

УДК 599.322.2; 591.431.4; 591, 543,42

МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ, ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ И ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ПЕСЧАНОЙ ШИРОКОЛОБКИ (*LEOCOTTUS KESSLERII*, COTTIDAE) ИЗ ОЗЕР БАЙКАЛ, АРАХЛЕЙ И ГУСИНОЕ (ЗАБАЙКАЛЬЕ)

© 2024 г. О. Т. Русинек^а, И. Е. Михеев^б, Н. В. Анненкова^{с, д}, А. А. Суханов^б, В. Г. Сиделева^{с, *}

^а Байкальский музей СО РАН, пос. Листвянка, Иркутская область, 664520 Россия

^б Институт природных ресурсов, экологии и криологии СО РАН, Чита, 672002 Россия

^с Зоологический институт РАН, Санкт Петербург, 199034 Россия

^д Институт цитологии РАН, Санкт Петербург, 194064 Россия

*e-mail: vsideleva@gmail.com

Поступила в редакцию 27.09.2023 г.

После доработки 11.03.2024 г.

Принята к публикации 02.04.2024 г.

Изучены локальные формы песчаной широколобки (*Leocottus kesslerii* (Dybowski 1874)), сформировавшиеся в озерах Байкал, Арахлей и Гусиное. Исследования показали существование различий между озерными формами по следующим признакам внешней морфологии. У байкальской формы ширина головы больше длины, у арахлейской и гусиноозерской форм ширина головы меньше ее длины. У байкальской и гусиноозерской форм имеется промежуток между спинными плавниками, у арахлейской формы он отсутствует, спинные плавники соприкасаются друг с другом. У арахлейской формы анальный плавник длинный – 37.4–43.0%, в среднем 39.3% SL, у байкальской формы длина основания А достигает 29.0–34.5%, в среднем 32.9% SL. У байкальской и арахлейской форм на теле присутствуют мелкие и редкие костные шипики, у гусиноозерской формы они крупные и густые. Выявленные различия показывают низкий уровень морфологической обособленности форм. Более значимые различия продемонстрировали экологические показатели: темп роста, спектры питания, особенности размножения и значения абсолютной плодовитости. Различия экологических показателей обусловлены адаптацией форм песчаной широколобки к конкретным условиям озер, в которых они обитают. Изучение генетической дифференциации проведено по контрольному региону мтДНК. Формы песчаной широколобки имели слабую генетическую обособленность. Средние *p*-дистанции между формами *L. kesslerii* варьировали от 0.33 ± 0.12 до $0.51 \pm 0.24\%$. Эти значения генетических дистанций находятся в пределах внутривидовой изменчивости. Полученные данные по морфологической, экологической и генетической дифференциации озерных форм песчаной широколобки показали, что рыбы из озер Байкал, Арахлей и Гусиное принадлежат к номинативному подвиду *Leocottus kesslerii kesslerii*.

Ключевые слова: коттиды, изменчивость, Сибирь

DOI: 10.31857/S0044513424050054, **EDN:** URUEDQ

Cottus kesslerii (песчаная широколобка) описан Б. Дыбовским в 1874 из оз. Байкал (Dybowski, 1874). Позднее, в результате таксономической ревизии этот вид стал относиться к подроду *Leocottus* рода *Paracottus* (Галиев, 1955). Наличие уникальных морфологических признаков (большое число позвонков, длинный анальный плавник) и генетической обособленности позволили повысить статус подрода до уровня рода *Leocottus* (Grachev et al., 1992; Sideleva, 2001). Песчаная широколобка широко распространена в прибрежной зоне оз. Байкал, на участках литорали с песчаными донными отложениями.

Из Байкала этот вид расселился в другие озера его бассейна и ангарские водохранилища (бассейн Енисея) (Тархова, 1962; Карасев, 1987).

В Забайкалье песчаная широколобка входит в состав ихтиофаун озер Арахлей (Забайкальский край) и Гусиное (Бурятия). На основании различий пластических признаков (относительные размеры головы, длины лучей в первом спинном и грудном плавниках, диаметр глаза) в каждом из озер были описаны подвиды *Paracottus kesslerii gussinensis* Tarkhova 1962 (Гусиное оз.) и *Paracottus kesslerii arachlensis* Tarkhova 1962 (оз. Арахлей).

В настоящее время, без дополнительного изучения, эти подвиды предложено рассматривать в качестве синонимов *Leocottus kesslerii* (Kottelat, 2006). Некоторые исследователи считают, что для установления степени дифференциации озерных форм рыб недостаточно использовать только морфологические методы. Это порождает таксономическую неопределенность, затрудняет оценку биоразнообразия и проведение охранных мер для редких популяций и видов. Эти проблемы наблюдались при внесении отдельных форм сигающих рыб в Красную книгу (Red List) Канады (Turgeon et al., 2016).

Исследования озерных форм других рыб (сиговых, хариусовых, центрарховых и анчоусовых) позволили выявить быстрые адаптивные изменения морфологических признаков (включая остеологические). Как правило, изменения затрагивали признаки, связанные с переходом вселенцев на потребление новых пищевых объектов (Гордеева и др., 2008; Zinov'ev, 2005; Vila-Gispert et al., 2007; Xie, 2012; Turgeon et al., 2016).

Наиболее быстрые морфологические изменения происходили у пластичных видов лососевых рыб, вселённых в озера с другими условиями среды обитания. Показано, что у севанской форели-ишхана через 50 лет после плановой акклиматизации в оз. Иссык-Куль произошли значительные изменения в морфологии костей черепа (сошника, язычной, межчелюстной, нижнечелюстной костей и супраэктомоида). Автор статьи Дорофеева (2008) связывала эти изменения с ранним переходом рыб к хищничеству. При этом изменился темп роста рыб, а максимальные размеры (до 89 см) превышали таковые исходной формы – севанской форели. Изменения морфологических признаков выходили за пределы границ вида *Salmo ischchan*. Основываясь только на морфологических и экологических различиях, иссык-кульскую форму ишхана можно ошибочно принять за новый таксон.

Коттоидные рыбы, включая песчаную широколобку, не столь пластичные, как лососевые, но время заселения озер значительно более раннее, чем у акклиматизированных форм. Однако без комплексного исследования, включающего генетические методы, трудно определить степень их обособленности, что также приводит к таксономической неопределенности. В настоящем исследовании для установления степени дифференциации и обособленности форм *L. kesslerii* из озер Байкал, Арахлей и Гусиное применен интегральный подход, включающий морфологические, экологические и молекулярно-генетические методы.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Забайкальские озера удалены от Байкала на следующие минимальные расстояния по прямой линии: Гусиное озеро – на 70 км, Арахлей – на 300 км (рис. 1). Материалом для настоящей работы послужили сборы песчаной широколобки О.Т. Русинек и А.А. Суханова: в Лиственничном заливе оз. Байкал, август 2022 г., 10 экз.; в оз. Арахлей, июнь 2022 г., 20 экз.; в Гусином оз., 10 июня 2022 г., 28 экз. Для отлова рыб использовали донные жаберные сети и сачки. пойманных широколобок для эвтаназии помещали в сосуд с водой и гвоздичным маслом. Затем рыб фиксировали в 96% этаноле.

Для сравнительно-морфологических исследований использованы типовые экземпляры из ихтиологической коллекции Зоологического института РАН (ZIN), Санкт-Петербург, а также фотографии и рентгенограммы синтипа из Британского музея естественной истории (BMNH), Лондон:

Cottus kesslerii, Dybowski, BMNH 1897.7.5.5, синтип.

Paracottus (Leocottus) kessleri arachlensis, ZIN57011, синтипы, 5 экз., оз. Арахлей, западный берег, устье р. Сенная, 22 мая 1957 г. Типовые экземпляры были найдены при разборе старых образцов ЗИН РАН в 2023 г.

Leocottis kesslerii arachlensis, ZIN34220, 1 экз., оз. Арахлей, ст. 48, 14.10.1931, коллектор Т. Винокуров.

Paracottus (Leocottus) kessleri gussinensis, ZIN52232, лектотип, озеро Гусиное, 16–19 июня 1958 г., коллектор Ю.Н. Тархова; ZIN52233, паралектотипы, 9 экз., данные как у лектотипа.

Осевой скелет изучен по цифровым рентгеновским снимкам, сделанным на рентгеновской установке Зоологического института РАН. Для получения трехмерного изображения костей черепа трех форм песчаной широколобки использован микротомограф Neoscan N80 (NEOSCAN BVBA, Бельгия). Использовались следующие настройки: напряжение источника 58 кВ, сила тока 68 мкА, экспозиция камеры 127 мс, фильтр Al 0.25 мм, шаг вращения 0.3°. 3D-реконструкцию по данным томографии проводили с помощью программы Avizo 2019.1 (Thermo Fisher Scientific). Все рентгенографические и томографические исследования выполнены с использованием оборудования ЦКП “Таксон” Зоологического института РАН.

Возраст песчаной широколобки определен по отолитам с использованием методики, разработанной Миной (1967). Индивидуальную абсолютную плодовитость рыб определили по формуле: число икринок в навеске × масса гонад (г) / масса навески (г) (Петлина, 1987). Отолиты для определения возраста и данные по плодовитости песчаной широколобки из оз. Байкал взяты из сборов В.Г. Сиделевой на этом озере в 1973–1975 гг.

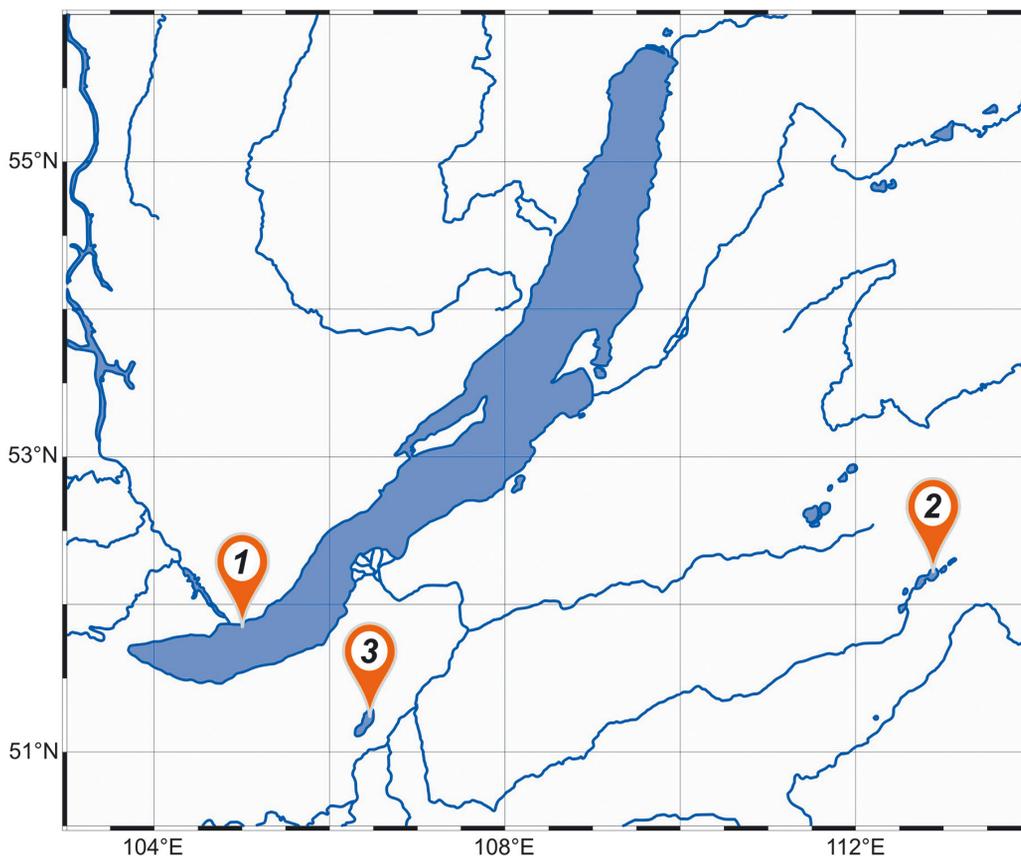


Рис. 1. Карта с обозначением мест поимки песчаной широколобки в озерах: 1 – Байкал, 2 – Арахлей, 3 – Гусиное.

Для изучения питания коттоидных рыб использован метод индивидуального сбора и обработки материала (Ильмаст и др., 2015). Проводили общепринятый биологический анализ каждой рыбы и исследовали содержимое желудков. Из полученных данных определяли частоту встречаемости отдельных пищевых объектов. Весовым методом, на основе определения массы отдельных компонентов пищи, вычисляли долю (%) каждого компонента от массы всего пищевого комка.

Для изучения генетической дифференциации в качестве генетического маркера выбран контрольный регион (CR) митохондриальной ДНК. Этот маркер успешно используется при молекулярно-генетических исследованиях коттоидных рыб (Yokoyama et al., 2008; Sideleva et al., 2022). Для молекулярно-генетического анализа мтДНК использованы образцы тканей особей *L. kesslerii* из трех локалитетов (озер Байкал, Гусиное и Арахлей), по 5 экз. в каждом. Кроме того, использованы доступные последовательности из GenBank NCBI.

Для выделения ДНК использовались фрагменты плавников (100–200 мг), фиксированных

в 96%-ном этаноле. Выделение проводилось с помощью набора QIAamp DNA Mini Kit (Qiagen, Германия). Полная последовательность контрольного региона (CR) мтДНК была амплифицирована с использованием праймеров L16638 и H1122 (Kocher et al., 1989). В результате ПЦР были получены ампликоны размером ~1000 п.н., которые включали фрагменты фланкирующих генов тРНК. Амплификацию проводили с помощью BioRad C1000 Touch в реакционном объеме 15 мкл, содержащем: 1× буфер, 1.5 мкМ MgCl₂, 10 мкМ каждого праймера, 0.2 мкМ каждого dNTP, 1 мкл раствора матричной ДНК и 1 ЕД полимеразы HS Taq (Евроген, Москва). Использовалась следующая программа ПЦР: 3 мин начальной денатурации при 95 °С, затем 35 циклов денатурации при 95 °С в течение 20 с, отжиг праймеров при 59.2 °С в течение 1 мин, элонгация ДНК при 72 °С в течение 60 с, финальный этап элонгации при 72 °С в течение 10 мин. Секвенирование амплифицированных фрагментов проводилось с помощью MegaBACE1000 DNA Analysis System (Amersham Biosciences) на базе ООО «Бигль» (Санкт-Петербург). Выделение и амплификация ДНК выполнены на оборудовании лаборатории ихтиологии Зоологического института РАН.

Выравнивание нуклеотидных последовательностей CR выполнялось с помощью программы Geneious Prime 2021.1.1 (Kearse et al., 2012). Идентификация уникальных гаплотипов проводилась с использованием DnaSP v6.12.03 (Rozas et al., 2017). С помощью алгоритма, реализованного в DnaSP v6.12.03, рассчитаны следующие показатели: среднее число нуклеотидных замен, гаплотипическое разнообразие (Hd) и нуклеотидное разнообразие (π). Парные генетические p -дистанции между разными популяциями были рассчитаны с использованием программы MEGA X (Kumar et al., 2018). Для визуализации генетических взаимоотношений между *L. kesslerii* из трех озер (Байкал, Арахлей и Гусиное) построена сеть гаплотипов контрольного региона мтДНК с использованием алгоритма TCS, реализованного в PopART 1.7 (Clement et al., 2002).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Песчаная широколобка, озеро Байкал

Морфологические особенности. Среди признаков внешней морфологии песчаной широколобки следует отметить следующие: удлиненное туловище, которое значительно сужается в каудальной части; широкую голову (ширина больше длины); межжаберный промежуток с поперечной складкой; голую кожу на туловище, редкие

и мелкие шипики под грудными плавниками; небольшой (3.9–5.2%, в среднем 4.6% SL) промежуток между спинными плавниками; длинный анальный плавник, имеющий 20–22 лучей; длинный туловищный канал сейсмочувствительной системы, который доходит до лучей хвостового плавника или заходит на них и содержит 37–40 мелких пор.

В позвоночнике 38–39 позвонков (у синтипа 38), из них 11 туловищных и 27–28 хвостовых (у синтипа 27), 3 пары плевроальных ребер. Число лучей в плавниках: D1 8, D2 19, A 21–22, C 12–13, из них 8–9 ветвистых лучей. У синтипа: D1 8, D2 18, A 20, C 12, из них 8 ветвистых. Между D1 и D2 имеется 2 свободных интердуральных птеригофора (рис. 2B).

Экологические особенности. Имеется стадия пелагической личинки. Вылупившиеся личинки мелкие, их длина 5.2–5.4 мм (Черняев, 1977). Они имеют верхний рот и активно двигаются в поверхностных слоях воды. Спустя 65 суток у мальков появляется нижний рот, их длина увеличивается до 23–25 мм. Рыбки оседают на дно и переходят к донному образу жизни.

Растет песчаная широколобка довольно медленно. В возрасте 1+ рыбы имеют длину (TL) 34–50 мм, в среднем 36.1 мм (табл. 1). Такой разброс данных вызван другим темпом роста особей разного пола, самцы растут быстрее самок. В возрасте 4+ различия в SL разных полов

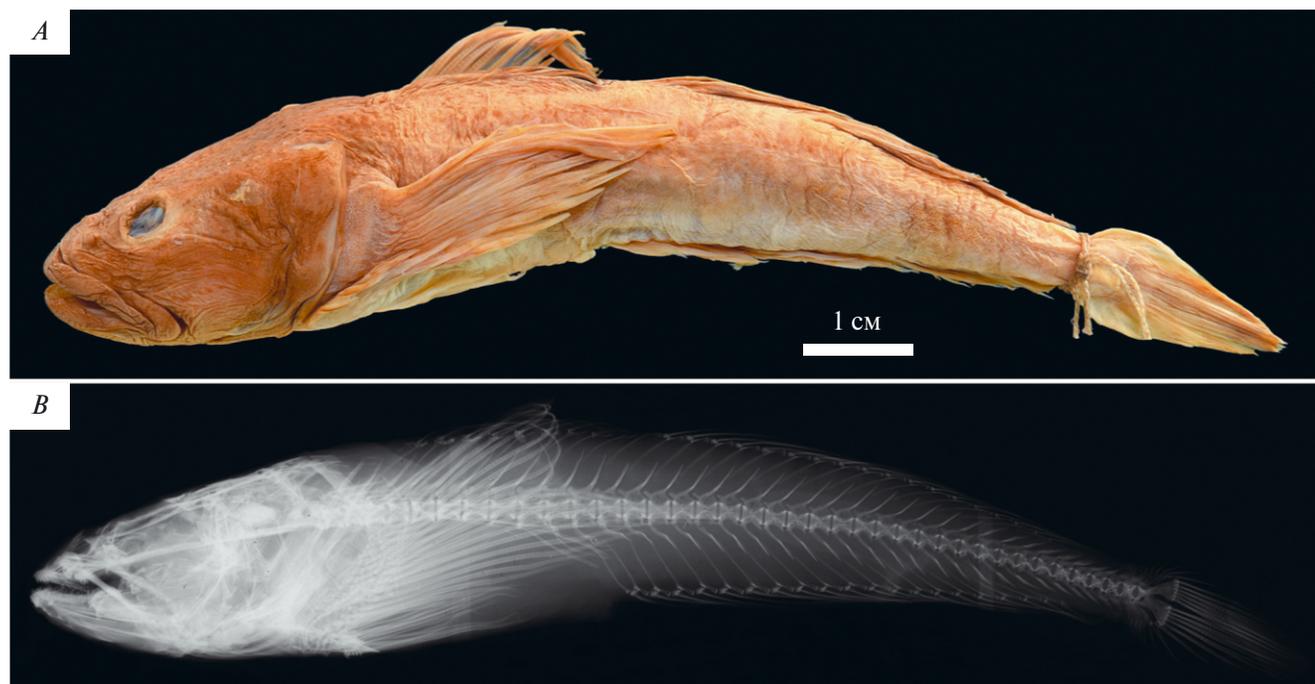


Рис. 2. *Cottus kesslerii* Dybowsky (современное название *Leocottus kesslerii*) – синтип (BMNH 1897.7.5.5), оз. Байкал. А – общий вид, фотография; В – осевой скелет, рентгенограмма.

Таблица 1. Стандартная длина (мм) разновозрастных самок из озер Байкал и Арахлей

Озеро	1+	2+	3+	4+	5+
Байкал	$\frac{34-50}{40.2}$	$\frac{45-100}{58.3}$	$\frac{53-110}{83.6}$	$\frac{85-118}{96.9}$	$\frac{102-106}{104.3}$
Арахлей*	$\frac{58-75}{71.5}$	$\frac{88-107}{94.2}$	$\frac{95-113}{106.9}$	$\frac{100-122}{117.7}$	$\frac{114-138}{127.2}$

Примечания. В числителе – пределы варьирования, в знаменателе – среднее значение.

*Данные: Карасев, 1987.

Таблица 2. Количество икринок у самок песчаной широколобки из трех изученных озер

Озеро	Длина (SL), мм					
	45–55	56–65	66–75	76–85	86–95	96–105
Байкал	$\frac{1182-2290}{1810}$ $n = 10$	$\frac{1570-3870}{2480}$ $n = 13$	$\frac{3040-4550}{3550}$ $n = 23$	$\frac{3560-7160}{5380}$ $n = 23$	$\frac{3440-9450}{6000}$ $n = 24$	$\frac{7500-8200}{7780}$ $n = 3$
Арахлей			$\frac{1750-1995}{1875}$ $n = 2$	$\frac{2080-4170}{2670}$ $n = 4$	$\frac{2590-3480}{2960}$ $n = 3$	$\frac{2580}{n = 1}$
Гусиное					$\frac{1220}{n = 1}$	

Примечания. Над чертой – пределы варьирования, под чертой – среднее значение. n – число экземпляров.

более значительны: самцы имеют среднюю длину 111.1 мм, самки – 96.9 мм; максимальные размеры самцов достигают 129 мм, самок – 118 мм.

В диете взрослых особей из южной части озера Байкал (мыс Березовый) в 2000–2003 гг. доминировали амфиподы; они составляли более 79% массы пищевого комка (Толмачева, 2008). Таксономический состав амфипод, обнаруженных в пище, представлен 28 видами и подвидами. По массе в пищевом комке преобладали 2 вида (*Crypturopus rugosus* и *Micruropus litoralis*), а их вклад составил 22% общей массы всех видов рачков. Кроме амфипод, в пище встречались личинки хирономид и ручейников, а также моллюски. У крупных особей в желудках отмечена рыбная пища – молодь желтокрылки (*Cottocomephorus grewingkii*). Ее доля достигала 18% от общей массы пищевого комка (Толмачева, 2008).

Созревание самок байкальской песчаной широколобки начиналось в возрасте 2+, при стандартной длине 46–51 мм. Рыбы такого размера имели абсолютную плодовитость 1180–1510 икринок. В нерестовом стаде доминировали самки возрастом 3+ – 4+, длиной 66–95 мм (табл. 2). Абсолютная плодовитость самок байкальской песчаной широколобки этих размеров варьировала от 3000 до 9460 икринок.

Наибольшие значения плодовитости (9460 икринок) обнаружены нами у особи длиной (SL) 91 мм. По данным Черняева (1977),

максимальная плодовитость байкальской формы достигала 10531 икринки. Икринки мелкие; их диаметр всего 0.8–0.9 мм. Икру самки откладывали на нижнюю поверхность неподвижных валунов, на глубине 0.4–4.5 м. Придонные слои воды в период нереста прогревались до температуры 6.3–7.8°C (Черняев, 1977). Один самец нерестился с одной или несколькими самками. По нашим данным, в одном гнезде встречалось от одной до 13 кладок. Подавляющее число гнезд (55%) содержали 2–3 кладки. Эмбриональное развитие продолжалось около 20 сут при температуре воды 14°C (Черняев, 1977). Нерест у байкальской песчаной широколобки проходит в конкурентной борьбе за нерестовый субстрат с другими коттоидными рыбами. Этот субстрат представляет собой валуны размерами 30×40 см и более, под которыми последовательно могут проявляться все фазы нерестового поведения, выметывания и оплодотворения икры, а также охрана ее самцом. Для откладывания икры особи некоторых видов (каменная и песчаная широколобки, майская нерестовая генерация желтокрылки) в одно время мигрируют на каменистые участки литорали озера. Все указанные виды используются в качестве нерестового субстрата наиболее крупные валуны. За пригодные для создания гнезда камни, сражаются нерестящиеся самцы. Побеждают сильные особи, и таким образом проявляется действие полового отбора. Иногда на нижнюю поверхность одного валуна выметывают икру самки разных видов. Образуются смешанные гнезда,

в них присутствуют кладки двух, а иногда даже трех видов широколобок (Коряков, 1972; Munehara et al., 2002). Такие гнезда сторожит физически сильный самец одного из видов. Половой отбор в пользу самцов больших размеров позволяет им передать свой генный материал большему числу самок. После нереста и вылупления личинок прибрежные виды байкальских коттоидных рыб распределяются по разным глубинам и биотопам, а конкурентная борьба между ними минимизируется. Эти особенности размножения характерны только для песчаной широколобки в оз. Байкал. В фаунах озер Арахлей и Гусиное присутствуют только по одному виду коттоидных рыб, поэтому межвидовая конкуренция в период нереста исключена.

Песчаная широколобка, озеро Арахлей

Морфологические особенности. По внешним морфологическим признакам арахлейская песчаная широколобка сходна с байкальской. Отличия отмечены по следующим морфологическим признакам. У арахлейской формы ширина головы меньше ее длины. Спинные плавники соприкасаются друг с другом, промежуток между ними у арахлейской формы отсутствует (рис. 3А). Анальный плавник длинный. Его основание 37.4–43%, в среднем 39.3% SL, в то время как у байкальской формы длина основания

А достигает 29.0–34.5%, в среднем 32.9% SL. Проведенный нами сравнительный анализ этого признака у двух форм с использованием теста Манна–Уитни показал значимые различия ($p < 0.05$).

В позвоночнике арахлейской широколобки 38–39 позвонков, из них 10–11 туловищных и 27–28 хвостовых, 3 пары плевральных ребер. Между птеригофорами D1 и D2 имеются два интердорсальных птеригофора. Число лучей в плавниках: D1 8, D2 18–19, А 20–21, С 12–13, из них 8–9 ветвистых лучей. Эти значения сходны с таковыми у осевого скелета байкальской формы (рис. 2В).

Экологические особенности. Сравнительный анализ темпов роста песчаной широколобки из озер Байкал и Арахлей показал, что в младших возрастных группах самки арахлейской песчаной широколобки росли в 1.5–2 раза быстрее, чем самки байкальской (табл. 1). Так, в возрасте 1+ средняя длина арахлейской молоди составила 71.8 мм, в то время как длина байкальской достигала всего 36.1 мм. В старших возрастных группах, после полового созревания, рост у обеих форм замедлялся и заметно сокращалась разница в темпах роста. Так, различия в средней длине рыб возраста 3+ составили около 1.3 раза, а в возрасте 4+ – всего 1.1 раза. Максимальные размеры у арахлейской широколобки превышали таковые у байкальской. Наибольшая

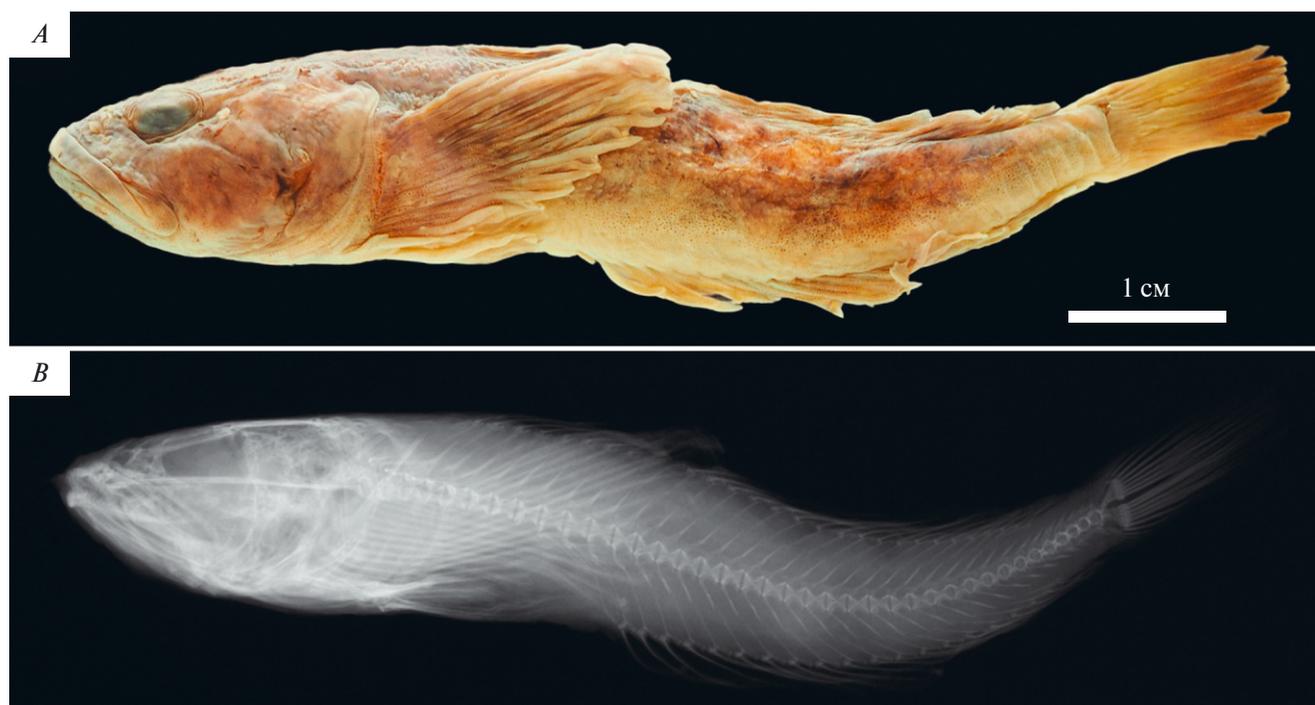


Рис. 3. *Paracottus (Leocottus) kessleri arachlensis* Tarchova 1962 (современное название *Leocottus kesslerii*) – неотип (ZIN34220), озеро Арахлей, западный берег, устье реки Сенная. А – общий вид, фотография; В – осевой скелет, рентгенограмма.

стандартная длина самцов из оз. Арахлей достигала 140 мм, самок — 138 мм (Карасев, 1987).

Состав пищи у арахлейской широколобки в летний сезон кардинально отличался от такового у байкальской формы. В пищевом комке арахлейских рыб доминировали личинки следующих водных насекомых: стрекоз — 37.6% массы пищи, поденок — 18.9%, хирономид — 11.1%. В период нереста и охраны икры самцами в пище всегда встречалась икра своего вида (20.7% массы) (Кузьмич, 1963). В качестве второстепенных компонентов в состав пищевого комка входили: озерный гаммарус, макрофиты, воздушные насекомые, водные клещи и низшие ракообразные.

В бентосе оз. Арахлей и пище арахлейской песчаной широколобки преобладали личинки насекомых. Так, численность личинок поденок (*Caenis laetea*) на песчаных грунтах прибрежной зоны озера доходила до 2960 экз./м² (Матафонов, 2023). Поэтому они входили в число доминирующих пищевых объектов, составляя почти 19% массы. В периоды всплесков численности озерного гаммаруса (*Gammarus lacustris*) его доля достигала 100% массы пищевого комка (Карасев, 1987; Горлачева, 2013).

Нерест песчаной широколобки в оз. Арахлей происходит в конце мая — начале июня, на глубине 0.1–1.5 м, при температуре воды у дна 4.3–6.1°C. В литорали озера наблюдается дефицит валунов и другого твердого субстрата, поэтому для приклеивания икры используются пустые раковины крупных двухстворчатых моллюсков и куски древесины.

Две самые маленькие самки со зрелой икрой, которых нам удалось отловить, имели стандартную длину 72 мм и плодовитость 1750 и 1995 икринок диаметром 0.8–0.9 мм. Согласно нашим данным, максимальная плодовитость арахлейской песчаной широколобки достигала 4170 икринок при длине рыбы 84 мм. В основном плодовитость арахлейских широколобок длиной 76–85 мм варьировала в пределах 2080–4170 икринок (в среднем 2680) (табл. 2). У байкальской песчаной широколобки одноразмерные самки имели абсолютную плодовитость 3560–7160 икринок (в среднем 5380), что в 2 раза больше, чем у арахлейской формы. При этом диаметр икринок был одинаков и составлял 0.8–0.9 мм. Эмбриональное развитие у арахлейских особей при сходных температурах воды продолжалось 20–25 сут (Карасев, 1987), что сопоставимо со сроками развития байкальской формы.

Песчаная широколобка, Гусиное озеро

Морфологические особенности. Песчаная широколобка из этого озера имеет удлиненное туловище, на котором присутствуют многочисленные костные шипики, в то время как у двух других изученных форм шипики редкие и очень мелкие. В осевом скелете гусиноозерской формы общее число позвонков 38–40, из них туловищных 11–12, что равно числу позвонков у арахлейской и байкальской форм или на один-два позвонка больше, чем у них (11–12 против 10–11) (рис. 4B).

Экологические особенности. Гусиноозерская песчаная широколобка характеризуется

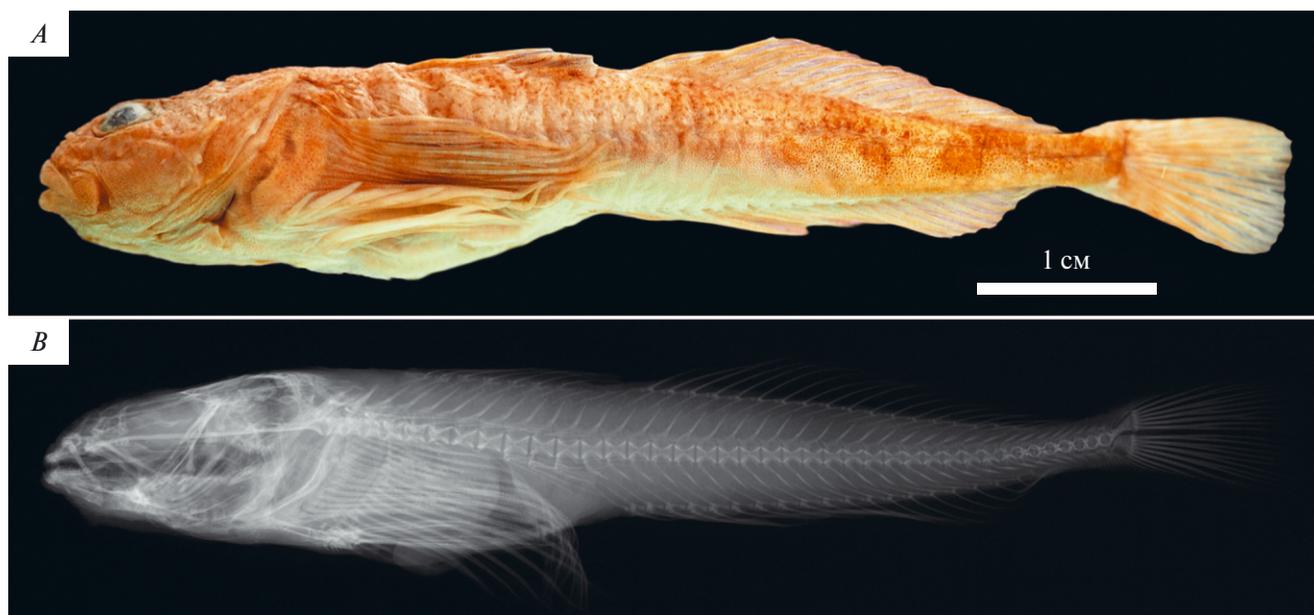


Рис. 4. *Paracottus (Leocottus) kessleri gussinensis* Tarchova 1962 (современное название *Leocottus kesslerii*) — лектотип (ZIN52232), Гусиное озеро. А — общий вид, фотография; В — осевой скелет, рентгенограмма.

низким темпом роста, особенно в старших возрастных группах (табл. 1). Рыбы отстают в росте от байкальской и арахлейской форм. Так, байкальская песчаная широколобка в возрасте 4+ имела среднюю SL 104.4 мм, в то время как широколобка такого же возраста из Гусино оз. – всего 86.7 мм.

Пищевой спектр у изученных нами рыб из Гусино оз., собранных в июне, состоял из 5 групп гидробионтов. Наиболее часто (60% встречаемости) в пищевом комке присутствовала оплодотворенная икра своего вида. Ее количество в одном желудке варьировало от 5 до 137 икринок. По массе в пищевом комке взрослых рыб доминировали гаммариды (56.8%); икра составляла 27.4%, нематоды – 7.5%, хирономиды – 4.3%, падавшие в воду воздушные насекомые – 4% массы.

Гусиное оз. испытывает мощное антропогенное воздействие. Его используют в качестве водоема-охладителя ГРЭС. Также на нем функционирует карповое садковое хозяйство. Эти два фактора способствуют образованию зарослевых биотопов, которые избегает песчаная широколобка (Базова, 2004). Кроме этого, в 80-х годах прошлого века рыбаки, использовавшие амфипод в качестве прикормки, вселили в Гусиное оз. два байкальских вида. Поэтому в настоящее время в озере насчитывается три вида амфипод: один аборигенный (*G. lacustris*) и два байкальских вселенца (*Gmelinoides fasciatus* и *Micruropus wohlii*). В прибрежной зоне озера доминируют *G. lacustris* и *G. fasciatus*, причем вид-вселенец постепенно вытесняет аборигена.

На песчаных грунтах, которые предпочитает песчаная широколобка, в бентосном сообществе доминирует *Micruropus wohlii*; его доля составляла 43% общей численности и 56% биомассы. Общая численность и биомасса бентосных беспозвоночных на песчаных биотопах составили 1360 экз./м² и 2.33 г/м². Это в 10 раз меньше, чем средняя биомасса бентоса, рассчитанная для всей акватории Гусино оз. (23.6 г/м²) (Базова, 2004). Байкальские амфиподы-вселенцы доминировали в пище песчаной широколобки Гусино оз.

Половая зрелость у самок гусиноозерской формы наступала в четырехлетнем возрасте. За несколько лет исследований О.Т. Русинек удалось отловить одну половозрелую самку со стандартной длиной 90 мм; ее плодовитость составила 1220 икринок со средним диаметром 0.88 мм. Такое количество икринок в 2.3 раза меньше, чем у одноразмерной песчаной широколобки из оз. Арахлей и в 5 раз меньше, чем у байкальской формы (табл. 2). Полученные различия в количестве икринок объяснить сложно; диаметр икры сопоставим с таковым у байкальской и арахлейской широколобок, но сами гонады были маленькими (к сожалению, в полевых условиях их взвесить не удалось).

Генетическое разнообразие песчаной широколобки

Участок контрольного региона (CR) мтДНК расщифрован для 15 представителей вида *L. kesslerii*, обитающих в озерах Байкал, Арахлей и Гусиное. Дополнительно в анализ включены две последовательности CR байкальской *L. kesslerii*, полученные ранее (Kontula et al., 2003; Yokoyama, Goto, 2005).

Длина данного участка у *L. kesslerii* составила 856 нуклеотидов. В структуре CR обнаружены все три стандартных консервативных домена, присутствующих у рыб: extended terminal associated sequences (ETAS), центральный домен и блок консервативных последовательностей (CSB).

На основе проанализированных последовательностей определены восемь гаплотипов (LK1–LK8), содержащих 8 полиморфных позиций, из которых 6 являются парсимонийно информативными и 2 – синглтонами (рис. 5). Наиболее высокий уровень генетического разнообразия наблюдался у байкальской песчаной широколобки: анализ семи особей выявил шесть разных гаплотипов. Скорее всего, более глубокий анализ байкальской широколобки может показать еще более высокое разнообразие. Особи *L. kesslerii* из оз. Арахлей были представлены гаплотипом LK3, присутствовавшим и в байкальской популяции, а также двумя уникальными гаплотипами (LK7 и LK8). Все пять изученных экземпляров *L. kesslerii* из Гусино оз. относились к одному гаплотипу (LK6), выявленному и в оз. Байкал. В целом, нуклеотидное разнообразие в исследованном участке ДНК оказалось крайне низким ($\pi = 0.0036 \pm 0.0004$), при этом гаплотипическое разнообразие песчаной широколобки относительно высоко ($Hd = 0.860 \pm 0.066$).

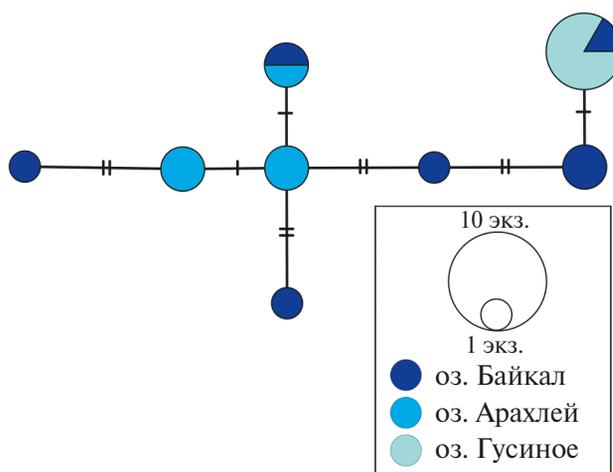


Рис. 5. Сеть гаплотипов контрольного региона (CR) мтДНК для *L. kesslerii* из озер Байкал, Арахлей и Гусиное.

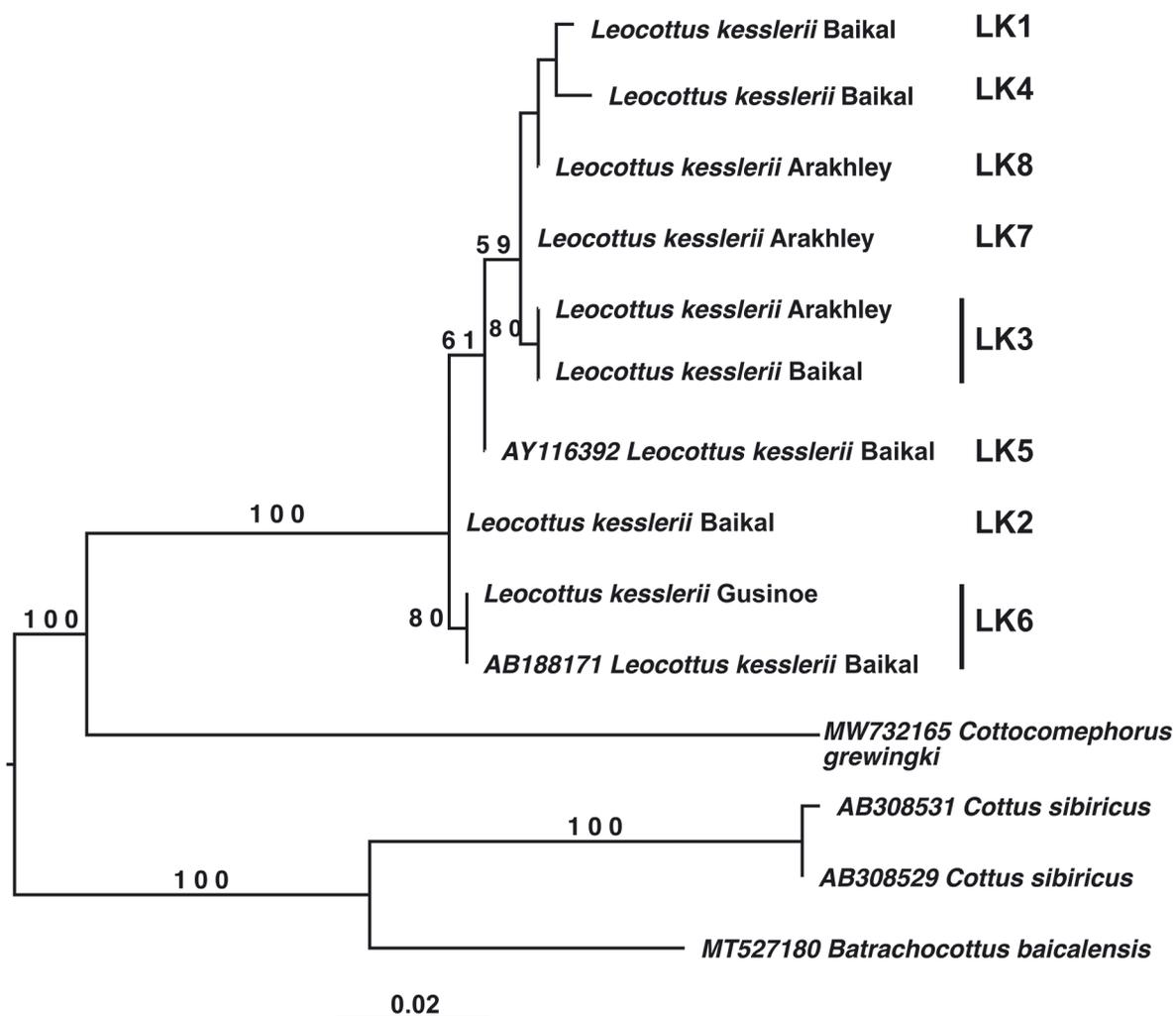


Рис. 6. Филогенетическое дерево последовательностей CR мтДНК, сконструированное методом максимального правдоподобия. Показаны бутстреп-поддержки более 50%. Последовательности ДНК для гаплотипов *L. kesslerii*, обнаруженных в разных озерах, включены в анализ.

Гаплотипическое разнообразие в пределах байкальской формы *L. kesslerii*, вероятно, возникло и формировалось под воздействием нескольких факторов среды. Их влияние было достаточно значительным, чтобы вызвать быстрое появление большого числа гаплотипов.

Согласно полученным нами данным, байкальская популяция *L. kesslerii* имеет наиболее сложную гаплотипическую структуру и обитает в Байкале дольше, чем в двух других исследованных озерах. По-видимому, в более позднее время отдельные байкальские гаплотипы попали в два других озера. Наличие всего одного гаплотипа на основе весьма варибельного молекулярного маркера в Гусином оз. свидетельствует о его недавнем заселении данным видом. Это согласуется с очень молодым возрастом Гусинового оз.: современные очертания

водоем приобрел в 18 веке, после Цаганского землетрясения, когда появился сток р. Баян-Гол в р. Селенга (Ламакин, 1961).

На филогенетическом дереве (рис. 6) уникальные гаплотипы из оз. Арахлей перемешаны с байкальскими и не образуют отдельной клады. Только байкальский гаплотип LK6, населяющий также Гусиное оз., обособлен от других последовательностей ДНК с достаточной степенью надежности (рис. 6).

Дифференциация трех озерных форм *L. kesslerii*

Среди трех изученных форм песчаной широколобки исходной следует считать байкальскую *L. kesslerii*. Эта форма адаптирована к озерным условиям и весь ее жизненный цикл, включая размножение, проходит в оз. Байкал (Талиев, 1955).

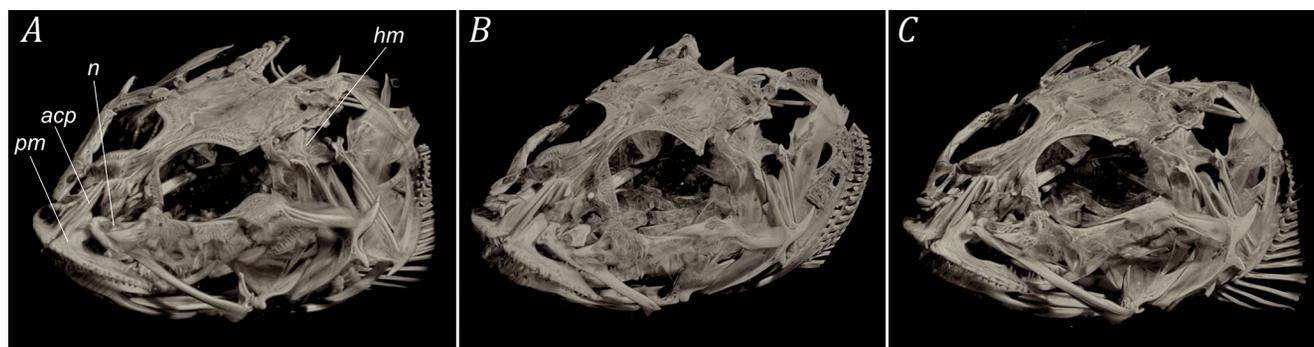


Рис. 7. Томограммы головы особей *L. kesslerii* из трех озер: *A* – Байкал, *B* – Арахлей, *C* – Гусиное. Обозначения костей (по: Yabe, 1985): *pm* – предчелюстная кость, *acp* – восходящий отросток предчелюстной кости, *n* – носовая кость, *hm* – гиомандибула.

Среди изученных озер Байкал является наиболее древним; его геологический возраст составляет десятки миллионов лет (25–30 млн). Оз. Арахлей значительно моложе; его геологический возраст оценивается в 1–1.5 тыс. лет. Возраст Гусино о. определяется в несколько сотен лет (Лемакин, 1961; Логачев, Шерман, 1976; Птицын и др., 2014). Согласно результатам молекулярно-генетических исследований, байкальская популяция *L. kesslerii* имеет наибольшее гаплотипическое разнообразие и обитает в Байкале дольше, чем формы этого вида в двух других озерах. Это свидетельствует в пользу того, что отдельные гаплотипы попали в два других озера из оз. Байкал.

Отличия по внешним морфологическим признакам арахлейской и гусиноозерской форм от байкальской формы невелики. У арахлейской формы длина головы больше ее ширины; между спинными плавниками отсутствует промежуток, плавники соприкасаются друг с другом. К наиболее значимым морфологическим отличиям гусиноозерской формы относятся низкое туловище и наличие крупных многочисленных шипиков на нем.

Значимых различий в строении костей черепа между байкальской, арахлейской и гусиноозерской формами не обнаружено (рис. 7). Лишь небольшие различия в размерах и форме выявлены в строении носовой кости, восходящего отростка предчелюстной кости, гиомандибулы (рис. 7).

Различия по внешнеморфологическим и остеологическим признакам показали малую степень морфологической обособленности каждой из трех изученных форм. Выявленные изменения признаков не выходят за рамки изменчивости одного вида.

Экологические и репродуктивные особенности озерных форм выражены более существенно, чем морфологические. Изменения биологических характеристик отмечены для темпов роста, спектра питания, возраста созревания и показателей

абсолютной плодовитости. Как известно из литературных источников, темпы роста у расселившихся форм часто превышают таковые у исходной формы (Гордеева и др., 2008; Дорофеева, 2008; Zinov'ev, 2005; Vila-Gispert et al., 2007; Xie, 2012; Turgeon et al., 2016). Эту закономерность мы пытались проследить у песчаной широколобki. В условиях оз. Арахлей песчаная широколобка имела темп роста, превышающий таковой в двух других озерах. В возрасте 2+ среднее значение стандартной длины достигало 94.7 мм, в то время как в Гусином оз. – 61.6 мм, Байкале – 59.3 мм.

Все изученные формы песчаной широколобki занимают в озерах сходные экологические ниши. Спектр питания песчаной широколобki широк по составу потребляемых кормовых организмов и динамичен по их соотношению. Однако в пищевом комке преобладают обычно 2–3 группы гидробионтов, остальные встречаются редко. К одинаковым для всех форм песчаной широколобki пищевым объектам в летний сезон относятся амфиподы, хирономиды и оплодотворенная икра собственного вида (рис. 8). Расхождения в спектрах питания песчаной широколобki обусловлены особенностями зообентосных сообществ разных озер (Попков и др., 2008). Летом в зообентосе оз. Арахлей доминировали личинки водных насекомых, что прослеживалось в их преобладании в диете арахлейской широколобki. В зообентосе оз. Байкал супердоминантами являлись амфиподы и олигохеты. При этом амфиподы всегда преобладали в пище байкальской песчаной широколобki, а олигохеты в пищевом комке отсутствовали или встречались единично (Базикалова, Вилисова, 1959; Толмачева, 2013). Помимо донных беспозвоночных, в рацион взрослых особей байкальской песчаной широколобki входила молодь других видов коттоидных рыб (Толмачева, 2008). Поскольку в фауне озер Арахлей и Гусиное, помимо песчаной широколобki, других видов

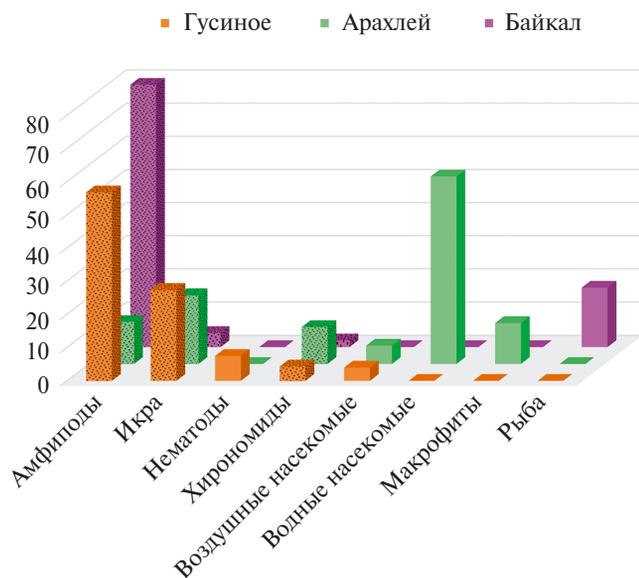


Рис. 8. Спектр пищевых объектов, потребляемых разными формами *L. kesslerii* из озер Байкал, Арахлей и Гусиное в летний период (в процентах от массы пищи). Точками выделены объекты, которые потребляются песчаной широколобкой во всех изученных озерах.

Cottoidei нет, в диетах арахлейской и гусиноозерской форм рыба отсутствовала.

Присутствие в рационе у взрослых особей песчаной широколобкой рыбной пищи отличает байкальскую широколобку от двух других озерных форм. Тем не менее темп роста у *L. kesslerii* из оз. Байкал наиболее медленный. Вероятно, у песчаной широколобки нет прямой зависимости темпа роста от спектра питания.

Процесс размножения байкальской формы песчаной широколобки отличается от двух других форм. Её размножение проходит в конкурентной борьбе с другими видами Cottoidei за обладание субстратом на нерестилищах для создания гнезд, икрометания и развития икры. В двух других озерах конкурентные отношения отсутствуют, но наблюдается дефицит каменистого материала в литоральной зоне. Для икрометания здесь используется любой твердый субстрат, поэтому вероятность гибели икры в период эмбриогенеза выше, чем у байкальской формы. У песчаной широколобки из оз. Байкал значительно (в 2–4 раза) выше максимальная и средняя плодовитость, чем у одноразмерных самок арахлейской и гусиноозерской форм.

На сиговых рыбах было показано, что на изменение условий обитания рыба часто реагирует изменением плодовитости (Тяптиргянов, 2002). При этом значения абсолютной плодовитости арахлейской

и гусиноозерской форм находятся в пределах диапазона “видовой плодовитости” — термин С.А. Северцова (1941) — байкальской формы.

Выявленные морфологические и биологические особенности дают основание утверждать, что в озерах сформировались новые формы, которые были ранее описаны как самостоятельные подвиды. Однако морфологическая и биологическая обособленность озерных форм песчаной широколобки не поддерживаются молекулярно-генетическими данными. Средние *p*-дистанции между формами *L. kesslerii* из трех озер имели низкие значения, варьирувавшие в пределах от 0.33 ± 0.12 до $0.51 \pm 0.24\%$. Сходный уровень генетических различий выявлен между шестью байкальскими гаплотипами (*p*-дистанции $0.45 \pm 0.16\%$). Такие значения генетических дистанций находятся в пределах внутривидовой изменчивости.

Таким образом, полученные данные по морфологической, биологической и генетической дифференциации озерных форм песчаной широколобки показали, что рыбы из озер Арахлей и Гусиное принадлежат к номинативному виду *Leocottus kesslerii kesslerii* (Dybowski 1874).

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарят З.В. Жидкова (ЗИН РАН) за помощь в выполнении молекулярно-генетических исследований. Мы признательны куратору ихтиологической коллекции Британского Музея Естественной истории Джеймсу Маклейну за фотографию и рентгенограмму синтипа *Cottus kesslerii*.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена в рамках гранта РФФ № 23-24-00406.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Экспериментальные протоколы были одобрены Комиссией по биоэтике Зоологического института Российской Академии Наук (Заключение № 1-1/25-06-2024).

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы данной работы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Базикалова А.Я., Вилисова И.К., 1959. Питание бентосоядных рыб Малого моря // Труды Байкальской лимнологической станции АН СССР. Т. 17. С. 106–138.
- Базова Н.В., 2004. Пространственно-временное распределение зообентоса р. Селенга и оз. Гусиное. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Улан-Удэ. 21 с.

- Гордеева Н.В., Карманова О.Г., Шитова М.В., 2008. Генетическая и морфоэкологическая характеристика пеляди *Coregonus pelad*, акклиматизированной в озерах Тувы // Вопросы ихтиологии. Т. 48. № 5. С. 601–610.
- Горлачева Е.П., 2013. Арахлейская песчаная широколобка (*Leocottus kesslerii arachlensis* Tarchova, 1962) // Иванов-Арахлейские озера на рубеже веков (состояние и динамика). Новосибирск: Наука. С. 238–241.
- Дорофеева Е.А., 2008. Морфологические особенности озерных форм лососевых рыб родов *Salmo* и *Oncorhynchus* (Pisces: Salmonidae) // Труды Зоологического института РАН. Т. 312. № 1/2. С. 114–126.
- Ильмаст Н.В., Савосин Д.С., Кучко Я.А., 2015. Питание рыб. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ. 17 с.
- Карасев Г.Л., 1987. Рыбы Забайкалья. Новосибирск: Наука. 296 с.
- Коряков Е.А., 1972. Пелагические бычковые Байкала. М.: Наука. 156 с.
- Кузьмич В.Н., 1963. Некоторые материалы по питанию песчаной широколобки в озере Арахлей в летний период // Ученые записки ЧГПИ. № 10. С. 98–99.
- Ламакин В.В., 1961. Старинная рукописная карта Селенги и Гусиного озера и история вопроса о его происхождении // История геолого-географических наук. Вып. 2. С. 277–289.
- Логачев Н.А., Шерман С.И., 1976. Основные проблемы рифтогенеза // Геотектоника. № 3. С. 124–126.
- Матафонов П.В., 2023. Таксономический состав и разнообразие бентосных беспозвоночных озера Арейского // Амурский зоологический журнал. Т. 16. № 3. С. 533–548.
- Мина М.В., 1967. Отолит как регистрирующая структура. М.: Изд-во МГУ. 13 с.
- Петлина А.П., 1987. Определение плодовитости и стадий зрелости рыб. Томск: Изд-во Томского государственного университета. 109 с.
- Попков В.К., Попков А.И., Рузанова Л.А., 2008. Особенности экологии леща *Aramis brama* (L.) и последствия его акклиматизации в бассейне Средней Оби // Вестник Томского государственного университета. № 306. С. 154–157.
- Птицын А.Б., Чу Г., Дарьин А.В., Замана Л.В., Калугин И.А., Решетова С.А., 2014. Скорость седиментогенеза в озере Арахлей по радиогеохимическим и палинологическим данным (Центральное Забайкалье) // Геология и геофизика. Т. 55. № 3. С. 473–480.
- Северцов А., 1941. Динамика населения и приспособительная эволюция животных. М.-Л.: Наука. 316 с.
- Талиев Д.Н., 1955. Бычки-подкаменщики Байкала (Cottoidei). М.-Л.: Изд-во АН СССР. 602 с.
- Тархова Ю.Н., 1962. Материалы по внутренней изменчивости песчаной широколобки // Краткие сообщения Бурятского комплексного научно-исследовательского института. Серия биологическая. Улан-Удэ. Вып. 3. С. 101–115.
- Толмачева Ю.П., 2008. Сравнительная характеристика питания трех видов Cottoidei в литорали Южного Байкала (мыс Березовый) // Вопросы ихтиологии. Т. 48. № 4. С. 501–506.
- Тяптурьянов М.М., 2002. Биологическое разнообразие и его роль в сохранении культуры северных регионов России. М.: Экономика и информатика. 167 с.
- Черняев Ж.А., 1977. Морфоэкологические особенности размножения и развития песчаной широколобки оз. Байкал *Paracottus (Leocottus) kessleri* (Dyb.) // Вопросы ихтиологии. Т. 17. № 6. С. 1055–1070.
- Clement M., Snell Q., Walker P., Posada D., Crandall K., 2002. TCS: Estimating gene genealogies // Parallel and Distributed Processing Symposium, International Proceedings. V. 2. P. 184.
<https://doi.org/10.1109/IPDPS.2002.1016585>
- Dybowski B., 1874. Die Fische des Baical-Wassersystemes // Verhandlungen der K.-K. zoologisch-botanischen Gesellschaft in Wien. V. 24. № 3–4. S. 383–394.
- Grachev M.A., Slobodyanyuk S. Ya., Kholodilov N.G., Fyodorov S.P., Belikov S.I., et al., 1992. Comparative study of two protein-coding regions of mitochondrial DNA from endemic sculpins (Cottidae) of Lake Baikal // Journal of Molecular Evolution. V. 34. № 1. P. 85–90.
- Kearse M., Moir R., Wilson A., Stones-Havas S., Cheung M., Sturrock S., et al., 2012. Geneious Basic: an integrated and extendable desktop software platform for the organization and analysis of sequence data // Bioinformatics. V. 28. № 12. P. 1647–1649.
- Kocher T.D., Thomas W.K., Meyer A., Edwards S.V., Pääbo S., et al., 1989. Dynamics of mitochondrial DNA evolution in animals: amplification and sequencing with conserved primers // Proceedings of the National Academy of Sciences. V. 86. № 16. P. 6196–6200.
- Kontula T., Kirilchik S.V., Väinölä R., 2003. Endemic diversification of the monophyletic cottoid fish species flock in Lake Baikal explored with mtDNA sequencing // Molecular Phylogenetics and Evolution. V. 27. P. 143–155.
- Kottelat M., 2006. Fishes of Mongolia. A check-list of the fishes known to occur in Mongolia with comments on systematics and nomenclature. Washington, DC: The World Bank. 103 p.
- Kumar S., Stecher G., Li M., Knyaz C., Tamura K., 2018. MEGA X: molecular evolutionary genetics analysis across computing platforms // Molecular Biology and Evolution. 35 (6): 1547–1549.
<https://doi.org/10.1093/molbev/msy096>
- Munehara M., Sideleva V.G., Goto A., 2002. Intra- and interspecific competition between two Baikal sculpins for spawning resources // Journal of Fish Biology. V. 60. P. 981–988.
- Rozas J., Ferrer-Mata A., Sánchez-DelBarrio J.C., Guirao-Rico S., Librado P., Ramos-Onsins S.E., Sánchez-Gracia A., 2017. DnaSP 6: DNA sequence polymorphism

- analysis of large data sets // *Molecular Biology and Evolution*. V. 34. № 12. P. 3299–3302.
- Sideleva V.G., Kesminas V., Zhidkov Z.V., 2022. A new species of the genus *Cottus* (Scorpaeniformes, Cottidae) from the Baltic Sea Basin and its phylogenetic placement // *European Journal of Taxonomy*. V. 834. P. 38–57.
- Sideleva V.G., 2001. List of the fishes from Lake Baikal with descriptions new taxa of cottoid fishes. New contributions to freshwater fish research // *Proceedings of the Zoological Institute RAS*. V. 287. P. 45–79.
- Turgeon J., Reid S.M., Bourret A., Pratt T.C., Reist J.D., Muir A.M., Howland K.L., 2016. Morphological and genetic variation in cisco (*Coregonus artedii*) and shortjaw cisco (*C. zenithicus*): multiple origins of shortjaw cisco in inland lakes require a lake-specific conservation approach // *Conservation Genetics*. V. 17. P. 45–56.
- Vila-Gispert A., Fox M.G., Zamora L., Moreno-Amich R., 2007. Morphological variation in pumpkinseed *Lepomis gibbosus* introduced into Iberian lakes and reservoirs; adaptations to habitat type and diet? // *Journal of Fish Biology*. V. 71. P. 163–181.
- Xie J.Y., 2012. Genetic and Morphological Variation of Three Freshwater Lake populations of *Coilia ectenes* (Engraulidae) // *Russian Journal of Genetics*. V. 48. № 10. P. 1029–1034.
- Yokoyama R., Goto A., 2005. Evolutionary history of freshwater sculpins, genus *Cottus* (Teleostei: Cottidae) and related taxa, as inferred from mitochondrial DNA phylogeny // *Molecular Phylogenetic and Evolution*. V. 36. P. 654–668.
- Yokoyama R., Sideleva V.G., Shedko S.V., Goto A., 2008. Broad-scale phylogeography of the Palearctic freshwater fish *Cottus poecilopus* complex (Pisces: Cottidae) // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. V. 48. № 3. P. 244–251.
- Zinov'ev E.A. 2005. Ecotypes in graylings (Thymallidae, Salmoniformes) // *Russian Journal of Ecology*. V. 36. № 5. P. 349–353.

MORPHOLOGICAL, ECOLOGICAL AND GENETIC CHARACTERISTICS OF THE SANDY SCULPIN (*LEOCOTTUS KESSLERII*, COTTIDAE) FROM THE LAKES BAIKAL, ARAKHLEI AND GUSINOE, TRANSBAIKALIA

O. T. Rusinek¹, I. E. Mikheev², N. V. Annenkova^{3,4}, A. A. Sukhanov², V. G. Sideleva^{3, *}

¹ Baikal Museum, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences, Listvyanka, Irkutsk Region, 664520 Russia

² Institute of Natural Resources, Ecology and Cryology, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences, Chita, 672002 Russia

³ Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, St. Petersburg, 199034 Russia

⁴ Institute of Cytology, Russian Academy of Sciences, St. Petersburg 194064 Russia

*e-mail: vsideleva@gmail.com

Studies on local forms of the Sandy sculpin, *Leocottus kesslerii*, in the lakes Baikal, Arakhlei and Gusinoe show that the differences between lake forms in terms of external morphology lie in the head length to width ratio. In the Baikal form, the head is wider than long, vs the opposite in both Arakhlei and Gusinoe forms. In the Baikal and Gusinoe forms, there is a gap between the dorsal fins, a gap being absent from the Arakhlei form and the dorsal fins are in touch with each other. In the Arakhlei form, the anal fin is long (37.4–43%, on average 39.3% SL). In the Baikal form, the length of the *A* base reaches 32.9% SL (29.0–34.5%). In the Baikal and Arakhlei forms, small and sparse bone prickles are present on the body, these being large and dense in the Gusinoe form. The differences identified show a low level of morphological isolation of the forms. More significant differences are established in ecological features: growth rate, food spectrum, reproductive characteristics, and fecundity values. The differences in ecological features are due to the adaptation of the Sandy sculpin forms to specific conditions of the lakes they inhabit. Studies on genetic differentiation were carried out using the control region (CR) of mtDNA. The study forms of the Sandy sculpin revealed weak genetic isolation. The *p*-distances between the *L. kesslerii* forms averaged from 0.33 ± 0.12 to $0.51 \pm 0.24\%$. Such low values of genetic distances clearly lie within the limits of intraspecific variability. The data obtained on the morphological, ecological and genetic differentiation of lake forms of the Sandy sculpin show that fish from the lakes Baikal, Arakhlei and Gusinoe belong to the same nominative subspecies, *Leocottus kesslerii kesslerii*.

Keywords: sculpins, variation, Siberia