1.98	7.16	13
11	139-189	162	2.75	11.7	18	173-217	198	3.87	11.6	9
12	148-185	162	2.83	9.80	12	183-202	194	5.78	10.0	3
13	156-173	161	2.63	6.44	6	187-216	200	5.70	12.7	5
14						207-214	211			2
Масса тела (г)										
2		8			1	5				1
3	14-16	15			2	14-16	15			2
4	11-36	24	1.55	6.39	17	21-32	25	2.41	4.81	4
5	18-43	30	0.76	5.24	47	24-57	37	1.77	7.09	16
6	18-45	29	0.75	5.35	51	30-81	44	1.27	9.49	56
7	25-50	32	1.20	6.02	25	27-70	51	1.12	7.99	51
8	25-46	31	0.83	4.93	35	40-66	53	1.12	5.72	26
9	24-54	31	2.42	8.04	11	34-79	52	3.34	12.5	14
10	22-42	32	1.49	6.14	17	42-60	51	1.67	6.01	13
11	24-37	31	1.57	4.43	8	49-69	57	2.73	7.22	7
12	27-42	31	1.30	4.11	10	46-62	56	5.11	8.86	3
13	27-31	29			2	46-69	58	5.15	10.3	4
14						55-72	64			2

Примечание: в выборках 1996-2005 гг. для оценок длины использовали свежих и фиксированных формалином (с корректировкой длины) рыб, в выборках 2013-2015 гг. – в основном свежих рыб.

Таблица Б32. Длина и масса карликовой формы арктического гольца разного возраста из оз. Гольцовое (1996-1999)

Воз- раст	Самцы					Самки					Оба пола			
	lim	M	m	σ	n	lim	M	m	σ	n	lim	M	m	σ
Длина тела по Смитту (мм)														
2	95-111	100	5.33	9.24	3						95-111	100	5.33	9.24
3	107-131	119	3.44	8.42	6	100-120	107	3.26	7.99	6	100-131	114	2.84	10.2
4	114-145	130	3.26	10.3	10	110-152	134	3.92	13.6	12	110-152	132	2.58	12.1
5	149-173	161	1.82	7.49	17	134-169	150	2.78	10.0	13	134-173	156	1.86	10.2
6	147-209	164	2.63	13.9	28	141-177	157	1.54	9.09	35	141-209	160	1.51	12
7	149-195	169	2.76	10.3	14	155-184	167	2.58	8.94	12	149-195	168	1.87	9.55
8	156-209	174	6.32	16.7	7	151-183	172	5.3	14	7	151-209	173	3.97	14.9
9	160-199	177	4.13	12.4	9	152-200	169	10.9	21.8	4	152-200	175	4.29	15.5
10	179-185	182	3.2	4.53	2	152-190	174	8.36	16.7	4	152-190	177	5.64	13.8
11	167-197	180	8.83	15.3	3						167-197	180	8.83	15.3
12							177			1		177		
13	172-188	180			2						172-188	180		
Масса тела (г)														
2	7-8	7.2	0.20	0.35	3						7-8	7.2	0.20	0.35
3	10-20	15	1.43	3.5	6	9-15	11	1.05	2.58	6	9-20	14	1.03	3.7
4	14-28	21	1.56	4.93	10	13-35	23	2.04	7.05	12	13-35	22	1.30	6.12
5	31-54	43	1.99	8.19	17	24-59	36	2.47	8.89	13	24-59	40	1.64	8.98
6	33-97	46	2.52	13.3	28	26-55	42	1.23	7.27	35	26-97	44	1.32	10.5
7	31-78	50	2.59	9.69	14	32-71	49	2.77	9.59	12	31-78	50	1.86	9.47
8	34-93	55	7.13	18.9	7	33-93	56	6.91	18.3	7	33-93	55	4.77	17.8
9	40-86	58	4.48	13.4	9	35-86	51	10.8	21.7	4	35-86	56	4.36	15.7
10	54-55	55	0.8	1.13	2	35-60	51	5.53	11.1	4	35-60	52	3.60	8.81
11	41-86	63	13.1	22.7	3						41-86	63	13.1	22.7
12							7.2			1		7.2		
13	46-71	14			2						46-71	14		

Примечание: длина и масса оценивались преимущественно у фиксированных формалином особей, оценки длины корректировались. Обозначения как в табл. Б4.

Таблица Б33. Состав пищи арктического гольца из озера Гольцовое (встречаемость, % от числа содержащих пищу желудков) в августе 1977 и 1978 гг.

Компонент пищи	Карликовая форма	Мелкая форма	Крупная форма
Планктон	85.7	76.2	-
Рыба	-	9.5	100.0
Бокоплавы	9.5	4.8	25.0
Водные личинки насекомых	-	9.5	-
Наземные насекомые	4.8	4.8	-
Растительность	4.8	-	-
Прочие	-	4.8	-
Число исследованных желудков, экз.	34	26	4
Доля пустых желудков, %	38.2	19.2	0.0

Примечание: по данным, предоставленным К.А. Савваитовой.

Таблица Б34. Длина и масса мелкой формы арктического гольца разного возраста из озер Кирылта-3 и Кирылта-4

Возраст	Самцы					Самки					Оба пола				
	lim	M	m	σ	n	lim	M	m	σ	n	lim	M	m	σ	n
Длина тела по Смитту (мм)															
Кирылта-3, VI 1999 (~первая размерная группа - «карлики»)															
6											128-176	149	4.32	13.7	10
7											138-171	150	2.61	11.1	18
8											152-165	159			2
Кирылта-3, VII 1999, 2005 (~вторая размерная группа)															
4	121-159	134	1.42	9.06	41	121-162	136	2.6	13.3	26	121-162	135	1.32	10.8	67
5	150-191	176	4.67	15.5	11	157-181	169	3.87	8.65	5	150-191	174	3.47	13.9	16
6	180-207	193	3.15	9.95	10	172-195	184			2	172-207	192	3.13	10.8	12
7	173-228	206	4.78	15.9	11	159-218	196	4.14	14.3	12	159-228	201	3.25	15.6	23
8	186-235	213	1.48	8.48	33	180-218	198	2.74	11.9	19	180-235	207	1.67	12.1	52
9	202-232	217	6.22	13.9	5	182-195	188	3.84	6.65	3	182-232	206	6.62	18.7	8
10	206-265	224	4.89	16.2	11	190-213	201			2	190-265	220	4.91	17.7	13
11	213-252	229	5.23	13.8	7	181-230	203	8.72	19.5	5	181-252	218	5.93	20.5	12
Кирылта-4, 1997-2005															
2							107			1	100-107	104			2
3	127-142	134	1.22	3.85	10	130-146	139	3.40	6.80	5	109-146	134	2.22	8.58	15
4	145-173	162	5.19	11.6	5	132-160	147	2.69	8.91	11	132-173	152	2.96	11.9	16
5	160-207	179	2.21	11.7	28	154-188	172	2.47	9.26	14	154-207	177	1.75	11.3	42
6	176-225	200	1.49	11.1	56	166-208	190	1.97	10.4	28	166-225	197	1.28	11.8	85
7	184-235	208	1.74	11.7	45	176-208	193	2.09	9.57	21	176-235	203	1.59	13	66
8	194-272	216	4.14	18.5	20	189-216	199	3.48	9.83	8	189-272	211	3.44	18.2	28
9		268			1	195-200	197	1.45	2.52	3	195-268	215	17.7	35.4	4
10		241			1		205			1	205-241	223			2
11		302			1						302				1
Масса тела (г)															
Кирылта-3, VI 1999 (~первая размерная группа - «карлики»)															
6											18-40	27	2.17	6.86	10
7											20-36	26	1.10	4.67	18
8											26-27	26			2
Кирылта-3, VII 1999, 2005 (~вторая размерная группа)															
6											54-76	64	6.43	11.1	3
7											36-94	73	3.82	15.3	16
8											44-100	78	2.86	14.3	25
9											48-105	78	10.5	23.5	5
10											62-192	97	12.9	38.7	9
11											72-184	103	15.5	41	7
Кирылта-4, 1997-2005															
3	19-25	22	0.67	2.13	10	22-25	24	0.78	1.55	4	19-25	22	0.56	2.1	14
4	24-50	37	5.5	12.3	5	22-40	27	1.6	5.32	11	22-50	30	2.26	9.04	16
5	40-81	56	3.01	12.4	17	25-65	45	5.59	13.7	6	25-81	53	2.8	13.4	23
6	50-112	71	2.23	16.1	52	45-80	60	2.15	10.3	23	45-112	68	1.78	15.4	75
7	50-114	80	2.96	18.0	37	52-90	66	2.76	11.7	18	50-114	75	2.34	17.4	55
8	55-120	85	4.65	17.4	14	52-212	95	16.8	50.5	9	52-212	89	7.02	33.6	23
9		160			1	64-68	65	1.33	2.31	3	64-160	89	23.7	47.4	4
11		260			1						260				1

Примечание: длина оценивалась у свежих и фиксированных формалином особей, масса - у свежих (Кирылта-3, VI 1999; Кирылта-4) или преимущественно у фиксированных формалином (Кирылта-3, VII 1999, 2005). Обозначения как в табл. Б4.

Таблица Б35. Длина и масса крупной формы арктического гольца разного возраста из озер Кирылта-3 и Кирылта-4

Возраст	Кирылта-3					Кирылта-4				
	lim	M	m	σ	n	lim	M	m	σ	n
Длина тела по Смитту (мм)										
4						165-210	188			2
5						204-260	232			2
6	188-295	236	15.1	39.8	7	245-400	316	16.9	50.6	9
7	205-358	295	12.3	44.3	13	263-386	317	26.2	52.4	4
8	228-382	327	24.1	59.0	6	275-421	327	46.9	81.3	3
9	360-430	403	21.9	37.9	3	307-570	436	40.5	99.2	6
10		406			1					
11		620			1		465			1
12							410			1
Масса тела (г)										
4						36-76	56			2
5						63-176	120			2
6	58-220	115	23.7	62.8	7	110-782	406	77.6	233	9
7	70-407	234	27.9	101	13	166-642	347	104	208	4
8	105-602	342	70.9	174	6	194-902	442	230	399	3
9	400-712	607	104	180	3	312-1860	969	224	549	6
10		652			1					
11		2720			1		852			1
12							810			1

Примечание: длина и масса оценивались у свежих особей. Обозначения как в табл. Б4.

Таблица Б36. Пластические признаки самцов и самок трех форм арктического гольца из оз. Камканда

Признаки	1. Карликовые, самцы 10-21(15.0) см n=69				2. Карликовые, самки 10-21(15.3) см n=64				3. Мелкие, самцы 10-24(17.3) см n=69				4. Мелкие, самки 11-23(15.6) см n=61				5. Крупные, самцы 17-59(28.6) см n=13				6. Крупные, самки 19-70(27.9) см n=12			
	lim	M	m	σ	lim	M	m	σ	lim	M	m	σ	lim	M	m	σ	lim	M	m	σ	lim	M	m	σ
	в % длины головы																							
<i>Hc</i>	51-65	57.3	0.35	2.91	52-65	57.9	0.33	2.64	52-64	58.3	0.35	2.94	51-63	56.7	0.41	3.21	51-69	60.7	1.47	5.29	53-69	59.3	1.28	4.44
<i>hc</i>	41-50	45.9	0.25	2.06	40-50	45.8	0.25	2.02	39-47	42.9	0.22	1.85	39-47	42.8	0.24	1.85	42-50	44.5	0.67	2.40	41-52	44.2	0.88	3.06
<i>ao</i>	18-25	22.1	0.21	1.75	19-26	22.3	0.20	1.59	18-27	22.7	0.22	1.80	19-27	21.7	0.22	1.69	24-31	26.7	0.44	1.57	23-30	25.4	0.63	2.18
<i>o</i>	23-30	26.0	0.23	1.89	23-30	26.5	0.21	1.71	19-30	24.1	0.30	2.51	19-30	24.7	0.28	2.22	14-21	19.4	0.62	2.23	13-22	19.6	0.70	2.41
<i>io</i>	18-28	22.4	0.21	1.72	19-29	23.0	0.23	1.81	19-30	24.4	0.26	2.14	20-29	23.6	0.26	2.05	23-35	26.9	1.03	3.71	21-36	26.4	1.17	4.07
<i>op</i>	48-56	51.3	0.19	1.56	47-55	51.8	0.19	1.55	47-56	52.3	0.20	1.69	48-57	52.1	0.22	1.74	50-58	54.2	0.67	2.41	49-57	53.1	0.66	2.29
<i>lrm</i>	37-50	43.3	0.34	2.86	37-50	43.0	0.26	2.10	36-52	43.2	0.32	2.68	36-47	42.1	0.33	2.57	42-50	46.2	0.67	2.43	42-53	45.7	0.82	2.83
<i>lmx</i>	31-41	35.4	0.25	2.05	31-39	34.8	0.22	1.75	30-42	35.1	0.25	2.09	30-38	34.4	0.22	1.75	32-40	36.0	0.59	2.14	33-41	36.0	0.68	2.37
<i>hmx</i>	8-11	9.78	0.10	0.80	7-11	9.72	0.11	0.87	7-11	8.87	0.11	0.88	7-11	9.00	0.11	0.86	6-9	7.5	0.26	0.95	7-9	8.20	0.24	0.83
<i>lmd</i>	50-64	56.8	0.33	2.75	52-63	57.7	0.30	2.39	52-64	57.2	0.22	1.80	52-61	56.1	0.30	2.31	55-69	60.2	0.99	3.58	53-66	59.0	1.06	3.68
	в % длины тела по Смитту																							
<i>c</i>	21-24	22.8	0.09	0.75	20-24	21.9	0.10	0.78	20-23	20.8	0.08	0.65	19-23	20.8	0.10	0.76	20-23	20.9	0.25	0.89	20-22	21.1	0.26	0.90
<i>H</i>	12-20	16.4	0.16	1.35	13-19	16.4	0.18	1.44	14-19	16.3	0.14	1.19	14-19	16.0	0.15	1.13	14-24	17.0	0.75	2.69	13-20	15.9	0.50	1.72
<i>h</i>	6-8	6.71	0.06	0.50	5-8	6.59	0.07	0.55	6-7	6.38	0.05	0.40	6-8	6.33	0.05	0.40	5-7	6.2	0.17	0.61	5-7	6.03	0.16	0.54
<i>aD</i>	41-46	43.4	0.13	1.11	40-46	43.1	0.15	1.22	40-45	42.4	0.13	1.07	40-44	42.0	0.13	1.02	40-45	42.4	0.40	1.46	40-43	41.8	0.30	1.05
<i>pD</i>	36-42	38.5	0.13	1.09	36-42	39.1	0.14	1.08	38-44	41.1	0.13	1.10	38-44	41.1	0.16	1.22	39-44	41.4	0.39	1.40	38-44	41.2	0.38	1.31
<i>aV</i>	46-51	48.7	0.15	1.24	43-57	48.9	0.22	1.76	45-51	47.8	0.13	1.09	42-51	47.6	0.17	1.35	47-51	48.5	0.41	1.47	44-50	47.2	0.46	1.59
<i>aA</i>	64-71	68.1	0.17	1.45	66-74	68.5	0.18	1.43	65-77	68.0	0.19	1.55	65-71	68.1	0.16	1.24	67-70	68.7	0.25	0.89	67-71	68.3	0.30	1.05
<i>P-V</i>	25-31	28.3	0.15	1.22	24-32	29.0	0.19	1.49	27-32	29.0	0.13	1.08	27-32	28.9	0.16	1.23	27-30	28.3	0.23	0.83	26-29	27.6	0.25	0.88
<i>V-A</i>	16-22	19.0	0.13	1.05	17-24	19.4	0.18	1.42	18-22	20.2	0.11	0.93	17-23	20.2	0.14	1.08	19-22	20.2	0.26	0.95	19-25	20.7	0.48	1.38
<i>pl</i>	14-19	16.1	0.09	0.78	14-18	16.3	0.11	0.89	16-19	17.3	0.09	0.76	16-19	17.3	0.10	0.75	16-19	17.7	0.22	0.78	15-19	17.7	0.34	1.17
<i>ID</i>	10-14	11.3	0.09	0.79	9-14	11.1	0.11	0.87	8-12	10.1	0.10	0.82	9-12	10.1	0.08	0.60	9-12	10.8	0.24	0.86	10-12	10.7	0.15	0.51
<i>hD</i>	12-17	14.6	0.13	1.06	12-16	13.8	0.09	0.72	11-15	13.0	0.10	0.86	11-14	12.4	0.10	0.81	10-13	11.6	0.19	0.70	11-13	11.8	0.21	0.71
<i>IA</i>	7-9	8.20	0.07	0.59	7-10	8.09	0.07	0.55	7-9	7.57	0.06	0.51	6-9	7.68	0.06	0.46	7-9	7.8	0.13	0.47	7-9	7.78	0.22	0.78
<i>hA</i>	10-15	12.4	0.14	1.13	10-13	11.7	0.10	0.81	9-12	10.9	0.09	0.79	9-12	10.6	0.08	0.62	9-12	9.8	0.23	0.85	9-14	9.9	0.40	1.38
<i>IP</i>	15-22	17.0	0.14	1.14	13-18	16.2	0.14	1.11	13-19	15.8	0.12	1.03	14-13	15.2	0.11	0.85	13-16	13.7	0.24	0.85	13-18	14.1	0.43	1.50
<i>IV</i>	10-16	12.5	0.13	1.04	9-14	11.9	0.10	0.78	10-13	11.6	0.09	0.71	10-17	10.9	0.08	0.66	10-12	11.1	0.18	0.66	9-15	11.1	0.42	1.44

Примечание. Обозначения как в табл. Б4.

Таблица Б37. Пластические признаки разных размерных групп трех форм арктического гольца из оз. Камканда (оба пола)

При-знаки	1. Карликовые 10-15(12.8) см n=70				2. Карликовые 15-21(17.0) см n=74				3. Мелкие 10-15(12.2) см n=72				4. Мелкие 15-24(18.8) см n=87				5. Крупные 17-24(21.0) см n=14				6. Крупные 25-70(37.7) см n=12			
	lim	M	m	σ	lim	M	m	σ	lim	M	m	σ	Lim	M	m	σ	lim	M	m	σ	lim	M	m	σ
	в % длины головы																							
<i>Hc</i>	52-64	56.9	0.31	2.63	51-65	58.3	0.32	2.72	52-67	57.3	0.40	3.36	51-66	58.0	0.35	3.22	51-66	57.3	1.08	4.05	60-69	63.3	0.94	3.27
<i>hc</i>	40-49	45.1	0.24	2.00	43-50	46.5	0.21	1.78	39-48	43.4	0.26	2.20	39-47	43.0	0.19	1.80	41-50	43.5	0.63	2.37	42-52	45.2	0.81	2.79
<i>ao</i>	18-25	21.6	0.18	1.51	18-26	22.8	0.19	1.59	18-27	21.7	0.21	1.76	19-27	22.5	0.17	1.63	23-27	24.9	0.35	1.31	24-31	27.3	0.51	1.76
<i>o</i>	23-31	26.4	0.23	1.91	23-30	26.0	0.21	1.81	21-30	25.7	0.23	1.97	19-28	23.5	0.23	2.12	20-22	20.9	0.12	0.45	13-20	17.4	0.74	2.58
<i>io</i>	18-27	22.4	0.20	1.69	19-29	23.1	0.21	1.82	19-28	22.8	0.20	1.72	20-30	24.7	0.20	1.90	21-26	24.3	0.38	1.41	24-36	29.7	1.04	3.59
<i>op</i>	48-58	51.8	0.22	1.81	47-54	51.3	0.17	1.42	47-57	52.0	0.24	2.00	48-56	52.2	0.16	1.48	49-58	52.7	0.65	2.43	51-58	55.1	0.54	1.87
<i>lrm</i>	37-46	41.8	0.26	2.15	39-50	44.4	0.25	2.14	36-46	41.2	0.27	2.28	39-52	43.9	0.22	2.02	42-57	44.5	0.46	1.72	45-53	47.6	0.69	2.38
<i>lmx</i>	31-38	34.3	0.19	1.63	32-41	35.8	0.22	1.85	30-39	33.4	0.19	1.64	31-42	35.5	0.17	1.58	32-38	34.9	0.53	1.97	35-41	37.2	0.51	1.75
<i>hmx</i>	9-11	10.0	0.08	0.71	7-11	9.5	0.09	0.82	8-11	9.4	0.08	0.69	7-11	8.6	0.09	0.88	6-9	8.2	0.27	1.01	6-8	7.3	0.21	0.74
<i>lmd</i>	50-62	55.7	0.30	2.53	53-64	58.4	0.23	1.95	52-59	55.6	0.23	1.92	53-64	57.4	0.19	1.74	53-60	57.4	0.62	2.32	59-69	62.6	0.76	2.64
	в % длины тела по Смитту																							
<i>c</i>	20-24	22.3	0.10	0.87	20-24	22.4	0.10	0.88	19-23	21.2	0.08	0.70	20-22	20.6	0.06	0.58	20-23	21.3	0.22	0.83	20-22	20.6	0.22	0.77
<i>H</i>	12-18	15.8	0.17	1.42	15-20	17.0	0.12	0.99	13-19	16.2	0.17	1.48	14-19	16.3	0.11	1.02	13-18	15.3	0.31	1.18	16-24	18.2	0.70	2.42
<i>h</i>	5-8	6.5	0.06	0.50	6-8	6.8	0.06	0.51	5-8	6.4	0.06	0.48	6-7	6.3	0.04	0.37	5-7	5.9	0.14	0.51	6-7	6.3	0.16	0.56
<i>aD</i>	41-46	43.1	0.13	1.12	40-46	43.3	0.14	1.21	40-45	42.3	0.14	1.17	40-45	42.3	0.10	0.97	40-43	41.7	0.22	0.81	40-45	42.7	0.45	1.54
<i>pD</i>	36-42	38.9	0.15	1.23	36-41	38.7	0.12	1.03	38-43	40.5	0.13	1.12	39-44	41.5	0.11	1.03	39-44	41.5	0.33	1.23	38-44	41.0	0.40	1.39
<i>aV</i>	43-51	48.3	0.16	1.35	46-57	49.1	0.18	1.54	42-50	47.5	0.15	1.25	46-51	47.9	0.12	1.12	44-51	47.4	0.50	1.86	47-51	48.6	0.30	1.03
<i>aA</i>	64-74	67.8	0.18	1.49	66-71	68.7	0.14	1.21	65-71	67.6	0.14	1.18	66-77	68.4	0.15	1.41	67-69	68.0	0.17	0.62	68-80	69.1	0.28	0.98
<i>P-V</i>	24-32	28.2	0.16	1.38	26-32	28.9	0.15	1.31	27-31	28.8	0.12	1.03	27-32	29.2	0.13	1.18	26-29	27.6	0.24	0.88	28-29	28.5	0.20	0.71
<i>V-A</i>	16-22	19.0	0.15	1.21	16-24	19.5	0.15	1.27	17-22	20.1	0.13	1.10	18-23	20.5	0.10	0.90	19-21	19.9	0.19	0.71	19-25	21.0	0.48	1.65
<i>pl</i>	14-19	16.5	0.10	0.82	14-18	16.0	0.09	0.79	15-19	17.1	0.10	0.81	16-19	17.4	0.08	0.70	17-19	18.0	0.21	0.80	15-18	17.3	0.29	0.99
<i>lD</i>	9-14	11.0	0.10	0.84	9-13	11.3	0.09	0.78	8-12	10.2	0.09	0.74	8-11	10.0	0.07	0.69	9-12	10.5	0.18	0.66	11-12	11.2	0.16	0.54
<i>hD</i>	12-15	13.8	0.08	0.68	12-17	14.5	0.13	1.09	11-15	13.1	0.09	0.75	11-15	12.6	0.10	0.91	11-13	11.7	0.16	0.61	10-13	11.7	0.23	0.80
<i>lA</i>	7-9	8.0	0.07	0.60	7-10	8.3	0.06	0.49	7-9	7.7	0.06	0.49	6-9	7.6	0.05	0.49	7-9	7.7	0.14	0.54	7-9	7.9	0.15	0.51
<i>hA</i>	10-14	11.6	0.11	0.91	10-15	12.4	0.11	0.96	9-13	10.8	0.09	0.75	9-13	10.9	0.08	0.70	9-11	9.9	0.20	0.74	9-14	9.8	0.42	1.44
<i>lP</i>	13-18	16.1	0.12	0.99	15-22	17.1	0.13	1.13	13-17	15.4	0.10	0.83	14-19	15.6	0.12	1.07	13-16	13.8	0.23	0.86	13-18	13.9	0.43	1.50
<i>lV</i>	9-14	11.8	0.10	0.84	11-16	12.6	0.11	0.93	10-13	11.2	0.08	0.64	10-13	11.3	0.09	0.82	9-12	10.8	0.22	0.83	10-15	11.4	0.36	1.25

Примечание. Обозначения как в табл. Б4.

Таблица Б38. Коэффициент различия Майра CD по пластическим признакам, приведенным в таблицах Б36 и Б37, между самцами и самками, размерными группами и формами арктического гольца арктического гольца из оз. Камканда

При- знаки	Самцы-самки (табл. 36П)			Размерные груп- пы (табл. 37П)			Формы (табл. 37П)			
	1-2	3-4	5-6	1-2	3-4	5-6	1-3	2-4	2-5	4-5
<i>Hc</i>	0.09	0.26	0.14	0.28	0.11	0.83	0.08	0.05	0.16	0.11
<i>hc</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>lrm</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
<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>pl</i>	0.08	0.03	0.01	0.29	0.20	0.43	0.39	0.94	1.28	0.43
<i>lD</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>lA</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>lP</i>	0.37	0.34	0.16	0.49	0.12	0.03	0.38	0.69	1.64	0.90
<i>lV</i>	0.36	0.47	0.03	0.44	0.06	0.27	0.40	0.72	0.97	0.27
среднее	0.18	0.15	0.16	0.31	0.26	0.52	0.32	0.55	0.77	0.37

Примечание: обозначения как в табл. Б13

Таблица Б39. Длина и масса карликовой формы арктического гольца разного возраста из озера Камканда

Воз раст	самцы					самки					Оба пола				
	lim	M	m	σ	n	lim	M	m	σ	n	lim	M	m	σ	n
Длина тела по Смитту (мм)															
1												59			1
2	93-106	99			2						77-106	92	8.43	14.6	3
3	101-132	119	3.21	9.08	8	104-136	120	2.49	8.99	13	101-132	120	1.92	8.80	21
4	109-151	128	2.96	12.2	17	111-162	133	2.41	13.0	29	109-162	131	1.72	12.3	51
5	105-157	135	2.91	13.0	20	128-170	146	2.72	12.2	20	105-170	141	2.18	14.1	42
6	130-169	146	3.12	12.1	15	135-171	154	2.27	10.4	21	130-171	151	1.97	11.8	36
7	145-185	162	3.07	11.5	14	130-191	160	2.77	13.3	23	130-191	160	2.09	12.9	38
8	139-182	162	2.34	12.6	29	139-188	166	2.29	11.9	27	139-188	164	1.62	12.2	57
9	151-183	162	2.17	8.69	16	143-195	167	3.87	15.0	15	132-195	163	2.33	13.2	32
10	155-185	169	2.31	8.66	14	152-210	170	4.04	15.1	14	152-210	169	2.29	12.1	28
11	154-206	176	7.14	17.5	6	164-186	174	4.97	9.93	4	154-206	175	4.49	14.2	10
12	170-205	182	3.46	9.78	8		186			1	170-205	182	3.43	10.3	9
13		180			1		188			1	180-188	184			2
14	169-183	176			2		178			1	169-183	177	4.10	7.10	3
Масса тела (г)															
1												2			1
2		8			1						4-8	6			2
3	14-20	17	1.02	2.51	6	12-21	16	0.80	2.90	13	12-22	16	0.63	2.74	19
4	14-30	20	1.41	5.45	15	15-39	23	1.28	6.67	27	13-30	21	0.96	6.30	43
5	9-38	23	1.62	6.88	18	18-46	29	1.73	7.72	20	9-46	26	1.25	7.90	40
6	15-45	31	2.60	9.37	13	21-47	34	1.73	7.56	19	15-47	33	1.48	8.38	32
7	26-54	37	2.31	8.32	13	19-57	37	1.80	8.61	23	19-57	37	1.40	8.39	36
8	24-51	39	1.55	8.03	27	23-66	42	1.86	9.69	27	23-66	40	1.22	8.98	54
9	28-57	40	1.78	7.10	16	28-58	44	2.56	9.57	14	20-58	42	1.69	9.26	30
10	31-70	44	2.83	10.6	14	32-71	43	3.23	12.1	14	31-71	43	2.12	11.2	28
11	26-80	53	7.06	17.3	6	36-56	50	4.62	9.23	4	26-80	52	4.43	14.0	10
12	35-78	53	4.38	12.4	8		60			1	35-78	53	4.33	13.0	9
13		50			1		54			1	50-54	52			2
14	46-50	48			2		56			1	46-56	51	2.90	5.03	3

Примечание: длина и масса оценивались у свежих и фиксированных формалином особей. Оценки длины фиксированных рыб корректировались. Обозначения как в табл. Б4.

Таблица Б40. Длина и масса мелкой формы арктического гольца разного возраста из озера Камканда

Воз раст	самцы					самки					Оба пола				
	lim	M	m	σ	n	lim	M	m	σ	n	lim	M	m	σ	n
Длина тела по Смитту (мм)															
2	101-106	104			2	107-109	108			2	82-115	106	3.75	10.6	8
3	101-135	118	2.47	10.2	17	96-138	117	2.62	11.1	18	96-138	117	1.55	10.5	46
4	96-163	135	3.36	15.4	21	115-163	138	3.37	15.7	22	96-163	135	2.09	15.1	52
5	109-192	155	6.69	25.9	15	121-180	152	4.93	19.1	15	109-192	153	3.78	21.7	33
6	144-218	179	3.48	16.7	23	145-193	174	2.58	12.1	22	144-218	176	2.12	14.5	47
7	156-223	196	1.99	14.2	51	151-217	185	2.37	13.2	31	151-223	192	1.61	14.7	83
8	180-237	204	1.83	12.8	49	169-227	188	3.43	15.7	21	169-237	199	1.85	15.5	70
9	188-228	207	1.93	9.46	24	181-202	190	1.90	6.85	13	181-228	201	1.94	11.8	37
10	192-233	213	2.69	10.4	15	187-194	191			2	187-233	210	2.91	12.0	17
13		237			1							237			1
Масса тела (г)															
2												5.1			1
3	9-27	16	1.14	4.42	15	7-30	16	1.58	5.76	16	7-30	15	0.88	5.16	34
4	8-42	24	2.14	9.31	19	14-42	26	2.39	10.7	21	8-42	25	1.58	9.97	40
5	12-60	38	4.85	16.1	11	22-57	38	3.54	11.2	10	12-57	37	2.96	13.9	22
6	33-98	53	3.35	16.4	24	35-67	53	2.08	9.07	19	33-98	53	2.04	13.4	43
7	35-102	70	2.18	15.4	50	29-88	58	2.37	13.2	31	29-102	66	1.72	15.6	82
8	40-128	79	2.47	17.3	49	36-99	60	3.71	17.0	21	36-128	74	2.32	19.4	70
9	58-109	79	2.69	13.2	24	54-76	63	1.99	7.18	13	54-109	73	2.24	13.6	37
10	60-124	85	3.92	15.2	15	54-62	58			2	54-124	82	4.10	16.9	17
13		122			1							122			1

Примечание: длина и масса оценивались у свежих и фиксированных формалином особей. Оценки длины фиксированных рыб корректировались. Обозначения как в табл. Б4.

Таблица Б41. Длина и масса крупной формы арктического гольца разного возраста из озера Камканда (оба пола)

	Длина тела по Смитту (мм)					Масса тела (г)				
	lim	M	m	σ	n	lim	M	m	σ	n
4	173-180	177			2	41-63	52			2
5		187			1		52			1
6	186-237	207	6.61	17.5	7	80-100	73	6.16	16.3	7
7	212-380	305	24.7	65.4	7	72-540	293	65.3	173	7
8	234-390	335	28.7	49.7	3	226-600	384	112	194	3
9	228-590	328	87.9	176	4	100-2430	696	578	1156	4
10	234-287	261			2	99-208	154			2
13		700			1			3870		1

Примечание: длина и масса оценивалась у свежих особей. Обозначения как в табл. Б4.

Таблица Б42. Длина и масса мелкой формы арктического гольца разного возраста из озера Лёша

Воз- раст	самцы					самки					Оба пола				
	lim	M	m	σ	n	lim	M	m	σ	n	lim	M	m	σ	n
Длина тела по Смитту (мм)															
3											114-128	121	4.06	7.02	3
4		150			1		146			1	133-150	143	2.78	6.8	6
5	153-177	165	12.0	17	2		182			1	141-182	163	6.33	15.5	6
6	173-195	185	5.07	10.1	4	167-190	179	11.5	16.3	2	167-195	181	4.19	11.1	7
7	182-221	196	5.24	13.9	7	180-231	203	8.52	19.0	5	180-231	199	4.58	15.9	12
8					1										
	188-230	207	4.14	13.1	0	169-238	204	4.22	18.4	19	169-238	205	3.07	16.6	29
9	185-240	204	6.17	18.5	9	190-226	213	3.13	11.3	13	185-240	209	3.19	15	22
10	191-225	212	5.03	12.3	6	209-238	223	3.57	10.1	8	191-238	218	3.19	11.9	14
11	193-240	218	10.2	20.4	4	203-239	218	6.06	13.5	5	193-240	218	5.24	15.7	9
12	206-238	222	6.35	14.2	5		254			1	206-254	227	7.44	18.2	6
13	218-230	224	6.00	8.49	2						218-230	224	6.00	8.49	2
Масса тела (г)															
3											13-17	15	1.15	2	3
4		30			1		28			1	18-30	24	2.33	5.72	6
5	34-50	42	8.00	11.3	2		56			1	24-56	39	4.78	11.7	6
6	51-68	59	4.38	8.76	4	42-58	50	8	11.3	2	42-68	54	3.89	10.3	7
7	50-100	68	5.89	15.6	7	54-101	74	8.3	18.6	5	50-101	71	4.72	16.4	12
8					1										
	66-100	82	4.16	13.2	0	46-112	78	4.45	19.4	19	46-112	79	3.22	17.4	29
9	56-106	81	6.67	20.0	9	78-102	89	2.26	7.84	12	56-106	85	3.01	14.1	22
10	65-96	83	4.74	11.6	6	80-116	95	4.55	12.9	8	65-116	89	3.55	13.3	14
11	72-128	101	12.6	25.2	4	65-101	84	7.15	16	5	65-128	91	7.01	21	9
12	88-140	112	11.3	25.2	5		152			1	88-152	118	11.4	28	6
13	108-128	118	10.0	14.1	2						108-128	118	10.0	14.1	2

Примечание: длина и масса оценивалась у свежих особей. Исключены два быстрорастущих экземпляра. Обозначения как в табл. Б4.

Таблица Б43. Длина и масса арктического гольца разного возраста из озера Североничатское

Воз- раст	Карликовая форма, оба пола					Крупная форма, оба пола				
	lim	M	m	σ	n	lim	M	m	σ	n
Длина тела по Смитту (мм)										
2		108			1					
3	105-138	122	2.01	8.97	20					
4	107-143	134	3.70	11.1	9					
5	132-162	147	15.0	21.2	2	225-235	231	3.06	5.29	3
6	140-169	155	7.56	15.1	4		285			1
7	135-197	170	3.73	15.4	17	318-330	324	6	8.49	2
8	155-192	172	4.17	11.8	8	283-362	310	26	45	3
9	156-207	183	5.73	15.2	7	280-360	321	13.4	30.1	5
10	162-219	189	5.62	17.8	10	340-425	379	18	35.9	4
11	173-220	194	7.59	17	5	353-485	414	20.5	50.2	6
12	175-212	194	18.5	26.2	2	370-495	418	38.8	67.1	3
13	163-225	194	12.9	25.8	4	320-365	347	13.6	23.6	3
14	220-235	228	7.50	10.6	2	340-550	423	44.3	88.7	4
15							590			1
17						395-494	445	49.5	70	2
18							540			1
Масса тела (г)										
2		11			1					
3	10-24	17	0.91	4.09	20					
4	12-24	21	1.26	3.78	9					
5	19-39	29	9.85	13.9	2		112			1
6	26-42	33	4.45	8.9	4		172			1
7	23-73	46	2.72	11.2	17	280-300	290	20	28.3	2
8	35-63	47	3.59	10.2	8	204-400	263	72.9	126	3
9	36-78	56	4.89	12.9	7	175-380	285	39.5	88.3	5
10	41-91	65	5.95	18.8	10	350-730	490	91.4	183	4
11	48-109	69	10.6	23.6	5	370-1000	642	109	266	6
12	38-85	62	23.3	32.9	2	400-960	633	189	327	3
13	38-100	69	13.6	27.1	4	320-410	377	29.6	51.3	3
14	112-119	116	3.5	4.95	2	350-1450	738	274	548	4
15							2050			1
17						520-950	735	260	368	2
18							1450			1

Примечание. Обозначения как в табл. Б4.

Таблица Б44. Пластические признаки самцов и самок карликовой и мелкой форм арктического гольца из оз. Даватчан

Признаки	1. Карликовые, самцы 13-20(16,0) см, n=30				2. Карликовые, самки 12-19(16,1) см, n=45				3. Мелкие, самцы 13-20(16,7) см, n=30				4. Мелкие, самки 12-20(17,1) см, n=20				5. Мелкие, самцы 20-30 (24,5) см, n=30				6. Мелкие, самки 20-30(25,3) см, n=30			
	lim	M	m	σ	lim	M	m	σ	lim	M	m	σ	lim	M	m	σ	lim	M	m	σ	lim	M	m	σ
в % длины головы																								
<i>Hc</i>	53-62	58.7	0.54	2.27	53-69	59.8	0.55	3.84	54-69	61.7	0.59	3.12	54-67	60.6	0.79	3.76	53-68	62.3	0.71	3.60	57-71	64.7	0.65	3.50
<i>hc</i>	38-48	43.2	0.35	2.39	38-48	43.7	0.35	2.02	38-46	42.9	0.48	2.23	39-49	43.5	0.35	2.37	37-46	41.7	0.47	2.48	37-48	42.5	0.49	2.75
<i>ao</i>	19-25	20.4	0.23	1.39	18-24	20.9	0.23	1.42	18-26	22.2	0.25	1.56	20-24	22.2	0.33	1.13	19-27	23.2	0.33	1.87	20-24	22.3	0.28	1.30
<i>o</i>	24-29	26.0	0.24	1.23	24-30	26.8	0.23	1.58	19-26	22.5	0.21	1.81	20-27	22.8	0.39	2.02	18-24	21.2	0.25	1.54	19-24	21.3	0.23	1.16
<i>io</i>	20-25	21.8	0.24	1.49	19-27	21.9	0.30	1.68	21-28	24.1	0.28	1.80	22-27	24.3	0.36	1.25	23-29	26.1	0.23	1.46	23-30	26.5	0.22	1.60
<i>op</i>	48-56	52.8	0.27	1.91	48-58	52.7	0.38	2.05	50-58	55.0	0.31	1.77	52-59	54.9	0.46	2.03	53-60	55.5	0.32	1.81	51-59	54.4	0.36	1.79
<i>lrm</i>	36-43	39.1	0.25	1.76	35-42	38.1	0.39	1.80	36-43	39.7	0.28	1.98	36-45	40.2	0.55	2.06	38-47	42.8	0.28	2.95	37-47	42.5	0.37	3.05
<i>lmx</i>	30-36	33.1	0.25	1.91	29-36	33.2	0.31	1.63	29-38	32.7	0.30	2.03	29-35	32.5	0.37	1.50	32-38	35.5	0.27	1.68	32-39	35.3	0.24	1.96
<i>hmx</i>	7-9	7.8	0.13	0.68	7-10	8.1	0.13	0.86	7-10	8.3	0.09	0.60	7-10	8.4	0.15	0.57	6-10	7.8	0.12	0.76	7-10	8.2	0.16	0.67
<i>lmd</i>	53-63	58.2	0.36	2.37	53-63	57.7	0.41	2.24	52-60	56.4	0.30	2.26	54-59	56.4	0.45	1.43	55-64	59.3	0.28	2.19	55-65	59.7	0.37	2.07
в % длины тела по Смитту																								
<i>c</i>	19-24	21.4	0.12	0.90	20-23	21.1	0.15	0.71	18-21	19.9	0.11	0.60	18-21	19.8	0.15	0.84	18-21	19.7	0.15	0.64	18-21	19.2	0.11	0.74
<i>H</i>	14-18	15.7	0.18	1.07	14-19	16.0	0.22	1.27	14-21	17.5	0.26	1.52	16-20	17.6	0.24	0.99	16-21	18.8	0.20	1.17	16-21	18.4	0.21	1.16
<i>h</i>	6-7	6.4	0.06	0.42	6-7	6.4	0.06	0.41	7-8	7.2	0.04	0.32	7-8	7.2	0.09	0.33	7-8	7.3	0.06	0.26	6-8	7.1	0.05	0.32
<i>aD</i>	40-45	43.4	0.15	1.03	42-46	43.6	0.19	1.07	41-44	42.6	0.20	1.05	40-47	42.7	0.30	1.59	40-45	42.6	0.17	1.10	40-44	42.6	0.19	1.03
<i>pD</i>	36-42	39.6	0.17	1.35	38-42	40.4	0.23	1.03	38-45	41.7	0.20	1.49	40-43	41.7	0.31	0.99	40-47	42.3	0.25	1.57	40-46	42.8	0.27	1.21
<i>aV</i>	48-53	50.3	0.18	1.19	47-53	50.2	0.27	1.38	47-51	49.1	0.21	1.02	46-54	49.4	0.30	1.62	47-51	49.0	0.20	0.92	47-52	49.0	0.19	1.18
<i>aA</i>	62-70	67.8	0.20	1.60	65-70	68.0	0.25	1.26	66-71	67.7	0.27	1.26	64-71	67.8	0.28	1.61	65-70	68.5	0.21	1.26	67-72	69.3	0.23	1.09
<i>P-V</i>	27-31	29.4	0.16	1.07	27-32	29.5	0.19	0.99	28-33	30.2	0.24	1.31	28-33	30.1	0.27	1.17	28-34	30.6	0.23	1.17	28-34	30.6	0.21	1.28
<i>V-A</i>	15-20	18.7	0.14	1.07	16-21	19.0	0.23	1.11	17-22	20.0	0.18	1.03	17-22	19.8	0.29	1.31	17-23	20.5	0.13	1.14	19-23	21.5	0.24	0.98
<i>pl</i>	14-18	15.7	0.14	0.90	15-19	16.3	0.13	0.84	17-21	18.2	0.17	1.05	17-20	18.2	0.17	0.90	17-20	18.4	0.15	0.87	17-20	18.8	0.14	0.75
<i>lD</i>	8-11	9.8	0.09	0.57	8-11	9.7	0.10	0.60	9-11	10.0	0.11	0.66	9-11	10.2	0.18	0.76	9-12	10.5	0.11	0.66	9-12	10.5	0.12	0.60
<i>hD</i>	11-16	13.8	0.16	1.06	11-15	12.8	0.19	0.86	12-14	12.8	0.12	0.70	11-14	12.8	0.18	0.84	11-16	13.0	0.19	1.21	11-14	12.4	0.14	0.58
<i>lA</i>	8-11	9.5	0.11	0.65	8-11	9.3	0.11	0.68	7-9	7.7	0.11	0.53	6-9	7.8	0.13	0.73	7-9	8.0	0.10	0.58	7-9	8.0	0.10	0.58
<i>hA</i>	10-13	11.5	0.12	0.86	10-13	10.8	0.15	0.71	8-12	10.7	0.12	0.68	9-12	10.7	0.16	0.80	9-13	11.1	0.15	1.01	9-13	10.6	0.16	0.89
<i>lP</i>	15-18	16.2	0.13	0.88	14-18	15.5	0.17	0.83	13-16	14.6	0.12	0.69	13-16	14.3	0.19	0.81	13-18	16.0	0.20	1.35	14-17	15.3	0.14	0.99
<i>lV</i>	12-14	13.0	0.10	0.63	11-14	12.2	0.14	0.62	10-12	11.3	0.09	0.54	10-12	11.1	0.13	0.55	11-15	12.4	0.16	1.03	11-13	11.7	0.12	0.57

Примечание. Обозначения как в табл. Б4.

Таблица Б45. Пластические признаки разных размерных групп трех форм арктического гольца из оз. Даватчан (оба пола)

Признаки	1. Карликовые 12-15(14,1) см, n=30				2. Карликовые 15-20(17.2) см, n=45				3. Мелкие 12-15(13,9) см, n=20				4. Мелкие 15-20(18,9) см, n=30				5. Мелкие 20-25 (22.0) см, n=30				6. Мелкие 25-30 (27.5) см, n=30			
	lim	M	m	σ	lim	M	m	σ	lim	M	m	σ	lim	M	m	σ	lim	M	m	σ	lim	M	m	σ
в % длины головы																								
<i>Hc</i>	53-67	58.7	0.55	3.01	53-69	59.7	0.54	3.59	54-67	60.2	0.79	3.51	56-69	62.2	0.59	3.25	53-71	62.9	0.65	3.59	56-71	63.9	0.71	3.90
<i>hc</i>	38-48	43.6	0.35	1.94	38-47	43.3	0.35	2.33	40-46	43.6	0.36	1.59	38-49	42.9	0.48	2.60	37-48	42.2	0.49	2.71	37-46	41.9	0.47	2.59
<i>ao</i>	18-23	20.3	0.23	1.23	18-25	20.9	0.23	1.52	18-24	22.0	0.33	1.46	20-26	22.4	0.25	1.37	19-26	22.8	0.28	1.53	20-27	22.8	0.33	1.79
<i>o</i>	24-29	26.7	0.23	1.28	24-30	26.3	0.24	1.60	21-27	24.1	0.39	1.77	19-24	21.6	0.21	1.17	19-24	21.6	0.23	1.27	18-24	20.9	0.25	1.37
<i>io</i>	19-25	21.7	0.30	1.64	19-27	21.9	0.24	1.62	21-27	24.1	0.36	1.62	22-28	24.3	0.28	1.56	23-28	25.4	0.22	1.22	25-30	27.2	0.23	1.28
<i>op</i>	50-58	53.3	0.38	2.08	48-56	52.4	0.27	1.78	50-59	54.6	0.46	2.05	53-58	55.3	0.31	1.70	51-59	54.7	0.36	1.99	53-60	55.1	0.32	1.75
<i>lrm</i>	35-43	38.2	0.39	2.14	35-41	38.6	0.25	1.66	36-45	39.2	0.55	2.46	37-43	40.3	0.28	1.52	37-45	40.4	0.37	2.02	41-47	45.0	0.28	1.54
<i>lmx</i>	29-36	32.6	0.31	1.71	30-36	33.5	0.25	1.70	29-35	31.6	0.37	1.65	30-38	33.2	0.30	1.65	32-37	34.3	0.24	1.32	34-39	36.5	0.27	1.49
<i>hmx</i>	7-10	8.0	0.13	0.72	7-10	7.9	0.13	0.85	7-10	8.3	0.15	0.66	7-10	8.3	0.09	0.51	6-10	8.1	0.16	0.86	7-10	8.0	0.12	0.66
<i>lmd</i>	50-61	56.8	0.41	2.23	54-63	58.5	0.36	2.41	52-59	55.4	0.45	2.03	54-60	57.0	0.30	1.65	55-64	58.4	0.37	2.01	58-65	60.6	0.28	1.54
в % длины тела по Смитту																								
<i>c</i>	20-24	21.1	0.15	0.80	19-23	21.4	0.12	0.81	18-21	20.1	0.15	0.69	18-21	19.6	0.11	0.63	18-21	19.3	0.11	0.62	18-21	19.6	0.15	0.79
<i>H</i>	14-18	15.7	0.22	1.21	14-19	16.0	0.18	1.21	15-19	17.1	0.24	1.09	14-21	17.9	0.26	1.41	16-21	18.1	0.21	1.15	17-21	19.0	0.20	1.08
<i>h</i>	6-7	6.6	0.06	0.34	6-7	6.3	0.06	0.42	7-8	7.3	0.09	0.40	7-7.5	7.1	0.04	0.24	7-8	7.2	0.05	0.28	6-8	7.2	0.06	0.34
<i>aD</i>	40-46	43.1	0.19	1.04	42-46	43.8	0.15	0.98	41-47	43.2	0.30	1.34	40-45	42.3	0.20	1.11	40-45	42.2	0.19	1.04	40-44	43.0	0.17	0.93
<i>pD</i>	36-42	39.6	0.23	1.26	37-42	40.4	0.17	1.12	38-44	41.1	0.31	1.39	40-45	42.0	0.20	1.09	40-47	42.6	0.27	1.47	40-46	42.6	0.25	1.37
<i>aV</i>	47-54	49.8	0.27	1.48	48-53	50.6	0.18	1.18	48-54	49.7	0.30	1.34	46-51	48.9	0.21	1.18	47-51	48.9	0.19	1.03	47-52	49.1	0.20	1.07
<i>aA</i>	65-70	67.5	0.25	1.37	62-70	68.2	0.20	1.35	66-70	67.4	0.28	1.23	64-71	67.9	0.27	1.47	65-71	68.8	0.23	1.26	67-72	69.1	0.21	1.16
<i>P-V</i>	27-32	29.6	0.19	1.03	28-32	29.4	0.16	1.05	28-32	30.1	0.27	1.19	28-33	30.2	0.24	1.30	28-34	30.6	0.21	1.16	29-34	30.6	0.23	1.28
<i>V-A</i>	15-21	19.0	0.23	1.26	16-21	18.8	0.14	0.96	17-22	19.4	0.29	2.07	17-22	20.1	0.18	1.00	18-23	21.2	0.24	1.33	19-22	20.9	0.13	0.71
<i>pl</i>	14-17	15.7	0.13	0.72	14-19	16.3	0.14	0.94	17-19	17.7	0.17	0.74	17-21	18.5	0.17	0.96	17-20	18.9	0.14	0.79	17-20	18.3	0.15	0.82
<i>lD</i>	8-11	9.6	0.10	0.53	8-11	9.9	0.09	0.59	9-11	10.0	0.18	0.80	9-11	10.2	0.11	0.62	9-12	10.2	0.12	0.64	9-12	10.7	0.11	0.58
<i>hD</i>	12-15	13.5	0.19	1.02	11-16	13.1	0.16	1.09	12-14	12.9	0.18	0.78	12-14	12.8	0.12	0.66	11-14	12.2	0.14	0.76	12-16	13.1	0.19	1.03
<i>lA</i>	8-10	9.4	0.11	0.58	8-11	9.4	0.11	0.71	7-9	7.8	0.13	0.60	6-9	7.7	0.11	0.62	7-9	7.8	0.10	0.56	7-9	8.1	0.10	0.55
<i>hA</i>	10-13	11.4	0.15	0.83	10-13	10.9	0.12	0.80	8-12	10.4	0.16	0.72	10-12	10.9	0.12	0.64	9-12	10.3	0.16	0.87	10-13	11.4	0.15	0.80
<i>lP</i>	14-18	15.7	0.17	0.92	14-18	16.0	0.13	0.85	13-16	14.5	0.19	0.84	13-16	14.6	0.12	0.66	13-17	14.8	0.14	0.77	14-18	16.4	0.20	1.12
<i>lV</i>	11-14	12.4	0.14	0.76	11-14	12.6	0.10	0.67	10-12	11.0	0.13	0.57	10-12	11.3	0.09	0.50	11-14	11.6	0.12	0.66	11-15	12.5	0.16	0.90

Примечание. Обозначения как в табл. Б4.

Окончание таблицы Б45.

При- знаки	7. Крупные 32-49(38,1) см n=16			
	lim	M	m	σ
в % длины головы				
<i>Hc</i>	60-70	64.1	0.65	3.19
<i>hc</i>	41-49	44.1	0.49	2.36
<i>ao</i>	23-30	26.9	0.28	2.03
<i>o</i>	13-19	16.4	0.23	1.48
<i>io</i>	27-33	29.2	0.22	1.72
<i>op</i>	52-57	54.9	0.36	1.43
<i>lrm</i>	44-53	48.6	0.37	2.73
<i>lmx</i>	34-40	37.2	0.24	1.85
<i>hmx</i>	7-9	8.1	0.16	0.62
<i>lmd</i>	60-67	63.9	0.37	1.93
в % длины тела по Смитту				
<i>c</i>	19-22	20.8	0.11	0.78
<i>H</i>	18-24	20.0	0.21	1.44
<i>h</i>	6-8	7.2	0.05	0.47
<i>aD</i>	42-46	44.3	0.19	1.15
<i>pD</i>	37-43	40.5	0.27	1.56
<i>aV</i>	47-53	49.8	0.19	1.71
<i>aA</i>	66-72	69.3	0.23	1.98
<i>P-V</i>	27-32	29.5	0.21	1.25
<i>V-A</i>	18-22	19.9	0.24	1.27
<i>pl</i>	16-19	17.7	0.14	0.89
<i>lD</i>	10-12	11.1	0.12	0.62
<i>hD</i>	11-18	13.2	0.14	1.53
<i>lA</i>	8-9	8.4	0.10	0.41
<i>hA</i>	10-15	11.3	0.16	1.39
<i>lP</i>	14-21	15.7	0.14	1.70
<i>lV</i>	11-16	12.6	0.12	1.16

Таблица Б46. Коэффициент различия Майра CD по пластическим признакам, приведенным в таблицах 44П и 45П, между самцами и самками, размерными группами и формами арктического гольца из оз. Даватчан

При- знаки	Самцы-самки (табл. 44П)			Размерные группы, формы (табл. 45П)						
	1-2	3-4	5-6	1-2	3-4	4-5	5-6	1-3	2-4	6-7
<i>Hc</i>	0.19	0.16	0.34	0.15	0.29	0.10	0.12	0.23	0.36	0.03
<i>hc</i>	0.12	0.12	0.15	0.05	0.16	0.14	0.05	0.00	0.09	0.44
<i>ao</i>	0.17	0.00	0.29	0.19	0.12	0.14	0.01	<u>0.62</u>	<u>0.52</u>	<u>1.07</u>
<i>o</i>	0.27	0.09	0.04	0.16	<u>0.85</u>	0.02	0.28	<u>0.87</u>	<u>1.70</u>	<u>1.57</u>
<i>io</i>	0.02	0.04	0.16	0.06	0.07	0.41	<u>0.72</u>	<u>0.71</u>	<u>0.74</u>	<u>0.66</u>
<i>op</i>	0.03	0.01	0.30	0.24	0.19	0.14	0.10	0.30	<u>0.82</u>	0.07
<i>lrm</i>	0.30	0.12	0.04	0.10	0.29	0.01	<u>1.31</u>	0.21	<u>0.54</u>	<u>0.84</u>
<i>lmx</i>	0.02	0.06	0.07	0.27	0.50	0.37	<u>0.77</u>	0.28	0.07	0.21
<i>hmx</i>	0.18	0.12	0.27	0.04	0.06	0.19	0.03	0.18	0.28	0.05
<i>lmd</i>	0.12	0.01	0.09	0.36	0.44	0.38	<u>0.62</u>	0.33	0.36	<u>0.95</u>
<i>c</i>	0.18	0.06	0.30	0.15	0.40	0.22	0.17	<u>0.66</u>	<u>1.22</u>	<u>0.80</u>
<i>H</i>	0.15	0.02	0.17	0.13	0.30	0.11	0.39	<u>0.61</u>	<u>0.70</u>	0.39
<i>h</i>	0.00	0.07	0.43	0.36	0.31	0.24	0.02	<u>0.93</u>	<u>1.17</u>	0.06
<i>aD</i>	0.11	0.05	0.01	0.31	0.36	0.02	0.40	0.01	<u>0.71</u>	<u>0.61</u>
<i>pD</i>	0.36	0.04	0.19	0.33	0.37	0.22	0.00	<u>0.57</u>	<u>0.74</u>	<u>0.72</u>
<i>aV</i>	0.06	0.10	0.00	0.29	0.29	0.03	0.11	0.06	<u>0.71</u>	0.26
<i>aA</i>	0.05	0.02	0.37	0.27	0.15	0.34	0.13	0.01	0.13	0.06
<i>P-V</i>	0.04	0.04	0.03	0.11	0.06	0.14	0.03	0.20	0.34	0.45
<i>V-A</i>	0.10	0.08	<u>0.47</u>	0.06	0.32	0.44	0.10	0.17	<u>0.67</u>	<u>0.51</u>
<i>pl</i>	0.36	0.01	0.21	0.39	0.47	0.20	0.34	<u>1.41</u>	<u>1.16</u>	0.37
<i>lD</i>	0.10	0.12	0.03	0.30	0.10	0.04	0.39	0.34	0.20	0.34
<i>hD</i>	<u>0.56</u>	0.02	0.34	0.20	0.05	0.43	<u>0.53</u>	0.33	0.14	0.02
<i>lA</i>	0.10	0.12	0.01	0.02	0.05	0.05	0.28	<u>1.36</u>	<u>1.23</u>	0.24
<i>hA</i>	<u>0.45</u>	0.03	0.27	0.34	0.38	0.41	<u>0.65</u>	<u>0.66</u>	0.04	0.05
<i>lP</i>	0.40	0.20	0.30	0.17	0.05	0.16	<u>0.87</u>	<u>0.66</u>	<u>0.92</u>	0.27
<i>lV</i>	<u>0.63</u>	0.15	<u>0.47</u>	0.15	0.27	0.27	<u>0.58</u>	<u>1.04</u>	<u>1.12</u>	0.03
среднее	0.20	0.07	0.21	0.20	0.27	0.20	0.35	0.50	0.64	0.43

Таблица Б47. Длина и масса карликовой формы арктического гольца разного возраста из озера Даватчан (1996-2005)

Воз- раст	самцы					самки					оба пола				
	lim	M	m	σ	n	lim	M	m	σ	n	lim	M	m	σ	n
	Длина тела по Смитту (мм)														
3	134-138	136	1.15	2.00	3	136-142	139	3.07	4.34	2	134-142	137	1.38	3.09	5
4	117-160	143	2.60	11.0	18	121-157	144	3.67	11.6	10	117-160	143	2.09	11.0	28
5	134-165	151	2.82	9.36	11	141-174	155	2.86	11.1	15	134-174	153	2.03	10.3	26
6	146-181	160	4.20	12.6	9	145-180	162	1.73	9.46	30	145-181	161	1.62	10.1	39
7	151-191	170	2.82	10.2	13	145-196	170	2.40	11.8	24	145-196	170	1.82	11.1	37
8	184-202	193	3.59	7.17	4	152-185	168	1.89	7.32	15	152-202	173	2.90	12.7	19
9	172-190	181	8.76	12.4	2	160-197	176	3.43	10.3	9	160-197	177	3.08	10.2	11
10		186			1	165-195	180	15.1	21.4	2	165-195	182	8.95	15.5	3
11						167-182	175	7.72	10.9	2	167-182	175	7.72	10.9	2
12						176-207	194	9.17	15.9	3	176-207	194	9.17	15.9	3
15							182			1		182			1
	Масса тела (г)														
3	17-19	18	0.52	0.9	3	17-19	18			2	17-19	18	0.43	0.96	5
4	12-30	22	1.13	4.8	18	14-31	24	1.68	5.31	10	12-31	23	0.94	4.98	28
5	20-31	24	0.99	3.29	11	21-38	28	1.63	6.1	14	20-38	26	1.08	5.4	25
6	25-38	30	1.63	4.62	8	20-45	31	1.31	6.93	28	19-45	31	1.07	6.44	36
7	25-49	37	2.34	7.75	11	27-63	36	2.1	9.84	22	25-63	36	1.58	9.09	33
8	45-57	49	4.09	7.08	3	22-47	34	2.09	7.82	14	22-57	36	2.32	9.56	17
9		38			1	26-55	44	3.28	9.84	9	26-55	44	3.00	9.5	10
10		52			1	30-56	43			2	30-56	46	8.25	14.3	3
11						27-43	35			2	27-43	35	8.00	11.3	2
12						38-65	56	9.17	15.9	3	38-65	56	9.17	15.9	3
15							41			1		41			

Примечание: длина и масса оценивались у свежих и фиксированных формалином особей. Обозначения как в табл. Б4.

Таблица Б48. Длина и масса мелкой формы арктического гольца разного возраста из озера Даватчан (1996-2005)

Воз- раст	самцы					самки					оба пола				
	lim	M	m	σ	n	lim	M	m	σ	n	lim	M	m	σ	n
Длина тела по Смитту (мм)															
3	126-157	141	2.25	9.27	17	124-150	137	2.60	7.36	8	124-150	140	1.76	8.79	25
4	150-210	192	2.10	13.1	39	163-213	193	2.62	11.7	20	150-213	193	1.64	12.6	59
5	193-242	218	2.67	12.2	21	196-241	219	2.27	11.4	25	193-242	219	1.72	11.7	46
6	225-260	244	2.55	10.8	18	220-254	239	3.39	12.2	13	220-260	242	2.06	11.5	31
7	241-291	265	2.52	12.6	25	246-299	266	2.47	12.6	26	241-299	265	1.75	12.5	51
8	253-316	279	3.66	16.8	21	249-311	266	2.07	12.2	35	249-316	271	2.07	15.5	56
9	261-298	282	10.8	18.6	3	256-298	276	4.04	14.6	13	256-298	277	3.72	14.9	16
10	304-310	307	3.00	4.24	2	263-293	276	3.68	10.4	8	263-310	282	5.1	16.1	10
11						307-315	311			2	307-315	311			2
12							275			1		275			1
13						270-310	290			2	270-310	290			2
14						264-278	271			2	264-278	270			2
Масса тела (г)															
3	17-33	26	1.07	4.41	17	19-31	24	1.42	4.03	8	17-33	25	0.86	4.28	25
4	27-83	63	2.01	12.6	39	37-82	66	2.59	11.6	20	27-83	64	1.59	12.2	59
5	58-150	95	4.86	21.8	20	55-130	92	3.32	16.6	25	55-150	94	2.81	18.9	45
6	106-180	138	5.65	24	18	98-174	135	6.67	24.0	13	98-180	137	4.25	23.6	31
7	124-244	181	5.28	26.4	25	138-229	177	4.34	20.8	23	124-244	179	3.42	23.7	48
8	161-300	212	8.82	40.4	21	140-262	182	4.59	26.8	34	140-300	193	4.78	35.5	55
9	183-300	233	34.9	60.5	3	163-305	207	12.0	43.4	13	163-305	212	11.5	45.8	16
10	250-305	278	27.5	38.9	2	161-320	209	19.0	53.7	8	161-320	223	18.0	57.0	10
11							272			1		272			1
12							215			1		215			1
13						189-234	212			2	189-234	212			2
14						174-175	175			2	174-175	175			2

Примечание: длина и масса оценивались у свежих и фиксированных формалином особей. Обозначения как в табл. Б4.

Таблица Б49. Длина и масса крупной формы арктического гольца разного возраста из озера Даватчан

Возраст	1978 г.					1996-2005 гг.				
	lim	M	m	σ	n	lim	M	m	σ	n
Длина тела по Смитту (мм)										
7						320-373	344	9.38	21.0	5
8						317-485	401			2
9		321			1	323-434	361	12.1	34.1	8
10	338-378	354	12.3	21.4	3	334-444	382	20.0	44.8	5
11		425			1	323-412	368			2
12	357-492	416	14.6	43.8	9		438			1
13	332-512	430	18.8	59.5	10		540			1
14	402-520	472	16.1	42.6	7		493			1
15	445-535	495	12.6	33.3	7		423			1
16	495-535	517	11.7	20.2	3					
17	455-540	498			2					
Масса тела (г)										
7						365-490	418	37.2	64.5	3
8						324-1260				2
9						300-730	448	52.5	139	7
10	300-500	370	65.1	113	3	330-725	521	70.1	157	5
11		650			1		300			1
12	350-1000	583	70.7	212	9		680			1
13	350-1100	690	91.5	289	10		1700			1
14	550-1200	979	96.9	256	7		1250			1
15	700-1200	957	78.2	207	7		830			1
16	1100-1400	1200	100	173	3					
17	800-1300	1050			2					

Примечание: длина и масса в выборке 1978 г. оценивались у свежих, в выборках 1996-2005 гг. – у свежих и фиксированных формалином особей. Данные по выборке 1978 г. предоставлены К.А.

Савваитовой. Обозначения как в табл. Б4.

Таблица Б50. Длина и масса арктических гольцов разного возраста из озера Токко (выборки 1997-2001 гг.)

Воз раст	Мелкая форма															Карликовая форма				
	Самцы					самки					оба пола					Оба пола				
	lim	M	m	σ	n	lim	M	m	σ	n	lim	M	m	σ	n	lim	M	m	σ	n
Длина тела по Смитту (мм)																				
2																99-104	101			2
3																106-131	116	7.53	13.0	3
4																129-149	141	3.69	8.26	5
5	204-235	219			2	210-232	221			2	204-235	220	7.71	15.4	4	123-176	154	6.1	19.3	10
6	223-272	245	6.64	17.6	7	229-278	248	10.7	21.5	4	223-278	246	5.44	18.0	11	133-185	170	5.44	16.3	9
7	233-297	271	5.19	19.4	14	231-303	267	7.18	22.7	10	232-303	270	4.18	20.5	24	139-198	169	7.59	20.1	7
8	271-312	294	4.92	15.6	10	242-328	285	7.68	27.7	13	242-328	289	4.84	23.2	23	141-189	161	6.00	18.0	9
9	293-340	316	5.52	15.6	8	273-320	300	6.82	16.7	6	273-340	309	4.64	17.4	14	134-197	161	8.41	23.8	8
10	311-345	330	4.61	11.3	6	280-332	299	7.07	18.7	7	280-345	313	6.10	22.0	13	140-186	163	4.11	13.6	11
11	305-343	324	10	20	4	290-327	310	8.43	16.9	4	290-343	317	6.65	18.8	8	137-190	170	3.24	13.7	18
12	333-380	357			2	296-335	314	9.40	18.8	4	296-380	328	12.4	30.3	6	149-196	173	9.68	19.4	4
13						296-307	302	3.21	5.57	3	296-307	302	3.21	5.57	3	162-177	168	3.26	6.51	4
14		356			1	301-385	333	16.4	36.6	5	301-385	337	13.9	34.0	6	155-167	162	3.85	6.66	3
15						325-355	337	9.06	15.7	3	325-355	337	9.06	15.7	3					
16						306-380	340	16.6	33.3	4	306-380	340	16.6	33.3	4					
17		359			1															
Масса тела (г)																				
2																6-7	6.5	0.5	0.71	2
3																12-17	14	1.67	2.89	3
4																20-28	23	1.62	3.63	5
5	72-94	83			2	76-77	77			2	72-94	80	4.87	9.74	4	18-58	35	4.47	14.1	10
6	86-178	125	12.0	31.9	7	94-190	134	20.9	41.9	4	86-190	128	10.3	34.0	11	21-64	49	4.08	12.2	9
7	100-255	179	11.3	42.2	14	84-240	175	14.9	47.1	10	84-255	177	8.85	43.3	24	23-74	52	7.96	21.1	7
8	170-290	225	12.4	39.3	10	120-290	200	15.9	57.3	13	120-290	211	10.6	50.7	23	20-74	38	5.75	17.2	9
9	215-320	274	12.6	35.7	8	194-296	255	14.2	34.8	6	194-320	266	9.43	35.3	14	23-70	40	6.62	18.7	8
10	260-360	316	14.6	35.8	6	205-360	242	20.6	54.6	7	205-360	276	16.4	59.1	13	27-56	41	2.72	9.04	11
11	240-368	306	29.3	58.6	4	210-342	268	31.8	63.7	4	210-368	287	21.3	60.2	8	22-70	50	2.9	12.3	18
12	310-500	405			2	240-320	289	18.5	37.1	4	240-500	328	36.6	89.7	6	26-70	47	9.03	18.1	4
13						210-240	227	8.82	15.3	3	210-240	227	8.82	15.3	3	43-48	45	1.11	2.22	4
14		360			1	255-510	359	52.3	117	5	255-510	360	42.7	105	6	40-56	47	4.81	8.33	3
15						260-360	312	28.9	50.1	3	260-360	312	28.9	50.1	3					
16						262-474	352	52.6	105	4	262-474	352	52.6	105	4					
17		468			1															

Примечание. Граница между карликовыми и мелкими гольцами в возрасте 4-7 лет поведена искусственно, исключено несколько «промежуточных» особей. Длина и масса мелких гольцов оценивались у свежих, карликовых – у свежих и фиксированных формалином особей.

Таблица Б51. Длина тела (мм) арктических гольцов разного возраста из озера Тунэрндэ

Возраст	Карликовая форма				Мелкая форма			
	lim	M±m	σ	n	lim	M±m	σ	n
2	-	-	-	-	86-96	89.3±3.33	5.77	3
3	-	-	-	-	-	-	-	-
4	-	-	-	-	-	153	-	1
5	-	-	-	-	180-208	193±1.82	8.15	20
6	-	153	-	1	214-222	218	-	2
7	-	172	-	1	222-263	252±4.38	11.6	7
8	-	185	-	1	255-235	282±6.46	17.1	7
9	-	172	-	1	275-312	299±7.51	16.8	5
10	173-197	185	-	2	275-307	289±9.47	16.4	3
11	-	179	-	1	280-290	285	-	2
12	181-205	190±7.56	13.1	3	280-295	288±4.41	7.64	3
13	167-195	189±7.05	14.1	4	-	-	-	-

Примечание: Обозначения как в табл. Б4.

Таблица Б52. Пластические признаки арктических гольцов из оз. Тунэрндэ

Признак	Карликовая форма, 16-21 (18,8) см, n=14			Молодь мелкой формы, 15-21 (19,2) см, n=23			CD
	lim	M±m	σ	lim	M±m	σ	
в % длины головы							
Hc	61-68	64.3±0.51	1.91	59-68	63.6±0.44	2.13	0.17
hc	45-53	48.3±0.58	2.17	43-51	46.7±0.46	2.19	0.37
ao	22-28	24.5±0.40	1.49	22-27	24.2±0.28	1.36	0.10
o	22-27	24.5±0.39	1.45	19-24	21.9±0.29	1.41	<u>0.90</u>
io	24-28	26.1±0.35	1.31	24-29	26.4±0.33	1.58	0.10
op	49-54	51.3±0.42	1.57	51-55	52.6±0.26	1.25	0.52
lrm	42-47	45.1±0.38	1.40	42-47	45.0±0.25	1.20	0.00
lmx	32-38	35.1±0.46	1.73	32-39	35.7±0.34	1.61	0.19
hmx	7-10	8.7±0.17	0.64	7-9	8.1±0.10	0.47	0.58
lmd	59-65	60.7±0.46	1.72	56-63	59.5±0.35	1.70	0.37
в % длины тела по Смитту							
c	20-23	21.1±0.20	0.74	19-22	20.4±0.11	0.53	0.56
h	17-22	19.0±0.30	1.14	17-20	18.4±0.17	0.83	0.27
H	7-9	7.7±0.14	0.54	6-8	7.0±0.08	0.40	<u>0.77</u>
aD	41-45	43.3±0.27	1.02	42-46	43.9±0.19	0.92	0.31
pD	37-43	40.1±0.39	1.46	39-43	41.2±0.22	1.07	0.45
aV	48-54	50.5±0.44	1.66	46-51	48.9±0.27	1.31	0.45
aA	66-73	68.8±0.57	2.13	65-72	67.9±0.32	1.52	0.26
P-V	28-36	30.6±0.57	2.12	27-33	29.9±0.36	1.70	0.17
V-A	17-22	19.8±0.45	1.69	18-23	19.9±0.27	1.30	0.03
pl	15-20	17.6±0.30	1.13	17-21	19.1±0.19	0.90	<u>0.75</u>
ID	9-12	10.7±0.20	0.76	8-11	9.9±0.19	0.91	<u>0.46</u>
hD	13-17	14.3±0.29	1.09	11-14	12.8±0.16	0.77	<u>0.80</u>
IA	8-10	8.9±0.14	0.52	6-8	7.4±0.10	0.47	<u>1.43</u>
hA	11-14	12.3±0.19	0.72	9-12	10.6±0.17	0.82	<u>1.08</u>
IP	15-18	16.7±0.21	0.78	13-16	14.5±0.14	0.67	<u>1.52</u>
IV	11-14	12.7±0.23	0.85	10-13	11.2±0.15	0.70	<u>0.96</u>

Примечание. Обозначения как в табл. Б13.

Таблица Б53. Нагрузки собственных векторов на первые две главные компоненты, полученные при анализе 26 индексов промеров тела карликовой формы и молодежи мелкой формы арктического гольца из оз. Тунэрндэ методом главных компонент.

Признак	ГК 1	ГК 2	Признак	ГК 1	ГК 2
<i>Hc</i>	0.137	0.383	<i>aD</i>	-0.082	-0.190
<i>hc</i>	0.441	0.080	<i>pD</i>	-0.549	-0.235
<i>ao</i>	0.195	0.461	<i>aV</i>	0.542	0.459
<i>o</i>	0.505	0.136	<i>aA</i>	0.405	0.555
<i>io</i>	0.124	0.180	<i>p-V</i>	0.189	0.729
<i>op</i>	-0.355	0.087	<i>V-A</i>	-0.016	0.630
<i>lrm</i>	0.067	0.400	<i>pl</i>	-0.681	0.314
<i>lmx</i>	-0.128	0.118	<i>lD</i>	0.608	-0.190
<i>hmx</i>	0.548	0.036	<i>hD</i>	0.858	-0.045
<i>lmd</i>	0.390	0.077	<i>lA</i>	0.916	-0.031
<i>c</i>	0.581	-0.261	<i>hA</i>	0.873	0.029
<i>H</i>	0.286	-0.557	<i>lP</i>	0.885	-0.081
<i>h</i>	0.719	-0.356	<i>lV</i>	0.915	-0.037

Примечание: ГК1 – первая главная компонента, ГК2 – вторая. Использовались индексы промеров, выраженные в % длины головы (*Hc-lmd*) или в % длины тела по Смитту (*H-IV*).

Таблица Б54. Длина и масса арктического гольца разного возраста из озера Улахан-Сиян-Кюель (оба пола) и число самцов и самок в возрастных группах

Воз- раст	Длина тела по Смитту (мм)			Масса тела (г)			n, самцы/ самки
	lim	M±m	σ	lim	M±m	σ	
5	-	156	-	-	31	-	1/0
6	166-195	180±3.74	10.7	44-67	51.3±3.12	8.81	7/1
7	156-195	177±5.24	12.8	28-61	44.5±4.68	11.5	2/4
8	193-195	194±0.67	1.15	46-66	55.7±5.78	10.0	1/2
9	175-207	188±4.42	10.8	41-69	52.5±4.07	9.97	0/6
10	174-203	193±4.14	10.1	28-66	53.2±5.77	14.1	0/6
11	181-192	188±3.67	6.35	42-50	44.7±2.67	4.62	1/2
13	195-205	200	-	50-58	54	-	0/2

Примечание. Обозначения как в табл. Б4.

Таблица Б55. Длина и масса карликовой формы арктического гольца разного возраста из озера Черечень

Возраст	Длина тела по Смитту (мм)			Масса тела (г)			n
	lim	M±m	σ	lim	M±m	σ	
4	117-153	135		12-30	21		2
5		137		22-25	24		2
6	175-203	190±5.79	11.6	49-69	62±4.33	8.66	4
7	162-207	186±3.99	14.4	30-85	56±4.69	16.9	13
8	150-210	190±3.70	16.1	26-86	54±3.43	15.0	19
9	175-220	199±4.52	14.3	34-84	65±4.74	15.0	10
10	182-235	204±4.70	15.6	49-75	63±2.96	9.83	11
11	179-200	192±4.77	9.53	47-59	53±2.96	5.92	4
12	192-207	200			52		2
13		200			55		1
14	183-220	201±10.7	18.5	50-93	67±13.2	22.9	3
15		193			42		1

Примечание. Обозначения как в табл. Б4.

Таблица Б56. Меристические признаки и длина жаберных тычинок у арктических гольцов из озер Сибири

Озеро	форма гольца	<i>sb</i>					<i>rb1</i>					<i>rb2</i>				
		lim	M	m	σ	n	lim	M	m	σ	n	lim	M	m	σ	n
Фролиха		28-33	30.6	0.29	1.32	20	11-14	12.2	0.17	0.75	20	11-13	11.7	0.13	0.57	20
Светлинское	D	31-39	34.8	0.37	1.84	25	12-14	12.8	0.12	0.58	25	11-13	11.9	0.11	0.57	25
	S	31-36	33.7	0.29	1.46	25	12-13	12.8	0.09	0.44	25	11-13	12.4	0.13	0.64	25
Амут		32-41	35.4	0.22	1.72	62	11-14	12.7	0.12	0.65	32	11-13	12.1	0.11	0.61	32
Номама	S	31-35	32.8	0.24	1.06	20	11-13	12.1	0.15	0.69	20	11-12	11.3	0.11	0.47	20
Огиендо-1	S	34-40	36.9	0.36	1.60	20	10-11	10.9	0.07	0.31	20	10-11	10.5	0.11	0.51	20
Огиендо-3	L	34-40	36.4	0.35	1.41	16	10-12	11.6	0.15	0.62	16	11-12	11.1	0.09	0.34	16
Кудушкит	D	29-34	31.3	0.30	1.34	20	11-13	11.8	0.14	0.64	20	10-12	11.2	0.12	0.52	20
	L	30-34	32.1	0.20	1.05	27	11-12	11.7	0.09	0.48	27	11-12	11.3	0.09	0.47	27
Каларский Даватчан	D	35-44	38.9	0.12	1.67	196	10-13	11.4	0.11	0.70	43	10-12	11.0	0.10	0.69	43
	S,L	30-39	34.4	0.13	1.93	232	11-13	12.0	0.07	0.53	62	10-13	11.7	0.07	0.52	61
Джелло	D	33-40	36.5	0.28	1.66	34	11-13	12.2	0.11	0.49	20	10-12	11.3	0.15	0.66	20
Леприндокан	S	36-42	38.8	0.41	1.82	20	10-13	11.2	0.20	0.88	20	10-12	10.5	0.14	0.60	20
	L	34-42	37.9	0.91	2.59	8	10-12	10.9	0.23	0.64	8	10-12	10.5	0.27	0.76	8
Б. Намаракит	D	33-41	37.0	0.20	1.90	87	10-12	11.1	0.09	0.67	50	10-12	10.6	0.08	0.57	50
	S	34-42	38.0	0.20	1.62	63	10-12	10.7	0.08	0.54	50	10-11	10.5	0.07	0.50	50
Падоринское	S	27-33	29.8	0.31	1.37	20	10-11	10.4	0.11	0.50	20	9-11	9.9	0.11	0.49	20
	L	29-31	30.0	0.21	0.67	10	10-11	10.6	0.16	0.52	10	10-10	10.0	0.00	0.00	10
Даватчанда	S	31-36	33.6	0.29	1.32	20	11-13	12.2	0.15	0.67	20	11-12	11.6	0.11	0.50	20
	L	33-34	33.3	0.33	0.58	3	11-12	11.7	0.33	0.58	3	11-11	11.0	0.00	0.00	3
Крестаки-1	D	26-32	29.3	0.41	1.84	20	10-12	10.7	0.13	0.59	20	9-11	10.2	0.13	0.59	20
	S	26-33	29.8	0.34	1.51	20	11-12	11.4	0.11	0.50	20	10-12	11.0	0.10	0.46	20
	L	29-32	30.6	0.22	1.02	21	11-12	11.5	0.11	0.51	21	10-12	11.0	0.08	0.38	21
Ирбо	S	34-40	36.4	0.41	1.82	20	11-12	12.0	0.14	0.60	20	11-12	11.4	0.11	0.49	20
	L	36-36	36.0	0.00	0.00	4	11-13	12.0	0.41	0.82	4	11-12	11.5	0.29	0.58	4
Соли		30-36	32.3	0.36	1.53	18	11-13	11.9	0.14	0.58	18	10-12	11.2	0.15	0.62	18
Амудиса	S	29-34	31.8	0.23	1.31	33	10-12	11.3	0.09	0.53	33	10-12	11.0	0.08	0.47	33
Озерное-1	L	29-34	31.4	0.21	1.15	31	10-12	11.3	0.14	0.68	25	9-12	10.6	0.13	0.64	25
Озерное-4	L	30-33	31.0	0.15	0.89	36	10-12	11.2	0.12	0.58	25	10-12	10.9	0.10	0.49	25
Леша	D	30-34	31.6	0.28	1.27	20	10-12	11.0	0.10	0.46	20	10-11	10.5	0.11	0.51	20
Камканда	D	28-39	34.3	0.09	1.57	339	10-12	11.2	0.09	0.64	50	10-11	10.8	0.06	0.43	50
	S	33-45	39.1	0.09	1.85	396	11-13	11.9	0.08	0.58	50	10-12	11.9	0.09	0.65	50
	L	34-38	35.9	0.22	1.12	27	11-13	11.7	0.13	0.67	26	10-12	10.8	0.09	0.46	26

Продолжение таблицы Б56.

Озеро	форма гольца	<i>sb</i>					<i>rb1</i>					<i>rb2</i>				
		lim	M	m	σ	n	lim	M	m	σ	n	lim	M	m	σ	n
Гольцовое	D	36-41	38.9	0.27	1.46	30	11-12	11.7	0.09	0.47	30	10-12	11.0	0.08	0.45	30
М. Леприндо	D	38-44	40.8	0.32	1.62	25	10-13	11.6	0.17	0.87	25	10-12	11.0	0.14	0.68	25
	L	33-38	34.8	0.34	1.51	20	12-15	13.0	0.21	0.94	20	11-13	12.2	0.13	0.59	20
Б. Леприндо	D	38-43	40.6	0.25	1.23	25	11-13	12.1	0.13	0.64	25	11-13	11.6	0.13	0.65	25
Даватчан	D	25-32	28.0	0.16	1.44	86	10-13	11.6	0.09	0.64	50	10-12	10.8	0.09	0.66	50
	S	37-44	39.9	0.15	1.53	99	11-13	12.1	0.10	0.68	42	10-12	11.3	0.07	0.51	42
	L	36-42	39.2	0.39	1.65	18	11-14	12.1	0.18	0.72	16	10-12	11.2	0.16	0.66	16
Кирялта-4	S	37-46	41.3	0.23	1.86	67	11-14	12.9	0.15	0.73	25	10-14	12.0	0.18	0.89	25
	L	35-43	38.5	0.39	2.05	28	11-14	12.2	0.15	0.76	25	10-13	11.2	0.12	0.60	25
Кирялта-3	S	37-45	41.1	0.17	1.71	101	11-14	12.6	0.09	0.68	56	11-13	11.9	0.07	0.50	56
	L	34-38	35.9	0.21	1.18	31	11-13	11.9	0.11	0.62	31	10-12	11.3	0.11	0.52	31
Североничатское	D	31-40	34.9	0.40	2.02	25	10-12	11.1	0.13	0.67	25	10-12	10.9	0.12	0.60	25
	L	31-38	34.6	0.36	1.78	25	11-12	11.3	0.10	0.48	25	10-12	10.9	0.08	0.40	25
Токко	D	32-38	35.5	0.35	1.63	22	11-13	11.9	0.15	0.70	21	11-12	11.3	0.11	0.48	21
	S	32-36	33.5	0.24	1.16	23	11-13	11.9	0.13	0.63	23	11-12	11.1	0.07	0.34	23
	L	31-37	33.8	0.83	2.04	6	11-12	11.7	0.21	0.52	6	11-12	11.2	0.17	0.41	6
Усу	S	35-40	37.3	0.50	1.57	10	12-12	12.0	0.00	0.00	10	11-12	11.5	0.17	0.53	10
Сииске		23-25	24.0	0.41	0.82	4	12-13	12.5	0.29	0.58	4	11-12	11.8	0.25	0.50	4
Улахан-Силян--Кюель	D	29-35	32.0	0.26	1.45	30	10-13	11.4	0.14	0.76	30	10-12	10.7	0.11	0.60	30
Кегюлюк		28-30	29.3	0.67	1.15	3	10-11	10.7	0.33	0.58	3	10-11	10.3	0.33	0.58	3
Тунерндэ	D	26-30	28.1	0.32	1.21	14	10-11	10.6	0.14	0.51	14	10-11	10.1	0.10	0.36	14
	S	25-30	27.6	0.26	1.32	25	10-13	11.4	0.14	0.71	25	10-12	10.7	0.11	0.56	25
Кобюма-1	D	25-28	26.3	0.29	0.87	9	10-12	11.0	0.17	0.50	9	10-11	10.6	0.18	0.53	9
Кобюма-1а		26-28	26.8	0.37	0.84	5	11-12	11.6	0.24	0.55	5	10-12	11.2	0.37	0.84	5
Кенгре	S	30-30	30.0	0.00	0.00	4	12-13	12.3	0.25	0.50	4	11-12	11.3	0.25	0.50	4
Урасалах-Кюель	S	37-42	38.7	0.47	1.41	9	11-14	12.4	0.32	0.92	8	9-12	10.9	0.35	0.99	8
Черечень	D	31-36	33.6	0.26	1.32	25	11-13	11.9	0.11	0.57	25	10-12	11.0	0.11	0.54	25
Большевик	D	27-29	28.0	0.26	0.63	6	10-11	10.8	0.17	0.41	6	10-11	10.3	0.21	0.52	6

Продолжение таблицы Б56.

озеро	ф г	D					A					P					V				
		lim	M	m	σ	n	lim	M	m	σ	n	lim	M	m	σ	n	lim	M	m	σ	n
Фролиха		9-11	10.2	0.13	0.59	20	8-10	9.2	0.11	0.49	20	12-13	12.6	0.11	0.51	20	9-9	9.0	0.00	0.00	20
Светлинское	D	9-10	9.6	0.10	0.51	25	8-9	8.2	0.09	0.44	25	12-14	12.9	0.10	0.49	25	7-9	8.0	0.06	0.29	25
	S	9-10	9.6	0.10	0.50	25	8-9	8.6	0.10	0.51	25	12-14	13.0	0.11	0.54	25	8-8	8.0	0.00	0.00	25
Амут		9-10	9.4	0.09	0.50	32	7-9	8.2	0.09	0.54	32	12-14	13.1	0.10	0.59	32	8-9	8.6	0.09	0.49	32
Номама	S	9-10	9.4	0.11	0.50	20	7-9	8.0	0.13	0.56	20	12-13	12.8	0.10	0.44	20	8-9	8.2	0.08	0.37	20
Огиендо-1	S	8-9	8.8	0.09	0.41	20	7-8	7.6	0.11	0.50	20	12-13	12.6	0.11	0.51	20	8-8	8.0	0.00	0.00	20
Огиендо-3	L	8-10	8.7	0.15	0.60	16	7-8	7.8	0.11	0.45	16	13-14	13.3	0.12	0.48	16	8-9	8.6	0.13	0.50	16
Кудушкит	D	9-11	9.9	0.12	0.55	20	7-8	7.7	0.11	0.49	20	12-14	12.9	0.13	0.59	20	8-9	8.2	0.08	0.37	20
	L	9-11	10.1	0.11	0.58	27	7-9	7.9	0.09	0.46	27	12-14	13.5	0.11	0.58	27	8-9	8.7	0.09	0.47	27
Каларский Даватчан	D	8-11	9.3	0.09	0.60	43	7-9	7.9	0.08	0.54	43	11-13	11.6	0.05	0.52	123	7-9	7.8	0.07	0.46	42
	S,L	9-10	9.6	0.07	0.50	47	7-9	8.2	0.08	0.51	46	12-14	12.9	0.04	0.38	82	7-8	7.8	0.06	0.43	47
Джемо	D	8-10	9.0	0.07	0.32	20	7-8	7.8	0.09	0.41	20	12-14	12.3	0.12	0.55	20	8-8	8.0	0.00	0.00	20
Леприндокан	S	8-9	8.9	0.07	0.31	20	7-9	8.2	0.12	0.52	20	11-13	12.3	0.13	0.57	20	8-9	8.4	0.11	0.50	20
	L	9-10	9.4	0.18	0.52	8	8-9	8.3	0.16	0.46	8	12-13	12.5	0.19	0.53	8	8-9	8.6	0.18	0.52	8
Б. Намаракит	D	8-10	9.4	0.08	0.56	50	7-10	8.6	0.09	0.61	50	11-13	12.1	0.08	0.53	50	7-9	8.1	0.04	0.31	50
	S	8-10	9.4	0.09	0.64	50	8-10	8.6	0.08	0.54	50	12-13	12.5	0.07	0.50	50	7-9	8.0	0.03	0.25	50
Падоринское	S	10-11	10.4	0.11	0.49	20	8-10	9.0	0.07	0.32	20	12-13	12.3	0.10	0.44	20	7-8	7.9	0.07	0.31	20
	L	10-11	10.1	0.10	0.32	10	8-9	8.9	0.10	0.32	10	12-13	12.4	0.16	0.52	10	7-8	7.5	0.17	0.53	10
Даватчанда	S	9-10	9.7	0.11	0.47	20	7-8	7.7	0.11	0.47	20	12-14	13.1	0.11	0.51	20	7-9	8.0	0.07	0.32	20
	L	9-10	9.3	0.33	0.58	3	8-8	8.0	0.00	0.00	3	13-13	13.0	0.00	0.00	3	8-8	8.0	0.00	0.00	3
Крестаки-1	D	9-11	9.9	0.11	0.49	20	7-9	8.1	0.10	0.45	20	12-13	12.2	0.08	0.37	20	8-8	8.0	0.00	0.00	20
	S	9-10	9.6	0.11	0.51	20	8-9	8.3	0.11	0.47	20	11-13	12.4	0.13	0.59	20	8-8	8.0	0.00	0.00	20
	L	9-11	9.7	0.13	0.58	21	7-9	8.0	0.12	0.55	21	12-13	12.5	0.11	0.51	21	8-8	8.0	0.00	0.00	21
Ирбо	S	8-9	8.3	0.10	0.44	20	7-9	7.7	0.13	0.57	20	12-14	13.2	0.13	0.59	20	7-9	8.1	0.09	0.39	20
	L	8-8	8.0	0.00	0.00	4	7-8	7.5	0.29	0.58	4	13-13	13.0	0.00	0.00	4	8-8	8.0	0.00	0.00	4
Соли		8-10	9.5	0.17	0.71	18	8-9	8.3	0.11	0.46	18	13-14	13.1	0.06	0.24	18	8-9	8.4	0.12	0.50	18
Амудиса	S	9-11	9.6	0.10	0.55	33	8-9	8.3	0.09	0.45	33	11-13	12.1	0.06	0.35	33	7-9	8.0	0.05	0.30	33
Озерное-1	L	9-11	10.1	0.11	0.53	25	7-9	8.0	0.09	0.45	25	11-13	12.1	0.08	0.40	25	8-9	8.0	0.04	0.20	25
Озерное-4	L	8-10	8.8	0.12	0.58	25	7-9	8.0	0.10	0.50	25	12-13	12.3	0.09	0.46	25	7-9	8.1	0.08	0.40	25
Леша	D	8-10	8.7	0.13	0.57	20	7-8	7.7	0.11	0.47	20	13-14	13.3	0.10	0.44	20	8-9	8.8	0.10	0.44	20
Камканда	D	9-11	9.9	0.08	0.58	50	7-9	8.1	0.08	0.53	50	12-14	13.1	0.04	0.31	50	8-9	8.2	0.06	0.40	50
	S	9-11	9.5	0.08	0.54	50	7-9	8.0	0.08	0.57	50	12-14	12.8	0.07	0.48	50	8-9	8.0	0.03	0.20	50
	L	9-11	9.8	0.12	0.63	26	7-9	8.2	0.11	0.57	26	12-14	13.0	0.09	0.45	26	7-8	7.9	0.05	0.27	26

Продолжение таблицы Б56.

озеро	ф г	D					A					P					V				
		lim	M	m	σ	n	lim	M	m	σ	n	lim	M	m	σ	n	lim	M	m	σ	n
Гольцовое	D	8-10	9.3	0.11	0.60	30	8-10	8.6	0.10	0.56	30	12-13	12.6	0.09	0.50	30	8-9	8.0	0.03	0.18	30
М. Леприндо	D	8-11	9.1	0.16	0.78	25	8-9	8.5	0.10	0.51	25	11-13	12.0	0.09	0.45	25	8-9	8.0	0.04	0.20	25
	L	9-11	9.7	0.15	0.67	20	8-9	8.2	0.09	0.41	20	10-14	12.0	0.22	0.97	20					
Б. Леприндо Давагчан	D	8-10	9.0	0.11	0.54	25	8-9	8.4	0.10	0.49	25	11-13	12.1	0.12	0.60	25	8-9	8.2	0.07	0.37	25
	D	7-10	9.2	0.09	0.65	50	8-10	9.0	0.08	0.55	50	11-14	12.5	0.10	0.71	50	7-9	8.1	0.07	0.47	50
Кирылта-4	S	8-10	9.6	0.08	0.54	40	7-9	8.3	0.07	0.53	42	11-14	12.5	0.09	0.61	42	7-9	8.1	0.05	0.34	42
	L	9-10	9.6	0.13	0.51	16	8-9	8.4	0.13	0.51	16	12-13	12.8	0.11	0.45	16	8-9	8.1	0.06	0.25	16
	S	8-11	9.5	0.14	0.71	25	8-10	8.3	0.11	0.54	25	11-12	11.9	0.07	0.33	25	7-9	8.0	0.06	0.29	25
Кирылта-3	L	8-10	9.1	0.09	0.44	25	7-9	8.2	0.09	0.47	25	11-12	12.0	0.04	0.20	25	8-8	8.0	0.00	0.00	25
	S	8-10	9.2	0.07	0.47	45	7-9	8.3	0.08	0.56	45	11-12	11.8	0.05	0.37	45	8-8	8.0	0.00	0.00	45
Северничатское	L	8-10	9.2	0.10	0.58	31	7-11	8.3	0.13	0.70	31	11-13	12.0	0.04	0.26	31	8-9	8.0	0.03	0.18	31
	D	8-10	9.4	0.12	0.58	25	8-8	8.0	0.00	0.00	25	12-14	12.9	0.08	0.40	25	7-8	7.9	0.06	0.28	25
Токко	L	9-10	9.3	0.09	0.46	25	7-9	8.0	0.07	0.35	25	12-14	12.9	0.09	0.44	25	8-8	8.0	0.00	0.00	25
	D	9-10	9.4	0.11	0.50	22	7-8	7.5	0.11	0.51	22	12-13	12.3	0.10	0.48	22	8-8	8.0	0.00	0.00	22
	S	9-11	9.7	0.12	0.57	23	7-9	7.8	0.10	0.49	23	12-13	12.3	0.10	0.47	23	8-8	8.0	0.00	0.00	23
Усу	L	9-10	9.3	0.21	0.52	6	7-8	7.7	0.21	0.52	6	12-13	12.2	0.17	0.41	6	8-8	8.0	0.00	0.00	6
	S	9-10	9.6	0.16	0.52	10	7-9	8.3	0.21	0.67	10	11-12	11.7	0.15	0.48	10	8-9	8.5	0.17	0.53	10
Сииске		8-9	8.8	0.25	0.50	4	7-8	7.5	0.29	0.58	4	12-12	12.0	0.00	0.00	4	8-8	8.0	0.00	0.00	4
Улахан-Силян--Кюель	D	9-10	9.7	0.09	0.48	30	7-9	8.5	0.11	0.58	27	12-14	13.0	0.12	0.64	30	7-9	8.0	0.09	0.49	30
Кегюлюк												12-13	12.5	0.50	0.71	2	8-8	8.0	0.00	0.00	2
Тунерндэ	D	8-10	9.3	0.16	0.61	14	7-9	8.4	0.17	0.63	14	11-13	12.0	0.15	0.55	14	7-9	7.9	0.13	0.47	14
	S	9-10	9.6	0.10	0.51	25	7-9	8.0	0.10	0.50	25	11-13	12.4	0.12	0.58	25	8-8	8.0	0.00	0.00	25
Кобюма-1	D	8-9	8.7	0.17	0.50	9	7-8	7.6	0.18	0.53	9	11-12	11.6	0.18	0.53	9	7-8	7.6	0.18	0.52	8
Кобюма-1а		8-9	8.6	0.24	0.55	5	8-8	8.0	0.00	0.00	5	12-12	12.0	0.00	0.00	5	7-7	7.0	0.00	0.00	5
Кенгре	S	9-10	9.3	0.25	0.50	4	7-9	8.0	0.41	0.82	4	12-13	12.3	0.25	0.50	4	7-8	7.8	0.25	0.50	4
Урасалах-Кюель	S	9-10	9.1	0.13	0.35	8	7-9	8.0	0.19	0.53	8	12-13	12.9	0.11	0.33	9	7-9	8.0	0.17	0.50	9
Черечень	D	9-10	9.5	0.10	0.51	25	7-9	8.1	0.08	0.40	25	12-13	12.8	0.09	0.44	25	8-8	8.0	0.00	0.00	25
Большевик	D	9-11	9.8	0.40	0.98	6	7-9	8.3	0.33	0.82	6	12-13	12.3	0.21	0.52	6	7-8	7.5	0.22	0.55	6

Продолжение таблицы Б56.

озеро	ф г	ll					pc					vt					lsb%с					
		lim	M	m	σ	n	lim	M	m	σ	n	lim	M	m	σ	n	lim	M	m	σ	n	
Фролиха		131-138	133.5	0.44	1.99	20	36-50	42.3	0.81	3.64	20	64-67	65.4	0.18	0.82	20						
Светлинское	D	124-136	129.0	0.51	2.57	25	31-47	37.1	0.62	3.70	36	65-67	66.0	0.12	0.61	25	6.9-9.7	8.2	0.14	0.72	25	
	S	126-135	131.1	0.46	2.32	25	34-49	41.0	0.45	3.58	63	66-67	66.2	0.09	0.44	25	6.3-9.2	7.6	0.16	0.78	25	
Амут		129-144	134.2	0.66	3.64	30	37-59	46.7	0.61	5.31	75	63-67	66.1	0.17	0.96	32	9.5-13.5	11.9	0.23	1.12	24	
Номама	S	128-137	132.3	0.73	3.28	20	37-53	43.4	1.01	4.51	20	63-66	65.1	0.17	0.76	20	8.5-11.2	9.8	0.18	0.85	20	
Огиендо-1	S	120-135	126.7	0.84	3.75	20	36-48	43.2	0.82	3.66	20	63-65	63.8	0.14	0.62	20	7.3-10.5	9.1	0.22	0.91	20	
Огиендо-3	L	122-130	125.7	0.61	2.35	15	38-50	43.3	0.92	3.58	15	63-65	64.0	0.10	0.38	15	7.2-10.5	8.8	0.25	0.92	14	
Кудушкит	D	126-136	130.8	0.61	2.73	20	34-42	38.7	0.44	1.98	20	64-66	64.9	0.12	0.55	20	7.1-13.0	9.6	0.08	0.72	80	
	L	129-140	134.3	0.54	2.80	27	37-50	43.3	0.64	3.31	27	64-66	64.8	0.13	0.68	27	7.4-11.2	9.6	0.12	0.54	20	
Каларский Даватчан	D	116-129	123.4	0.55	3.61	43	35-60	45.7	0.70	5.60	64	62-67	64.5	0.15	0.98	43	11.8-17.7	14.5	0.08	1.06	198	
	S,L	125-136	131.3	0.30	2.37	62	43-62	52.5	0.49	4.22	75	64-67	66.1	0.10	0.79	62	8.0-13.0	11.2	0.14	1.15	64	
Джело	D	119-137	129.2	0.98	4.37	20	46-59	53.2	0.89	3.98	20	63-65	64.1	0.17	0.76	20	9.3-12.1	10.8	0.18	0.80	20	
Леприндокан	S	127-139	133.2	0.71	3.17	20	35-50	42.6	0.59	3.81	42	63-66	64.9	0.20	0.91	20	10.0-14.6	12.0	0.21	1.02	23	
	L	131-143	135.6	1.64	4.63	8	40-52	47.1	1.79	4.74	7	64-67	65.4	0.32	0.92	8						
Б. Намаракит	D	121-139	130.4	0.54	3.80	50	40-67	52.2	0.92	6.48	50	63-66	65.0	0.14	1.02	50	7.1-13.4	10.4	0.14	1.29	84	
	S	125-139	131.4	0.56	3.78	46	46-70	57.1	0.86	6.06	50	64-67	66.3	0.12	0.81	50	10.0-14.1	12.1	0.25	1.07	18	
Падоринское	S	128-145	133.9	1.04	4.64	20	42-73	51.9	1.76	7.86	20	65-67	66.1	0.14	0.60	20	6.8-9.4	7.9	0.06	0.60	86	
	L	128-136	133.0	0.80	2.54	10	39-59	49.0	1.96	5.87	9	65-67	66.1	0.23	0.74	10						
Даватчанда	S	119-131	126.1	0.77	3.45	20	38-51	45.4	0.87	3.91	20	63-66	64.4	0.18	0.81	20	7.5-11.1	9.5	0.18		20	
	L	129-132	130.0	1.00	1.73	3	43-47	44.7	1.20	2.08	3	64-65	64.7	0.33	0.58	3						
Крестаки-1	D	121-137	129.4	0.98	4.38	20	45-62	53.7	0.99	4.43	20	64-66	65.3	0.15	0.66	20	6.9-9.7	8.2	0.18	0.81	20	
	S	128-139	131.9	0.66	2.95	20	47-70	55.2	1.25	5.58	20	64-66	65.1	0.14	0.64	20	6.3-8.5	7.6	0.10	0.59	37	
	L	127-136	131.5	0.59	2.69	21	45-67	53.7	1.09	4.99	21	64-66	65.0	0.25	0.91	13	4.0-6.6	5.4	0.16	0.72	20	
Ирбо	S	124-136	129.9	0.73	3.17	19	33-46	39.2	0.77	3.45	20	63-65	64.0	0.14	0.60	20	9.8-12.9	11.1	0.18	0.77	19	
	L	129-139	133.5	2.06	4.12	4	36-52	42.8	3.40	6.80	4	64-66	65.0	0.41	0.82	4	6.9-8.7	7.6	0.43	0.86	4	
Соли		121-134	127.4	0.72	3.05	18	32-44	38.1	0.95	3.43	13	63-66	64.3	0.20	0.84	18	10.0-12.2	11.1	0.14	0.57	17	
Амудиса	S	124-139	130.4	0.64	3.70	33	34-54	41.3	0.50	4.32	74	64-67	65.7	0.13	0.76	33	9.6-12.2	10.8	0.18	0.71	16	
Озерное-1	L	127-135	131.0	0.48	2.39	25	30-44	37.6	0.73	3.84	28	64-67	65.8	0.14	0.69	25	9.6-11.7	10.7	0.17	0.62	13	
Озерное-4	L	127-135	130.8	0.42	2.08	25	29-46	38.3	0.44	3.16	52	65-67	66.3	0.11	0.54	25	7.3-9.1	7.9		0.54	11	
Леша	D	119-134	127.9	0.64	2.85	20	35-55	48.6	0.81	3.62	20	62-66	64.7	0.13	0.59	20	5.8-9.2	7.6	0.18		20	
Камканда	D	122-135	127.5	0.41	2.92	50	40-62	51.1	0.74	5.27	50	63-67	65.0	0.13	0.95	50	5.1-9.4	7.7	0.04	0.84	364	
	S	126-137	130.9	0.38	2.68	50	43-69	55.6	0.86	6.11	50	63-67	65.1	0.09	0.65	50	9.5-13.8	11.4	0.04	0.83	458	
	L	125-132	128.3	0.38	1.92	26	42-50	46.8	0.94	2.66	8	63-65	64.3	0.12	0.60	26	6.6-9.5	8.0	0.15	0.66	19	

Окончание таблицы Б56.

Озеро	ф г	ll					pc					vt					lsb%с				
		lim	M	m	σ	n	lim	M	m	σ	n	lim	M	m	σ	n	lim	M	m	σ	n
Гольцовое	D	117-132	126.2	0.66	3.62	30	36-58	44.1	0.61	4.75	60	61-66	64.0	0.21	1.16	30	5.4-11.9	9.6	0.27	1.50	30
М. Леприндо	D	123-134	128.2	0.66	3.31	25	31-46	35.2	1.20	4.34	13	63-66	64.4	0.16	0.82	25	11.3-14.3	12.9	0.15	0.75	25
	L	133-167	146.7	1.78	7.95	20	40-50	45.1	0.72	3.06	18	64-67	65.8	0.24	1.00	18					
	D	122-139	129.5	0.87	4.37	25	31-47	38.0	0.61	4.08	45	63-66	64.7	0.16	0.79	25	10.6-16.3	12.8	0.29	1.28	20
Б. Леприндо	D	114-125	120.2	0.33	3.01	83	30-46	37.2	0.45	3.69	66	60-64	62.4	0.13	0.95	50	5.3-12.5	8.1	0.15	1.31	80
	S	129-144	133.0	0.33	3.01	82	34-59	44.9	0.45	4.80	112	64-66	65.3	0.09	0.61	42	9.6-13.7	12.0	0.08	0.84	107
	L	129-136	132.6	0.31	2.42	16	36-57	47.5	0.71	5.33	57	63-66	65.0	0.23	0.93	16	5.6-10.5	7.8	0.32	1.28	18
Кирылта-4	S	125-146	133.5	0.92	4.60	25	27-51	40.5	1.09	5.32	24	64-66	65.0	0.12	0.61	25	10.3-14.2	12.0	0.08	0.94	145
	L	128-138	133.5	0.52	2.58	25	35-46	40.7	0.74	3.14	18	65-68	66.0	0.17	0.87	25	7.1-10.0	8.5	0.22	0.87	16
Кирылта-3	S	126-140	131.1	0.42	2.79	45	32-48	38.6	0.65	3.92	36	64-66	65.0	0.08	0.56	45	10.0-14.0	11.8	0.07	0.84	132
	L	124-139	133.3	0.57	3.16	31	36-53	45.6	0.88	4.42	25	65-70	66.4	0.17	0.92	31	6.8-9.8	8.2	0.18	0.76	18
Североничатское	D	120-131	125.4	0.57	2.84	25	33-54	43.2	0.91	4.55	25	62-66	63.6	0.18	0.92	25	6.3-10.3	8.9	0.19		25
	L	123-132	127.6	0.50	2.48	25	40-53	46.2	0.77	3.87	25	62-65	63.8	0.15	0.76	25	7.4-8.9	8.1	0.11		11
Токко	D	122-128	125.0	0.46	2.12	21	35-45	40.4	0.52	2.42	22	63-65	64.0	0.14	0.65	22	7.2-11.5	8.7	0.21	0.94	22
	S	126-138	130.5	0.78	3.72	23	37-52	43.4	0.84	4.04	23	63-65	64.4	0.12	0.59	23	6.7-9.0	7.6	0.11	0.60	30
	L	128-134	131.0	0.93	2.28	6	37-48	43.5	2.40	4.80	4	64-66	64.5	0.34	0.84	6	3.5-6.7	5.8	0.48	1.19	6
Усу	S	122-129	125.8	0.95	2.86	9	38-60	53.1	2.43	7.68	10	64-66	65.3	0.21	0.67	10	10.2-13.2	11.4	0.30	0.95	10
Сииске		127-132	129.0	1.08	2.16	4	51-60	56.0	1.87	3.74	4	63-64	63.8	0.25	0.50	4					0
Улахан-Силян--Кюель	D	118-131	124.5	0.63	3.42	29	27-41	34.1	0.74	3.78	26	61-65	63.3	0.17	0.94	30	9.5-14.8	12.4	0.21	1.15	30
Кегюлюк		127-130	128.7	0.88	1.53	3	34-39	37.0	1.53	2.65	3	65-65	65.0	0.00	0.00	3					0
Тунерндэ	D	119-130	125.6	0.83	3.10	14	29-38	32.6	0.97	3.23	11	62-65	63.4	0.20	0.76	14					0
	S	125-135	131.2	0.49	2.56	27	28-44	38.0	0.76	4.15	30	62-66	63.9	0.17	0.86	25					0
Кобюма-1	D	122-127	125.2	0.64	1.92	9	32-41	36.9	1.01	3.02	9	60-63	61.9	0.35	1.05	9	6.1-11.4	8.8	0.51	1.53	9
Кобюма-1а		126-129	127.6	0.51	1.14	5	35-41	38.2	1.07	2.39	5	63-64	63.4	0.24	0.55	5	7.1-9.0	8.4	0.33	0.74	5
Кенгре	S	123-130	127.5	1.55	3.11	4	37-48	40.8	2.50	4.99	4	62-64	63.3	0.48	0.96	4	7.8-11.2	9.4	0.80	1.60	4
Урасалах-Кюель	S						33-44	38.1	1.14	3.41	9	64-66	64.8	0.22	0.67	9					0
Черечень	D	119-130	124.9	0.49	2.47	25	34-44	38.6	0.59	2.94	25	62-64	63.4	0.13	0.65	25	6.1-14.6	9.4	0.44	2.21	25
Большевик	D	125-135	128.3	1.45	3.56	6	35-45	40.2	2.02	4.96	6	63-64	63.3	0.21	0.52	6	6.9-8.0	7.3	0.17	0.41	6

Примечание. Обозначения как в табл. Б4 и Б13.

Таблица Б57. Коэффициент различия Майра CD и показатель сходства Животовского r_{zh} между выборками симпатрических форм арктического гольца из озер Забайкалья по меристическим признакам.

Озеро, формы гольца	CD											r_{zh}										
	<i>sb</i>	<i>rb1</i>	<i>rb2</i>	<i>D</i>	<i>A</i>	<i>P</i>	<i>V</i>	<i>ll</i>	<i>pc</i>	<i>vt</i>	среднее	<i>sb</i>	<i>rb1</i>	<i>rb2</i>	<i>D</i>	<i>A</i>	<i>P</i>	<i>V</i>	<i>ll</i>	<i>pc</i>	<i>vt</i>	среднее
Даватчан D-S	4.02	0.38	0.48	0.34	0.70	0.02	0.02	2.12	0.91	1.82	1.08	0.00	0.92	0.86	0.94	0.76	0.99	0.99	0.00	0.63	0.08	0.62
Даватчан D-L	3.63	0.41	0.33	0.34	0.55	0.20	0.00	2.28	1.14	1.36	1.02	0.00	0.89	0.95	0.92	0.83	0.91	0.95	0.00	0.49	0.30	0.62
Мал. Леприндо D-L	1.93	0.75	0.94	0.37	0.35	0.03	0.32	1.65	1.35	0.73	0.84	0.00	0.73	0.63	0.88	0.95	0.91	0.89	0.00	0.15	0.58	0.57
Бол. Леприндо D-L	2.15	0.51	0.41	0.50	0.22	0.06	0.50	1.36	1.00	0.63	0.73	0.06	0.80	0.89	0.82	0.99	0.91	0.81	0.31	0.44	0.75	0.68
Калар. Даватчан D-S.L	1.27	0.49	0.56	0.19	0.22	1.34	0.04	1.32	0.70	0.89	0.69	0.39	0.87	0.86	0.95	0.98	0.42	0.99	0.34	0.72	0.69	0.72
Кирялта-3 S-L	1.61	0.61	0.57	0.08	0.07	0.21	0.19	0.69	0.99	0.97	0.60	0.17	0.77	0.82	0.99	0.95	0.96	0.98	0.74	0.62	0.51	0.75
Камканда D-S	1.39	0.57	0.52	0.36	0.13	0.38	0.27	0.60	0.40	0.06	0.47	0.36	0.81	0.76	0.94	0.99	0.92	0.97	0.68	0.89	0.93	0.82
Камканда S-L	1.07	0.14	0.42	0.26	0.17	0.22	0.25	0.56	1.01	0.63	0.46	0.48	0.98	0.87	0.96	0.99	0.94	0.94	0.59	0.55	0.75	0.81
Токко D-L	0.07	0.12	0.17	0.00	0.2	0.19	0.44	1.36	0.31	0.44	0.37	0.64	0.89	0.98	1.00	0.99	0.99	1.00	0.44	0.80	0.94	0.87
Кудушкит D-L	0.34	0.09	0.10	0.18	0.21	0.51	0.60	0.63	0.87	0.08	0.36	0.89	0.95	0.97	0.98	0.98	0.85	0.83	0.77	0.53	0.98	0.87
Токко D-S	0.23	0.28	0.02	0.00	0.03	0.25	0.71	0.95	0.31	0.48	0.36	0.53	0.99	0.97	0.95	0.94	1.00	1.00	0.47	0.76	0.90	0.85
Крестаки-1 D-L	0.46	0.80	0.83	0.17	0.10	0.37	0.00	0.30	0.01	0.19	0.32	0.80	0.67	0.71	0.98	0.99	0.94	1.00	0.88	0.92	0.93	0.88
Камканда D-L	0.59	0.41	0.1	0.08	0.05	0.13	0.41	0.17	0.55	0.45	0.30	0.76	0.86	0.98	1.00	1.00	0.90	0.86	0.88	0.74	0.83	0.88
Крестаки-1 D-S	0.15	0.69	0.81	0.30	0.22	0.21	0.00	0.35	0.15	0.15	0.30	0.88	0.72	0.70	0.94	0.96	0.93	1.00	0.84	0.93	0.99	0.89
Кирялта-4 S-L	0.77	0.41	0.44	0.31	0.06	0.17	0.00	0.01	0.06	0.59	0.28	0.62	0.89	0.88	0.90	0.96	0.99	0.96	0.89	0.93	0.80	0.88
Бол. Намаракит D-S	0.15	0.31	0.13	0.05	0.02	0.33	0.07	0.10	0.39	0.72	0.23	0.90	0.94	0.98	0.99	0.99	0.93	1.00	0.96	0.80	0.58	0.91
Светлинское D-S	0.35	0.04	0.36	0.00	0.34	0.04	0.00	0.43	0.54	0.19	0.23	0.86	0.96	0.93	1.00	0.95	1.00	0.96	0.82	0.79	0.92	0.92
Падоринское S-L	0.12	0.20	0.31	0.31	0.16	0.16	0.48	0.13	0.21	0.04	0.21	0.86	0.98	0.87	0.95	0.97	0.99	0.89	0.89	0.80	0.99	0.92
Североничатское D-L	0.09	0.18	0.04	0.15	0.11	0.05	0.29	0.42	0.36	0.14	0.18	0.97	0.92	0.97	0.95	0.94	1.00	0.96	0.87	0.85	0.92	0.93
Крестаки-1 S-L	0.32	0.12	0.06	0.11	0.29	0.11	0.00	0.08	0.14	0.06	0.13	0.82	0.99	1.00	0.98	0.91	0.97	1.00	0.93	0.83	0.92	0.93
Даватчан S-L	0.22	0.05	0.11	0.02	0.17	0.20	0.03	0.08	0.26	0.18	0.13	0.93	0.95	0.98	0.99	0.97	0.94	0.99	0.92	0.93	0.95	0.95
Токко S-L	0.29	0.16	0.16	0.00	0.18	0.05	0.11	0.08	0.05	0.01	0.12	0.84	0.90	0.90	0.93	0.97	1.00	1.00	0.95	0.77	0.86	0.93
среднее	0.96	0.35	0.36	0.19	0.21	0.24	0.22	0.71	0.53	0.49		0.58	0.88	0.88	0.95	0.95	0.93	0.95	0.64	0.72	0.78	

Примечание. При расчете показателей объединенная выборка гольцов крупной формы из озер Мал. и Бол. Леприндо (данные предоставлены К.А. Савvaitовой и скорректированы с учетом данных Пронина (1967), см. раздел...) сравнивалась по отдельности с выборками карликов из этих двух озер; также использованы предоставленные К.А. Савvaitовой данные о числе пилорических придатков у гольцов из оз. Даватчан. При расчете r_{zh} во всех выборках число чешуй объединялось в классы по 2, пилорических придатков – по 3. Симпатрические пары расположены в порядке убывания значений CD.

Таблица Б58. Нагрузки собственных векторов на первую главную компоненту, полученные при анализе методом главных компонент 10 меристических признаков симпатрических форм арктического гольца из озёр Забайкалья.

Озеро	<i>sb</i>	<i>rb1</i>	<i>rb2</i>	<i>D</i>	<i>A</i>	<i>P</i>	<i>V</i>	<i>ll</i>	<i>pc</i>	<i>vt</i>
Североничатское	-0.509	-0.590	-0.706	0.308	0.063	-0.711	-0.016	-0.526	-0.112	-0.455
Светлинское	-0.047	-0.390	-0.369	-0.603	-0.671	-0.468	0.242	-0.657	-0.610	-0.438
Бол. Намаракит	-0.526	0.193	0.113	0.026	0.088	-0.640	-0.077	-0.483	-0.689	-0.741
Токко	0.541	0.454	0.457	-0.253	-0.334	0.443		-0.704	-0.547	-0.537
Кудушкит	0.708	0.349	0.413	0.366	0.348	0.724	0.658	0.607	0.577	0.042
Крестаки-1	0.484	0.852	0.810	-0.327	-0.017	0.096		0.183	0.015	-0.508
Кирылта-4	-0.552	-0.834	-0.804	-0.380	-0.168	0.169	-0.214	-0.349	-0.233	0.487
Камканда	0.818	0.670	0.691	-0.418	-0.248	-0.192	-0.290	0.681	0.348	0.122
Мал. и Бол. Леприндо	0.68	-0.73	-0.68	-0.56	0.10	-0.13			-0.58	-0.62
Каларский Даватчан	0.669	-0.611	-0.627	-0.358	-0.258	-0.828	-0.032	-0.819	-0.558	-0.740
Кирылта-3	0.847	0.609	0.610	0.035	-0.154	-0.290	-0.195	-0.516	-0.746	-0.797
Даватчан	0.941	0.511	0.605	0.461	-0.567	0.133	0.124	0.906	0.759	0.902

Примечание: Жирным шрифтом выделены значения, превышающие 0.7 (по абсолютному значению).

Таблица Б59. Нагрузки собственных векторов на вторую главную компоненту, полученные при анализе методом главных компонент 27 абсолютных промеров тела арктических гольцов из озер Забайкалья с симпатрическими формами и объединенной выборки из 10 озер.

При- знаки	Креста- ки-1	Падоринское	Кирылта-4	Каларский Даватчан	Токко	Бол. На- маракит	Камканда	Кирылта-3	Даватчан	Б. и М. Леприндо	10 озер*
<i>AC</i>	0.085	0.097	0.012	0.060	0.082	0.141	0.107	0.071	0.062	0,033	0.000
<i>c</i>	-0.006	-0.056	0.008	-0.003	-0.011	-0.062	-0.008	0.049	-0.042	0,012	0.026
<i>Hc</i>	-0.023	-0.008	0.002	-0.024	-0.048	-0.043	-0.001	0.051	-0.002	0,030	0.074
<i>hc</i>	-0.058	-0.057	-0.010	-0.010	-0.092	-0.105	-0.092	0.052	-0.065	0,015	0.220
<i>ao</i>	-0.064	-0.058	0.006	-0.024	-0.032	-0.109	0.002	0.016	0.006	0,020	-0.359
<i>o</i>	-0.095	-0.193	0.289	-0.049	-0.414	-0.294	-0.327	-0.034	-0.436	-0.235	0.141
<i>io</i>	-0.016	-0.009	-0.001	-0.016	0.026	0.030	0.049	0.026	-0.078	0,026	0.112
<i>op</i>	0.033	-0.032	-0.013	0.015	0.025	0.036	0.035	0.058	0.004	0,014	0.191
<i>lrm</i>	-0.080	-0.119	-0.037	-0.047	-0.030	-0.201	-0.043	-0.040	-0.026		0.180
<i>lmx</i>	-0.077	-0.140	-0.039	-0.047	-0.007	-0.191	-0.043	-0.037	-0.050	-0,015	0.103
<i>hmx</i>	-0.185	-0.114	0.073	-0.044	-0.018	-0.167	-0.239	0.006	-0.051	0,021	0.137
<i>lmd</i>	-0.055	-0.084	-0.028	-0.047	-0.041	-0.138	-0.019	-0.002	-0.064	-0,007	0.117
<i>H</i>	-0.001	0.159	-0.107	-0.043	-0.011	0.071	0.067	-0.055	0.105	0,019	-0.102
<i>h</i>	0.036	0.135	0.024	-0.033	0.031	0.054	0.003	-0.054	0.158	0,023	-0.058
<i>aD</i>	0.051	0.058	0.009	0.052	0.067	0.117	0.090	0.080	0.028	0,037	0.027
<i>pD</i>	0.154	0.150	0.050	0.075	0.114	0.187	0.181	0.085	0.111	0,034	-0.038
<i>aV</i>	0.058	0.099	0.023	0.061	0.105	0.135	0.079	0.070	0.035	0,037	0.052
<i>aA</i>	0.083	0.119	0.033	0.077	0.096	0.153	0.109	0.073	0.060	0,040	0.025
<i>P-V</i>	0.105	0.214	0.035	0.134	0.152	0.223	0.119	0.098	0.110	0,052	-0.028
<i>V-A</i>	0.153	0.195	0.044	0.120	0.119	0.194	0.142	0.140	0.146	0,058	-0.047
<i>pl</i>	0.135	0.190	0.106	0.120	0.102	0.228	0.213	0.161	0.182	0,031	-0.013
<i>ID</i>	0.027	0.002	-0.076	-0.001	0.039	0.063	0.008	0.065	0.046	0,021	-0.004
<i>hD</i>	-0.050	-0.201	-0.030	-0.055	-0.085	-0.138	-0.138	-0.189	-0.032	-0,050	-0.197
<i>lA</i>	0.012	0.010	-0.025	0.024	0.020	0.055	0.019	-0.033	-0.134	-0,027	-0.125
<i>hA</i>	-0.040	-0.119	-0.162	-0.085	-0.107	-0.070	-0.167	-0.206	-0.013	-0,073	-0.226
<i>lP</i>	-0.086	-0.112	-0.063	-0.100	-0.037	-0.076	-0.109	-0.247	-0.048	-0,065	-0.142
<i>lV</i>	-0.105	-0.138	-0.115	-0.113	-0.089	-0.144	-0.091	-0.225	-0.063	-0,054	0.133

Примечание: Жирным шрифтом выделены значения, превышающие по абсолютному значению 0.1.

*Даватчан, Леприндокан, Бол. Леприндо, Гольцовое, Кирылта-4, Бол. Намаракит, Ирбо, Крестаки-1, Токко, Падоринское

Таблица Б60. Процент редукции некоторых скелетных элементов у гольцов *Salvelinus alpinus* из разных озер Забайкалья и у длинноперой палии Световидова *Salvethymus svetovidovi*

Номер выборки	Озеро	Форма гольца	Процент редукции							n	N _{spo}
			so-1	so-2	orb	I int	II int	III int	spo		
1	Номама	мелкая	5.0	0	20.0	0(15.0)	45.0(85.0)	0(0)	0	20	6
2	Огиендо-3	крупная	0	3.3	23.3	6.7(66.7)	86.7(93.3)	66.7(73.3)	16.7	15	6
3	Кудушкит	карликовая	2.5	0	0	5.0(10.0)	30.0(75.0)	5.0(10.0)	0	20	19
4	- " -	"мелкая"	0	0	0	5.0(20.0)	10.0(65.0)	0(0)	0	20	17
5	- " -	крупная	0	0	0	0(0)	16.6(83.3)	0(0)	0	6	3
6	Ирбо	мелкая	0	0	0	0(10.0)	65.0(90.0)	0(15.0)	9.1	20	11
7	Падоринское	мелкая	0	0	2.5	0(0)	5.0(10.0)	0(0)	4.3	20	23
8	Даватчанда	мелкая	0	2.5	28.2	0(0)	10.0(20.0)	0(0)	9.5	20	21
9	Крестаки-1	карликовая	0	5.0	0	0(0)	5.0(15.0)	0(0)	0	20	14
10	- " -	мелкая	0	10.0	0	0(10.0)	0(20.0)	0(0)	0	20	20
11	- " -	крупная	0	0	0	0(8.3)	0(8.3)	0(0)	0	12	11
12	Бол.Намаракит	карликовая	13.9	36.1	25.0	3.7(7.4)	22.2(40.7)	0(0)	89.5	28/76/27	19
13	- " -	мелкая	3.3	46.7	3.5	0(7.1)	36.8(47.4)	0(0)	90.0	20/57/19	10
14	Леприндокан	мелкая	0	2.2	21.7	0(0)	34.7(47.8)	0(0)	0	23	19
15	Бол. Леприндо	карликовая	0	0	22.5	0(5.0)	65.0(95.0)	25.0(50.0)	16.7	20	18
16	Гольцовое	карликовая	3.3	0	21.0	0(7.1)	57.1(67.9)	7.1	0	43/50/28	46
17	Даватчан	карликовая	0	0	22.5	0(0)	58.5(92.7)	2.4(9.8)	17.6	41	34
18	- " -	мелкая	0	0	7.5	0(20.0)	65.0(65.0)	5.0(10.0)	20.0	20	10
19	- " -	крупная	0	0	0	0(0)	14.3(14.3)	0(0)	0	9/9/7	9
20	Кирылта-4	мелкая	0	0	7.5	0(15.0)	25.0(40.0)	0(0)	7.4	20	27
21	Леша	мелкая	0	2.5	7.5	0(15.0)	10.0(25.0)	0(0)	33.3	20	6
22	Токко	карликовая	0	17.9	0	0(4.3)	7.1(7.1)	0(0)	14.3	14	7
23	- " -	мелкая	0	0	0	0(5.0)	5.0(5.0)	0(0)	0	20	11
24	- " -	крупная	0	0	0	0(0)	0(16.7)	0(0)	0	6	1
25	Сеголетки длиной 34-60 мм		90.0	5.0	55.0	?(40.0)	?(100.0)	?(60.0)	-	10	-
26	<i>Salvethymus svetovidovi</i>		100	94.1	66.7?	100(100?)	100(100?)	100(100?)	-	17/33/16	-

Примечание. so-1 - supraorbitale-1; so-2 - supraorbitale-2; orb - orbitosphenoideum; I,II,III int - первые три interneuralia (перед скобками указан процент редукции interneuralia, при вычислении которого хрящевые interneuralia учитывались как "наличие элемента", в скобках - как его отсутствие); spo - supragraeoperculum; n – число изученных особей (в случаях, когда n для разных окостенений различно, оно приводится через косую черту отдельно для so-1,so-2,spo (в выборке 26 (*S. svetovidovi*) spo не изучалось), для orb и для I-III int); N_{spo} – число spo с ветвящимся сейсмодатчиком каналом (использовано как делитель при определении процента редукции spo, см. объяснения в тексте). Данные по *S. svetovidovi* взяты из работы Черешнева и Скопеца (1990).

Таблица Б61. Показатели, характеризующие рост и возраст арктических гольцов Сибири

озеро	форма	$AC_{\infty} \pm s.e.$	$K \pm s.e.$	$AC_{mn} - AC_{mx}$	AC_{cp}	Взр ₁	Взр _{mx}
Светлинское	D	15.5±0.36	0.44±0.05	11-20	14.4	3	15
Крестаки-1	D	16.0±0.62	0.46±0.42	13-19	15.4	6	13
Даватчан (Каларский)	D	16.0±0.31	0.54±0.10	12-19	15.3	3	10
Бол. Леприндо	D	16.0±0.37	0.48±0.16	12-19	15.1	4	13
Токко	D	16.9±0.30	0.50±0.13	11-20	16.4	4	14
Камканда	D	17.5±0.24	0.34±0.03	13-21	16.4	5	14
Даватчан	D	18.2±0.43	0.38±0.07	12-21	16.2	3	15
Гольцовое	D	18.5±0.44	0.34±0.05	14-22	16.7	5	13
Бол. Намаракит	D	19.5±0.22	0.33±0.03	15-23	18.8	5	24
Улахан-Силян-Кюель	D	19.6±0.78	0.38±0.33	16-20(21)	18.4	5	13
Кудушкит	D	19.6±0.81	0.26±0.06	12-23	16.2	5	14
Североничатское	D	19.8±0.65	0.30±0.06	14-24	18.4	6	14
Мал. Леприндо	D	19.9±0.46	0.40±0.08	14-21	18.7	4	14
Джело	D	20.6±0.58	0.32±0.07	16-23	19.4	5	14
Черечень	D	20.7±0.82	0.32±0.14	18-21(24)	19.4	6	15
Кобюма-1	D			15-17(22)	16.4	6	11
Тунэрндэ	D			15-22	19.1	6	13
Озеро на о. Большевик	D			20-21	20.2	13	15
Леша	S	23.9±0.90	0.24±0.05	17-25	21.0	7	13
Камканда	S	24.1±0.82	0.22±0.03	15-24	19.9	5	13
Кирылта-4*	S	24.4±0.98	0.27±0.05	17-30	19.8	5	11
Кирылта-3**	S	24.8±1.47	0.21±0.05	17-27	20.5	5	11
Падоринское	S	27.3±1.09	0.17±0.03	19-28	22.7	7	16
Даватчанда	S	28.1±1.36	0.21±0.04	19-30	22.7	6	13
Крестаки-1	S1	29.0±7.37	0.16±0.20	21-28	24.2	10	13
Леприндокан	S	29.8±1.44	0.30±0.04	21-30	25.2	5	11
Ирбо	S	31.5±1.54	0.24±0.04	19-30	25.6	5	14
Даватчан	S	32.4±0.96	0.22±0.02	22-32	26.9	6	14
Огиендо-1	S	34.2±2.28	0.17±0.05	27-33	29.1	9	15
Токко	S	35.5±1.33	0.20±0.05	22-38	30.5	6	17
Светлинское	S	35.7±1.11	0.17±0.03	28-38	32.6	11	22
Амудиса	S	35.8±3.66	0.11±0.03	21-36	25.6	9	21
Номама	S	37.0±2.96	0.17±0.05	22-38	29.7	8	13
Крестаки-1	S2	38.2±4.81	0.18±0.14	29-37	31.9	8	16
Бол. Намаракит	S	41.8±5.38	0.15±0.05	30-35	31.9	8	12
Даватчан (Каларский)	S1			18-25	22.9	9	19
Соли	S			21-33	26.8	6/8	15
Тунэрндэ	S			23-36	27.4	8	(12)
Даватчан (Каларский)	S2			29-33	31.4	12	17
Амут	?			21-55	34.3	6	14
Фролиха	?	45.7±4.84	0.18±0.05	29-43	35.7	7	12
Озерное-1	L	47.9±7.70	0.11±0.05	39-40	39.5	14	16
Озерное-4	L	48.0±4.32	0.16±0.06	37-44(49)	39.3	8	16
Североничатское	L	56.5±14.9	0.11±0.08	38-59	47.9	10	18
Даватчан***	L	59.3±15.2	0.11±0.09	35-54	45.8	9	17
Крестаки-1	L	62.4±51.4	0.10±0.37	43-58	48.3	12	17
Кирылта-4	L	66.7±61.4	0.10±0.2	29-49(57)	37.6	6/(9)	12
Кудушкит	L	88.6±36.1	0.04±0.03	33-53	40.6	13	19
Кирылта-3	L	124±60.7	0.04±0.27	35-42(62)	39.3	8	11
Падоринское	L			30-34(43)	31.8	12	22
Даватчанда	L			32-40	36.3	11	12
Ирбо	L			33-42	37.0	9	12
Озеро на о. Большевик	L			40-41	40.9	29	33
Токко	L			46-51(57)	48.8	15	18
Амудиса	L			47-53	49.5	18	21
Камканда	L				70	13	13

Примечание. Форма гольца: D - карликовая, S – мелкая, L – крупная. AC_{∞} (асимптотическая длина по Смитту, см) и K – параметры уравнения Бергаланффи, s.e. – стандартная ошибка, AC_{mn} , AC_{mx} , AC_{cp} – минимальная, максимальная и средняя длина по Смитту зрелых особей в выборке (см) (в скобках - AC_{mx} всех особей), Взр₁ - возраст первого созревания (наименьший возраст зрелых особей в выборке), Взр_{mx} – максимальный возраст. Выборки расположены в порядке возрастания AC_{∞} (при отсутствии - AC_{cp}). Курсивом показаны оценки, основывающиеся менее, чем на 10 особях. * - включая 3 уклоняющихся по размерам особей длиной 27-30 см в возрасте 8-11 лет. Максимальный размер остальных рыб 24 см, максимальный возраст 10 (у большинства – 8) лет. ** - без «карликовых» особей первой размерной моды (см. пояснения в разделе 4.1.3.3.). *** - включая данные 1978 г.

Таблица Б62. Индивидуальная абсолютная (ИАП), относительная (ИОП) плодовитость и диаметр зрелых ооцитов у арктических гольцов из озер Сибири

Озеро	Форма	ИАП, шт			ИОП, шт/г			Диаметр ооцитов, мм			Источник
		lim	M	n	lim	M	n	lim	M	n	
Фролиха	(L)	360-800	516	14	1.0-2.7	1.7	6		5.2		1
	(L)	563-1300	828	13	1.41-1.95	1.63	11	до 6			2
	(L)	330-760	550	15	1.09-2.19	1.55	15				3
Светлинское	D	32-59	42	5	1.11-1.81	1.50	5	4.0-4.6	4.3	5	4
	S	287-436	372	16	1.28-1.61	1.49	5	3.4-4.5	4.0	16	4
Кудушкит	D	46-141	73	17	1.05-2.14	1.44	15	3.8-4.6	4.3	5	3
	L	320-630	447	8	0.82-1.45	1.02	8		4.2	1	3
Калар. Даватчан	D	74-80	77	2	1.12-2.13	1.63	2	4.1-5.4	4.8	2	3
	S	175-302	219	5	1.09-1.99	1.46	5		4.3	1	3
Джелло	D	65-103	87	5	1.33-2.07	1.62	5				3
	S	375-999	588	27	2.3-5.8	3.52	27	3.0-4.5	3.6	8	5,6
Бол. Намаракит	L		1688	1		5.00	1		3.7	1	3,7
	D	68-127	95	21	1.2-2.1	1.70	21	3.6-4.6	4.2	12	8
Падоринское	S	325-433	373	13	0.85-1.31	1.01	13	5.2-5.5	5.4	8	8
	S	59-204	123	15	0.79-2.04	1.37	15				3
Крестаки-1	D	52-59	56	2	1.11-1.55	1.33	2				3
	S	140-208	168	15	1.17-1.47	1.31	15				3
Амудиса	S	140-208	168	15	1.17-1.47	1.31	15				3
	L	545-1003	743	3	1.01-1.42	1.21	3				3
Леша	S	131-221	185		1.34-2.08	1.80	14	4.3-4.7	4.5	3	3
	D	38-113	65	38	0.94-2.02	1.43	38	4.8-5.6	5.1	13	3
Камканда	S	64-189	114	107	0.94-2.34	1.56	95	4.3-5.6	5.0	64	3
	D	47-151	81	31	0.8-2.2	1.50	31	4.1-5.0	4.6	20	6
Гольцовое	S	300-460	380	2	1.29-2.05	1.67	2		4.2	1	6
	D	104-325	184	17	2.39-5.62	3.61	17	3.1-4.4	3.5	34	3
Мал. Леприндо	D				2.3-5.4	3.9	7	3.3-4.4	3.7	5	6
	D	68-146	110	36	2.70-6.13	3.70	36	3.0-4.6	3.6	57	3
Б., М. Леприндо	L	772-1056	954	6	1.41-1.76	1.56	6	5.7-6.3		6?	9
	L	1484-4200	2935	3	1.7-1.9	1.8	3	4.4-4.9	4.6	5	6,10
Даватчан	D	83-267	148	33	2.0-6.1	3.7	33	2.7-4.2	3.4	18	3,6
	D							2.6-4.8	3.8	1	11
Кирылта-3	S	231-444	338	25	1.2-2.3	1.8	25	4.5-5.0	4.8	12	12,6
	S1		45	1		1.03	1	4.3-4.7	4.5	2	3
	S2	72-115	93	7	1.11-1.81	1.35	7	4.1-5.0	4.6	6	3
Кирылта-4	L		880	1		1.35	1		4.7	1	3
	S	170-295	231		2.15-3.83	3.17	9	3.1-3.5	3.3	5	3
Североничатско	D	116-155	136	2	1.2-1.7	1.43	2		4.3	1	3
	L	775-850	813	2	1.2-1.4	1.29	2				3
Токко	D	40-134	81	54	1.05-2.36	1.71	54	4.2-6.0	5.1	54	3
	S	206-650	364	5	0.86-2.18	1.64	5	4.5-5.8	5.0	4	3
Усу	S	181-351	265	12	1.78-3.16	2.42	12	3.6-4.0	3.7	12	3
Тунэрндэ	D	89-225	146	7	1.34-2.18	1.77	7	4.3-4.7	4.5	4	13

Примечание. N – число самок; D,S,L - карликовая, мелкая и крупная формы гольца. Курсив - возможно, не окончательный размер ооцитов. Источник: 1 – Савваитова и др. (1977а), наш расчет ИОП по данным, предоставленным К.А. Савваитовой; 2 - Мухомедияров (1942); 3- по нашим данным, полученным совместно с сотрудниками ИГУ; 4 - Самусенок и др. (2006); 5 – Павлов и др., 1990; 6 - Алексеев и др. (2000а); 7 - по материалам экспедиции МГУ-ЦПАУ (рук. М.Ю. Пичугин, при участии автора); 8 - Алексеев и др. (1997); 9 - Пронин (1967), наш расчет ИОП; 10 – Савваитова и др. (1981а); 11 - Павлов, Осинев, 2008; 12 - Павлов и др. (1993); 13 - Алексеев, Кириллов (2001).

Таблица Б63. Гаплотипы контрольной области мтДНК (507 пар оснований) гольцов из водоемов Сибири и Северной Америки и результаты анализа дифференциации между симпатрическими формами (теста на гомогенность p)(из Alekseyev et al.,2009a).

№	озеро/река	Гаплогруппа	Число особей					p	№	озеро/река	Гаплогруппа	Число особей					
			D	S	L	?	Всего					D	S	L	?	Всего	
Забайкалье																	
1	Фролиха	SIB10			5		5	>0.05	31	Круглое	SIB5				2	2	
2	Светлинское	SIB10	6	6			12		32	Рысь	SIB5				4	4	
		SIB11	3	8			11		33	Кунгасалах	SIB25				3	3	
4	Номама	SIB10		18	1		19				SIB5				2	2	
5	Огиендо-1	SIB10		5	1		6		34	Р. Новая	SIB25				2	2	
6	Огиендо-3	SIB10				13	13				SIB5				3	3	
7	Кудушкит	SIB10	8			10	18		35	Баганитта-Кюель	SIB25			1		1	
8	Каларский Даватчан	SIB12	6				6				BER10			6		6	
		SIB13	14	15	3		32		>0.05	37	Тунерндэ	SIB26	2	8	1		11
		SIB14	1				1			38	Джампа-Кюель	SIB27			1		1
9	Джелло	SIB10	9	1			10		39	Гусинка	BER10			9		9	
10	Леприндокан	SIB15		13	2		15		40	Булкурка	BER10			3		3	
		SIB16		2			2	>0.05	41	Артист	SIB25				4	4	
		SIB17			2		2		42	Улахан-Силян-Кюель	SIB28	15				15	
11	Большой Намаракит	SIB8	5	3			8			SIB8	1				1		
		SIB18	1	2			3	>0.05	44	Кегюлюк	SIB28				2	2	
		SIB14		7	2		9			SIB10				1	1		
12	Падоринское	SIB14							45	Куранах	BER10				8	8	
13	Даватчанда	SIB14		11	2		13		46	Кобюма-1	SIB29	5			3	8	
14	Крестаки-1	SIB14	6	6	13		25		47	Кобюма-1а	SIB29				5	5	
15	Ирбо	SIB19		5	3		8		48	Кобюма-2	SIB27			1		1	
16	Соли	SIB10		4	1		5			SIB29			1		1		
17	Амудиса	SIB10		4	4		8		49	Урасалах-Кюель	SIB30				6	6	
18	Озерное-1	SIB10			4		4		50	Конгрэ	SIB29			1		1	
19	Озерное-4	SIB10			4		4		51	Малая Чашка	BER10				11	11	
20	Леша	SIB20		15	1		16		52	Черечень (Прозрачное)	BER11	5				5	
21	Камканда	SIB20	4	10	4		18		Северная Америка								
22	Гольцовое	SIB21	13				13		54	Александра [Элсмир], St	ARC19				5	5	
23	Малое Леприндо	SIB21	1				1		55	Р. Беверли [Элсмир], St	ARC19				5	5	
24	Большое Леприндо	SIB21	16	2			18		56	Озеро 103 [Юкон], St	ARC19				5	5	
25	Даватчан	SIB21	11	6	4		21		57	Р. Каноз [Юкон], Sm	BER12				5	5	
26	Кирылта-3	SIB21		6	6		12		58	Фрэйзер [Аляска], Sm	BER12				5	5	
27	Кирылта-4	SIB21		6	9		15		59	Карлук [Аляска], Sm	BER13				2	2	
28	Североничатское	SIB22	4		7		11	>0.05	60	Фладз Понд [Мэн]	ACD9				10	10	
		SIB23	2		1		3										
29	Токко	SIB20	7	6	3		16										
30	Усу	SIB24					10										
Всего											145	169	129	103	546		

Примечание: D – карликовая форма, S – мелкая форма, L – крупная форма, ? – форма неизвестна. St - *S. taranetzi*, Sm – *S. m. malma*.

Нумерация выборок №№ 1-52 соответствует их нумерации в табл. Б1.

Таблица Б65. Гаплотипическое (h) и нуклеотидное (π) разнообразие в популяциях гольцов Сибири, сгруппированных по локальностям, бассейнам, районам и филогенетическим группам (из Alekseyev et al., 2009a).

№	Локальность/бассейн/район/филогенетическая группа	N	Число гаплотипов	Гаплотипическое разнообразие (h)	Нуклеотидное разнообразие (π)
Локальности, в которых отмечено более одного гаплотипа					
2	Светлинское	23	2	0.522	0.0010
8	Каларский Даватчан	39	3	0.310	0.0012
10	Леприндокан	19	3	0.374	0.0024
11	Большой Намаракит	11	2	0.436	0.0009
28	Североничатское	14	2	0.363	0.0014
33	Кунгасалах	5	2	0.600	0.0083
34	Новая	5	2	0.600	0.0083
35	Баганитга-Кюель	5	2	0.400	0.0079
42	Улахан-Силян-Кюель	16	2	0.125	0.0002
44	Кегюлюк	3	2	0.667	0.0026
	Лама	4	2	0.667	0.0053
Бассейны					
I	Байкал	28	2	0.495	0.0010
II	Лена (Чая)	56	1	0	0
III	Лена (Витим)	155	10	0.810	0.0060
IV	Лена (Олекма)	154	5	0.617	0.0041
V	Лена (Алдан)	12	2	0.167	0.0007
VI	Лена (нижняя, дельта)	16	2	0.400	0.0079
VII	Пясины	10	3	0.622	0.0060
VIII	Хатанга	2	1	0	0
IX	Хатангская губа	12	2	0.530	0.0073
X	Оленек	7	2	0.286	0.0056
XI	Яна (верхняя, средняя)	19	3	0.205	0.0006
XII	Яна (дельта)	8	1	0	0
XIII	Индигирка (верхняя, средняя)	22	3	0.481	0.0061
XIV	Индигирка (дельта)	11	1	0	0
XV	Колыма	5	1	0	0
Районы					
a	Забайкалье (I-IV)	393	16	0.848	0.0066
b	Таймыр (VII-IX)	24	5	0.670	0.0070
c	Горы Восточной Сибири (V, XI, XIII, XV)	58	8	0.805	0.0075
d	Побережья Восточной Сибири (VI, X, XII, XIV)	42	2	0.215	0.0042
Филогенетические группы					
A	Евразийская группа	475	26	0.892	0.0071
B	Берингийская группа	42	2	0.215	0.0013
	Все популяции	517	28	0.903	0.0089

Примечание: Включены данные по гольцам из трех таймырских озер ($n=8$), изученных Бруннером и др. (2001): оз. Лама (бас. Пясины) – SIB7 (2), SIB 9 (2); оз. Аян (бас. Хатанги) – SIB4 (2); оз. Арылах (бас. Хатангской губы) – SIB5 (2). Номера локальностей соответствуют номерам в табл. Б1.

Таблица Б66. Результаты иерархического анализа молекулярной вариации (AMOVA) у гольцов Сибири по данным исследования мтДНК (из Alekseyev et al., 2009a)

Источник изменчивости	Число степеней свободы	Сумма квадратов	σ^2	% изменчивости
А) Все сибирские озера				
Между районами	3	302.9	1.131	36.3
Между бассейнами внутри районов	11	346.2	0.969	31.1
Внутри бассейнов	501	510.1	1.018	32.6
Всего	515	1159.1	3.119	
Б) Сибирские озера с симпатрическими формами				
Между озерами	22	577.4	1.703	93.2

Таблица Б67. Характеристика выборок арктических гольцов Забайкалья, использованных для микросателлитного анализа (из Gordeeva et al., 2015, с добавлениями).

Озеро	Площадь поверхности, км ²	Глубина, м	Высота над ур. моря, м	год	Форма гольца, число особей			Всего
					D	S	L	
Светлинское	0.64	35	1766	2004	37	30		67
Фролиха	16.50	80	529	2009			80	80
Номама	2.02	35	1302	1997		31		31
Кудушкит	0.27	17	1573	1997	20		26	46
				2009	40		72	112
Крестаки	0.61	21	1400	1997	24	23	18	65
Каларск. Даватчан	4.88	46	1260	2001	31	41		72
Б. Намаракит	11.80	35	970	1995	28	38		66
				2003	29	12		41
Камканда	1.39	32	1119	2001	13		4	17
				2004	24	26	15	65
Мал. Леприндо		62.5	978	1977,78			10	10
				2008	12	1		13
				2010	39	1		40
Бол. Леприндо	17.20	64.5	975	1977			2	2
				1996	20	1		21
				2001	20	1		21
				2005	23	1		24
Гольцовое	0.15	25	1100	1995	24			24
				1996	38			38
Даватчан	4.75	46	1101	1996			11	11
				2001	24	39	3	66
				2005	43	40	1	84
Кирылта-3	0.42	25	1360	1999		9	1	10
				2001		19	11	30
				2005		20	14	34
Кирылта-4	1.05	34	1316	1997	26		7	33
				1999	16		4	20
				2001	14		9	23
				2005	20		3	23
Токко	0.63	42	1360	1997	2	28	5	35
				1999	10	10	1	21
				2001	15	16		31

Таблица Б68. Результаты иерархического анализа молекулярной вариации (AMOVA) у арктических гольцов Забайкалья по данным исследования микросателлитов (из Gordeeva et al., 2015)

Уровень изменчивости	Число степеней свободы	% общей изменчивости	Индексы фиксации F -(R -) статистик
Между бассейнами (Байкал, Чая, Витим, Олекма; 14 озер)	3	7.9 (27.7)	0.079* (0.277***)
Между озерами внутри бассейнов	10	37.4(31.7)	0.406***(0.438***)
Между симпатрическими формами внутри озер (10 озер)	14	10.2(13.6)	0.169***(0.265***)
Между выборками разных лет одной формы из одного озера (17 выборок)	25	1.2 (0.2)	0.021* (0.004)
Внутри популяций	2408	51.8 (37.8)	

Примечание: * - статистически значимы при $P < 0.05$, *** - при $P < 0.001$

Таблица Б69. Генетическая дифференциация и демографические параметры симпатрических форм и популяций соседних озер арктических гольцов Забайкалья (из Gordeeva et al., 2015, с добавлениями из Alekseyev et al., 2013).

Озеро, форма гольца	F_{ST}	R_{ST}	n	m^1	m^2	$N_e m^1$	$N_e m^2$	$N_e m^3$
Светлинское								
карликовая →мелкая	0.089	0.359	1/1	0.010	0.110	1.6	2.2	2.6
мелкая →карликовая				0.010	0.090	0.8		
Кудушкит								
карликовая →крупная	0.039	0.011	1/1	0.010*	0.320	4.9	7.4	6.2
крупная →карликовая				0.005*	0.007	0.4		
Крестаки								
карликовая →мелкая	0.091	0.015	6/6	0.016*	0.012	0.7	0.6	2.5
мелкая →карликовая				0.011*	0.129	0.2		
мелкая →крупная	0.077	0.016	4/3	0.018*	0.224	0.3	0.6	3.0
крупная →мелкая				0.008*	0.148	0.2		
крупная →карликовая	0.090	0.135	4/4	0.0103	0.148	0.2	0.7	2.5
карликовая →крупная				0.013	0.026	0.6		
Каларский Даватчан								
карликовая →мелкая	0.293	0.330	5/2	0.014*	0.007	2.6	0.5	0.6
мелкая →карликовая				0.006*	0.010	0.4		
Большой Намаракит								
карликовая →мелкая	0.030	0.119	1/0	0.010	0.210	2.0	6.0	8.1
мелкая →карликовая				0.010	0.030	5.1		
Камканда								
карликовая →мелкая	0.168	0.178	3/3	0.026*	0.011	1.1	0.8	1.3
мелкая →карликовая				0.042*	0.009	3.3		
мелкая →крупная	0.299	0.132	5/4	0.003*	0.013	0.2	0.8	0.6
крупная →мелкая				0.006*	0.033	0.4		
крупная →карликовая	0.191	0.084	4/4	0.039*	0.057	3.2	1.4	1.1
карликовая →крупная				0.016*	0.011	0.7		
Большое Леприндо								
Гольцовое	0.274	0.140	5/5	0.005	0.005	3.6	0.5	0.7
Бол.,Мал. Леприндо крупная--				0.005	0.005	1.0		
--Мал.Леприндо карликовая(+мелкая)	0.165		4/3					
Бол.,Мал. Леприндо крупная--								
--Бол.Леприндо карликовая(+мелкая)	0.185		4/3					
Бол.Леприндо карликовая(+мелкая)--								
--Мал.Леприндо карликовая(+мелкая)	0.110		5/4					
Даватчан								
карликовая →мелкая	0.188	0.321	6/5	0.007	0.004	2.2	1.04	0.75
мелкая →карликовая				0.007	0.005	0.7		
мелкая →крупная	0.396	0.097	6/6	0.003*	0.011	0.8	0.33	0.38
крупная →мелкая				0.006*	0.002	8.1		
крупная →карликовая	0.497	0.440	6/6	0.004*	0.004	12.9	0.28	0.25
карликовая →крупная				0.003*	0.011	0.3		
Кирылта-3								
мелкая →крупная	0.194	0.347	4/4	0.004	0.043	0.9	1.1	1.0
крупная →мелкая				0.003	0.014	0.3		
Кирылта-4								
мелкая →крупная	0.142	0.041	4/4	0.002*	0.034	0.5	1.4	1.5
крупная →мелкая				0.005*	0.038	0.1		
Токко								
карликовая →мелкая	0.284	0.242	6/6	0.005*	0.053	0.5	1.8	0.6
мелкая →карликовая				0.011*	0.018	0.3		

Примечание: n - число локусов со значимыми ($P < 0.05$) генными/ генотипическими различиями, m^1 – долгосрочная скорость миграции по результатам MIGRATE-N, m^2 – современная скорость миграции, рассчитанная в BAYESASS. * Модель симметричной миграции отвергнута. Жирным шрифтом выделены значимые различия между скоростями долгосрочной и современной миграции. Эффективное число мигрантов (особей на поколение), вычисленное разными методами (оценки потока генов из популяции формы, выделенной жирным шрифтом): $N_e m^1$ - по Beerli, Felsenstein (2001), программа MIGRATE, $N_e m^2$ - на основе частот уникальных аллелей (Slatkin, 1985, программа GENEPOP); $N_e m^3$ – на основе оценок F_{ST} (Wright, 1931).