

УДК 597.553.2.574.32.591.16

МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ И ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ СИМПАТРИЧЕСКИХ ФОРМ АРКТИЧЕСКОГО ГОЛЬЦА *SALVELINUS ALPINUS* (SALMONIDAE) В ОЗЕРЕ ТОККО (СЕВЕРНОЕ ЗАБАЙКАЛЬЕ)

© 2021 г. С. С. Алексеев^{1,2,*}, В. П. Самусенок^{1,3}, А. Л. Юрьев^{1,3}, А. Н. Матвеев^{1,3}, М. Ю. Пичугин^{1,4}, В. С. Хлыстов³, Н. Б. Коростелев^{1,2}, Е. А. Мишарина³

¹Институт биологии развития РАН – ИБР РАН, Москва, Россия

²Институт проблем экологии и эволюции РАН – ИПЭЭ РАН, Москва, Россия

³Иркутский государственный университет, Иркутск, Россия

⁴Московский государственный университет, Москва, Россия

*E-mail: alekseyev@mail.ru

Поступила в редакцию 11.03.2020 г.

После доработки 30.04.2020 г.

Принята к публикации 04.05.2020 г.

По материалам 1997–2019 гг. изучены морфология, рост, питание, размножение и раннее развитие арктических гольцов из оз. Токко (бассейн р. Олёкма, Северное Забайкалье). В озере отмечены крупная, мелкая и карликовая формы, различающиеся по темпу роста. В последние годы первая исчезла, вторая стала малочисленной, численность третьей значительно возросла; резко сократилась доля старых особей карликовой и мелкой форм. Карликовая форма отличается по морфологии от морфологически близких друг к другу крупной и мелкой. В 1997–2001 гг. летом крупная форма питалась рыбой, мелкая – преимущественно амфибиотическими насекомыми (куколками Chironomidae), карликовая – ими же и бентосом. В настоящее время мелкая перешла к икhtiофагии, карликовая – преимущественно к планктофагии. Карликовая форма нерестится с конца июля до середины августа на каменистых участках подводного берегового склона при температуре воды 5.0–6.5°C; икра развивается до конца ноября–начала декабря при снижении температуры до 3.0–3.5°C. Мелкая форма, по нуждающимся в уточнении данным, нерестится поздней осенью, а некоторые особи – одновременно с карликовой. Полученные данные свидетельствуют о значительной, но неполной репродуктивной изоляции карликовой и мелкой форм. Предполагается, что в настоящее время в связи с антропогенным воздействием, вызвавшим изменения в структуре популяции, степень их интрогрессивной гибридизации возросла.

Ключевые слова: арктический голец *Salvelinus alpinus*, симпатрические формы, морфология, размножение, летний нерест, репродуктивная изоляция, питание, раннее развитие, температура воды, Забайкалье, Якутия.

DOI: 10.31857/S0042875221010021

Арктический голец *Salvelinus alpinus* s. l. является важным объектом изучения ранних этапов видообразования благодаря необычайно высокой изменчивости и широкому распространению на его ареале озёрных пучков симпатрических форм (Johnson, 1980; Савваитова, 1989; Jonsson, Jonsson, 2001; Klemetsen et al., 2003; Klemetsen, 2013). Симпатрические формы арктического гольца, как правило, осваивают разные биотопы и пищевые ресурсы (Malmquist et al., 1992; Adams et al., 1998; Alekseyev et al., 2002; Noakes, 2008; Knudsen et al., 2010; Алексеев и др., 2014; Маркевич, Есин 2018), а также расходятся по особенностям размножения, что приводит к формированию репродуктивной изоляции (Snorrason, Skúlason, 2004;

Wilson et al., 2004; Gordeeva et al., 2015; Алексеев и др., 2019; Alekseyev et al., 2019). Однако эволюция каждого пучка имеет свою специфику, и даже в сходных по условиям озёрах они могут различаться по числу, экологической специализации, фенотипическим характеристикам и степени обособленности форм (Moccetti et al., 2019). Сравнительные исследования таких пучков позволяют прояснить механизмы формообразования и потому имеют высокую актуальность (Woods et al., 2012; Skoglund et al., 2015; Hooker et al., 2016; Doenz et al., 2019; Knudsen et al., 2019).

В забайкальской части ареала арктического гольца известен ряд горных озёр с симпатрическими формами (Савваитова и др., 1981; Алексеев

и др., 1997, 2014, 2019; Alekseyev et al., 2002, 2009a, 2009b, 2013, 2019; Самусёнок и др., 2006), одним из которых является оз. Токко (Алексеев и др., 1999). В нём отмечены три формы гольца, у которых изучали рост (Алексеев, 2001), питание (Самусёнок, 2000; Alekseyev et al., 2002), меристические признаки (Алексеев и др., 2000б), проводили анализ изменчивости микросателлитных локусов (Gordeeva et al., 2015) и полногеномный анализ однонуклеотидных полиморфизмов (Single Nucleotide Polymorphism – SNP) (Jacobs et al., 2020). Однако морфоэкологические данные о гольцах оз. Токко, полученные в результате анализа материала, собранного в 1997–2001 гг., устарели, так как в последующий период в популяции оз. Токко произошли значительные изменения. В начале 2010-х гг. недалеко от озера была проложена автомобильная дорога, повысившая его доступность для рыбаков, что повлекло нарушение популяционной структуры и соотношения форм гольца. Кроме того, нет сведений об их размножении и развитии, о питании в разные сезоны, не проводился анализ пластических признаков. Для восполнения этих пробелов в 2013–2019 гг. мы провели углублённое морфоэкологическое изучение гольцов этого озера.

Цель настоящей работы – на основе многолетних данных описать рост, морфологию, питание, размножение и раннее развитие форм арктического гольца из оз. Токко для выяснения механизмов формообразования у гольцов Забайкалья.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Озеро Токко (57°11' с.ш. 119°41' в.д., 1.8 × 0.4 км, площадь поверхности 0.63 км², расположено на высоте 1360 м над уровнем моря, бассейн Олёкмы – правого притока Лены) находится в забайкальской части ареала арктического гольца в отрогах хребта Удокан на территории Республики Саха (Якутия) вблизи границы с Забайкальским краем (рис. 1а, 1б). Состоит из двух котловин – южной (глубиной до 25.5 м) и северной (40.5 м), соединённых узкой (80 м) мелкой (5 м) перемычкой (рис. 1в). Берега каменистые, безлесые; склоны северного и южного берега северной котловины и западного берега южной котловины крутые, покрыты уходящими под воду каменистыми осыпями. Из южной части озера в сторону двух отделённых невысоким сквозным водоразделом озёр в истоке р. Олонгдо (приток р. Хани, впадающей в Олёкму) вытекает р. Токко, которая затем резко поворачивает на север, течёт по длинной долине и впадает в другой приток Олёкмы – р. Чара. Направление выхода р. Токко, структура водораздела с р. Олонгдо, а также наличие у гольцов оз. Токко и гольцов из бассейна р. Хани общего митохондриального гаплотипа, не отмеченного в других озёрах бассейна Чары за пределами верховий

бассейна Токко (Alekseyev et al., 2009a), свидетельствуют в пользу того, что оз. Токко ранее соединялось с р. Олонгдо, т.е. принадлежало к бассейну Хани, но затем его сток был перехвачен примыкающей долиной притока Чары (рис. 1б).

Карту глубин составляли с использованием двухлучевого ультразвукового эхолота и GPS-приёмника. Для определения температурного режима озера в 2013–2018 гг. выставляли автономные регистраторы температуры – в южной акватории на глубины 10 и 16 м, в северной – 5, 10, 20, 30 и 40 м. Температуру фиксировали каждые 2–6 ч. Благодаря большой высоте над уровнем моря оз. Токко весьма холодноводное. В северной акватории максимальная среднесуточная температура воды во время летне-осеннего пика варьирует от 4.5°C на глубине 40 м до 9–13°C (в разные годы) на глубине 5 м, при этом на глубине 10 м и более она никогда не превышает 7.5°C. В подлёдный период наблюдается обратная термическая стратификация, при которой температура воды последовательно увеличивается от 2.0–2.5°C на 5 м до 4°C на 30–40 м (рис. 2а). Температурный режим более мелководной южной акватории на глубине 10–16 м сходен с таковым северной на соответствующих глубинах (рис. 2б). По нашим данным, в южной акватории вода в октябре и апреле имеет рН 8.36, общую минерализацию 1 мг/л, электропроводность 2 мкСм/см, прозрачность по диску Секки 2.2–2.5 м; в северной акватории в апреле – соответственно 7.95, 0 мг/л, 4 мкСм/см, 2.5 м. Озеро освобождается ото льда в июне, замерзает в начале–середине октября, толщина льда достигает 1.00–1.25 м. Из рыб, помимо арктического гольца, в нём обитает обыкновенный гольян *Phoxinus phoxinus*.

Гольцов отлавливали в 1997–2001 и 2013–2019 гг. в июне (1999), июле (1997, 2013, 2015), августе (1999, 2001, 2013–2018), сентябре–октябре (2013), ноябре (2014, 2019) и апреле (2019) донными жабберными сетями с ячейёй 10, 14, 16, 18, 20, 22, 25, 30, 35 мм, которые выставляли перпендикулярно берегу вдоль градиента глубины или параллельно ему на одной глубине. Для сетей с ячейёй 18 и 20 мм рассчитывали уловы карликовой формы на единицу промыслового усилия (число экземпляров на 1 м² сети за ночь (~ 12 ч)) на разных глубинах.

Часть рыб в поле подвергали биологическому анализу в свежем состоянии, часть замораживали или фиксировали 4%-ным формалином и обрабатывали позднее в лаборатории. Измеряли длину по Смитту (*FL*), определяли массу, пол, стадию зрелости (Правдин, 1966), плодовитость, диаметр зрелых ооцитов. Коэффициент зрелости (КЗ, %) рассчитывали как отношение массы гонад к полной массе рыбы. Для коррекции изменений длины и массы замороженных и фиксированных рыб, использованных при изучении размерных

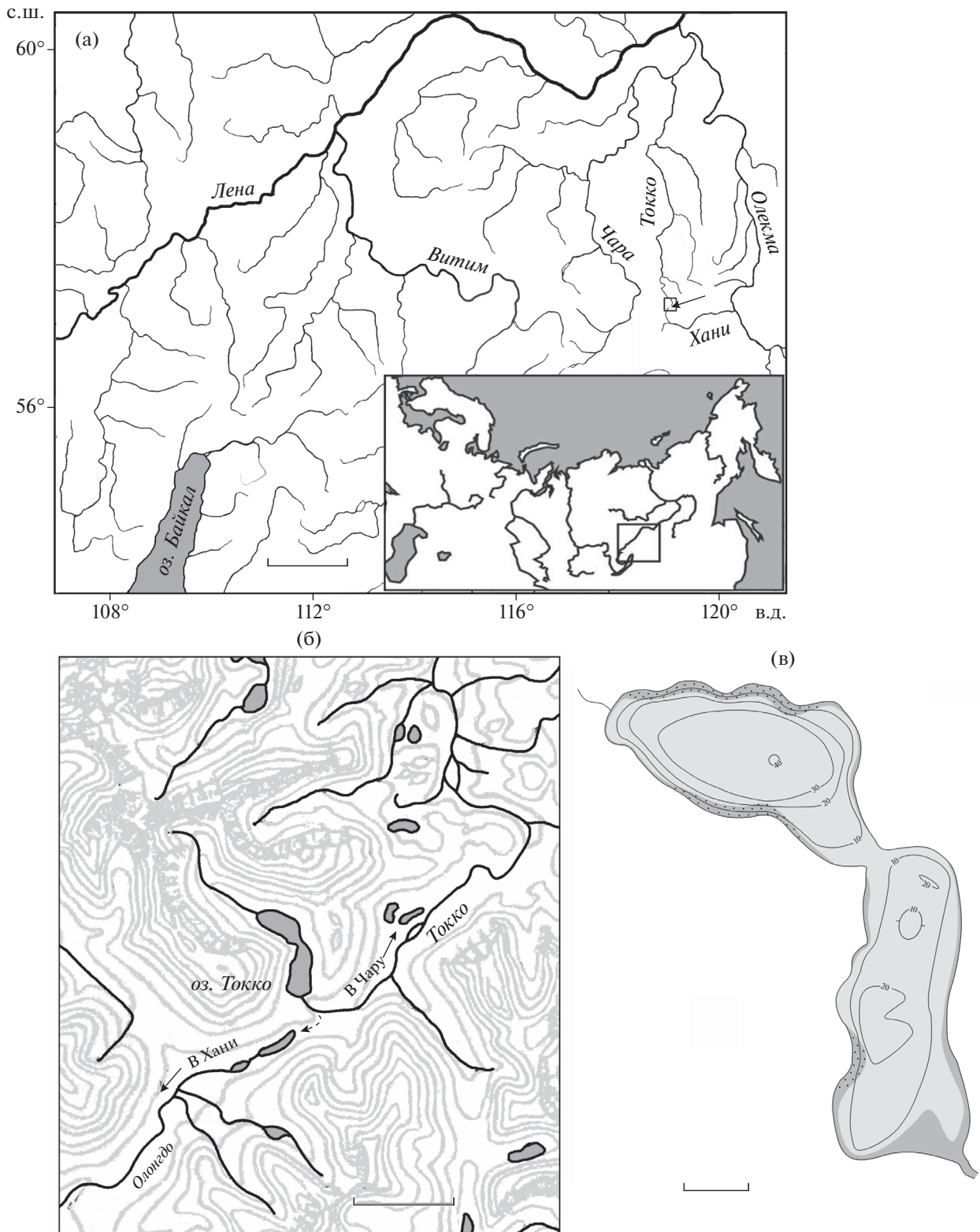


Рис. 1. Географическое положение оз. Токко (а), предполагаемое направление его древнего стока (--->) (б) и карта глубин озера (в): (—) — изобаты, (■) — камни, (□) — ил, (···) — нерестилища карликовой формы арктического гольца *Salveinus alpinus*. Масштаб: а — 100 км, б — 2 км, в — 200 м.

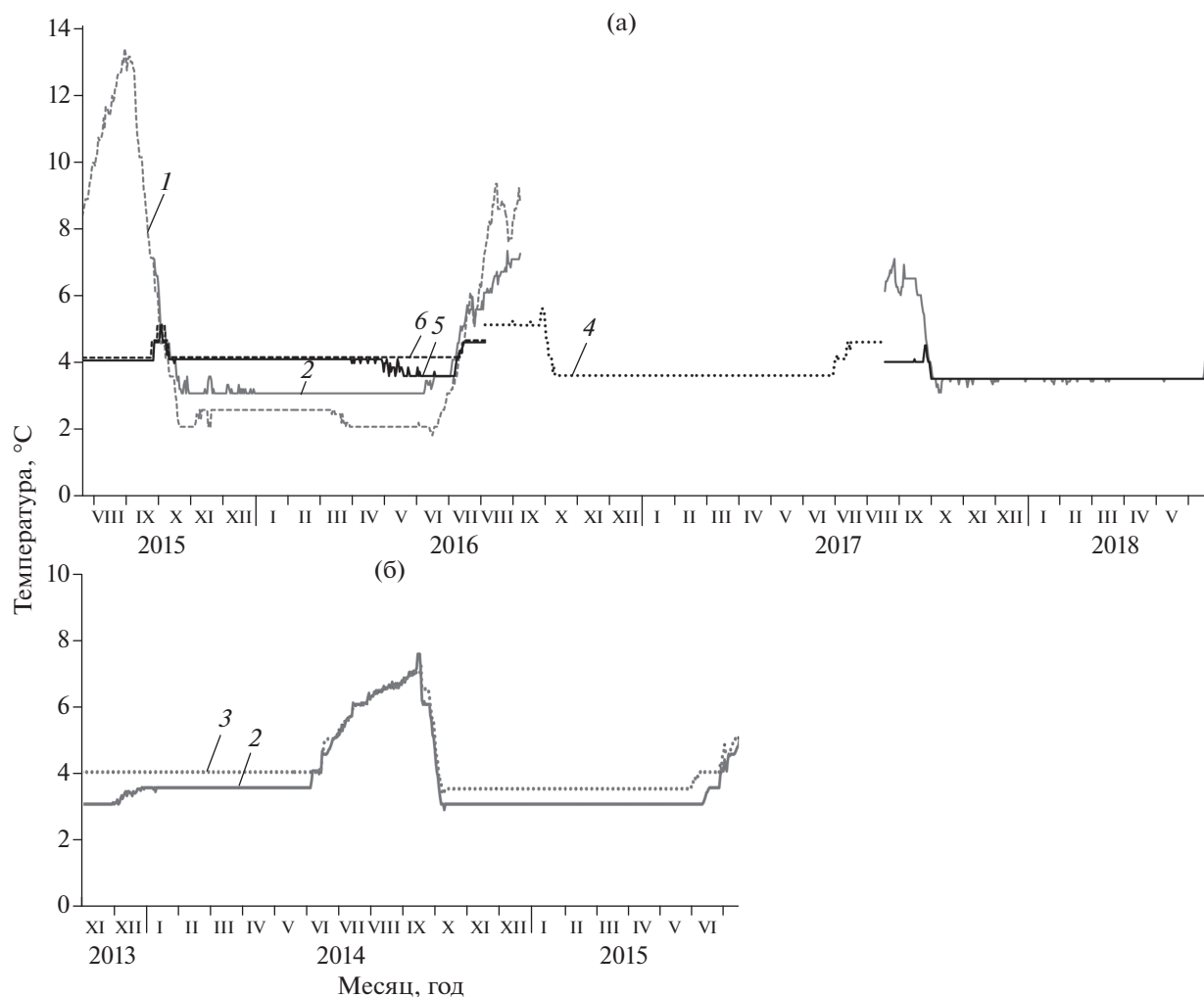


Рис. 2. Сезонные изменения среднесуточной температуры воды на разных глубинах оз. Токко (по данным автономных регистраторов температуры): а – северная часть озера (среднесуточные значения вычислены по 4–6 измерениям), б – южная часть озера (среднесуточные значения по 12 измерениям); глубина, м: 1 – 5, 2 – 10, 3 – 16, 4 – 20, 5 – 30, 6 – 40.

показателей и роста, вводили поправки, определённые на основании измерения и взвешивания части особей до и после заморозки–разморозки ($n = 70$) и фиксации формалином ($n = 50$). В этих выборках вычисляли отношение длины (массы) каждой особи в свежем состоянии к её длине (массе) после разморозки или фиксации, индивидуальные значения этого отношения усредняли и таким образом получали поправочные коэффициенты, на которые умножали длину (массу) рыб, не обработанных в поле. Эти коэффициенты составили для длины (FL), измеренной после разморозки, -1.021 , после фиксации в формалине в течение 2–3 недель -1.019 , для массы – соответственно 1.019 и 1.015 .

Возраст определяли по отолитам, у гольцов крупной формы – также по срезам лучей спинного плавника (Alekseyev et al., 2009б). Расчёт параметров уравнения Берталанфи (в допущении, что

$t_0 = 0$) проводили с использованием программы FISAT II, версия 1.2.2.

Для морфологического анализа использовали только фиксированных формалином особей. Оценивали 10 меристических признаков (для разных признаков от 126 до 171 экз.) (Алексеев и др., 2000б) и 27 промеров тела ($n = 295$) (Алексеев и др., 2014; Alekseyev et al., 2002). Также определяли индекс длины наибольшей жаберной тычинки (в % длины головы (c), $n = 137$), при этом в связи с выраженным отрицательным аллометрическим ростом жаберных тычинок у гольцов крупных размеров (Alekseyev et al., 2002) использовали только рыб $FL < 32$ см. Определяли величину различий (коэффициент различия Майра CD (Maug, 1963), показатель сходства r_{zh} (Животовский, 1979)) и значимость различий средних по t -критерию Стьюдента между формами гольцов по счётным признакам. Проводили анализ главных ком-

понент (АГК) по девяти счётным признакам (число ветвистых лучей в брюшном плавнике не использовали, так как у всех особей, за исключением одной, оно оказалось одинаковым), по абсолютным значениям 27 промеров и по преобразованным по уравнению аллометрической зависимости значений признака от FL логарифмам 26 промеров (все кроме FL) (Reist, 1985). Использовали стандартизованные данные, собственные векторы вычисляли по вариационно-ковариационной матрице, длина собственного вектора равнялась корню квадратному из собственного значения. В АГК по абсолютным значениям признаков включены гольцы всех размеров, полученные скаттеры представляют онтогенетические каналы (Mina et al., 1996) особей в пространстве морфометрических признаков, иллюстрирующие изменения формы тела в онтогенезе. В АГК по преобразованным логарифмам промеров проанализированы не связанные с аллометрическими эффектами различия пропорций тела двух форм гольца в интервале перекрытия их размеров (FL 13–24 см). Преобразование проводили к FL 18.5 см (средняя длина включённых в этот анализ особей) с использованием вычисленных отдельно для каждой формы аллометрических коэффициентов. По этим же данным проведён дискриминантный анализ (ДА) для идентификации сомнительных экземпляров. Вычисления выполняли в программе StatSoft STATISTICA, версия 12.

При анализе питания ($n = 1045$) определяли долю массы отдельных компонентов пищи (% общей массы пищевого комка) и частоту их встречаемости в желудках (ЧВ, % числа питавшихся рыб в выборке), индекс наполнения желудков (ИНЖ, ‰) рассчитывали как отношение массы пищевого комка к массе рыбы (Методическое пособие ..., 1974). Для изучения кормовой базы отбирали пробы макрозообентоса дночерпателем Петерсена и планктонные пробы сетью Джеди (малые модели). По нашим данным, зоопланктон озера небогат в видовом и продукционном отношении. Зарегистрированы три вида коловраток (Rotifera), ветвистоусые *Bosmina* cf. *longispina* и веслоногие *Cyclops scutifer*. Наивысшие продукционные показатели (от 40–80 мг/м³ в августе–октябре до 4 мг/м³ в апреле) регистрируются на глубинах 20–40 м. Основу численности (50–97%) и биомассы (92–99%) зоопланктона во все сезоны составляет *C. scutifer*. Доля *B. longispina* даже в период максимального количественного развития планктонных ракообразных, которое достигается в начале осени, после чего их численность постепенно снижается до второй половины подлёдного периода, не превышает 2.0% общей биомассы и 2.5% численности.

В составе макрозообентоса озера зарегистрированы гидры (Hydra), нематоды (Nematoda), амфиподы (Amphipoda), личинки ручейников (Trichoptera) и хирономид (Chironomidae), планарии (Planariidae), двустворчатые моллюски (Bivalvia) и олигохеты (Oligochaeta), среди них только нематоды, хирономиды и олигохеты (редко моллюски) отмечены на глубинах > 20 м. Биомасса бентоса увеличивается с глубиной и в северной котловине в августе на отметках 15, 20 и 40 м составляет 1.9, 3.6 и 4.5 г/м², в ноябре на 35 м – 4.3 г/м², в апреле на 15 и 20 м – 4.5 и 10.3 г/м²; в южной на 10–15 м в августе 1.4–1.7 г/м², в ноябре – 4.6 г/м², в апреле – 1.5–5.6 г/м². Личинки хирономид доминируют среди бентосных беспозвоночных, составляя в пробах со всех глубин 76–100% совокупной массы и 64–99% численности организмов макрозообентоса, эти показатели возрастают от конца лета к весне в соответствии с динамикой годового цикла хирономид.

Для изучения раннего онтогенеза ежегодно в 2016–2019 гг. сухим способом осеменяли икру 12–20 текучих карликовых самок спермой 15–20 текучих карликовых самцов. Икру в талом льду транспортировали в с. Чара, где инкубировали 37–55 сут в холодильнике при 4.5–6.0°C. Затем икру во льду перевозили в лабораторию кафедры ихтиологии МГУ (5 сут при ~1°C), где при температуре 5–7°C (2016, 2018–2019 гг.) и 6–8°C (2017 г.) проводили её дальнейшую инкубацию и раздражение свободных эмбрионов как описано ранее (Алексеев и др., 2019). Помимо этого часть икры, собранной в 2019 г., инкубировали в холодном режиме: после короткой (9 сут) предварительной инкубации при 4.5–4.8°C и транспортировки в лабораторию во льду (в течение 2 сут) развитие продолжалось до вылупления и 1 мес после него при 2°C, далее при 5–7°C. Фиксировали время развития от оплодотворения до появления пигмента в глазах, вылупления и от вылупления до заполнения воздухом плавательного пузыря и начала смешанного питания. Для определения выживаемости икры на разных глубинах в 2016 г. по 25 икринок после осеменения поместили в перфорированных ёмкостях в озеро в толщу воды на глубины 5, 10, 20 и 30 м, а через 1 мес провели учёт погибшей и выжившей икры.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Состав уловов и внешние различия форм гольца. В озере обнаружены три различающиеся по размеру и внешнему виду формы арктического гольца, обозначенные в соответствии с принятой ранее классификацией (Алексеев и др., 2000б, Alekseyev et al., 2002; Gordeeva et al., 2015) как карликовая, мелкая и крупная (рис. 3). В распределении по длине тела гольцов из объединённой вы-



Рис. 3. Формы арктического гольца *Salvelinus alpinus* из оз. Токко: а – крупная, б – мелкая, в – карликовая. Масштаб: 10 см.

борки 1997–2001 гг. имелись соответствующие этим формам три модальные группы зрелых особей (рис. 4а). В уловах тех лет численность карликовой и мелкой форм была примерно одинаковой, крупная форма была малочисленна (рис. 4б). В уловах 2013–2019 гг. мелкая форма стала редка, численность карликовой резко возросла, крупная форма отсутствовала (рис. 4в, 4г).

Карликовые гольцы имеют плотное, обычно довольно высокое тело, большую (чаще закруглённую или закруглённо-коническую) голову, большие глаза, большой рот (но верхняя челюсть не достигает вертикали заднего края глаза), короткий хвостовой стебель, длинные плавники. Спина тёмная, бока серые или оливковые, с хорошо выраженными мальковыми полосами. Брюшко и низ головы светлые, спинной и хвостовой плавники серые, остальные – желтовато-серые. В период нереста развивается брачная окраска, наиболее выраженная у самцов. Мальковые полосы становятся более контрастными, бока и брюшко приобретают жёлтый, а у некоторых самцов розовый или оранжевый оттенок, парные и анальный плавники становятся ярче, у наиболее ярко окрашенных самцов они красные с белыми первыми лучами. Самки окрашены бледнее.

Гольцы мелкой формы при сходных размерах отличаются более прогонистым телом, относительно меньшей и более низкой, обычно конической, головой, меньшим диаметром глаза, более короткими челюстями и плавниками, более длинным хвостовым стеблем. По мере роста челюсти удлиняются, у наиболее крупных экземпляров верхняя заходит за вертикаль заднего края глаза. Окраска большинства особей в летних выборках тусклая, серая или серебристо-серая, но отмечены и ярко окрашенные зрелые рыбы с жёлтыми или красно-оранжевыми боками, красно-серыми грудными, брюшными и анальным плавниками с белыми первыми лучами. У большинства мелких гольцов имеются мальковые полосы, но менее заметные, чем у карликовых.

Гольцы крупной формы имеют прогонистое тело, большую коническую голову с большим ртом и заходящей за вертикаль заднего края глаза верхней челюстью, плавники средней длины, неяркую серебристо-серую окраску. Внешне они в целом сходны с гольцами мелкой формы. Все пойманные особи были самцами.

Визуальная идентификация части рыб вызвала затруднения. Все ювенильные особи *FL* от 8 до 13–14 см были внешне сходны и ещё не имели характерных черт взрослых гольцов разных форм.

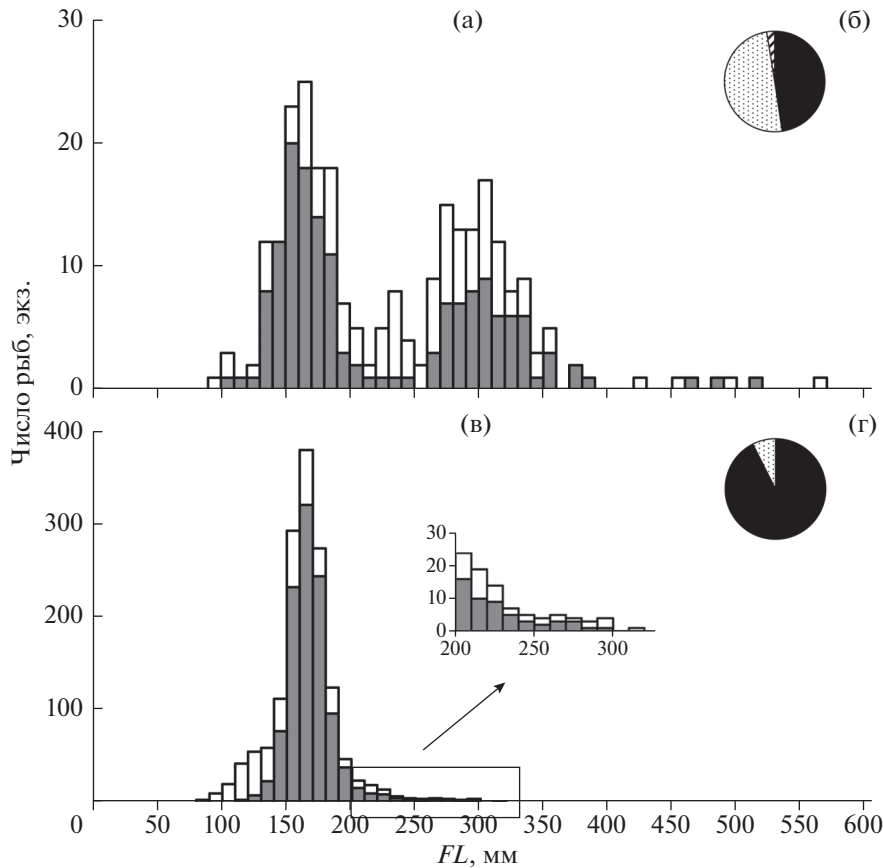


Рис. 4. Распределения арктических голецов *Salvelinus alpinus* из оз. Токко с разным состоянием гонад в 1997–2001 (а, б) и 2013–2019 (в, г) гг. по длине (*FL*) (а, в) и соотношению трёх форм в уловах (б, г): (□) – особи с гонадами I, I–II и II стадий зрелости, (■) – особи с гонадами II–III, III, IV, V и VI–II стадий; (■) – карликовая форма, (▣) – мелкая, (▤) – крупная. Особи *FL* < 13 см и сомнительные при расчёте долей не использованы.

Большая их часть была поймана в 2013–2019 гг. и, очевидно, в основном являлась молодью численно доминирующих голецов карликовой формы. Среди остальных рыб не удалось идентифицировать ~4% (1997–2001 г.) и 6% (2013–2019 гг.) голецов небольших размеров (*FL* 17–24 см). Из них 56 экз. были подвергнуты ДА, в котором в качестве обучающей выборки использованы 52 карликовых (*FL* 13–23 см) и 44 мелких (*FL* 17–24 см) голецов; 15 сомнительных голецов были классифицированы как карликовые и 41 – как мелкие. Из них соответственно десять и пять не укладывались в пределы варьирования размеров голецов в соответствующих возрастных группах той формы, к которой были отнесены по результатам ДА, и были оставлены нами в сомнительных, остальные для дальнейших анализов объединены с карликовой или с мелкой формой. Апостериорная классификация обучающей выборки выявила лишь одно несоответствие априорной визуальной идентификации – один мелкий голец был классифицирован как карликовый и также отнесён нами

к сомнительным. К ним же причислены не включённые в ДА неидентифицированные голецы,

Размеры, возраст и рост. Гольцы карликовой формы (включая их предполагаемую молодёжь) в уловах за все годы имели *FL* 8–23 см, мелкой – 17–39 см, крупной – 43–57 см; массу соответственно – 5–114, 42–510 и 700–1500 г; возраст – 2–14, 4–17 и 12–18 лет. Три формы различаются по темпу роста (рис. 5). У карликовой формы в 1997–2001 гг. не отмечено увеличения размеров после 6 лет; в эти годы были довольно обычны старые особи в возрасте 10–14 лет (33%). Асимптотическая длина (L_{∞}) составляла 16.9 ± 0.31 см, коэффициент замедления роста (k) 0.50 ± 0.16 . В 2013–2019 гг. рост хотя и замедлялся после 5 лет по достижении *FL* ≈ 16 см, но продолжался и в старшем возрасте, увеличилась асимптотическая длина (18.7 ± 0.33 см) и снизился коэффициент k (0.38 ± 0.04), максимальный возраст уменьшился на 2 года, и старые особи (10–12 лет) стали исключительно редки (0.4%). У мелкой формы по данным за все годы рост замедляется после 9 лет при *FL* ≈ 30 см, L_{∞} составляет 36.2 ± 1.75 см, $k = 0.18 \pm$

± 0.04 . Как и у карликовой формы, в уловах 2013–2019 гг. практически отсутствовали старые особи: возраст всех рыб, за исключением одной 11-летней, не превышал 8 лет, в то время как 37% мелких гольцов в уловах этой формы 1997–2001 гг. имели возраст 10–17 лет. Гольцы крупной формы имели высокий темп роста и были представлены старыми особями.

Морфология. Карликовая форма отличается от мелкой и крупной большим числом жаберных тычинок и меньшим – чешуй в боковой линии, пилорических придатков и позвонков, по которым отмечены наименьшие значения показателя сходства Животовского и наибольшие – коэффициента различия Майра. Все признаки сильно трансгрессируют. Различия по счётным признакам между мелкой и крупной формами не выявлены (табл. 1). При АГК по меристическим признакам кластеры карликовой и мелкой форм в пространстве ГК1 и ГК2 частично перекрываются, сомнительные особи оказываются внутри или вблизи области их перекрывания, гольцы крупной формы – в кластере мелкой (рис. 6). Наибольшую положительную нагрузку на ГК1, по которой выявляются основные различия между формами, имеет число жаберных тычинок, наибольшие отрицательные – число чешуй, пилорических придатков и позвонков.

Мелкая форма имеет короткие жаберные тычинки: длина наибольшей тычинки у особей $FL < 32$ см была сходной в разные годы и составляла $6.0–10.5$ (8.0 ± 0.14)% с ($n = 46$). У карликовой формы в выборках 1997–2001 гг. тычинки были также короткими – $7.1–11.6$ (8.8 ± 0.17)% с ($n = 39$), а в выборках 2013–2019 гг. индекс их длины увеличился до $9.2–12.3$ (10.6 ± 0.09)% с ($n = 53$). В результате среднее значение превысило условную верхнюю границу средних значений у короткотычинковых арктических гольцов Забайкалья (9%), приблизившись к их нижней границе у длиннотычинковых (11%) (Alekseyev et al., 2002), и появились заметные различия между карликовыми и мелкими гольцами по соотношению числа и относительной длины жаберных тычинок (рис. 7).

При АГК 27 абсолютных промеров тела гольцов из выборок как 1997–2001 гг. (рис. 8а), так и 2013–2019 гг. (рис. 8б) карликовая и мелкая формы образуют разные онтогенетические каналы, т.е. у них имеются различия в пропорциях тела, не связанные с аллометрическим ростом его частей и разными размерами двух форм. При этом в 1997–2001 гг. каналы разделяются уже в области небольших промеров, а в 2013–2019 гг. сближены и частично перекрываются. Неидентифицированная молодь мелкого размера ($FL 8–13$ см) вписывается в канал карликовой формы, крупная форма – в канал мелкой, сомнительные особи

располагаются в районе соприкосновения двух каналов (рис. 8).

Различия карликовых и мелких гольцов близких размеров ($FL < 24$ см) выявляются также при АГК преобразованных по уравнению аллометрии логарифмов 26 промеров (рис. 9). Кластеры двух форм различаются в пространстве первых двух ГК с небольшим перекрыванием, сомнительные особи занимают среднее положение. Основные различия наблюдаются по ГК1, наибольшие нагрузки на неё имеют длина и высота головы (на уровнях затылка и глаза), длина рыла, верхнечелюстной кости, высота верхней челюсти, высота непарных и длина парных плавников.

Размножение. У карликовой формы некоторые самцы впервые созревают в возрасте 3, самки – 4 лет, возраст массового (>50%) созревания – соответственно 4 и 5 лет. Минимальная длина участвующих в нересте самцов 11.5 см, масса 13.5 г, самок – 13.5 см, 21.5 г. Нерест ежегодный, летний. В конце июня большинство самок и самцов имеют гонады IV стадии зрелости, в начале II декады июля появляются текущие самцы, в конце июля – текущие самки. Интенсивный нерест происходит в течение 15–20 сут, примерно с 25 июля по 15 августа. Он начинается во время подъёма температуры воды до $\sim 5.5^\circ\text{C}$ на глубине 10 м и $\sim 5.0^\circ\text{C}$ на глубине 20 м и продолжается до достижения температуры $\sim 6.5^\circ\text{C}$ на 10 м. В этот период происходит быстрое изменение соотношения в уловах доли преднерестовых и отнерестившихся самок при относительно стабильной доле текущих ($\sim 20\%$), во второй половине августа текущие самки уже встречаются единично (рис. 10а). Среди самцов с начала II декады июля до второй половины августа преобладают текущие особи (рис. 10б). В сентябре–ноябре текущие или преднерестовые карликовые гольцы не отмечены, за исключением одного самца с гонадами IV стадии зрелости, пойманного в конце октября, и одного текущего самца, пойманного в ноябре. Гонады у всех остальных особей находились на II–III стадии зрелости. У самок в ноябре КЗ $1.5–3.5$ (2.3)% ($n = 40$), у самцов – $0.2–0.6$ (0.4)% ($n = 42$). К апрелю КЗ у самок увеличивается до $2.0–6.7$ (4.4)% ($n = 37$), гонады у некоторых из них достигают III стадии зрелости. К июлю–августу у преднерестовых самок (стадия IV) КЗ достигает в среднем 12–14% (табл. 2). В апреле у большинства самцов гонады находятся на III, у некоторых – на IV стадии зрелости, КЗ $1.0–5.3$ (3.7)% ($n = 45$). Далее дозревание гонад происходит без увеличения их массы: в июле–августе у преднерестовых и начинающих течь самцов КЗ $1.8–5.4$ (3.3)% ($n = 22$).

Основные нерестилища расположены вдоль северного и южного берегов северной акватории на подводных участках крутых береговых склонов, сложенных до глубины 15–23 м камнями и

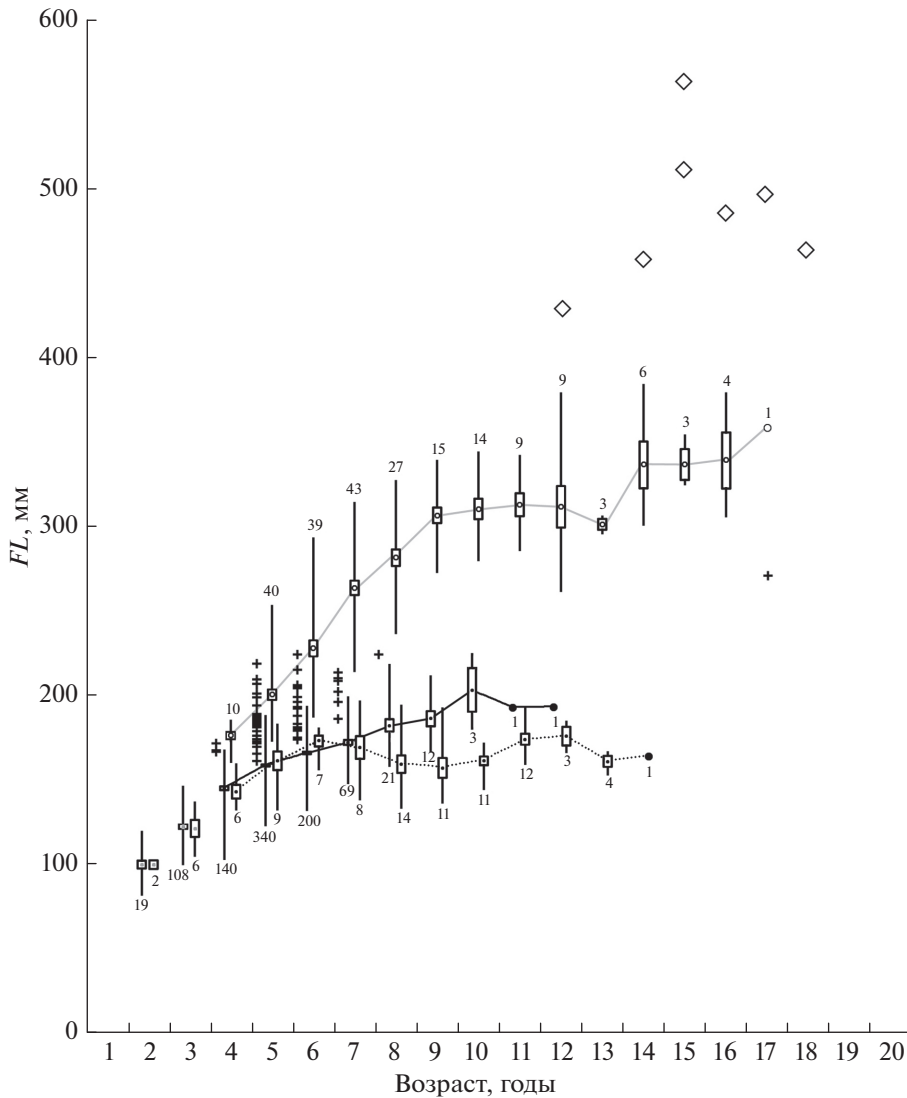


Рис. 5. Темп роста (FL) трёх форм арктического гольца *Salvelinus alpinus* из оз. Токко – средние значения (●, ○, ●), пределы варьирования (|) и удвоенная ошибка среднего (□): (●—●—) и (—●—) – карликовая форма в 1997–2001 и 2013–2019 гг., (—○—) – мелкая форма, 1997–2019 гг., (●) – неидентифицированная молодь, предположительно карликовой формы, в возрастных группах 2 и 3 года, справа – 1997–2001 гг., слева – 2013–2019 гг., (◇) – крупная форма, (+) – сомнительные особи. Цифрами указано число особей.

крупными каменными блоками (рис. 1в). Средние уловы производителей в пределах каменистой зоны составили на этих участках 0.90–1.16 экз/м² сети за ночь. В южной акватории таких пригодных для нереста площадей значительно меньше: большой каменистый участок дна, прилегающий к истоку р. Токко, и его продолжение вдоль восточного берега находятся на слишком малой глубине (<5 м). Тем не менее нерест, хотя и с меньшей интенсивностью (уловы 0.42–0.64 экз/м²), происходит на ограниченном участке у западного берега, где камни покрывают дно до глубины 16 м. Нерестовая активность начинается в сумерках (примерно

в 21:30–22:00 ч): в это время на нерестилищах отмечается резкое возрастание уловов.

По результатам обловов сетями, выставившимися во время нереста в северной акватории на разные глубины параллельно (рис. 11а) и перпендикулярно (рис. 11б) северному берегу, производители карликовой формы отсутствуют вблизи берега на глубине 1–2 м, начинают попадаться на глубине ~5 м, их численность в уловах возрастает до глубины 20 м, т.е. примерно до границы камней и ила; далее в глубину постепенно снижается до ~32 м, а в центральной части северной акватории (глубина 35–40 м) резко падает до 0.16 экз/м². В центральной части южной акватории на глуби-

Таблица 1. Меристические признаки арктических голецов *Salvelinus alpinus* из оз. Токко и нагрузки собственных векторов на первую главную компоненту

Признак	Формы голецов						r_{zh}	CD			Значимость различий средних по t -критерию			Нагрузки собственных векторов на ГК1
	1 – карликовая $n = 60^1$		2 – мелкая $n = 60^2$		3 – крупная $n = 6^3$			1–2	1–3	2–3	1–2	1–3	2–3	
	$\frac{\lim}{M \pm m}$	σ	$\frac{\lim}{M \pm m}$	σ	$\frac{\lim}{M \pm m}$	σ		$\frac{\lim}{M \pm m}$	σ	$\frac{\lim}{M \pm m}$	σ	$\frac{\lim}{M \pm m}$	σ	
<i>sb</i>	$\frac{32-38}{35.6 \pm 0.15}$	1.30	$\frac{31-37}{33.6 \pm 0.14}$	1.23	$\frac{31-37}{33.8 \pm 0.83}$	2.04	0.740	0.78	0.52	0.07	***	**	–	0.222
<i>rb1</i>	$\frac{10-13}{11.8 \pm 0.08}$	0.60	$\frac{11-13}{11.9 \pm 0.07}$	0.55	$\frac{11-12}{11.7 \pm 0.21}$	0.52	0.992	0.03	0.13	0.17	–	–	–	0.001
<i>rb2</i>	$\frac{10-12}{11.1 \pm 0.07}$	0.54	$\frac{10-12}{11.0 \pm 0.06}$	0.45	$\frac{11-12}{11.2 \pm 0.17}$	0.41	0.991	0.10	0.04	0.16	–	–	–	0.033
<i>D</i>	$\frac{9-10}{9.3 \pm 0.07}$	0.51	$\frac{9-11}{9.5 \pm 0.07}$	0.54	$\frac{9-10}{9.3 \pm 0.21}$	0.52	0.981	0.18	0.00	0.17	–	–	–	–0.226
<i>A</i>	$\frac{7-9}{7.6 \pm 0.07}$	0.53	$\frac{7-9}{7.7 \pm 0.07}$	0.58	$\frac{7-8}{7.7 \pm 0.21}$	0.52	0.988	0.14	0.08	0.06	–	–	–	–0.234
<i>P</i>	$\frac{12-13}{12.3 \pm 0.06}$	0.48	$\frac{11-13}{12.4 \pm 0.07}$	0.56	$\frac{12-13}{12.2 \pm 0.17}$	0.41	0.974	0.08	0.19	0.26	–	–	–	0.067
<i>V</i>	$\frac{8-8}{8.0}$	0.00	$\frac{8-9}{8.0 \pm 0.02}$	0.13	$\frac{8-8}{8.0}$	0.00	0.992	0.13	0.00	0.13	–	–	–	–
<i>ll</i>	$\frac{119-134}{125.3 \pm 0.29}$	2.79	$\frac{124-136}{129.2 \pm 0.31}$	2.68	$\frac{128-134}{131.0 \pm 0.93}$	2.28	0.740	0.71	1.13	0.37	***	***	–	–0.337
<i>pc</i>	$\frac{31-47}{39.1 \pm 0.36}$	3.03	$\frac{36-52}{42.1 \pm 0.48}$	3.84	$\frac{37-48}{43.5 \pm 2.40}$	4.80	0.877	0.43	0.56	0.16	***	**	–	–0.352
<i>vert.</i>	$\frac{62-65}{63.9 \pm 0.09}$	0.66	$\frac{63-65}{64.4 \pm 0.08}$	0.59	$\frac{64-66}{64.5 \pm 0.34}$	0.84	0.891	0.47	0.43	0.05	***	*	–	–0.381
Среднее							0.917	0.31	0.31	0.16				

Примечание. *sb* – число жаберных тычинок на 1-й дуге; *rb1*, *rb2* – число жаберных лучей слева и справа; *D*, *A*, *P*, *V* – число ветвистых лучей соответственно в спинном, анальном, грудном и брюшном плавниках; *ll* – число чешуй в боковой линии, включая последние одну–три мелкие чешуи на заднем крае чешуйного покрова без отверстий сейсмosenсорного канала; *pc* – число пилорических придатков; *vert.* – число позвонков; ГК1 – главная компонента 1; для *sb*, *pc* $n = 71$, для *ll* $n = 92$; s_b^2 для s_b $n = 78$, для l_l $n = 73$, для pc $n = 65$; s_p^2 для pc $n = 4$. $M \pm m$ – среднее значение и его ошибка, \lim – пределы варьирования показателя, σ – среднее квадратическое отклонение; r_{zh} – показатель сходства Животовского (при вычислении значения ll сгруппированы в классы по два, pc – по три), CD – коэффициент различия Майра. Различия средних по t -критерию достоверны при p : * < 0.05, ** < 0.01, *** < 0.001; “–” – $p > 0.05$.

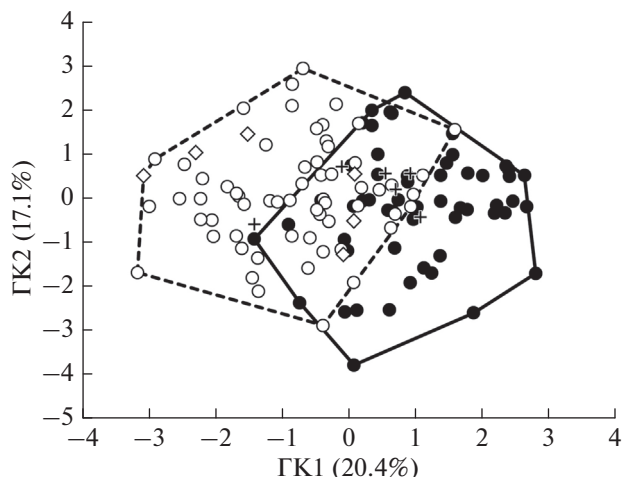


Рис. 6. Распределение арктических гольцов *Salvelinus alpinus* из оз. Токко в пространстве первых двух главных компонент (ГК1, 2) (девять меристических признаков): (●) – карликовая форма, (○) – мелкая, (◇) – крупная, (+) – сомнительные особи.

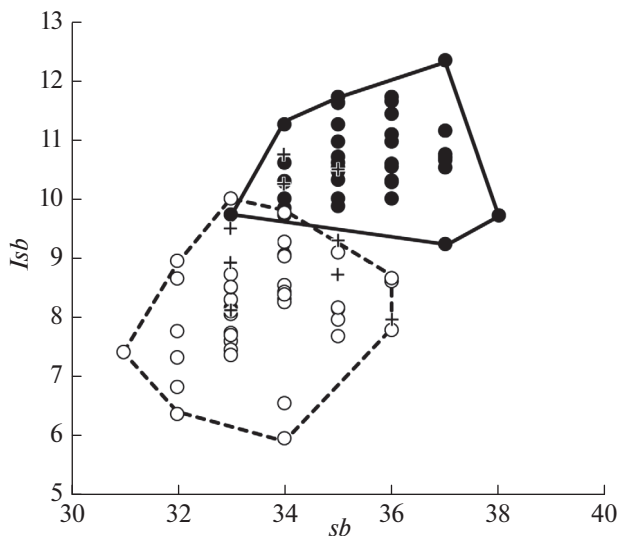


Рис. 7. Двумерное распределение арктических гольцов *Salvelinus alpinus* из оз. Токко по числу жаберных тычинок (*sb*) и индексу длины наибольшей жаберной тычинки (*Isb*, % *c*), 2013–2019 гг., особи *FL* < 30 см; обозначения см. на рис. 6.

не 10–24 м уловы составили 0.04–0.06 экз/м². Распределение по глубине не участвующей в нересте молоди имеет противоположную тенденцию. Её численность наиболее высока у берега на глубине ~1–7 м и на глубине 35–40 м, а наиболее низка – на 10–20 м (рис. 11). Можно заключить, что нерест происходит на камнях берегового склона на глубине от 5 м до нижней границы их распространения (15–23 м), наиболее интенсивно – на 10–20 м.

Соотношение самцов и самок на нерестилищах примерно равное, в отдельные годы незначительно преобладают последние. Средняя абсолютная плодовитость самок варьируют в разные годы в пределах 66–85 шт., средняя относительная – 1.2–1.7 шт/г. Икра крупная, средний диаметр зрелых ооцитов 4.8–5.2 мм (табл. 2); диаметр набухшей икры 5.1–6.8 мм. Почти 90% производителей на нерестилищах составляют самцы в возрасте 4–6 лет (наиболее многочисленны 5-летние) и самки в возрасте 5–7 лет (наиболее многочисленны 6-летние) (табл. 3).

После нереста бóльшая часть карликовых гольцов перемещается с нерестилищ на мягкие грунты – в глубоководную зону и на илистые прибрежные участки в районе впадения речки, у перемычки и в южной части озера. В ноябре в южной акватории на нерестовом участке на глубине до 14–15 м уловы были нулевыми, ниже границы камней на глубине 16–19 м составили 0.21 экз/м², а в центральной части акватории на глубине 20–22 м – 0.75 экз/м². В северной акватории на нерестилищах на глубине >7 м уловы достигали 0.32 экз/м², но в основном были меньше. В апреле в южной акватории в районе нерестилища улов сети, выставленной на глу-

бину 6–16 м, составил 0.37 экз/м², ~2/3 рыб были пойманы у нижней границы каменной зоны и за её пределами. В центральной части лов проводили на меньшей глубине, чем в ноябре (16 м), уловы были ниже – 0.21 экз/м². На нерестилищах северной акватории уловы на глубине ~7–15 м составили 0.09–0.32 (в среднем 0.23) экз/м². И в ноябре, и в апреле в самой глубокой части озера на глубине 35–40 м присутствовали взрослые карликовые гольцы (0.08–0.11 экз/м²).

Сведения о размножении мелкой формы крайне ограничены. Впервые отдельные самцы и самки созревают в возрасте 5 и 6 лет при *FL* > 19 см и массе >68 г. Более 50% половозрелых самцов отмечены в возрастных группах ≥10 лет, самок – ≥8 лет, однако возраст массового созревания нуждается в уточнении в связи с малочисленностью особей старших возрастных групп в выборках и наличием пропускающих нерест рыб. Нерест не ежегодный, его сроки до конца не ясны, поскольку за все годы не было поймано ни одной текущей самки. В летних выборках разных лет многие самки половозрелого возраста имели незрелые гонады и, видимо, пропускали нерест текущего года, у части из них в полости тела имелись остаточные икринки (диаметром ≤5.8 мм) от предыдущего нереста. Остальные в июле–августе имели созревающие гонады III и III–IV стадий зрелости с икрой диаметром 2.9–4.4 мм. В сентябре и в конце октября пойманы две самки с гонадами IV стадии (диаметр икры 4.5–4.9 мм); в ноябре – текущий самец. Всё это указывает на то, что нерест происходит поздней осенью, хотя попытки обнаружить его в

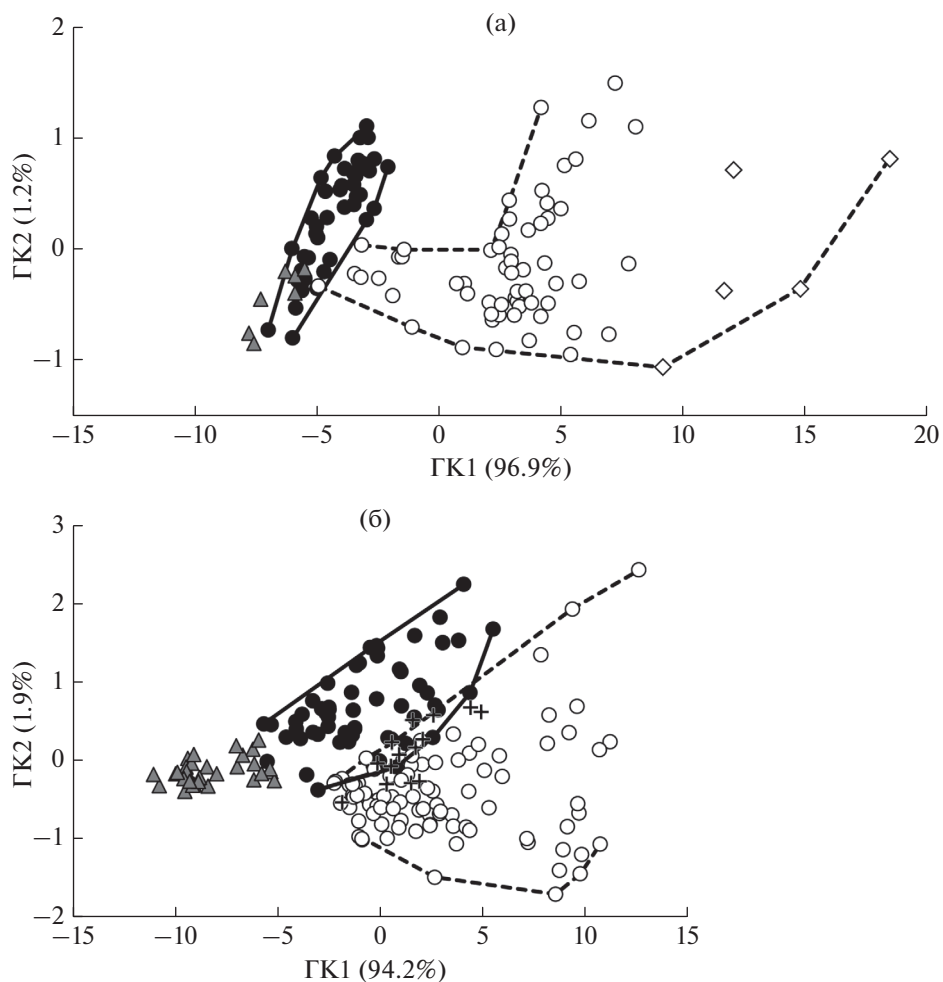


Рис. 8. Распределение голец *Salvelinus alpinus* из оз. Токко в пространстве первых двух главных компонент (ГК1, 2) (абсолютные значения 27 промеров тела): а – 1997–2001 гг., б – 2013–2019 гг.; онтогенетические каналы: (—) – карликовая форма, (----) – мелкая и крупная формы; (▲) – молодь *FL* 8–13 см, предположительно карликовой формы; ост. обозначения см. на рис. 6.

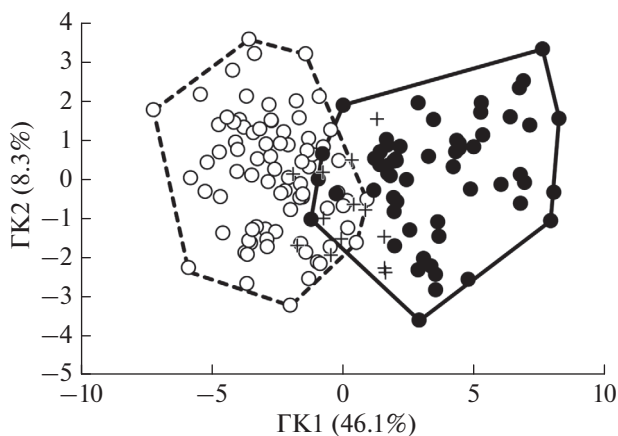


Рис. 9. Распределение арктических голец *Salvelinus alpinus* из оз. Токко (особи *FL* 13–24 см) в пространстве первых двух главных компонент (ГК1, 2) (преобразованные по уравнению аллометрии логарифмы 26 промеров тела); обозначения см. на рис. 6.

октябре–ноябре пока не увенчались успехом. Однако в начале августа 2019 г. во время нереста карликовой формы на её нерестилище пойманы две преднерестовые самки с гонадами IV и IV–V стадий со зрелой икрой диаметром 5.1 и 5.6 мм, одна недавно отнерестившаяся самка и три текущих самца. Таким образом, некоторые мелкие гольцы нерестятся (возможно, только в последние годы) в августе, в одно время и в одних местах с карликовой формой. В апреле свидетельств нереста мелкой формы, как и нереста карликовой, не обнаружено. Средняя абсолютная плодовитость мелкой формы примерно в четыре раза больше, чем карликовой, относительная плодовитость и размер икры такие же (табл. 2).

Среди сомнительных голец имелись два текущих самца и одна преднерестовая самка, пойманные в августе, одна преднерестовая самка, пойманная в конце октября, и текущий са-

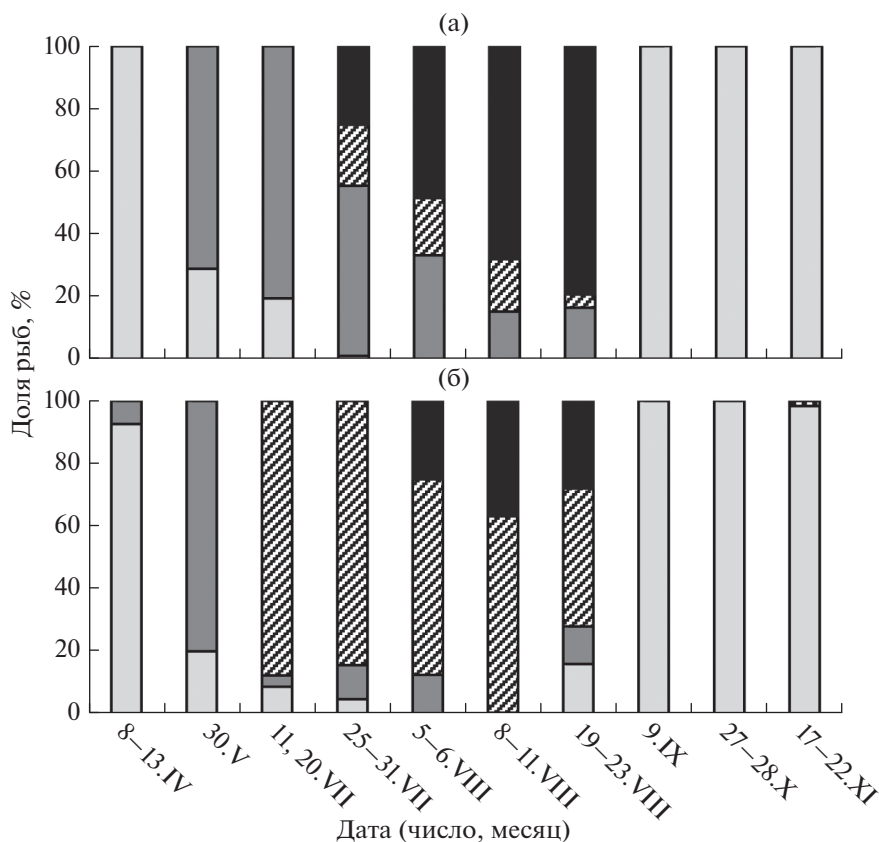


Рис. 10. Сезонные изменения соотношения участвующих в нересте текущего года самок (а) и самцов (б) карликовой формы арктического гольца *Salvelinus alpinus* с разным состоянием гонад в уловах из оз. Токко, по данным 1997–2019 гг.: (□) – созревающие особи (стадии зрелости гонад II–III, III, III–IV), (▨) – преднерестовые (стадия IV) (▩) – текущие (стадия V), (■) – отнерестившиеся (стадия VI–II).

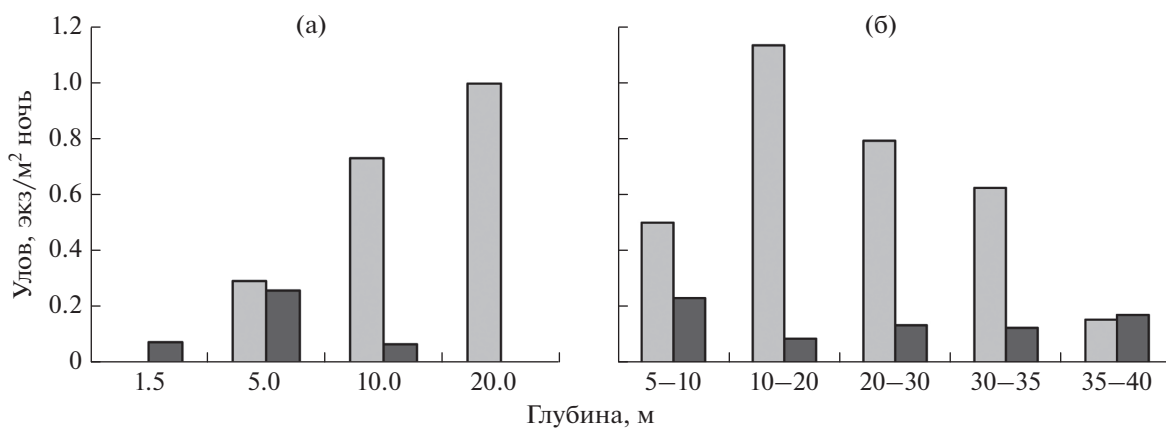


Рис. 11. Уловы карликовой формы арктического гольца *Salvelinus alpinus* в оз. Токко на разных глубинах в период нереста в сети, выставленные параллельно (а) и перпендикулярно (б) берегу, по данным 2015 и 2018 гг.: (□) – взрослые особи, участвующие в нересте (стадии зрелости гонад III, IV, V, VI), (■) – молодь (I, II стадии).

мец, пойманный в ноябре. Все три пойманных в ноябре текущих самца (карликовый, мелкий и сомнительный) попались в 2019 г. на нерестовом участке карликовой формы в северной ак-

ватории и имели сходные небольшие размеры – *FL* 21.0–22.5 см. Данных о размножении крупной формы нет, предположительно она нерестилась осенью, подобно крупным гольцам из других за-

Таблица 2. Репродуктивные параметры зрелых самок карликовой и мелкой форм арктического гольца *Salvelinus alpinus* из оз. Токко

Годы	Длина (FL), мм	Масса, г	Плодовитость		Диаметр зрелых ооцитов, мм	Коэффициент зрелости, %
			абсолютная, шт.	относительная, шт/г		
Карликовая форма						
1997–2001	140–198	30–74	40–131	1.2–2.3	4.7–4.9	–
	167 (28)	49 (28)	85 (28)	1.7 (28)	4.8 (3)	
2013	146–195	36–67	48–98	1.1–2.7	4.2–5.7	9.0–16.7
	162 (22)	45 (22)	71 (22)	1.6 (22)	4.9 (25)	13.0 (22)
2015	142–194	30–72	45–134	1.1–2.4	4.3–6.0	7.7–18.0
	166 (47)	49 (47)	84 (47)	1.7 (47)	5.2 (47)	13.9 (38)
2018	150–184	42–72	44–98	0.8–1.9	4.4–5.9	8.7–18.1
	168 (28)	54 (28)	66 (28)	1.2 (28)	5.0 (30)	13.1 (28)
2019	156–198	36–71	46–139	0.7–2.4	4.4–5.8	7.1–19.9
	177 (52)	56 (52)	75 (52)	1.4 (52)	5.0 (55)	12.3 (54)
1997–2019	140–198	30–74	40–139	0.7–2.7	4.2–6.0	7.1–19.9
	169 (177)	51 (177)	77 (177)	1.5 (177)	5.0 (160)	13.0 (142)
Мелкая форма						
1997–2019	218–335	117–360	193–560	0.8–2.5	4.5–5.6	9.2–16.0
	271 (9)	219 (9)	326 (9)	1.6 (9)	5.0 (4)	12.2 (8)

Примечание. Над чертой – пределы варьирования показателя; под чертой – за скобками среднее значение, в скобках – число особей. Приводятся длина и масса самок, у которых определяли плодовитость.

Таблица 3. Возрастной состав производителей карликовой формы арктического гольца *Salvelinus alpinus* на нерестилищах в оз. Токко в 2013–2018 гг., %

Пол	Число рыб, экз.	Возраст, годы							
		3	4	5	6	7	8	9	10–12
Самцы	288	3.5	21.2	45.1	19.8	7.6	1.4	1.0	0.3
Самки	268	–	1.9	34.0	42.5	13.4	5.2	2.2	0.7

байкальских озёр (Малое Леприндо, Леприндо-кан, Кирылта-4).

Раннее развитие. Помещённая в озеро икра карликовой формы развивалась в течение 1 мес на глубинах 10–30 м практически без отхода (погибла одна икринка), на глубине 5 м погибло >80% икры. Таким образом, зона эффективного нереста начинается на глубине между 5 и 10 м.

В естественных условиях на глубине 10–20 м икра карликовой формы развивается примерно 1 мес при температуре 5–7°C, следующий месяц или чуть дольше – при её падении до 3°C (10 м) – 3.5°C (20 м), затем при этой температуре подо льдом до вылупления. В лаборатории развитие от оплодотворения до вылупления при температуре 6–8°C продолжалось 2.5 мес, при 5–7°C –

2.9–3.4 мес, при 2°C – 4.3–4.5 мес (табл. 4); вылупление наблюдали соответственно во второй половине октября, в ноябре и во второй половине декабря. С учётом этих данных можно полагать, что в природе оно происходит в конце ноября–начале декабря. В тёплых сериях воздух в плавательном пузыре появлялся через 1.8–2.8 мес после вылупления, переход на смешанное питание наблюдали примерно в это же время (1.9–2.6 мес). При кормлении мелкими планктонными рачками он происходил незадолго до или примерно одновременно с заполнением пузыря, а при кормлении более крупным кормом (личинки хирономид) – вскоре после него. Молодь, которая развивалась в холодном режиме, после вылупления лежала на боку, её развитие было очень медленным (желточный мешок

Таблица 4. Условия инкубации и продолжительность развития икры и предличинок карликовой формы арктического гольца *Salvelinus alpinus* из оз. Токко в экспериментальных условиях в 2016–2019 гг.

Фаза инкубации и развития	Тёплая инкубация								Холодная инкубация	
	2016		2017		2018		2019		2019	
	Возраст, сут	t, °C	Возраст, сут	t, °C	Возраст, сут	t, °C	Возраст, сут	t, °C	Возраст, сут	t, °C
Предварительная инкубация*	0–37	5–6	0–49	5–6	0–46	5–6	0–55	4.5–4.8	0–9	4.5–4.8
Транспортировка*	38–42	1	50–54	1	47–51	1	56–60	1	10–11	1
Инкубация в лаборатории*	43–91	5–7	55–77	6–8	52–103	5–7	61–102	5–7	12–138	2
Появление пигмента в глазу*	–	5–7	–	6–8	45	5–7	–	5–7	–	–
Вылупление*	88–91	5–7	77	6–8	101–103	5–7	101–102	5–7	131–138	2
Появление воздуха в плавательном пузыре у 100% особей**	53–56	5–7	85	6–8	66	5–7	68	5–7	140	–
Переход на смешанное питание 50% особей ** (объект питания)	66–69 (Ch)	5–7	80 (D, Os)	6–8	72 (D)	5–7	57 (D)	5–7	85–86 (Ch)	5–7

Примечание. Возраст: * от оплодотворения, ** от вылупления; объекты питания: Ch – личинки Chironomidae, D – *Daphnia*, *Diaptomus*, Os – Ostracoda.

практически не уменьшался) и в течение месяца после вылупления большая часть её погибла. Единичные выжившие особи были переведены в воду с температурой 5–7°C и в возрасте 2.8 мес приняли вертикальное положение и перешли на смешанное питание (табл. 4).

Питание. Гольцы крупной формы были специализированными хищниками, рыба (только молодь гольца полной длиной (TL) до 95 мм, 1–2 экз. в одном желудке) составляла почти 99% массы их пищевого комка (табл. 5). Истинная трофическая специализация мелких гольцов в летний период 1997–2001 гг. практически полностью маскировалась сезонными видами корма – массово появляющимися в толще воды и на поверхности амфибиотическими насекомыми постларвальных стадий развития (преимущественно куколками, субимаго и имаго хирономид и ручейников) и в значительно меньшей степени наземными членистоногими. На втором месте в питании стояла рыба, найденная в желудках примерно 1/4 мелких гольцов и составлявшая в июне–июле 27–29% массы их пищевого комка. Она встречалась у особей FL > 22 см, чаще всего у наиболее крупных и старых. Преимущественно потреблялся обыкновенный гольян (TL 57–65 мм, от 1 до 7 экз. в одном желудке), реже особи собственного вида TL ≤ 150 мм (40.9% длины тела хищника). В одном из желудков обнару-

жена буроzubка *Sorex* sp. (Insectivora: Soricidae). В начале лета в желудках часто встречался зообентос, но его доля по массе была невелика; роль зоопланктона в питании была незначительна.

После исчезновения крупной формы и ослабления пищевой конкуренции внутри мелкой формы в результате снижения её численности мелкая форма заняла освободившуюся нишу ихтиофага. В 2013–2019 гг. рыба (исключительно обыкновенный гольян) стала доминирующим компонентом питания мелких гольцов (табл. 6) и встречалась в желудках особей всех размеров начиная с самых маленьких рыб в выборках (FL 17 см). Наиболее интенсивно рыбную пищу потребляли летом и в начале осени, когда доступность жертв возрастала: в июле–сентябре в желудках отмечали до 6–7 экз. гольяна, средние индексы наполнения желудков в это время наиболее высоки – 122–139‰. Переход на рыбное питание сопровождался резким снижением привлекательности для мелких гольцов прочих групп пищевых объектов, даже куколок амфибиотических насекомых в период их массового вылода. Тем не менее отдельные особи в середине лета специализировались на сборе попавших на водное зеркало наземных членистоногих. Пищедобывательная активность заметно уменьшалась в подлёдный период: доля особей с пустыми желуд-

ками возрастала, а показатель накормленности снижался, особенно сильно к весне.

В 1997–2001 гг. во время выплода амфибиотических насекомых в июне–июле они безоговорочно преобладали и в питании карликовой формы. На втором месте по массе в её рационе находился зообентос, а в августе он стал для неё основным видом корма. Зоопланктон наравне с зообентосом играл заметную роль в питании карликовых гольцов только в июне (табл. 5). Эти данные дают основание предполагать их преимущественную специализацию к бентосному типу питания в месяцы, когда отсутствуют сезонные пищевые компоненты (сентябрь–май).

В последнее десятилетие вслед за прекращением хищничества со стороны крупной формы, снижением конкуренции со стороны мелкой формы и увеличением конкуренции внутри самой карликовой формы её пищевые предпочтения существенно изменились. В 2013–2019 гг. в июле, как и прежде, в их питании преобладали куколки хирономид, а с августа по ноябрь пищевые комки карликов $FL < 18$ см в основном или целиком составляли находившиеся на пике развития планктонные ракообразные. Они же преобладали в питании рыб большей длины в октябре–ноябре (табл. 7). В пищевом поведении карликов обеих размерных категорий прослеживалась явная приверженность к сбору самых крупных и хорошо заметных, хотя и намного более редких, ветвистых *B. longispina*. Лишь в месяцы, когда численность босмины снижается очень сильно, роль доминантов в этой группе пищевых объектов может переходить к циклопам *C. scutifer*. Организмы зообентоса явно утратили былую доминирующую роль, которая ненадолго восстанавливалась в питании карликовых гольцов $FL < 18$ см лишь ближе к завершению подлёдного периода, когда сильно падает численность зоопланктона. В это время карликовые гольцы $FL > 18$ см почти полностью переходили на питание рыбой, тогда как у особей $FL < 18$ см рыба во все месяцы встречалась очень редко. Отдельные особи всех размеров, но преимущественно $FL > 18$ см, в период нереста подавали собственную икру.

Таким образом, основным кормом карликовых гольцов в настоящее время стал зоопланктон, при этом в питании наиболее крупных особей существенную роль играет рыба. Несомненно, что именно с переходом к планктофагии связано удлинение у карликовой формы жаберных тычинок в 2013–2019 гг. по сравнению с 1997–2001 гг.

ОБСУЖДЕНИЕ

Озеро Токко входит в число водоёмов в пределах забайкальской части ареала арктического гольца, в которых обитают или ранее обитали три

формы этого вида. На протяжении последних 10–15 лет пучок форм этого озера разделил общую судьбу популяций гольца из тех озёр Забайкалья, которые в результате развития инфраструктуры региона стали легко доступны для населения. В таких озёрах из-за неконтролируемого вылова более крупные и гастрономически ценные формы гольца полностью уничтожаются или становятся редки, а малоценные карликовые, если они имелись, достигают высокой численности, не сдерживаемой конкуренцией и каннибализмом со стороны других форм (Алексеев и др., 2000а; наши данные). Исчезновение крупной формы гольца в оз. Токко, изменения численности и размерно-возрастной структуры мелкой и карликовой форм явились прямым следствием неконтролируемого вылова, возросшего в результате прокладки по соседству с озером автомобильной дороги, ведущей к золотоносному прииску. Ещё одним результатом этого строительства стало уничтожение небольшой популяции арктического гольца в оз. Лёша, расположенном в 4 км от оз. Токко в непосредственной близости от дороги. В нём голец отмечался нами в 1997–2013 гг., но не был обнаружен в 2018–2019 гг.

Исчезнувшая крупная форма из оз. Токко была представлена в уловах старыми особями, генетически (Gordeeva et al., 2015) и морфологически сходными с гольцами мелкой формы. Возможно, она имела эпигенетическую природу и выщеплялась из мелкой путём горизонтальных (в течение жизни) или вертикальных (в потомстве) трансформаций (Adams, 1999), хотя на ограниченном материале горизонтальные трансформации мелкой формы в крупную не выявлены (Alekseyev et al., 2009б). Сейчас среди гольцов в оз. Токко практически отсутствуют те старшие возрастные группы, в которых ранее отмечались особи крупной формы, т.е. гольцы вообще не доживают до возраста, в котором могли происходить такие трансформации. Карликовая и мелкая формы значительно различаются по результатам анализа изменчивости микросателлитных локусов ($F_{ST} = 0.284$, $R_{ST} = 0.242$; Gordeeva et al., 2015) и полногеномного SNP-анализа ДНК методом ddRADseq (Double-Digest Restriction site-Associated DNA sequencing) ($F_{ST} = 0.223$; Jacobs et al., 2020). Их фенотипическая дифференциация не столь велика, как в озёрах Даватчан (Алексеев, Пичугин, 1998; Пичугин, 2009) и Камканда (Алексеев и др., 2014), и в последние годы различия по пластическим признакам имеют тенденцию к снижению; встречаются промежуточные особи. Несмотря на ограниченность данных о размножении гольцов мелкой формы, есть основания считать, что большинство их нерестится поздней осенью, примерно на 3 мес позже карликовой формы, но некоторые – летом совместно с ней. В свою очередь отдельные самцы карликовой формы созревают в ноябре, в период

Таблица 5. Питание карликовой, мелкой и крупной форм арктического голец *Salvelinus alpinus* из оз. Токко в 1997–2001 гг.

Компонент пищи и другие показатели	Карликовая форма				Мелкая форма		Крупная форма	
	FL < 18 см		FL > 18 см		Июнь	Июль		Август
	Июнь	Июль	Август	Июнь-август				
Зоопланктон	17.8/40.5	1.5/33.3	6.7/40.0	7.7/36.4	–	0.3/4.4	0.1/5.7	–
Макрозообентос:	17.9/56.7	24.1/75.0	72.8/25.0	6.1/54.6	5.1/86.2	1.4/24.6	–	<0.1/20.0
– Chironomidae (личинки)	6.4/46.0	24.1/75.0	72.8/25.0	4.0/36.4	4.4/82.8	0.7/20.3	–	<0.1/20.0
– прочие	11.5/13.5	–	–	2.1/18.2	0.7/20.7	0.7/10.1	–	–
Амфибиотические насекомые постларвальных стадий:	62.8/100.0	74.4/100.0	8.2/40.0	62.3/63.6	65.2/96.6	51.9/97.1	83.7/97.1	1.3/100.0
– Chironomidae (куколки)	18.8/81.1	74.4/100.0	6.5/40.0	10.5/45.5	49.4/96.6	51.9/97.1	83.3/97.1	1.2/100.0
– Trichoptera (субимаго)	42.4/48.7	–	–	51.8/36.4	15.1/62.1	–	–	–
– прочие	1.6/5.4	–	1.7/5.0	–	0.7/31.0	<0.1/4.2	0.4/22.9	0.1/40.0
Наземные членистоногие:	0.2/10.8	–	5.2/5.0	0.9/9.1	2.9/82.8	6.2/53.6	0.2/8.6	<0.1/20.0
– Нутеллергера	<0.1/2.7	–	0.9/5.0	0.9/9.1	1.2/72.4	0.6/23.2	–	–
– Coleoptera	<0.1/2.7	–	0.7/5.0	–	0.1/27.6	3.0/30.4	–	–
– прочие	<0.1/5.4	–	3.6/5.0	–	1.6/72.4	2.6/33.3	–	–
Рыба:	0.6/2.7	–	–	23.0/9.1	26.7/34.5	28.7/20.3	15.8/20.0	98.7/100.0
– <i>S. alpinus</i>	–	–	–	–	7.8/3.5	24.2/7.3	5.5/5.7	98.7/100.0
– <i>Phoxinus phoxinus</i>	–	–	–	23.0/9.1	16.5/20.7	1.3/1.5	7.4/5.7	–
– переваренная	0.6/2.7	–	–	–	2.4/10.3	3.2/10.1	2.9/8.6	–
Прочие	0.7/5.4	–	7.1/20.0	–	0.1/41.4	11.5*/15.9*	0.2/2.9	–
Число рыб, экз.	37	12	26	14	29	69	38	5
Доля пустых желудков, %	0	0	23.1	21.4	0	0	7.9	0
Индекс наполнения желудков, ‰	4.6–310.3	0.9–79.7	<0.1–157.1	0.1–336.7	25.9–259.1	<0.1–191.8	0.1–220.0	23.5–197.8
	76.0	24.2	20.2	100.3	96.7	20.2	62.2	70.3

Примечание. Здесь и в табл. 6–7: до черты – доля массы пищевого комка, %; после черты – частота встречаемости, % числа питающихся рыб в выборке; над чертой – пределы варьирования показателя, под чертой – среднее значение; *11.3% массы составляет бурозубка (*Sorex sp.*), найденная в одном желудке (частота встречаемости – 1.5%).

Таблица 6. Питание мелкой формы арктического гольца *Salvelinus alpinus* из оз. Токко в 2013–2019 гг.

Компонент пищи и другие показатели	Июль	Август–сентябрь	Октябрь–ноябрь	Апрель
Зоопланктон (<i>Bosmina longispina</i>)	1.0/3.5	0.1/9.1	6.7/25.0	1.1/40.0
Макрозообентос:	–	–	65.1/25.0	0.7/20.0
– Chironomidae (личинки)	–	–	–	0.7/20.0
– Sialidae (личинки)	–	–	65.1/25.0	–
Амфибиотические насекомые постларвальных стадий (куколки Chironomidae)	0.8/20.7	<0.1/4.6	–	–
Наземные членистоногие:	10.4/13.8	–	–	–
– Hymenoptera	1.2/10.3	–	–	–
– Coleoptera	2.2/10.3	–	–	–
– прочие	7.0/10.3	–	–	–
Рыба:	87.8/82.8	99.9/86.4	27.5/25.0	98.2/40.0
– <i>Phoxinus phoxinus</i>	75.1/55.2	91.2/72.7	27.5/25.0	24.6/20.0
– переваренная	12.7/27.6	8.7/22.7	–	73.6/20.0
Прочие	<0.1/3.5	–	0.7/25.0	–
Число рыб, экз.	31	28	8	8
Доля пустых желудков, %	6.5	21.4	50.0	37.5
Индекс наполнения желудков, ‰	<u>0.4–422.7</u>	<u>0.1–300.0</u>	<u>1.0–116.0</u>	<u>0.2–54.4</u>
	122.2	138.6	44.6	12.0

предполагаемого нереста мелкой. На основании всех этих данных можно полагать, что карликовая и мелкая формы генетически обусловлены, имеют высокую, но не полную степень репродуктивной изоляции и между ними происходит интрогрессивная гибридизация. Отмеченные в последние годы случаи летнего созревания гольцов мелкой формы и увеличение доли промежуточных особей с высокой вероятностью указывают на происходящее ослабление репродуктивных барьеров и усиление гибридизации в результате резкого изменения численного соотношения форм под антропогенным воздействием.

Гольцы карликовой формы из оз. Токко – третья известная забайкальская популяция с редким для арктических гольцов летним нерестом. Ранее летний нерест был описан у карликовых гольцов из озёр Даватчан (Алексеев и др., 2000а; Павлов, Осин, 2008) и Большое Леприндо (Алексеев и др., 2000а, 2019), а за пределами Забайкалья – у карликовых гольцов из оз. Тунэрндэ в бассейне Алдана (Алексеев, Кириллов, 2001), мелких гольцов из оз. Лабынкыр в бассейне Индигирки (Савваитова, 1991); пучеглазки из оз. Лама, бассейн Пясины (наши данные), крупных гольцов из оз. Аттерзее, Австрия (Buresch, 1925), крупных бентофагов из оз. Тингваллатн, Исландия (Sandlund et al., 1992), карликовых из оз. Сирдальсватн,

Норвегия (Hesthagen et al., 1995). В отличие от Даватчана и Большого Леприндо в оз. Токко карликовые гольцы нерестятся не в профундальной зоне на илу, а в сублиторальной на камнях берегового склона. Возможность летнего нереста на прибрежном каменистом субстрате, обеспечивающем оптимальные условия развития отложенной икры, определяется расположением на большей высоте и, как следствие, большей холодноводностью оз. Токко по сравнению с озёрами Даватчан и Большое Леприндо, находящимися соответственно на высоте 1101 м и 978 м над уровнем моря. Уже на глубине 10 м температура воды в оз. Токко в летне-осенний период не превышает 7.5°C, а на глубине 20 м – 5°C, что ниже верхнего предела температуры (~8°C) для нормального развития икры арктического гольца (Swift, 1965; Jungwirth, Winkler, 1984; Gillet, 1991). В озёрах Даватчан и Большое Леприндо температура воды на каменистых участках подводного берегового склона во второй половине лета–начале осени слишком высока для её успешного развития. Показательно, что в нашем эксперименте по инкубации икры в озере, который проводился во время максимального прогрева воды, на глубине 10 м и более наблюдалась практически 100%-ная выживаемость икры. С другой стороны, холодная инкубация в лаборатории при 2°C привела к физиологическо-

Таблица 7. Питание карликовой формы арктического гольца *Salvelinus alpinus* из оз. Токко в 2013–2019 гг.

Компонент пищи и другие показатели	FL < 18 см						FL > 18 см		
	Июль	Август	Сентябрь	Октябрь	Ноябрь	Апрель	Июль–сентябрь	Отябрь–ноябрь	Апрель
Зоопланктон:	13.8/15.1	74.6/78.7	95.7/78.3	100.0/100.0	96.9/99.2	30.1/53.5	25.6/47.1	59.2/64.7	0.8/40.0
– <i>Vosmina longispina</i>	0.3/1.2	27.2/60.7	95.7/78.3	100.0/100.0	44.1/44.5	14.8/31.0	16.7/23.5	56.5/47.1	0.7/40.0
– <i>Cyclops scutifer</i>	13.5/15.1	47.4/63.0	–	–	52.8/71.4	15.3/36.2	8.9/35.3	2.7/23.5	0.1/10.0
Макрозообентос:	11.1/12.3	2.7/6.7	–	–	3.1/6.7	66.5/56.9	<0.1/5.9	31.5/29.4	3.0/20.0
– Chironomidae (личинки)	3.0/6.9	2.7/6.7	–	–	3.1/6.7	66.5/56.9	<0.1/5.9	31.4/29.4	0.4/10.0
– Sialidae (личинки)	6.7/1.4	–	–	–	–	–	–	–	–
– прочие	1.4/4.1	–	–	–	–	–	–	0.1/5.9	2.6/10.0
Амфибиотические насекомые постларвальных стадий:	70.1/85.0	0.9/19.1	0.3/17.4	–	–	–	21.5/47.1	–	–
– Chironomidae (куколки)	68.8/82.2	–	0.3/17.4	–	–	–	21.5/47.1	–	–
– прочие	1.3/2.8	–	–	–	–	–	–	–	–
Наземные членистоногие:	0.6/4.1	–	–	–	–	–	3.3/11.8	–	–
– Нутеллерта	0.1/1.4	–	–	–	–	–	2.6/11.8	–	–
– Coleoptera	0.3/1.4	–	–	–	–	–	0.7/5.9	–	–
– прочие	0.2/1.4	–	–	–	–	–	–	–	–
Рыба:	1.8/1.4	–	–	–	–	3.1/5.2	19.4/11.8	9.3/11.8	96.2/50.0
– <i>Phoxinus phoxinus</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	48.3/10.0
– переваренная	1.8/1.4	–	–	–	–	3.1/5.2	19.4/11.8	9.3/11.8	47.9/50.0
Икра <i>S. alpinus</i>	–	21.8/3.4	–	–	–	–	30.2/5.9	–	–
Прочие	2.6/4.1	–	4.0/13.0	–	–	0.3/3.5	–	–	–
Число рыб, экз.	184	151	59	30	123	112	33	21	27
Доля пустых желудков, %	60.3	41.1	61.0	0	3.3	48.2	48.5	19.1	63
Индекс наполнения желудков, ‰	0.1–205.6	0.7–758.9	0.1–163.6	7.0–402.2	0.4–167.1	0.1–36.6	0.2–215.1	0.9–168.7	0.2–173.9
	13.0	45.7	21.2	118.3	15.2	5.6	35.7	46.2	32.6

му недоразвитию эмбрионов и их гибели после вылупления, т.е. карликовые гольцы из оз. Токко адаптированы к эмбриональному развитию в температурном интервале 3–8°C.

Арктические гольцы — холодноводные рыбы с приспособленным к низкой температуре эмбриогенезом. Наиболее низкотемпературный режим развития икры обеспечивается осенним нерестом, типичным для этого вида. Весенне- и летне-нерестующие формы редки и встречаются только симпатрично с осенненерестующими, от которых, очевидно, и происходили независимо в разных озёрах. Полагаем, что и в оз. Токко в ходе эволюции карликовых гольцов имело место смещение сроков нереста с осени на лето и что они произошли от осенненерестующей мелкой или крупной формы.

Различная пищевая специализация форм из оз. Токко — ещё один из многочисленных примеров трофического полиморфизма у арктического гольца, считающегося одним из основных факторов возникновения озёрных пучков форм. В озёрах североευропейской части ареала арктического гольца наиболее распространённым сочетанием симпатрических форм считается сосуществование более мелкой (по нашей классификации — карликовой) придонной формы-бентофага и более крупной (по нашей классификации — мелкой) пелагической формы-планктофага или полифага (Henricson, Nyman, 1976; Hindar, Jonsson, 1982; Klemetsen et al., 1997; Woods et al., 2013). Карликовые планктофаги в континентальной Северной Европе не отмечены, в Исландии крайне редки (Woods et al., 2013). Известны случаи симпатрии двух бентофагов (Nilsson, Filipsson, 1971; Jonsson, Skúlason, 2000), планктофага и хищника (Nilsson, 1955; Fraser et al., 1998), бентофага, планктофага (или полифага) и хищника (Adams et al., 1998; Smalås et al., 2013; Knudsen et al., 2019), двух бентофагов, планктофага и хищника (Sandlund et al., 1992).

В Забайкалье планктофаги и бентофаги встречаются и среди карликовых, и среди мелких гольцов. Планктоноядные формы обитают во многих озёрах, бентосоядные встречаются реже. Широкому распространению планктофагии способствует большое число жаберных тычинок, значительно превышающее их число у североευропейских гольцов, которое, возможно, было унаследовано от планктоноядных предков, населявших крупные ледниково-подпрудные палеоозёра Забайкалья, существовавшие во время плейстоценовых оледенений. Специализированные планктофаги и бентофаги симпатричны только в оз. Камканда (Алексеев и др., 2014), при этом в двух озёрах — Большой Намаркит и Светлинское — обитают по две планктоноядные формы (Алексеев и др., 1997; Самусёнок и др., 2006). Наиболее же широко распространены, несмотря на современную низкую численность и

исчезновение в ряде озёр, крупные хищные формы; обычным вариантом является сосуществование в одном озере такой формы с карликовым или мелким планктофагом, бентофагом или полифагом, либо с двумя формами.

Вызванные нарушением естественной структуры популяции изменения пищевых спектров карликовых и мелких гольцов в оз. Токко свидетельствуют о лабильности пищевых предпочтений, по крайней мере, некоторых форм арктического гольца, отсутствию у них жёсткой закреплённой пищевой специализации и их способности адаптироваться к меняющимся условиям окружающей среды путём смены этой специализации. Такого рода долгосрочные и, что показательно, противоположные наблюдавшимся у карликовой формы из оз. Токко изменения произошли у арктического гольца из оз. Уиндермир (Великобритания), который после вселения в озеро питающейся планктоном плотвы *Rutilus rutilus* перешёл от планктофагии к бентофагии (Corrigan et al., 2011). Даже такие высокоспециализированные планктофаги, как крайне многотычинковые карликовые гольцы из оз. Большое Леприндо (Забайкалье), всегда потреблявшие исключительно зоопланктон (99–100% массы пищевого комка), в период замутнения воды в 2001 г. в результате катастрофического схода селя в озеро включили в свой рацион организмы зообентоса и куколок хирономид (Alexseyev et al., 2013). Эти примеры, а также случаи сезонной смены питания с зоопланктона на зообентос, как у карликовых гольцов из ещё одного забайкальского озера Даватчан (Алексеев и др., 2000a) или из оз. Аттерзее (Австрия) (Brenner, 1980), показывают, что трофический статус разных форм арктического гольца должен определяться на основе всесезонных наблюдений и контролироваться на основе многолетних данных.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарны С.Г. Афанасьеву (Востсибрыбцентр), Б.Э. Богданову (ЛИН СО РАН), В.В. Булдыгерову (ВостСибНИИГиМС), Р.С. Андрееву, А.В. Исаеву, [И.Б. Книжину], В.К. Помазкину, Д.Б. Салманову, Д.В. Черкашину, И.Г. Хорошеву (ИГУ), Н.В. и А.С. Алексеевым, В.В., М.М. и Е.М. Пичугиным (МГУ), Ф.Н. Шкилю (ИБР РАН) за помощь в сборе материала; А.А. Янюку (ИГУ) за помощь в обработке материалов по питанию; И.В. Самусёнку (ИГУ) за помощь в подготовке иллюстраций; М.В. Мине (ИБР РАН) и анонимным рецензентам за ценные замечания по тексту рукописи.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 18-04-00092) и в рамках раздела государственного зада-

ния ИБР РАН № 0108-2019-0007, ИПЭЭ РАН № 0109-2019-0005.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алексеев С.С. 2001. Возраст и рост симпатрических и аллопатрических группировок арктического гольца *Salvelinus alpinus* complex Забайкалья // Тр. каф. зоологии позвоночных ИГУ. Т. 1. С. 66–90.
- Алексеев С.С., Кириллов А.Ф. 2001. Первая находка арктического гольца *Salvelinus alpinus* complex в бассейне Алдана и её значение для понимания истории расселения гольцов в Восточной Сибири // Вопр. ихтиологии. Т. 41. № 4. С. 465–480.
- Алексеев С.С., Пичугин М.Ю. 1998. Новая форма гольца *Salvelinus alpinus* (Salmonidae) из озера Даватчан в Забайкалье и ее морфологические отличия от симпатрических форм // Там же. Т. 38. № 3. С. 328–337.
- Алексеев С.С., Пичугин М.Ю., Крысанов Ю.Е. 1997. Исследования гольцов *Salvelinus alpinus* (Salmonidae) Забайкалья, внесенных в Красную книгу РСФСР: симпатрические формы из озера Большой Намаракит (морфология, экология, кариология) // Там же. Т. 37. № 5. С. 588–602.
- Алексеев С.С., Булдыгеров В.В., Пичугин М.Ю. и др. 1999. Распространение арктического гольца *Salvelinus alpinus* (Salmonidae) в Забайкалье // Там же. Т. 39. № 1. С. 48–56.
- Алексеев С.С., Матвеев А.Н., Пичугин М.Ю. и др. 2000а. Биология гольцов *Salvelinus alpinus* complex (Salmonidae) из озер водораздела рек Куанда и Чара (северное Забайкалье) и изменения в структуре их популяций в связи с антропогенным влиянием (1977–1999 гг.) // Бюл. МОИП. Сер. биол. Т. 105. Вып. 4. С. 22–41.
- Алексеев С.С., Пичугин М.Ю., Самусёнок В.П. 2000б. Разнообразие гольцов Забайкалья по меристическим признакам, их положение в комплексе *Salvelinus alpinus* и проблема происхождения симпатрических форм // Вопр. ихтиологии. Т. 40. № 3. С. 293–311.
- Алексеев С.С., Гордеева Н.В., Матвеев А.Н. и др. 2014. Три симпатрические формы арктического гольца *Salvelinus alpinus* complex (Salmoniformes, Salmonidae) из озера Камканда, северное Забайкалье // Там же. Т. 54. № 4. С. 387–412.
<https://doi.org/10.7868/S0042875214040018>
- Алексеев С.С., Пичугин М.Ю., Гордеева Н.В. и др. 2019. Репродуктивные стратегии и происхождение парапатрических и симпатрических форм арктического гольца *Salvelinus alpinus* (Salmonidae) в системе озёр Большое и Малое Леприндо (Северное Забайкалье) // Там же. Т. 59. № 4. С. 430–447.
<https://doi.org/10.1134/S0042875219040015>
- Животовский Л.А. 1979. Показатель сходства популяций по полиморфным признакам // Журн. общ. биологии. Т. 60. № 4. С. 578–562.
- Маркевич Г.Н., Есин Е.В. 2018. Эволюция гольцов рода *Salvelinus* (Salmonidae). 2. Симпатрическая внутриозерная диверсификация (экологические черты и эволюционные механизмы с примерами из различных групп рыб) // Вопр. ихтиологии. Т. 58. № 3. С. 292–312.
<https://doi.org/10.7868/S0042875218030074>
- Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях. 1974. М.: Наука, 254 с.
- Павлов Д.А., Осинев А.Г. 2008. Размножение и развитие карликовой формы арктического гольца *Salvelinus alpinus* из озера Даватчан (Забайкалье) // Вопр. ихтиологии. Т. 48. № 1. С. 102–119.
- Пичугин М.Ю. 2009. Развитие элементов скелета в эмбрионально-личиночный период у карликовой и мелкой симпатрических форм *Salvelinus alpinus* complex из оз. Даватчан (Забайкалье) // Там же. Т. 49. № 6. С. 763–780.
- Правдин И.Ф. 1966. Руководство по изучению рыб. М.: Пищ. пром-сть, 324 с.
- Савваитова К.А. 1989. Арктические гольцы (структура популяционных систем, перспективы хозяйственного использования). М.: Агропромиздат, 223 с.
- Савваитова К.А. 1991. К проблеме симпатрических форм у гольцов рода *Salvelinus* (Salmonidae) из водоемов Восточной Сибири // Биологические проблемы Севера. Биология гольцов Дальнего Востока. Владивосток: Изд-во ДВО АН СССР. С. 5–20.
- Савваитова К.А., Максимов В.А., Мережин В.К. 1981. Гольцы рода *Salvelinus* (Salmonidae, Salmoniformes) Куандо-Чарских горных озер Забайкалья // Эколого-фаунистические исследования. Биологические ресурсы территории в зоне строительства БАМ. М.: Изд-во МГУ. С. 119–166.
- Самусёнок В.П. 2000. Экология арктического гольца *Salvelinus alpinus* (L.) высокогорных водоемов Северного Забайкалья: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Иркутск: ИГУ, 19 с.
- Самусёнок В.П., Алексеев С.С., Матвеев А.Н. и др. 2006. Вторая в бассейне Байкала и самая высокогорная в России популяция арктического гольца *Salvelinus alpinus* complex (Salmoniformes, Salmonidae) // Вопр. ихтиологии. Т. 46. № 5. С. 616–629.
- Adams C.E. 1999. Does the underlying nature of polymorphism in the Arctic charr differ across the species? // Proc. 8–9-th ISACF workshops on Arctic char / Ed. Kircheis F.W. ISACF Inform. Ser. № 7. Orono: Univ. Maine. P. 61–69.
- Adams C.E., Fraser D., Huntingford F.A. et al. 1998. Trophic polymorphism amongst Arctic charr from Loch Rannoch, Scotland // J. Fish Biol. V. 52. P. 1259–1271.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1998.tb00970.x>
- Alekseyev S.S., Samusenok V.P., Matveev A.N. et al. 2002. Diversification, sympatric speciation, and trophic polymorphism of Arctic charr (*Salvelinus alpinus* complex) in Transbaikalia // Environ. Biol. Fish. V. 64. № 1–3. P. 97–114.
https://doi.org/10.1007/978-94-017-1352-8_8
- Alekseyev S.S., Bajno R., Gordeeva N.V. et al. 2009a. Phylogeography and sympatric differentiation of the Arctic charr *Salvelinus alpinus* (L.) complex in Siberia as revealed by mtDNA sequence analysis // J. Fish Biol. V. 75. P. 368–392.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2009.02331.x>
- Alekseyev S.S., Mina M.V., Smirina E.M., Sokolov A.A. 2009b. Late ontogeny growth acceleration and size form transformations in Transbaikalian Arctic charr, *Salvelinus alpinus* complex: evidence from fin ray cross sections growth layers // Environ. Biol. Fish. V. 86. P. 487–505.
<https://doi.org/10.1007/s10641-009-9548-6>

- Alekseyev S.S., Gordeeva N.V., Samusenok V.P. et al. 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. Ichthyol. V. 53. № 10. P. 792–803.
https://doi.org/10.1134/S0032945213100020
- Alekseyev S.S., Pichugin M.Yu., Gordeeva N.V. et al. 2019. Reproductive strategies of Arctic charr *Salvelinus alpinus* (L.) forms in Kiryalta lakes, Transbaikalia, Russia // Hydrobiologia. V. 840. P. 113–136.
https://doi.org/10.1007/s10750-019-3894-y
- Brenner T. 1980. The arctic charr, *Salvelinus alpinus salvelinus*, in the prealpine Attersee, Austria // Charrs: salmonid fishes of the genus *Salvelinus*. Perspectives in vertebrate science 1 / Ed. Balon E.K. The Hague: Dr. W. Junk Publ. P. 765–772.
- Buresch R. 1925. Studien am Seesabling mehrerer Alpenseen // Z. Fisch. V. 23. P. 99–109.
- Corrigan L.J., Winfield I.J., Hoelzel A.R., Lucas M.C. 2011. Dietary plasticity in Arctic charr (*Salvelinus alpinus*) in response to long-term environmental change // Ecol. Freshw. Fish. V. 20. P. 5–13.
https://doi.org/10.1111/j.1600-0633.2010.00446.x
- Doenz C.J., Krähenbühl A.K., Walker J. et al. 2019. Ecological opportunity shapes a large Arctic charr species radiation // Proc. Roy. Soc. V. 286B: 20191992.
https://doi.org/10.1098/rspb.2019.1992
- Fraser D., Adams C.E., Huntingford F.A. 1998. Trophic polymorphism among Arctic charr *Salvelinus alpinus* L., from Loch Ericht, Scotland // Ecol. Freshw. Fish. V. 7. P. 184–191.
- Gillet C. 1991. Egg production in an Arctic charr (*Salvelinus alpinus* L.) brood stock: effects of temperature on the timing of spawning and the quality of eggs // Aquat. Liv. Resour. V. 4. P. 109–116.
https://doi.org/10.1051/alr:1991010
- Gordeeva N.V., Alekseyev S.S., Matveev A.N., Samusenok V.P. 2015. 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. V. 72. P. 96–115.
https://doi.org/10.1139/cjfas-2014-0014
- Henricson J., Nyman L. 1976. The ecological and genetical segregation of two sympatric species of dwarfed char (*Salvelinus alpinus* (L.) species complex) // Rept. Inst. Freshwat. Res. Drottningholm. № 55. P. 15–37.
- Hesthagen T., Hindar K., Jonsson B., Ousdal J.Ø. 1995. Effects of acidification on normal and dwarf arctic charr *Salvelinus alpinus* in a Norwegian lake // Biol. Conserv. V. 74. P. 115–123.
https://doi.org/10.1016/0006-3207(95)00020-5
- Hindar K., Jonsson B. 1982. Habitat and food segregation in dwarf and normal Arctic charr (*Salvelinus alpinus*) from Vangsvatnet lake, western Norway // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 39. P. 1030–1045.
- Hooker O.E., Barry J., Van Leeuwen T.E. et al. 2016. Morphological, ecological and behavioural differentiation of sympatric profundal and pelagic Arctic charr (*Salvelinus alpinus*) in Loch Dughail Scotland // Hydrobiologia. V. 783. P. 209–221.
https://doi.org/10.1007/s10750-015-2599-0
- Jacobs A., Carruthers M., Yurchenko A. et al. 2020. Parallelism in eco-morphology and gene expression despite variable evolutionary and genomic backgrounds in a Holarctic fish // PLoS Genet. V. 16. № 4. e1008658.
https://doi.org/10.1371/journal.pgen.1008658
- Johnson L. 1980. Arctic charr // Charrs: salmonid fishes of the genus *Salvelinus*. Perspectives in vertebrate science 1 / Ed. Balon E.K. The Hague: Dr. W. Junk Publ. P. 15–98.
- Jonsson B., Jonsson N. 2001. Polymorphism and speciation in Arctic charr // J. Fish Biol. V. 58. P. 605–638.
https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2001.tb00518.x
- Jonsson B., Skulason S. 2000. Polymorphic segregation in Arctic charr *Salvelinus alpinus* (L.) from Vatnshlidarvatn, a shallow Icelandic lake // Biol. J. Linn. Soc. V. 69. P. 55–74.
- Jungwirth M., Winkler H. 1984. The temperature dependence of embryonic development of grayling (*Thymallus thymallus*), Danube salmon (*Hucho hucho*), Arctic charr (*Salvelinus alpinus*) and brown trout (*Salmo trutta fario*) // Aquaculture. V. 38. P. 315–327.
https://doi.org/10.1016/0044-8486(84)90336-3
- Klemetsen A. 2013. The most variable vertebrate on Earth // J. Ichthyol. V. 53. № 10. P. 781–791.
https://doi.org/10.1134/S0032945213100044
- Klemetsen A., Amundsen P.-A., Knudsen R., Hermansen B. 1997. A profundal, winter-spawning morph of Arctic charr *Salvelinus alpinus* (L.) in lake Fjellfrøsvatn, northern Norway // Nord. J. Freshw. Res. V. 73. P. 13–23.
- Klemetsen A., Amundsen P.-A., Dempson J.B. et al. 2003. Atlantic salmon *Salmo salar* L., brown trout *Salmo trutta* L., and Arctic charr *Salvelinus alpinus* (L.): a review of aspects of their life histories // Ecol. Freshwat. Fish. V. 12. P. 1–59.
https://doi.org/10.1034/j.1600-0633.2003.00010.x
- Knudsen R., Primicerio R., Amundsen P.-A., Klemetsen A. 2010. Temporal stability of individual feeding specialization may promote speciation // J. Animal Ecol. V. 79. № 1. P. 161–168.
https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2009.01625.x
- Knudsen R., Eloranta A., Siwertsson A. et al. 2019. Introduction of *Mysis relicta* (Mysida) reduces niche segregation between deep-water Arctic charr morphs // Hydrobiologia. V. 840. № 1. P. 245–260.
https://doi.org/10.1007/s10750-019-3953-4
- Malmquist H.J., Snorrason S.S., Jonsson B. et al. 1992. Diet differentiation in polymorphic Arctic charr, *Salvelinus alpinus* (L.), in Thingvallavatn, Iceland: ecological correlates of morphological specialization // J. Animal Ecol. V. 61. P. 21–35.
- Mayr E. 1963. Animal species and evolution. Cambridge, USA: Harvard Univ. Press, 797 p.
- Mina M.V., Mironovsky A.N., Dgebuadze Yu.Yu. 1996. Morphometry of barbel of Lake Tana, Ethiopia: multivariate ontogenetic channels // Folia Zool. V. 45. Suppl. 1. P. 109–116.
- Mocetti P., Siwertsson A., Kjaer R. et al. 2019. Contrasting patterns in trophic niche evolution of polymorphic Arctic charr populations in two subarctic Norwegian lakes // Hydrobiologia. V. 840. № 1. P. 281–299.
https://doi.org/10.1007/s10750-019-3969-9
- Nilsson N.-A. 1955. Studies on the feeding habits of trout and char in north Swedish lakes // Rept. Inst. Freshw. Res. Drottningholm. V. 36. P. 162–225.

- Nilsson N.-A., Filipsson O.* 1971. Characteristics of two discrete populations of Arctic charr (*Salvelinus alpinus* L.) in a north Swedish lake // *Ibid.* V. 51. P. 90–108.
- Noakes D.L.G.* 2008. Charr truth: sympatric differentiation in *Salvelinus* species // *Environ. Biol. Fish.* V. 83. P. 7–15. <https://doi.org/10.1007/s10641-008-9379-x>
- Reist J.D.* 1985. An empirical evaluation of several univariate methods that adjust for size variation in morphometric data // *Can. J. Zool.* V. 63. P. 1429–1439.
- Sandlund O.T., Gunnarson K., Jonasson P.M. et al.* 1992. The Arctic charr *Salvelinus alpinus* in Thingvallavatn // *Oikos.* V. 64. P. 305–351. <https://doi.org/10.2307/3545056>
- Skoglund S., Siwertsson A., Amundsen P.-A., Knudsen R.* 2015. Morphological divergence between three Arctic charr morphs – the significance of the deep-water environment // *Ecol. Evol.* V. 5. № 15. P. 3114–3129. <https://doi.org/10.1002/ece3.1573>
- Smalås A., Amundsen P.-A., Knudsen R.* 2013. Contrasting life history strategies of sympatric Arctic charr morphs, *Salvelinus alpinus* // *J. Ichthyol.* V. 53. № 10. P. 856–866. <https://doi.org/10.1134/S0032945213100111>
- Snorrason S.S., Skúlason S.* 2004. Adaptive speciation in northern freshwater fishes // *Adaptive speciation* / Eds. Dieckmann U. et al. Cambridge: Cambridge Univ. Press. P. 210–228.
- Swift D.R.* 1965. Effect of temperature on mortality and rate of development of the eggs of the Windermere char (*Salvelinus alpinus*) // *J. Fish. Res. Board Can.* V. 22. № 4. P. 913–917.
- Wilson A.J., Gislason D., Skúlason S. et al.* 2004. Population genetic structure of Arctic Charr, *Salvelinus alpinus* from northwest Europe on large and small spatial scales // *Mol. Ecol.* V. 13. P. 1129–1142. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2004.02149.x>
- Woods P.J., Skúlason S., Snorrason S.S. et al.* 2012. Intraspecific diversity in Arctic charr, *Salvelinus alpinus*, in Iceland. I. Detection using mixture models // *Evol. Ecol. Res.* V. 14. P. 973–992.
- Woods P.J., Young D., Skúlason S. et al.* 2013. Resource polymorphism and diversity of Arctic charr *Salvelinus alpinus* in a series of isolated lakes // *J. Fish Biol.* V. 82. P. 569–587. <https://doi.org/10.1111/jfb.12011>