

## Популяционная структура и возможные пути дифференциации сига-пыжьяна (*Coregonus lavaretus pidschian*, Coregonidae) в Додотских озерах Тоджинской котловины

Н. А. БОЧКАРЕВ, Е. И. ЗУЙКОВА

Институт систематики и экологии животных СО РАН  
630091, Новосибирск, ул. Фрунзе, 11  
E-mail: ih@eco.nsc.ru

### АННОТАЦИЯ

Исследована популяционная структура сига-пыжьяна в Додотских озерах (Алды-Дээрлиг-Холь и Устю-Дээрлиг-Холь), расположенных в верхнем течении р. Хамсара, бассейн р. Большой Енисей. На основании числа прободенных чешуй в боковой линии показано, что в этом водоеме сиг-пыжьян *Coregonus lavaretus pidschian* (Gmelin) представлен двумя различными популяциями, которые занимают близкие экологические ниши. На основании полученных данных сделан вывод о том, что для сига группы *lavaretus* данный регион представляет зону вторичной интерградации.

**Ключевые слова:** *Coregonus lavaretus pidschian*, популяционная структура, вторичная интерградация.

Проблеме популяционной организации рыб посвящены многочисленные исследования. Как правило, в основу этих работ положены различия морфологического, биологического и/или экологического характера. Предполагается, что дифференциация популяций значительно быстрее происходит в крупных водоемах с высоким разнообразием экологических ниш [1–6]. Воздействие различных природных факторов может привести к дивергенции единой популяции рыб на несколько самостоятельных, и в настоящее время описаны различные сценарии этого процесса [7, 8]. К усложнению популяционной структуры также приводит вселение рыб из другого водоема, изолированного довольно длительный период времени. Данные процессы под терминами “первич-

ная и вторичная интерградации” описаны Э. Майром [9]. Случай первичной интерградации наблюдается в Телецком озере, где разные популяции сига-пыжьяна *Coregonus lavaretus pidschian* (Gmelin) сходны по меристическим признакам, но различны по темпу роста, плодовитости, интенсивности заражения, видовому составу паразитов и т. д. [10]. Вторичная интерградация ряпушек *Coregonus artedi* (Lesueur) отмечена в Великих Американских озерах, где различия между популяциями наблюдаются как по пластическим, так и по меристическим признакам [11, 12].

Цель работы – изучение популяционной структуры и дифференциации популяции сига-пыжьяна в высокогорных труднодоступных Додотских озерах, произошедшей вследствие вторичной интерградации и кратковременной изоляции от других популяций сига из водоемов бассейна р. Енисей.

Бочкарев Николай Анатольевич  
Зуйкова Елена Ивановна

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Додотские озера (географические названия оз. Алды-Дээрлиг-Холь и оз. Устю-Дээрлиг-Холь) расположены в истоке р. Хамсара, правого притока р. Большой Енисей на высоте 1155 м над ур. м. (рис. 1). Озера соединены короткой (2,5 км) широкой протокой и представляют собой высокопроточные водоемы. Общая протяженность озер около 20 км, ширина – от 1 до 2,5 км. Максимальная глубина верхнего озера 75, нижнего – 25 м (глубину определяли с помощью эхолота марки “Humminbird”). Прозрачность воды по белому диску Секки в середине июля была около 5,0 м, температура поверхностного слоя воды 13,5 °С, электропроводность – 54,0 мкСм/см. В озере обитают таймень *Hucho taimen* (Pallas), острорылый ленок *Brachymystax lenok* (Pallas), хариус *Thymmallus arcticus* (Pallas), сиг-пыжьян *Coregonus lavaretus pidschian* (Gmelin) (рис. 2, а, б), налим *Lota lota* (Linnaeus), елец *Leuciscus leuciscus* (Linnaeus), окунь *Perca fluviatilis* Linnaeus, щука *Esox lucius* Linnaeus, сибирский подкаменщик *Cottus sibiricus* Warpachowski и голяк *Phoxinus* sp. Согласно данным по популяционной структуре сига-пыжьяна в большинстве водоемов Тоджинской котловины [13, 14], в Додотских озерах сига также представлены двумя популяциями, различающимися по месту (озеро, река) и времени нереста.

Исследования проводили в конце июля – начале августа 2006 г. Сига отлавливали ставными сетями с ячейей от 10 до 40 мм на глу-

бине от 2 до 40 м в центральной части верхнего озера. Выборку сига-пыжьяна (90 экз.) составляли особи длиной по Смитту от 220 до 445 мм. Морфологический анализ проводили по 24 пластическим и 8 меристическим признакам, а именно:  $D$  и  $A$  – число неветвистых лучей в спинном и анальном плавниках соответственно;  $D_1$  и  $A_1$  – число ветвистых лучей в спинном и анальном плавниках;  $P$  и  $V$  – число ветвистых лучей в грудном и брюшном плавниках;  $ll$  – число прободенных чешуй в боковой линии;  $sp.br.$  – число жаберных тычинок на первой жаберной дуге;  $Sm$  – длина тела по Смитту;  $L$  – длина тела;  $H$  – наибольшая высота тела,  $h$  – высота хвостового стебля;  $B$  – толщина тела;  $pA$  – постанальное расстояние;  $pD$  – постдорсальное расстояние;  $lD, lA, lV, lP$  – длина спинного, анального, брюшного и грудного плавников соответственно;  $hD, hA$  – высота спинного и анального плавников соответственно;  $C$  – длина головы;  $r$  – длина рыла;  $o$  – диаметр глаза;  $po$  – заглазничное расстояние;  $bC$  – толщина головы;  $Ch_1$  и  $Ch_2$  – высота головы на уровне глаза и затылка;  $f$  – ширина лба;  $l_{max}$  и  $h_{max}$  – длина и высота верхней челюсти. Подсчитывали все жаберные тычинки, видимые невооруженным глазом, и прободенные чешуи в боковой линии. Промеры и подсчет проводили по общепринятой методике на свежем материале [15].

Различия между популяциями по меристическим признакам оценивали с помощью  $t$ -критерия Стьюдента. Для сравнения популяций по пластическим признакам исполь-

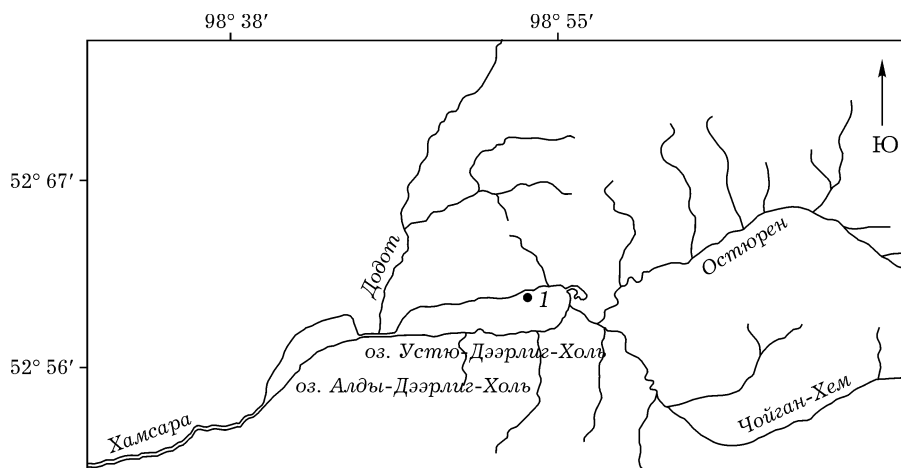


Рис. 1. Карта-схема Додотских озер: 1 – место отлова рыб

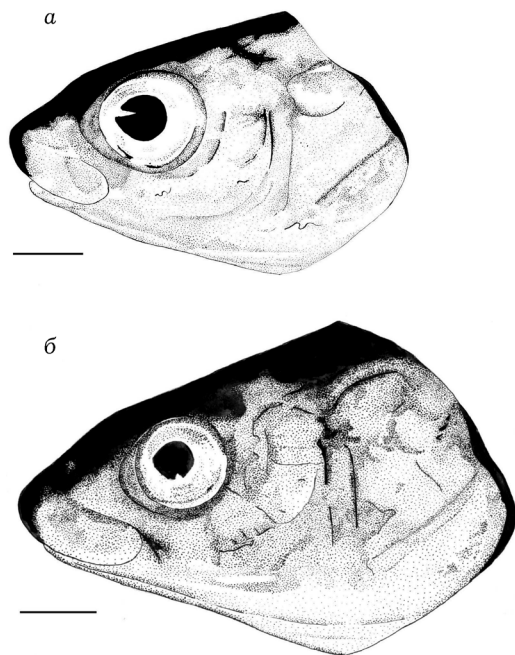


Рис 2. Голова сига-пыжьяна из Додотских озер (рисунок Н. А. Бочкарева): а – озерный сиг, б – озерно-речной сиг: масштаб – 1 см

зовали метод главных компонент. Полученные компоненты в дальнейшем рассматривали как новые признаки и использовали в дискриминантном анализе. Достоверность различий между выборками по средним значениям главных компонент оценивали по *t*-критерию Стьюдента. Так как первая главная компонента отражает размерно-возрастную изменчивость, популяции сравнивали по второй-шестой главным компонентам, которые отражают изменчивость общей формы тела. Меру изменчивости признака определяли по величине его вклада [16, 17].

Дискриминантный анализ выборок проводили по абсолютным значениям пластических признаков и по средним значениям главных компонент. Признаки предварительно логарифмировали. В силу своего внутреннего устройства дискриминантный анализ всегда в большей или меньшей степени искажает реальную информацию, и полученные на основании абсолютных значений различия считаются несколько завышенными. Для того чтобы избавиться от этого недостатка, провели предварительную обработку исходного массива данных методом главных компонент, отбросили первую и дальние компоненты с малыми дисперсиями и применили дискри-

минантный анализ к оставшимся значимым главным компонентам [18]. Достоверность различий между выборками в данном случае несколько снизилась, но более точно отражает реальную ситуацию.

Возраст рыб (130 экз.) определяли по чешуе [19, 20], которую сначала тщательно отмывали от слизи, после чего фотографировали. Измерения и подсчет годовых колец проводили по цифровым изображениям чешуи в программе AxioVision.

Для выявления особенностей питания сига из Додотских озер их желудочно-кишечные тракты фиксировали в 10%-м формалине. Всего вскрыто 25 желудков сига. Содержимое желудков рассортировывали по таксономическим группам, определяли число жертв в каждой группе и долю каждой группы от суммарного числа жертв [21]. Соотношение кормовых объектов в питании сига-пыжьяна также определяли по массе. Те кормовые объекты, число которых в содержимом желудков было незначительным, объединили в группу “прочие”. В нее вошли личинки отряда Trichoptera, водяной клещ *Hydroscagina* и ветвистоусые ракообразные.

В настоящее время в ихтиологии принят ряд формулировок, определяющих структуру вида. В отечественной литературе одновременно встречаются такие термины, как “экологическая форма”, “популяция”, “раса”, “морфа”, “стадо” и т. д. В данной работе мы использовали термин “популяция” в формулировке, предложенной А. В. Яблоковым и Н. И. Лариной [22].

#### РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

*Морфологический анализ.* Анализ гистограммы распределения числа прободенных чешуй в боковой линии (*l*) позволяет говорить о морфологической неоднородности изучаемой нами выборки сига (рис. 3, а). Согласно данному графику, совокупную выборку рыб рассортировали по возрастанию числа прободенных чешуй в боковой линии и разделили на две – от 80 до 85 и от 86 до 94 чешуй. Полученные таким образом выборки подвергли дискриминантному анализу по логарифмам абсолютных значений пластических признаков. Данные выборки дискри-

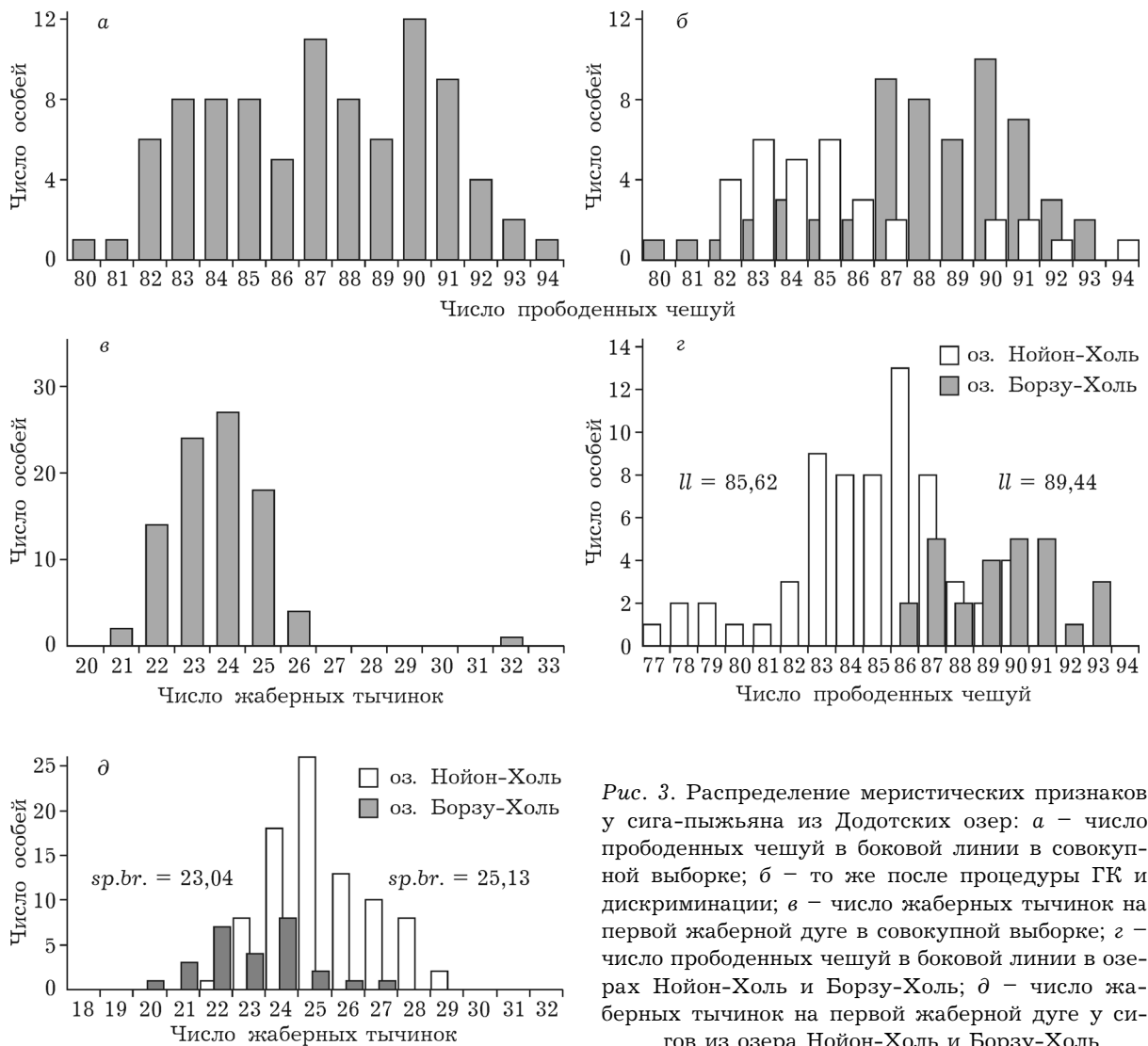


Рис. 3. Распределение меристических признаков у сига-пыжьяна из Додотских озер: а – число прободенных чешуй в боковой линии в совокупной выборке; б – то же после процедуры ГК и дискриминации; в – число жаберных тычинок на первой жаберной дуге в совокупной выборке; г – число прободенных чешуй в боковой линии в озерах Нойон-Холь и Борзу-Холь; д – число жаберных тычинок на первой жаберной дуге у сигов из озера Нойон-Холь и Борзу-Холь

нировались на 100 % (рис. 4, а). Результаты первичного дискриминантного анализа мы посчитали сильно завышенными. В связи с этим исходный логарифмированный массив данных подвергли анализу по методу главных компонент. После этого вторую-шестую главные компоненты проанализировали методом дискриминантного анализа и в результате получили распознавание “своих” объектов на уровне 75 и 70 % при отклонении от нуль-гипотезы на уровне 5 % ( $F = 65,41$ , при степенях свободы 1,88) (рис. 4, б). Основной вклад в первую дискриминантную ось внесли вторая, пятая и шестая компоненты, которые достоверно различаются между выборками по  $t$ -критерию Стьюдента,  $P \leq 0,01$ , 0,001, 0,001 соответственно. Максимальный

положительный вклад во вторую главную компоненту вносят такие признаки, как высота спинного и анального плавников ( $hD$ ,  $hA$ ), длина грудного и брюшного плавников ( $lP$ ,  $lV$ ) (табл. 1). Максимальный отрицательный вклад во вторую главную компоненту вносят диаметр глаза ( $O$ ) и высота верхней челюсти ( $hm$ ). Третья главная компонента состоит из положительных вкладов высоты анального плавника, диаметра глаза и высоты верхней челюсти ( $hA$ ,  $o$ ,  $h_{max}$ ), и отрицательных – максимальной высоты тела, длины спинного и анального плавников ( $H$ ,  $lD$ ,  $lA$ ). Согласно литературным данным, озерные сига отличаются от озерно-речных по максимальной высоте тела ( $H$ ), длине и высоте хвостового стебля ( $pA$ ,  $h$ ). На нашем примере

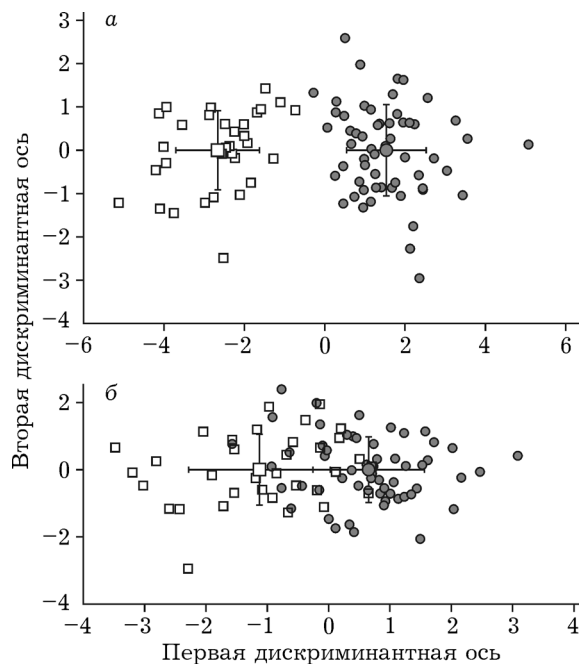


Рис. 4. Облака распределений и центры выборок озерного и озерно-речного сига-пыжьяна из Додотских озер в пространстве первой и второй дискриминантных осей по пластическим признакам: а – до процедуры ГК; б – после процедуры ГК; кружками отмечены озерные сиги, квадратами – озерно-речные; ± среднее квадратическое отклонение

видно, что в третью ГК значительный отрицательный вклад вносит максимальная высота тела ( $H$ ). Таким образом, выборку сигов, имеющих более высокое тело ( $H$ ), отнесли к озерно-речной популяции (см. табл. 1).

По меристическим признакам полученные выборки сигов достоверно различаются по числу прободенных чешуй в боковой линии ( $P \leq 0,001$ ). По остальным признакам различия не обнаружены (табл. 2).

**Рост и питание.** Согласно полученным данным, популяции сига-пыжьяна из Додотских озер состоят по крайней мере из 18 возрастных групп. В связи с тем что на озерах нет промыслового рыболовства, эти группы представлены равномерно. Довольно часто встречаются 15–17-летние особи. Скорость роста озерно-речных сигов несколько ниже, чем озерных, хотя в целом различия незначительны (рис. 5).

В питании сига-пыжьяна из Додотских озер преобладают крупные бентосные организмы. По количеству доминируют личинки семейства Chironomidae – 54,4 %, представ-

Т а б л и ц а 1  
Вклады пластических признаков сига-пыжьяна из Додотских озер в главные компоненты (I–III)

Признак	Главные компоненты		
	I	II	III
<i>Sm</i>	0,21	0,02	-0,07
<i>L</i>	0,21	0,03	-0,08
<i>H</i>	0,20	-0,04	<b>-0,42</b>
<i>h</i>	0,21	0,07	-0,09
<i>B</i>	0,20	-0,15	-0,31
<i>pA</i>	0,20	0,02	-0,05
<i>pD</i>	0,21	-0,04	-0,04
<i>lD</i>	0,20	-0,06	<b>-0,24</b>
<i>hD</i>	0,20	<b>0,31</b>	-0,14
<i>lA</i>	0,20	-0,06	<b>-0,26</b>
<i>hA</i>	0,19	<b>0,72</b>	<b>0,26</b>
<i>lP</i>	0,20	<b>0,27</b>	0,13
<i>IV</i>	0,21	<b>0,26</b>	-0,01
<i>r</i>	0,20	-0,14	0,17
<i>o</i>	0,20	<b>-0,24</b>	<b>0,48</b>
<i>po</i>	0,21	-0,03	-0,06
<i>C</i>	0,21	-0,07	0,07
<i>bC</i>	0,21	-0,19	-0,07
<i>Ch<sub>1</sub></i>	0,21	-0,07	0,04
<i>Ch<sub>2</sub></i>	0,21	-0,05	-0,02
<i>f</i>	0,21	-0,03	0,08
<i>l<sub>max</sub></i>	0,20	-0,11	0,12
<i>h<sub>max</sub></i>	0,20	<b>-0,22</b>	<b>0,37</b>
<i>l<sub>md</sub></i>	0,20	-0,14	0,19
Собственное значение, %	93,41	1,10	1,01

Примечание. Жирным шрифтом выделены максимальные вклады признаков.

ленные младшими возрастными стадиями; также значительная доля приходится на моллюсков и на куколок Chironomidae – 22,6 и 19,5 % соответственно (рис. 6). По массе в питании сига-пыжьяна преобладают моллюски, доля личинок, куколок и имаго хирономид одинакова. Следует отметить, что планктон в питании данной популяции сига-пыжьяна отсутствует, зарегистрировано лишь незначительное количество ветвистоусых ракообразных. Между тем в некоторых озерах Тоджинской котловины сиг-пыжьян в июле – августе активно питается зоопланктоном [13].

Как правило, крупные водоемы характеризуются многочисленными и разнообразными

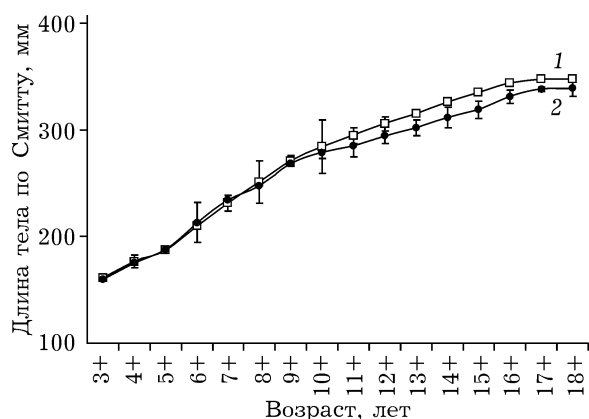


Рис. 5. Кривые линейного роста озерного (1) и озерно-речного (2) сига из Додотских озер;  $\pm$  5%-й доверительный интервал

ми биотопами. Под воздействием различных экологических факторов стада рыб дифференцируются на более мелкие популяции и субпопуляции, лучше приспособленные к конкретным условиям обитания. Особенно четко этот процесс наблюдается во вновь созданных водохранилищах, где дифференциация на популяции обусловлена целым рядом экологических факторов [23–25]. Для каждого вида рыб этот процесс имеет свои особенности. Для плотвы *Rutilus rutilus* (Linnaeus), например, наиболее важным фактором, структурирующим стадо на популяции, является характер питания [26, 27]. Для малотычинкового сига-пыжьяна этот фактор не является определяющим. Так, в озерах Тоджинской котловины не все популяции сига-пыжьяна расходятся по трофическим нишам, и в период массового развития зоопланктона в одних озерах сига переключаются на пита-

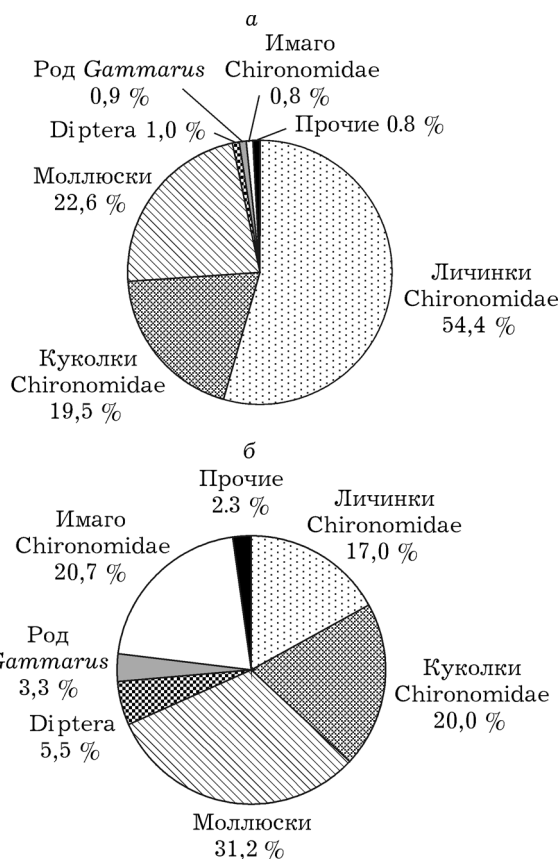


Рис. 6. Спектры питания сига-пыжьяна из Додотских озер; а – доля от общего количества жертв; б – то же от общей массы жертв

ние ракообразными, а в других продолжают питаться бентосом [13]. Значительно чаще стада малотычинкового сига-пыжьяна дифференцируются по месторасположению и типу нерестилищ, т. е. происходит разделение на озерную, озерно-речную и речную популяции [10, 27–30].

Т а б л и ц а 2

Сравнительная характеристика (по *t*-критерию Стьюдента) озерной и озерно-речной популяций сига-пыжьяна из Додотских озер по меристическим признакам

Признак	Озерные сиги ( <i>n</i> = 33)			Озерно-речные сиги ( <i>n</i> = 57)			<i>P</i>
	$X \pm m$	$\sigma$	<i>CV</i> , %	$X \pm m$	$\sigma$	<i>CV</i> , %	
<i>D</i>	4,00 $\pm$ 0,07	0,43	10,80	4,00 $\pm$ 0,04	0,30	7,49	–
<i>D</i> <sub>1</sub>	10,33 $\pm$ 0,08	0,48	4,63	10,35 $\pm$ 0,09	0,61	5,94	–
<i>P</i>	14,33 $\pm$ 0,11	0,64	4,50	14,35 $\pm$ 0,09	0,64	4,44	–
<i>A</i>	3,97 $\pm$ 0,05	0,30	7,67	3,86 $\pm$ 0,05	0,35	9,08	–
<i>A</i> <sub>1</sub>	12,58 $\pm$ 0,10	0,61	4,88	12,71 $\pm$ 0,11	0,74	5,85	–
<i>V</i>	10,12 $\pm$ 0,09	0,54	5,39	10,06 $\pm$ 0,05	0,37	3,69	–
<i>ll</i>	85,39 $\pm$ 0,516	0,32	3,77	88,22 $\pm$ 0,44	2,95	3,35	0,001
<i>sp. br.</i>	23,85 $\pm$ 0,03	1,92	8,06	23,65 $\pm$ 0,15	1,12	4,75	–

В условиях глубоких горных озер (за исключением очень крупных, таких как Байкал) у рыб-бентофагов, имеющих высокую миграционную активность, возможности для формирования популяций ограничены. В пелагиали эти рыбы обитают только в ювенильном возрасте, когда питаются зоопланктоном. После переключения молоди на видоспецифичные корма (бентос) эти виды населяют сублитораль и мигрируют вдоль береговых склонов. Профундаль, как правило, ими осваивается плохо из-за низкой плотности донных организмов. Небольшие притоки горных озер не способствуют формированию речных популяций в силу того, что пригодные для обитания рыб участки незначительны по площади. Поэтому такие озера населены слабодифференцированными популяциями или субпопуляциями. Подобный факт имеет место в Телецком озере, где между популяциями сига-пыжьяна выявлены различия по темпу роста, плодовитости, видовому составу паразитов и интенсивности заражения [10, 31, 32]. При этом меристические признаки, такие как число прободенных чешуй в боковой линии и жаберных тычинок на первой жаберной дуге, остаются сходными в обеих популяциях.

Однако если в водоем с аборигенной популяцией сига вселяется другая популяция со значительными морфологическими и биологическими отличиями, то, несмотря на гибридизацию, стада некоторое время сохраняют признаки предковых форм. Например, при вселении в оз. Севан чудского и ладожского сига произошла их быстрая гибридизация, но родительские формы выщеплялись еще длительное время [33, 30].

В результате морфологического анализа сига-пыжьяна из Додотских озер обнаружены в целом незначительные различия по пластическим признакам между выборками. Наиболее существенно они различаются по признакам плавников, размеру глаза, высоте верхней челюсти, по высоте и толщине тела. На основании выявленных морфологических различий можно выдвинуть предположение о различной подвижности особей исследуемых группировок. Однако близкие значения показателей длины и высоты хвостового стебля говорят о том, что обе популяции не со-

вершают длительных миграций и не проводят длительное время в водотоках.

В выборке сига из Додотских озер зарегистрировано двухпиковое распределение числа прободенных чешуй в боковой линии. Бимодальный характер распределения (см. рис. 3, б) свидетельствует либо о дивергенции сига в пределах водоема, либо о недавнем вселении в эти озера хорошо различающихся по меристическим признакам популяций сига с их последующей гибридизацией. В связи с тем, что оз. Додот расположено на значительной высоте над уровнем моря, в суровых климатических условиях и характеризуется незначительными размерами и руслообразной формой, оно не отличается обилием биотопов. Таким образом, симпатрическое происхождение двух форм сига в Додотских озерах представляется нам маловероятным. Распределение числа чешуй в боковой линии и числа жаберных тычинок на первой жаберной дуге у сига-пыжьяна из Додотских озер может служить доказательством прошлой гибридизации двух или более независимых линий (см. рис. 3, а, в). Сходный характер распределения этих признаков наблюдали в озерах Нойон-Холь и Борзу-Холь, относящихся к бассейну р. Ий-Хем – притоку р. Большой Енисей (см. рис. 3, г, д). Присутствие в нойонской популяции сига-пыжьяна особей как с малым, так и с большим числом жаберных тычинок отмечено не только нами [13], но и в более ранней работе А. Н. Гундризера [14], однако он не приводит подробного описания и гистограмм распределения данного признака. В этих водоемах число жаберных тычинок на первой жаберной дуге и число прободенных чешуй в боковой линии сига существенно изменяются по направлению от верхних озер к нижним, несмотря на то, что расстояние между озерами не превышает 6 км и на реках отсутствуют пороги. Значительное изменение признака (уступ) на небольшом географическом расстоянии Э. Майр однозначно трактует как вторичную гибридизацию, или зону вторичной интерградации [34]. Подобная схема происхождения и расселения в послеледниковый период предложена для американских ряпушек. На основе генетического анализа выявлено одновременное происхождение

ние и существование двух независимых линий, вторичный контакт которых в послеледниковый период привел к значительному перекрытию их ареалов и возникновению вторичной симпатрии [11, 12].

## ВЫВОДЫ

Как озерная, так и озерно-речная популяция сига-пыжьяна из Додотских озер обитают в схожих экологических нишах, на что указывают их морфологические, биологические характеристики и питание. Различия, поддерживающие дифференциацию данных популяций в течение довольно длительного промежутка времени, скорее всего, обусловлены различиями в местах и сроках размножения. Осеннее понижение температуры воды в небольших притоках стимулирует нерест озерно-речных сигов уже в начале сентября, тогда как нерест озерных сигов растянут с октября по январь. Но поскольку нерестилища озерно-речных сигов расположены в приустьевых участках небольших рек, то всегда существует вероятность их посещения некоторым числом производителей из озерной популяции. На основании различий по морфологическим признакам и данных по распределению чешуй в боковой линии сигов из других озер Тоджинской котловины мы полагаем, что в недавнее геологическое время в систему Додотских озер произошло вселение отличной от аборигенной по меристическим признакам популяции сига-пыжьяна, что привело к их гибридизации.

Авторы выражают благодарность за организацию и содействие в проведении полевых работ Н. А. Ченхотьяну, А. Монакову, Н. Б. Мироновой.

Работа выполнена при частичной поддержке интеграционного гранта СО РАН и УРО РАН № 63.

## ЛИТЕРАТУРА

1. Бугаев В. Ф. Об использовании структуры зон сближенных склеритов на чешуе в качестве критерия для идентификации локальных стад нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) в бассейне р. Камчатки // Вопр. ихтиол. 1978. Т. 18, № 5. С. 826–836.
2. Перельгин А. А. Популяционно-генетический анализ европейской ряпушки *Coregonus albula*. Дифференциация мелкой и крупной ряпушки Ладожского озера // Цитология и генетика. 1988. Т. 22, № 1. С. 50–53.
3. Поддубный А. Г., Малинин Л. К. Миграции рыб во внутренних водоемах. М.: Агропромиздат, 1988.
4. Amundsen P.-A., Bohn T., Popova O. A., Staldvik F. J., Reshetnikov Yu. S., Kashulin N. A., Lukin A. A. Ontogenetic niche shifts and resource partitioning in a subarctic piscivore fish guild // Hydrobiologia. 2003. Vol. 497. P. 109–119.
5. Østbye K., Næsje T. F., Bernatchez L., Sandlund O. T., Hindar K., J. Morphological divergence and origin of sympatric populations of European whitefish (*Coregonus lavaretus* L.) in Lake Femund, Norway // J. Evol. Biol. 2004. Vol. 18, N 3. P. 683–702.
6. Østbye K., Amundsen P.-A., Bernatchez L., Klemetsen A., Knudsen R., Kristoffersen R., Næsje T. F., Hindar K. Parallel evolution of ecomorphological traits in the European whitefish *Coregonus lavaretus* (L.) species complex during post glacial times // J. Mol. Ecol. 2006. Vol. 15. P. 3983–4001.
7. Кожов М. М. Становление и пути эволюции фауны озера Байкал // Проблемы эволюции. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1973. Т. 3. С. 5–30.
8. Поддубный А. Г., Халько В. В. Современные представления о локальных стадах (популяциях) у рыб и экологических предпосылках их образования // Структура локальной популяции у пресноводных рыб: тр. Ин-та биол. внутр. вод им. И. Д. Папанина. 1990. Т. 60(63). С. 3–23.
9. Майр Э. Зоологический вид и эволюция. М.: Мир, 1968.
10. Бочкарев Н. А. Популяционная структура сигов Телеецкого озера // Сиб. экол. журн. 2000. № 3. С. 305–313.
11. Turgeon J., Bernatchez L. Clinal variation at microsatellite loci reveals historical secondary intergradation between glacial races of *Coregonus artedii* (Teleostei: Coregoninae) // Evolution. 2001. Vol. 55. P. 2274–2286.
12. Turgeon J., Bernatchez L. Mitochondrial DNA phylogeography of lake cisco (*Coregonus artedii*): evidence supporting extensive secondary contacts between two glacial races // Molec. Ecol. 2001. Vol. 10. P. 987–1001.
13. Бочкарев Н. А., Зуйкова Е. И. Популяционная структура сига-пыжьяна *Coregonus lavaretus pidschian* (Coregonidae) в озерах Тоджинской котловины и в верхнем течении реки Большой Енисей (Республика Тыва) // Зоол. журн. 2009. Т. 88. С. 47–60.
14. Гундризер А. Н. К систематике и экологии сигов Тувинской АССР // Вопр. биологии. 1978. Вып. 24. С. 20–42.
15. Правдин И. Ф. Руководство по изучению рыб. М.: Пищепромиздат, 1966.
16. Васильев А. Г., Фалеев В. И., Галактионов Ю. К. и др. Реализация морфологического разнообразия в природных популяциях млекопитающих. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2004.
17. Фалеев В. И., Галактионов Ю. К. Репродуктивный успех перезимовавших самок водяной полевки (*Arvicola terrestris* L.) различных типов конституции // Докл. АН. 1997. Т. 356. С. 282–284.
18. Ефимов В. М., Ковалева В. Ю. Многомерный анализ биологических данных. Томск: Изд-во Томск. гос. ун-та, 2005.
19. Чугунова Н. И. Руководство по изучению возраста и роста рыб. М.: Изд-во АН СССР, 1959.
20. Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях. М.: Наука, 1974.



21. Яблоков А. В., Ларина Н. И. Введение в фенетику популяций. М.: Высш. шк., 1985.
22. Кузнецов В. А. Распределение нерестилищ и эффективность размножения язя, плотвы и леща в Свиляжском заливе Куйбышевского водохранилища // Зоол. журн. 1969. Т. 48, вып. 4. С. 567–571.
23. Новиков Г. Г., Карпов А. К. Характер адаптаций и структура вида у рыб // Вестн. МГУ. Сер. 16. 1990. № 3. С. 62–68.
24. Поддубный А. Г. Экологическая топография популяций рыб в водохранилищах. Л.: Наука. Ленингр. отделение, 1971.
25. Жохов А. Е., Касьянов А. Н. О возможностях использования паразитов как биологических меток для распознавания экологических морф плотвы *Rutilus rutilus* в Рыбинском водохранилище // Вопр. ихтиол. 1994. Т. 34. С. 657–661.
26. Бочкарев Н. А., Гафина Т. Э. Сравнительная характеристика телецкого сига и сига Правдина из Телецкого озера (Алтайский край) // Сиб. биол. журн. 1993. № 2. С. 64–69.
27. Бочкарев Н. А., Гафина Т. Э. Морфологическая характеристика телецкого сига р. Чульшман // Сиб. экол. журн. 1996. № 2. С. 175–178.
28. Правдин И. Ф. Сиги водоемов Карело-Финской ССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1954.
29. Решетников Ю. С. Экология и систематика сиговых рыб. М.: Наука, 1980.
30. Решетников Ю. С., Слугин И. В., Мамонтова Т. Г. О симпатрических популяциях сига р. Анадырь // Изменчивость рыб пресноводных экосистем. М.: Наука, 1979. С. 113–136.
31. Бочкарев Н. А., Зуйкова Е. И. Морфобиологическая и экологическая дифференциация симпатрических сигов рода *Coregonus* из Телецкого озера // Зоол. журн. 2006. Т. 85. С. 950–958.
32. Шапошникова Г. Х. Сравнительно-морфологическое описание сигов *Coregonus* оз. Севан // Вопр. ихтиол. 1971. Т. 17. С. 575–586.
33. Маилян Р. А. Сиги озера Севан // Тр. Севанск. гидробиол. станции АН АрмССР. 1957. Т. 15. С. 137–195.

## **Population Structure and Possible Routes of Differentiation of Whitefish (*Coregonus lavaretus pidschian*, *Coregonidae*) in Dodot Lakes of the Todzha Depression**

N. A. BOCHKAREV, E. I. ZUYKOVA

*Institute of Systematics and Ecology of Animals SB RAS  
630091, Novosibirsk, Frunze str., 11  
E-mail: ih@eco.nsc.ru*

The population structure of the whitefish in the Dodot lakes (Aldy-Deerlig-Khol' and Usty-Deerlig-Khol') upstream situated of the Khamsara river, the basin of the Bol'shoy Enisey river, was studied. It is demonstrated on the basis of the number of bored scales in the side line that the whitefish *pydschjan Coregonus lavaretus pidschian* (Gmelin) is represented in this water body by two different populations occupying close ecological niches. It was concluded on the basis of the data obtained that this region is the zone of secondary intergradation for the whitefish of *lavaretus* complex.

**Key words:** *Coregonus lavaretus pidschian*, population structure, secondary intergradation.