

УДК 597.553.591.5

МОРФОБИОЛОГИЧЕСКАЯ И ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ СИПАТРИЧЕСКИХ СИГОВ РОДА *COREGONUS* ИЗ ТЕЛЕЦКОГО ОЗЕРА

© 2006 г. Н. А. Бочкарев, Е. И. Зуйкова

Институт систематики и экологии животных СО РАН, Новосибирск 630091

e-mail: ih@eco.nsc.ru

Поступила в редакцию 27.07.2004 г.

После доработки 02.08.2005 г.

Представлены данные по экологии, биологии и морфологии симпатрических сигов – малотычинковой формы *Coregonus lavaretus pidschian* и многотычинковой формы *Coregonus lavaretus pravdinellus* из Телецкого озера. Показано, что сиги занимают в водоеме различные экологические ниши, характеризуются разной продолжительностью жизни, различаются по размерно-возрастному составу, темпам роста, показателям абсолютной и относительной плодовитости, по пластическим и меристическим признакам. Максимальные различия между сигами касаются числа жаберных тычинок на первой жаберной дуге. Сиг Правдина питается преимущественно зоопланктоном, тогда как в питании сига-пыжьяна преобладают бентосные организмы. Предполагается, что Телецкое озеро было заселено симпатрическими видами сигов в недавнее геологическое время.

Coregonus lavaretus (L.) – широко распространенный в северном полушарии высоко полиморфный вид. Во многих больших, глубоких северных озерах с бедной ихтиофауной сиги образуют симпатрические популяции (Шапошникова, 1974; Svärdson, 1979; Østbye et al., 2004; и др.), как правило, хорошо различающиеся по морфологическим, биологическим и экологическим характеристикам.

Число жаберных тычинок на первой жаберной дуге у сигов считается признаком с высокой наследуемостью (Svärdson, 1979; Решетников, 1980). Сиги с большим числом жаберных тычинок (более 30) – планктофаги, тогда как формы с малым их числом (до 30) потребляют преимущественно бентос (Langeland, Nøst, 1995; Heikinheimo et al., 2000; Knudsen et al., 2003; Kahilainen et al., 2004).

Относительно происхождения симпатрических многотычинковых (или, по классификации Правдина, 1931 – среднетычинковых) сигов, в том числе и сибирских, существует две точки зрения. Их считают формой, произошедшей от малотычинкового сига-пыжьяна, сформировавшейся в условиях конкуренции за источники питания (Скрябин, 1977; Bodaly, 1979; Schluter, McPhail, 1993; Rogers et al., 2002). По другим представлениям, сиги-планктофаги генетически не связаны с малотычинковым сигом, а сформировались одновременно с ним, или раньше, от более древней, чем сиг-пыжьян, формы (Шапошникова, 1977; Решетников, 1980; Гундризер и др., 1981).

В настоящее время известно несколько мест обитания симпатрических сигов рода *Coregonus* –

это озера, расположенные в Северо-Западной Европе, в Северной Америке и на юге Сибири. Морфометрические, биологические, экологические и генетические особенности симпатрических сигов, обитающих в европейских и северо-американских озерах, хорошо изучены (Берг, 1948; Правдин, 1954; Шапошникова, 1968; Svärdson, 1979; Решетников, 1980; Bernatchez, Dodson, 1990; Langeland, Nøst, 1995; Bernatchez et al., 1996; Chouinard, Bernatchez, 1998; Lu, Bernatchez, 1998, 1999; Bernatchez et al., 1999; Turgeon et al., 1999; Heikinheimo et al., 2000; Turgeon, Bernatchez, 2001, 2001a, 2002; Rogers et al., 2002).

В Сибири симпатрические много- и малотычинковые сиги рода *Coregonus* населяют Байкал, озера верхнего течения реки Витим – Доронг, Большие и Малые Кабылюши, Третьяковское (так называемые Баунтовские озера) и Телецкое озеро, которое относится к бассейну реки Обь. Все эти водоемы расположены в горных районах юга Сибири с холодным континентальным климатом. Занимая узкий ареал, сибирские симпатрические сиги, тем не менее, остаются одной из плохо изученных группировок сиговых рыб. Наиболее полные сведения имеются о морфологии, биологии, генетике симпатрических сигов из оз. Байкал и Баунтовских озер (Мухомедияров, 1948; Анпилова, 1967; Калашников, 1968; 1978; Скрябин, 1977, 1979; Карасёв, 1987; Слабодянюк и др. 1993; Мамонтов, Яхненко, 1995; Суханова и др., 1999; Черняев, Пичугин, 1999; Мамонтов, 2000, Sukhanova et al., 2000, 2002, 2004). В то же время данных по биологии и экологии сигов Те-

лецкого озера очень мало (Дулькейт, 1949; Гундризер, 1962; Гундризер и др., 1981; Бочкарёв, Гафина, 1993, 1996; Кириллов, 1999; Журавлев, 2003). В Телецком озере обитают малотычинковый сиг-пыжьян, *Coregonus lavaretus pidschian* (Gmelin), и многотычинковый сиг Правдина, который впервые был описан Дулькейтом (1949) как самостоятельный вид *C. pravdinellus* Dulkeit. Позже Гундризер (1962) присвоил ему подвидовой статус *C. lavaretus pravdinellus* Dulkeit. Имеет место и другая точка зрения, согласно которой этот мелкий сиг не имеет таксономического статуса (Решетников, 1980; Черепинев, 1996; Журавлев, 2003). В то же время, как справедливо отмечала Г.Х. Шапошникова (1974, стр. 764), эта форма телецкого сига “весьма своеобразна” и по совокупности признаков “далеко отошла от своего предполагаемого предка”.

Цель нашего исследования заключалась в сравнительном анализе морфологических, биологических и экологических признаков симпатрических сигов Телецкого озера. Мы попытались рассмотреть эти две группировки сигов по совокупности свойств, не акцентируя внимание на различиях, а анализируя их взаимоотношения в условиях экосистемы водосма.

Основываясь на собственных материалах и современных литературных данных о геологическом прошлом Прителецкого региона, авторы предприняли попытку рассмотреть вопрос о времени заселения сигами рода *Coregonus* Телецкого озера.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал собирали с июля по сентябрь 1989–2003 гг. в северо-западной части Телецкого озера и у истока реки Бия. Телецкого сига-пыжьяна отлавливали с помощью сетей с ячейей от 10 до 36 мм; сига Правдина – с помощью ловушек. Сразу после отлова рыб измеряли и взвешивали. Для морфологического анализа, проведенного по общепринятой методике (Правдин, 1966), было отобрано 193 экземпляра телецкого сига от 200 до 255 мм по Смитту и 192 экземпляра сига Правдина (130–150 мм по Смитту). В работе использовали индексы пластических признаков (в процентах от длины головы) и меристические признаки. Плодовитость, возраст и темп роста сигов оценивали по материалам многолетних исследований. Плодовитость определяли счетно-весовым методом после фиксирования икры в 4%-ном формалине (Брылинская, Брылинский, 1974). Для сравнения плодовитости симпатрических сигов Телецкого озера использовали возрастную шкалу. Поскольку сиги значительно различаются по темпу весового роста, возрастная шкала позволяет более наглядно оценить различия в относительной и абсолютной плодовитости рыб, связан-

ные с возрастом. Возраст рыб определяли по чешуе (Чугунова, 1959; Мина, 1976). Темп роста телецкого сига и сига Правдина сравнивали в соответствии с данными наблюдений.

С целью выявления особенностей питания телецкого сига и сига Правдина было вскрыто 29 и 25 желудочно-кишечных трактов, соответственно. Телецкий сиг был отловлен в середине августа, а сиг Правдина – в начале сентября 2001 г. в северо-западном плесе Телецкого озера. Содержимое желудков сигов-планктофагов (сиг Правдина) обрабатывали как планктонные пробы (Методическое пособие..., 1974). В группу “прочие Cladocera” объединили следующие виды: *Alona affinis* Leydig, *Ceriodaphnia quadrangula* (O.F. Müller), *Holopedium gibberum* Zaddach, *Graptoleberis testudinaria* (Fisher), *Daphnia hyalina* Leydig, *Acroperus harpae* (Baird), *Eurycercus lamellatus* (O.F. Müller), *Camptocercus rectirostris* Schoedler, а в группу “прочие Copepoda” – *Mesocyclops leuckarti* (Claus) и *Acanthocyclops viridis* (Jurine). Содержимое желудков сигов-бентофагов (телецкий сиг) рассортировывали по группам и подсчитывали количество жертв в каждой группе. Те кормовые объекты, суммарное количество которых в 29-ти проанализированных желудках телецкого сига было незначительным (до 4-х экз.), объединили в две группы – “ракообразные” и “прочие”. В группу “ракообразные” вошли *A. affinis*, представители подкласса Ostracoda, *Bosmina longispina* Leydig, *M. leuckarti*, *Chydorus sphaericus* (O.F. Müller), *Sida crystallina crystallina* (O.F. Müller), копеподиты Cyclopoida, а в группу “прочие” – имаго Insecta, клопы отряда Heteroptera, личинки семейства Culicidae и отряда Plecoptera, жуки семейства Dytiscidae и моллюски рода *Valvata*. Зоопланктонные организмы из желудков сигов определялись до вида или рода, бентосные – до рода, семейства, отряда или класса.

Выборки сравнивались с помощью многомерного однофакторного дисперсионного анализа, и *t*-критерия Стьюдента. Различия в питании оценивали по Пирсону методом χ^2 . Для обработки цифрового материала использовали статистический пакет Statistica v5.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Экологические и морфобиологические различия характеристики сигов

Телецкий сиг-пыжьян (рис. 1А) – типичный бентофаг. В весенне-осенний период он совершает слабо выраженную нагульную миграцию из южной части озера в северо-западную. Продолжительность миграции в значительной мере зависит от погодных условий и температуры воды в озере. В течение всего года телецкий сиг-пыжьян встречается в заливе Камга, по устьям некоторых

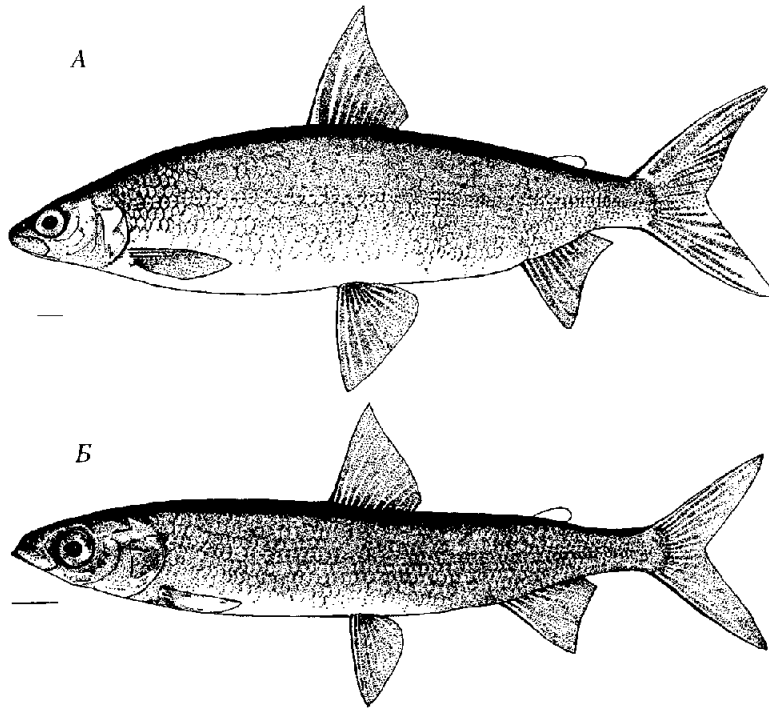


Рис. 1. Сиг-пыжьян (А) и сиг Правдина (Б) из Телецкого озера (рисунки Н.А. Бочкарева). Масштаб 1 см.

притоков и в нижнем течении реки Чульпман (Бочкарев, Гафина, 1996). К середине октября большая часть популяции сига-пыжьяна мигрирует к нерестилищам в глубоководный район северо-западного плеса (р. Эстубе – мыс Ажи) и центральный плес Телецкого озера. Нерест происходит на галечных пляжах в конце октября – начале ноября при температуре воды ниже 7°C.

Сиг Правдина (рис. 1Б) – мелкий раносозревающий планктофаг. В конце июня – начале июля он совершает нагульную миграцию в северо-западный мелководный плес озера и р. Бия, где нагуливается в течение всего лета и первой половины осени. К середине октября большая часть популяции сига Правдина мигрирует к местам расположения нерестилищ – в центральный плес Телецкого озера. По нашим данным, сиг Правдина нерестится одновременно с сигом-пыжьяном на одних и тех же нерестилищах.

Симпатрические сиги хорошо различаются как по пластическим, так и по меристическим признакам (таблица). Все различия высокого уровня значимости. Телецкий сиг-пыжьян имеет достоверно больше лучей в грудном и брюшном плавниках (P , V) и достоверно меньше неветвистых и ветвистых лучей в анальном плавнике (A , A_1), чем сиг Правдина. По числу прободенных чешуй в боковой линии (l) эти сиги различаются с низкой степенью достоверности. Достоверные различия выявлены по такому важному таксономическому признаку, как число жаберных тычинок ($sp. br.$)

на первой жаберной дуге (рис. 2). Телецкий сиг-пыжьян имеет достоверно более длинное рыло (ao), меньший диаметр глаза (o), большее заглазничное расстояние (po), большую высоту головы на уровне затылка (Ch_2), более широкий лоб (f), и большую высоту верхней челюсти (m), чем сиг Правдина.

Проведенный многомерный однофакторный дисперсионный анализ (MANOVA) выявил достоверные различия между выборками симпатрических сигов Телецкого озера по меристическим признакам и признакам головы.

Темп роста, размерно-возрастная структура популяций сигов

Согласно полученным данным, популяция телецкого сига-пыжьяна представлена, по крайней мере, 10-ю возрастными группами (рис. 3). Очень редко встречаются 13–14-летние особи. Нерестовая часть популяции представлена 8-ю возрастными группами от 3 до 10 лет. Половозрелым телецкий сиг становится в четырехлетнем возрасте, но самцы иногда на год раньше. Абсолютная плодовитость варьирует от 1009 до 9262 икринок (в среднем 4564) при относительной плодовитости 18.7 и кринок на 1 г массы тела особи без внутренностей (рис. 4А, 4Б).

Популяция сига Правдина в Телецком озере представлена 5–6 возрастными группами (рис. 3). В популяции по численности доминируют 3–4-лет-

Сравнительная характеристика телецкого сига и сига Правдина по морфологическим признакам

Признак	Сиг телецкий (n = 193)				Сиг Правдина (n = 192)				P
	x	m±	δ	C, %	x	m±	δ	C, %	
Меристические признаки									
D	4.13	0.03	0.36	8.6	4.11	0.03	0.38	9.2	–
D ₁	10.30	0.04	0.62	6.0	10.18	0.06	0.81	7.9	–
P	14.95	0.05	0.68	4.6	14.51	0.04	0.56	3.9	0.001
V	10.41	0.04	0.57	5.5	9.90	0.04	0.51	5.1	0.001
A	3.88	0.02	0.32	8.4	4.03	0.02	0.27	6.7	0.001
A ₁	11.94	0.04	0.59	4.9	12.13	0.05	0.67	5.5	0.01
ll	82.68	0.21	2.89	3.5	82.00	0.18	2.44	3.0	*
sp. br.	27.26	0.09	1.25	4.6	34.27	0.13	1.82	5.3	0.001
В процентах к длине головы									
r	27.51	0.13	1.84	6.7	26.91	0.12	1.69	6.3	0.001
o	23.72	0.11	1.49	6.3	27.84	0.13	1.82	6.5	0.001
po	50.08	0.13	1.78	3.6	47.23	0.13	1.86	3.9	0.001
bC	42.67	0.16	2.21	5.2	39.64	0.19	2.65	6.7	0.001
Ch ₁	45.10	0.15	2.05	4.5	45.15	0.15	2.12	4.7	–
Ch ₂	63.58	0.23	3.16	5.0	59.39	0.26	3.59	6.0	0.001
f	25.26	0.12	1.61	6.4	22.11	0.15	2.06	9.3	0.001
l max	28.50	0.16	2.24	7.8	28.88	0.12	1.70	5.9	–
h max	9.83	0.06	0.86	8.7	9.03	0.06	0.84	9.3	0.001

Примечание: D и A – количество неветвистых лучей в спинном плавнике и анальном плавнике, соответственно; D₁ и A₁ – количество ветвистых лучей в спинном и анальном плавниках; P и V – количество ветвистых лучей в грудном и брюшном плавниках; ll – количество прободенных чешуй в боковой линии; sp. br. – количество жаберных тычинок на первой жаберной дуге; r – длина рыла; o – диаметр глаза; po – заглазничное расстояние; bC – толщина головы; Ch₁ и Ch₂ – высота головы на уровне глаза и затылка; f – ширина лба; l max и h max – длина и высота верхней челюсти, соответственно.

* Достоверность P ≤ 0.05.

ние особи. Половое созревание наступает в 3-летнем, у части самцов – в 2-летнем возрасте. Перестоявая часть популяции включает четыре возрастные группы – от 2 до 6 лет. Сиг Правдина в возрасте 7+ встречается очень редко. Абсолютная плодовитость (рис. 4А) низкая и варьирует от 821 до 1200 икринок (в среднем 845). Относительная плодовитость (рис. 4Б) составляет 33.7 икринок на 1 г массы тела особи без внутренностей.

Особенности питания сигов

Изучение содержимого желудков выявило значительные различия в питании симпатрических сигов Телецкого озера. Взрослые особи сига-пыжьяна являются типичными бентофагами. В их желудках чаще всего встречались личинки и куколки комаров семейства Chironomidae и моллюски рода *Lymnaea*. Большая часть от общего количества всех кормовых объектов из 29-ти желудков приходилась на долю куколок хирономид – 21.7% (рис. 5А). Примерно одинакова была доля личинок хирономид (14.8%), моллюсков родов *Lymnaea* (16.4%) и *Planorbis* (13.4%), рачка *Euryceriscus lamellatus* (14.2%). Личинки насекомых семейства Trichoptera составляли 6.7% от общего

количества жертв телецкого сига, водяные клещи *Hydrocarina* – 4.1%; на долю моллюсков класса *Bivalvia*, гаммарусов, ракообразных и прочих жертв приходилось от 1.6 до 2.6%.

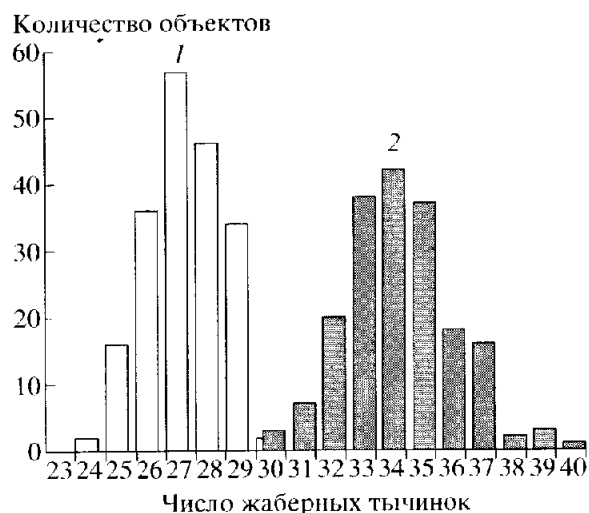


Рис. 2. Распределение симпатрических сигов Телецкого озера по числу жаберных тычинок на первой жаберной дуге: 1 – сиг-пыжьян, 2 – сиг Правдина.

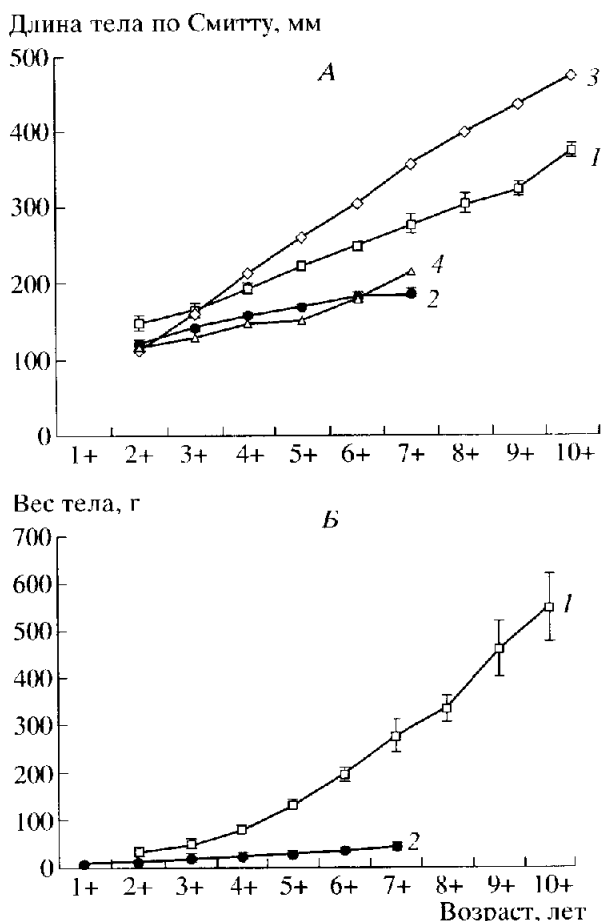


Рис. 3. Кривые линейного (А) и весового (Б) роста симпатрических сига Телецкого озера (1 – сига-пыжьяна; 2 – сига Правдина), сига из озер Дархатской котловины, по: Скрябин, 1979 (3) и баунтовского многотычинкового сига по: Скрябин, 1979 (4).

Сиг Правдина питался преимущественно зоопланктоном. В содержимом желудков взрослых особей этого сига наиболее высока доля следующих пищевых объектов (от общего количества из 25 проанализированных желудков): копеподиты и взрослые особи *Arctodiaptomus bacillifer* (Koelbel) – 61.6 и 1.8%, соответственно; копеподиты и взрослые особи *Cyclops abyssorum* Sars – 12.5 и 7.0%; ветвистоусые ракообразные *B. longispina* – 11.4% и *S. crystallina crystallina* – 4.7% (рис. 5Б).

ОБСУЖДЕНИЕ

Таким образом, изучение морфологических признаков телецкого сига и сига Правдина позволило выявить значимые различия между ними по всем признакам, за исключением числа ветвистых и неветвистых лучей спинного плавника (D_1), высоты головы на уровне глаза (Ch_1) и длины верхней челюсти (lm). По числу жаберных тычинок ($sp. br.$), и диаметру глаза (o), степень различий между симпатрическими ситами Телецкого

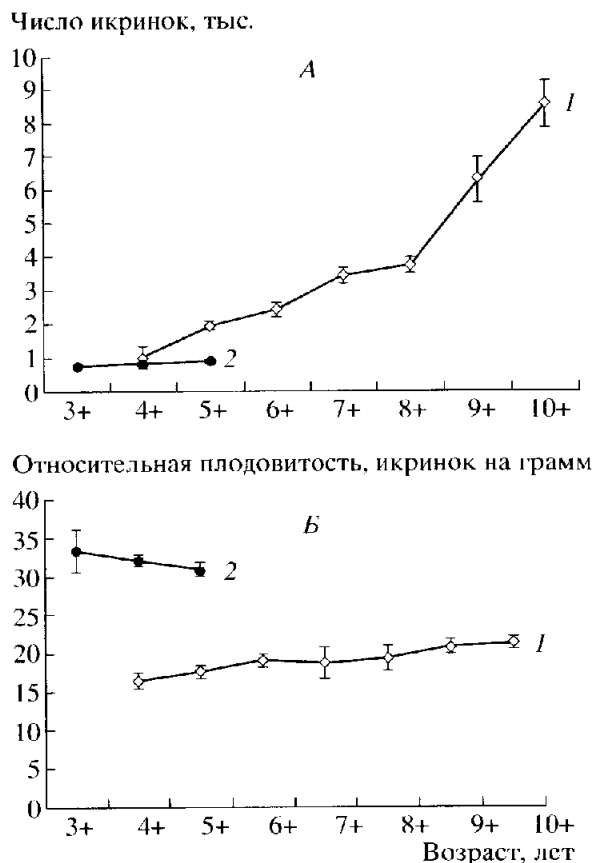


Рис. 4. Абсолютная (А) и относительная (Б) плодовитость симпатрических сига Телецкого озера (1, 2 – как на рис. 3).

озера превышает условный подвидовой уровень ($CD = 1.28$). Темп линейного роста телецкого сига-пыжьяна несколько ниже, чем у других малотычинковых сига Сибири (Скрябин, 1979). Абсолютная и относительная плодовитость сходны с таковыми северных популяций вида. По этим трем показателям телецкий сиг-пыжьян близок к популяциям сига-пыжьяна, обитающего в нижнем течении крупных сибирских рек (Скрябин, 1979).

Нами обнаружено, что темп роста сига Правдина достоверно ниже, чем телецкого сига-пыжьяна. Показатель абсолютной плодовитости сига Правдина почти в 2 раза ниже телецкого, при значительно более высоком показателе относительной плодовитости, которая тесно связана с массой тела и экологией вида. Вероятно, эти сита реализуют разную экологическую стратегию (Гиляров, 1990). Меньшая продолжительность жизни особи (r -стратегия) и, соответственно, репродуктивного периода сига Правдина компенсируется увеличением относительной плодовитости.

Таким образом, сиг Правдина существенно отличается от телецкого сига-пыжьяна по темпу роста, абсолютной и относительной плодовитос-

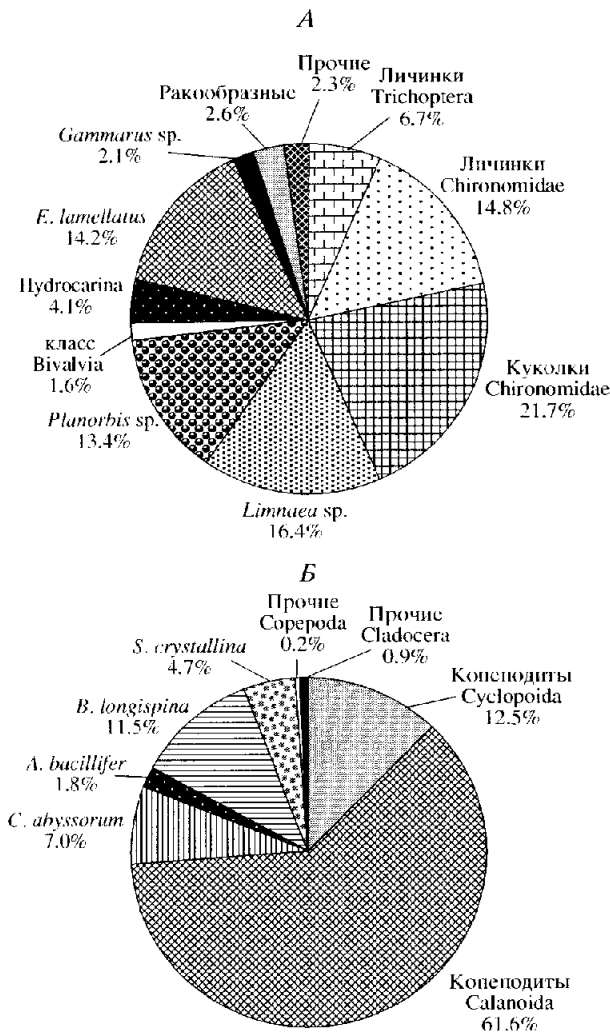


Рис. 5. Спектры питания симпатрических сига Телецкого озера (в % от общего количества жертв): А – сиг-пыжьян, Б – сиг Правдина.

ти и сходен по этим параметрам с баунтовскими многотычинковыми сига́ми, наиболее близкими к нему географически (Скрябин, 1979; Решетников, 1980).

Телецкий сиг-пыжьян занимает бентическую зону и питается преимущественно крупными допными беспозвоночными. Обитая в пелагиали озера, сиг Правдина использует в пищу, главным образом, зоопланктон, не переключаясь на бентос даже в конце лета, когда биомасса планктона резко снижается (Зуйкова, 1998). В литературе имеются сведения о том, что сиг Правдина питается планктоном в течение всего года (Запекина-Дулькейт, Дулькейт, 1956). Сравнение спектров питания мало- и многотычинкового сига Телецкого озера, проведенное методом χ^2 , выявило достоверные различия ($P \leq 0.001$) в спектрах питания телецкого сига-пыжьяна и сига Правдина. По всей вероятности, пищевая конкуренция между

симпатрическими сига́ми Телецкого озера крайне незначительна.

Нерестовый период симпатрических сига́в Телецкого озера совпадает по времени, и нерест происходит на близко расположенных участках озера. Поскольку при этом в течение всего периода исследований не были зарегистрированы гибридные особи, мы считаем, что между телецким сига́м и сига́м Правдина имеет место репродуктивная изоляция. В то же время нельзя исключать возможность гибридизации между этими формами, но, вероятно, гибридные особи обладают пониженной жизнеспособностью, как это было описано для симпатрических озерных сига́в вида *Coregonus clupeaformis* Mitchell (Lu, Bernatchez, 1998). Отсутствие жизнеспособных гибридов между симпатрическими сига́ми Телецкого озера косвенно подтверждается фактом устойчивости морфологических признаков сига́ Правдина и сига́-пыжьяна во времени. Сравнение этих группировок по наиболее значимым морфологическим признакам (числу жаберных тычинок и числу прободенных чешуй в боковой линии), основанное на материалах нашего исследования и данных, полученных ранее (Гундризер и др., 1981), выявило незначительные различия между ними. Эти различия обусловлены, главным образом, тем, что в наших исследованиях использованы большие по объему выборки.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проблема формообразования сига́в занимает особое место в ихтиологии. Комплексы видов в пределах рода *Coregonus* демонстрируют высокое разнообразие морфологических, биологических и экологических признаков. Генетические исследования последних лет показали, что географически удаленные популяции могут иметь один источник происхождения и быть генетически более близкими, чем обитающие в пределах одной экосистемы (Bernatchez, Wilson, 1998; Østbye et al., 2004). Новые методы познания эволюционных процессов позволяют решать вопрос о видовой самостоятельности, происхождении и расселении симпатрических видов. Так, изучение раннего онтогенеза баунтовского весеннерестующего сига́ подтвердило его видовой статус (Черняев, Пичугин, 1999). Использование рестрикционного анализа митохондриальной ДНК позволило выявить значительные различия между байкальским и баунтовским сига́ми (Слободянюк и др., 1993). На основании результатов того же анализа исследованиями Сухановой с соавт. (Sukhanova et al., 1999, 2000, 2002, 2004) показано, что байкальский омуль генетически ближе к группе шыжьяновидных сига́в, чем к группе арктических омулей. Аналогичный анализ, проведенный на северо-американских симпатрических много- и малотычинковых

сигах и ряпушках, выявил их одновременное происхождение (Bernatchez, Dodson, 1990; Turgeon, Bernatchez, 2002) и существование двух независимых линий (рас), вторичный контакт которых в послеледниковый период (12–15 тыс. лет назад) привел к значительному перекрытию их ареалов и возникновению вторичной симпатрии.

Согласно последним геологическим данным, Телецкое озеро возникло в период между средним и поздним плейстоценом (Высоцкий, 2001). Озерная ванна переживала несколько ледниковых и межледниковых эпох, и современный вид озера сформировался в эпоху третьего оледенения. В эпоху последнего, четвертого оледенения (около 10–15 тыс. лет назад) глубина и размер озера были наибольшими (Гундризер и др., 1981).

Происхождение сига-пыжьяна и сига Правдина могло быть как аллопатрическим, так и симпатрическим. Однако симпатрическое происхождение их в Телецком озере мы считаем маловероятным, учитывая данные о геологическом возрасте озера и факт отсутствия в нем эндемичной фауны (Руднева, 1995; Зуйкова, 1998; Митрофанова, 2000). Единственным исключением является сиг Правдина (Гундризер и др., 1981). Мы полагаем, что эти сиги проникли в водоем в период максимального наполнения впадины водой, т.е. после третьего оледенения. По всей видимости, в настоящее время Телецкое озеро является лишь частью некогда обширного ареала сибирских многотычинковых сегов. Материалы проведенного исследования показывают, что симпатрические сиги Телецкого озера, занимая различные экологические ниши, демонстрируют достоверные различия по морфологическим и биологическим признакам и являются полноценными биологическими видами.

При полном совпадении их ареала имеет место репродуктивная изоляция, что соответствует современным представлениям о симпатрических видах (Майр, 1968; Яблоков, 1987; Грант, 1991; Черешнев и др., 2002; Дорофеева, по: Атлас ..., 2003, с. 73–75).

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность В.Д. Гуляеву и Н.И. Юрловой за ценные замечания при написании статьи; С.А. Абрамову и Ю.А. Мельниковой за помощь в техническом оформлении.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Анпилова В.И., 1967. О систематическом положении баунтовского сига *Coregonus lavaretus baunli* Muchomedjarov // Изв. ГосНИОРХ. Т. 62. С. 129–140.
Атлас пресноводных рыб России, 2003. М.: Наука. Т. 1. 379 с.
Берг Л.С., 1948. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. М.–Л.: Изд-во АН СССР. Ч. 1. 466 с.

- Бочкарев Н.А., Гафина Т.Э., 1993. Сравнительная характеристика телецкого сига и сига Правдина Телецкого озера. (Алтайский край) // Сибирск. биол. журн. № 2. – С. 64–69. – 1996. Морфобиологическая характеристика телецкого сига р. Чулышман. Сибирск. экол. журн. № 2. С. 175–178.
Брылиньска М., Брылиньски Э., 1974. Методы определения плодовитости рыб на примере леща *Abramis brama* (L.) // Типовые методики исследования продуктивности видов рыб в пределах их ареалов. Вильнюс: Ментис. С. 45–55.
Высоцкий Е.М., 2001. Геоморфология бассейна Телецкого озера. Физико-географическая характеристика Телецкого озера. С. 164–181.
Гиляров А.М., 1990. Популяционная экология. М.: Изд-во МГУ. 190 с.
Грант В., 1991. Эволюционный процесс. М.: Мир. 486 с.
Гундризер А.Н., 1962. К биологии сига Правдина из Телецкого озера и реки Бия // Изв. Сиб. отд. АН СССР. № 3. С. 111–119.
Гундризер А.Н., Иоганзен Б.Г. и др., 1981. Рыбы Телецкого озера. Новосибирск: Наука. 160 с.
Дулькейт Г.Д., 1949. Ихтиофауна озера Телецкого и реки Бия // Заметки по фауне и флоре Сибири. Томск. Вып. 8. С. 9–12.
Журавлев В.Б., 2003. Рыбы бассейна Верхней Оби. Барнаул: Изд-во Алтайского ун-та. 292 с.
Запекина-Дулькейт Ю.И., Дулькейт Г.Д., 1956. Зообентос Камгинского залива Телецкого озера и его значение в питании рыб // Гр. Всес. гидробиол. об-ва АН СССР. Т. 7. С. 216–236.
Зуйкова Е.И., 1998. Современное состояние зоопланктонного сообщества Телецкого озера // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Красноярск: КрасГУ. 20 с.
Калашиников Ю.Е., 1968. Многотычинковые сиги озера Орон системы р. Витим // Вопросы ихтиологии. Т. 8. Вып. 4 (51). С. 637–645. – 1978. Рыбы бассейна Витим. Новосибирск: Наука. 190 с.
Карасев Г.Л., 1987. Рыбы Забайкалья. Новосибирск: Наука. 295 с.
Кириллов С.Д., 1999. Метод многомерного статистического анализа в исследованиях по микроэволюции рыб и популяционной структуре вида. Барнаул. 86 с.
Майр Э., 1968. Зоологический вид и эволюция. М.: Мир. 598 с.
Мамонтов А.М., 2000. Ледниковые периоды и формообразования у реликтовых сеговых рыб в водоемах юга Сибири // Вопросы ресурсоведения, ресурсопользования, экологии и охраны. Ч. 5. Якутск: Якутск. гос. университет. С. 127–146.
Мамонтов А.М., Яхненко В.М., 1995. Морфологическая и генетико-биохимическая оценка популяционной дифференциации байкальского озерно-речного сига *Coregonus lavaretus pidshian* (Coregonidae) // Вопр. ихтиол. Т. 35. № 2. С. 175–181.
Матвеев С.Л., 1972. Анализ популяций таксономически близких форм на стыке их ареалов // Проблемы эволюции. Новосибирск: Наука. С. 244–254.

- Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях. 1974. М.: Наука. 254 с.
- Мина М.В., 1976. О методике определения возраста рыб при проведении популяционных исследований // Типовые методики исследования продуктивности видов рыб в пределах их арсалов. Вильнюс: Мен-тис. С. 31–37.
- Митрофанова Е.Ю., 2000. Фитопланктон Телецкого озера (Горный Алтай, Россия) // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Москва: МГУ. 21 с.
- Мухомедияров Ф.Б., 1948. Ряпушка – *Coregonus sardinella baunti* ssp. nova из Ципо-Ципиканской системы озер бассейна р. Витим // Докл. на I науч. сесс. Якутской базы АН СССР. Якутск. С. 270–280.
- Правдин И.Ф., 1931. Сиги озерной области СССР // Изв. ВНИОРХ. Т. 12. Вып. 1. С. 166–235. – 1954. Сиги водоемов Карело-Финской ССР. М.–Л.: Изд-во АН СССР. 324 с. – 1966. Руководство по изучению рыб. М.: Пищепромиздат. 376 с.
- Решетников Ю.С., 1980. Экология и систематика сиговых рыб. М.: Наука. 301 с.
- Руднева Л.В., 1995. Зообентос горных водотоков бассейна Верхней Оби // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Красноярск: КрасГУ. 24 с.
- Скрябин А.Г., 1977. Рыбы Баунтовских озер Забайкалья. Новосибирск: Наука. 230 с. – 1979. Сиговые рыбы юга Сибири. Новосибирск: Наука. 229 с.
- Слободянюк С.Я., Кирильчик С.В. и др., 1993. Сравнительный рестрикционный анализ митохондриальной ДНК байкальского *Coregonus lavaretus bicalensis* и баунтовского *C. lavaretus baunti* озерных сигов // Вопр. ихтиол. Т. 33. № 5. С. 631–636.
- Суханова Л.В., Смирнов В.В. и др., 1999. Новые данные по рестрикционному анализу мтДНК популяций байкальского омуля *Coregonus autumnalis migratorius* (Georgi) // Сибирск. экол. журн. Т. 6. С. 655–658.
- Черешнев И.А., 1996. Аннотированный список рыбообразных и рыб пресных вод Арктики и сопредельных территорий // Вопр. ихтиол. Т. 36. № 5. С. 597–608.
- Черешнев И.А., Волобуев В.В. и др., 2002. Лососевидные рыбы северо-востока России. Владивосток: Дальнаука. 490 с.
- Черняев Ж.А., Пичугин М.Ю., 1999. Особенности раннего онтогенеза весеннерестующего баунтовского сига *Coregonus lavaretus baunti* // Вопр. ихтиол. Т. 39. № 1. С. 78–88.
- Чугунова Н.И., 1959. Руководство по изучению возраста и роста рыб. М.: Изд-во АН СССР. 163 с.
- Шапошникова Г.Х., 1968. Сравнительно-морфологический анализ сигов Советского союза // Морфология низших позвоночных. Тр. Зоол. ин-га АН СССР. М.–Л.: Изд-во АН СССР. Т. 46. С. 207–256. – 1974. Сиг-пыжьян *Coregonus lavaretus pidschian* (Gmelin) водоемов Советского Союза // Вопр. ихтиол. Т. 14. Вып. 5 (88). С. 749–767. – 1977. История расселения сигов полиморфного вида *Coregonus lavaretus* (L.) и некоторые соображения о его внутривидовой дифференциации // Основы классификации и филогении рыб. Л.: Наука. С. 78–86. – 1976. История расселения сигов рода *Coregonus* // Зоогеография и систематика рыб. Л.: Наука. С. 54–67.
- Яблоков А.В., 1987. Популяционная биология. М.: Высшая школа. 300 с.
- Bernatchez L., Bodaly R.A. et al., 1996. Genetic evidence for reproductive isolation and multiple origins of sympatric trophic ecotypes of whitefish (*Coregonus*) // Evolution. V. 50. P. 624–635.
- Bernatchez L., Chouinard A., Lu G., 1999. Integrating molecular genetics and ecology in studies of adaptive radiation: whitefish, *Coregonus* sp., as a case study // Biol. J. Lin. Soc. V. 68. P. 173–194.
- Bernatchez L., Dodson J.J., 1990. Allopatric origin of sympatric populations of lake whitefish (*Coregonus clupeaformis*) revealed by mitochondrial DNA restriction analysis // Evolution. V. 44. P. 1263–1271.
- Bernatchez L., Wilson C.C., 1998. Comparative phylogeography of Nearctic and Palearctic fishes // Molecular Ecol. V. 7. P. 431–452.
- Bodaly R.A., 1979. Morphological and ecological divergence within the lake whitefish (*Coregonus clupeaformis*) species complex in Yukon Territory // J. Fish. Res. Board of Canada. V. 36. P. 1214–1222.
- Chouinard A., Bernatchez L., 1998. A study of trophic niche partitioning between larval populations of reproductively isolated whitefish (*Coregonus* sp.) ecotypes // J. Fish Biol. V. 53. P. 1231–1242.
- Heikinheimo O., Minalainen M., Peltonen H., 2000. Diet, growth and competitive abilities of sympatric whitefish forms in a dense introduced population: results of a stocking experiment // J. Fish Biol. V. 57. P. 808–827.
- Kahilainen K., Malinen T. et al., 2004. Diel and seasonal habitat and food segregation of three sympatric *Coregonus lavaretus* forms in a subarctic lake // J. Fish Biol. V. 64. P. 418–434.
- Knudsen R., Amundsen P.-A., Klemetsen A., 2003. Inter- and intra-morph patterns in helminth communities of sympatric whitefish morph // J. Fish Biol. V. 62. P. 847–859.
- Langeland A., Nøst T., 1995. Gill raker structure and selective predation on zooplankton by particular feeding fish // J. Fish Biol. V. 47. P. 719–732.
- Lu G., Bernatchez L., 1998. Experimental evidence for reduced hybrid viability between dwarf and normal ecotypes of lake whitefish (*Coregonus clupeaformis* Mitchell) // Proc. R. Soc. Lond. B. 265. P. 1025–1030. – 1999. Correlated trophic specialization and genetic divergence in sympatric lake whitefish ecotypes (*Coregonus clupeaformis*): support for the ecological speciation hypothesis // Evolution. V. 53 (5). P. 1491–1505.
- Østbye K., Næsje T.F. et al., 2004. Morphological divergence and origin of sympatric populations of European whitefish (*Coregonus lavaretus* L.) in Lake Femund, Norway // J. Evol. Biol. Online publication date: 15-Dec-2004. doi: 10.1111/j.14209-101.2004.00844.x.
- Rogers S.M., Gagnon V., Bernatchez L., 2002. Genetically based phenotype-environment association for swimming behavior in lake whitefish ecotypes (*Coregonus clupeaformis* Mitchell) // Evolution. V. 56 (11). P. 2322–2329.
- Schluter D., McPhail J.D., 1993. Character displacement and replicate adaptive radiation // TREE. 8. P. 197–200.

- Sukhanova L.V., Smirnov V.V., Kiril'chik S.V., 2000. The phylogenetic relationships of Lake Baikal Coregonines as revealed by mitochondrial DNA D-loop analysis // Biodiversity and dynamics of ecosystems in North Eurasia. Novosibirsk. V. 5. P. 199–201.
- Sukhanova L.V., Smirnov V.V., Smirnova-Zalumi N.S. et al., 2002. The taxonomic position of the Lake Baikal omul, *Coregonus autumnalis migratorius* (Georgi), as revealed by sequence analysis of the mt DNA cytochrome b gene and control region // Arch. Hydrobiol. Spec. Issues Advanc. Limnol. V. 57. P. 97–106.
- Sukhanova L.V., Smirnov V.V., Smirnova-Zalumi N.S. et al., 2004. Grouping of Baikal omul *Coregonus autumnalis migratorius* Georgi within the *C. lavaretus* complex confirmed by using a nuclear DNA marker // An. Zool. Fennici. V. 41. P. 41–49.
- Svärdson G., 1979. Speciation of Scandinavian *Coregonus* // Ins. Freshwater Res. Drottningholm. Rep. № 57. P. 1–95.
- Turgeon J., Bernatchez L., 2001. Clinal variation at microsatellite loci reveals historical secondary introgradation between glacial races of *Coregonus artedii* (Teleostei: Coregoninae) // Evolution. V. 55. (11). P. 2274–2286. – 2001a. Mitochondrial DNA phylogeography of lake cisco (*Coregonus artedii*): evidence supporting extensive secondary contacts between two glacial races // Molecular Ecol. V. 10. P. 987–1001. – 2003. Reticulate evolution and phenotypic diversity in North American ciscoes, *Coregonus* ssp. (Teleostei: Salmonidae): implications for the conservation of an evolutionary legacy // Conservation Genetics. V. 4 (1). P. 67–81.
- Turgeon J., Estoup A., Bernatchez L., 1999. Species flock in the North American Great Lakes: molecular ecology of Lake Nipigon ciscoes (Teleostei: Coregonidae: *Coregonus*) // Evolution. V. 53 (6). P. 1857–1871.

MORPHOLOGICAL, BIOLOGICAL, AND ECOLOGICAL DIFFERENTIATION OF SYMPATRIC *COREGONUS* SPECIES FROM TELETSKOE LAKE

N. A. Bochkarev, E. I. Zuykova

Institute of Animal Systematics and Ecology, Siberian Division, Russian Academy of Sciences, Novosibirsk 630091, Russia
e-mail: ih@eco.nsc.ru

The data on ecology, biology, and morphology of two whitefish forms, *Coregonus lavaretus pidschian* and *C. lavaretus pravdinellus* from Teletskoe Lake are submitted. These sympatric forms are shown to occupy different ecological niches. They are also characterized by different life span and strategy of reproduction along with significant differences in morphological traits, such as grill raker numbers. Fish of many-rakered forms occupy the pelagic zone and feeds on zooplankton, whereas few-rakered forms consume larger food items, such as benthic macroinvertebrates. Probably, Teletskoe Lake was populated by sympatric whitefish during the recent geological time.