ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ ОБРАЗОВАТЕЛЬНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ «САНКТ ПЕТЕРБУРГСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ»

(ФГБОУ ВО «СПБГУ»)

На правах рукописи

Доргам Ахмед

Доргам Ахмед Салем Абдельазиз

Морфологическая изменчивость трехиглой колюшки (*Gasterosteus aculeatus*) Белого моря

03.02.06 - Ихтиология

ДИССЕРТАЦИЯ

на соискание учёной степени кандидата

Биологических наук (Ph.D)

Научный руководитель:

Кандидат биологических наук, доцент,

Лайус Дмитрий Людвигович

Санкт-Петербург

2021

Оглавление

Список таблиц 5

Список рисунков 6

Список приложений 8

Введение 10

Актуальность работы 10

Степень разработанности темы 11

Цель исследования 11

Научная новизна 12

Теоретическая и практическая значимость 12

Методология и методы исследования 13

Положения, выносимые на защиту 13

Степень достоверности и апробация результатов 13

Личное участие автора 14

Публикации и участие в конференциях 14

Объем и структура диссертации 14

Благодарности 14

Глава 1. Морфологическая изменчивость трехиглой колюшки (*Gasterosteus aculeatus*) на разных стадиях нерестового периода 16

Введение 16

Материалы и методы 17

Места отбора проб 17

Обработка проб 19

Статистический анализ 20

Результаты и обсуждение 21

Динамика численности рыб на нерестилищах 21

Морфологическая изменчивость в период нереста 23

Заключение к главе 1 31

Глава 2. Описание полового диморфизма трехиглой колюшки Белого моря..... 32

Введение 32

Материал и методы 33

Сбор проб 33

Сканирование 33

Признаки 34

Статистический анализ 35

Результаты 36

Половой диморфизм длины тела 36

Половой диморфизм формы тела 37

Обсуждение 39

Общие закономерности полового диморфизма у колюшки 39

Размер тела 40

Передняя часть тела 42

Защитные структуры 43

Хвостовой отдел 44

Плавники 44

Заключение к главе 2 44

Глава 3. Тернарный индекс полового диморфизма: метод анализа общевидовых паттернов у трехиглой колюшки 46

Введение 46

Материал и методы 46

Опубликованные данные 46

Выборки Белого моря 47

Статистический анализ 48

Результаты 48

Тернарный индекс полового диморфизма (SDTI) 48

Общие закономерности полового диморфизма вида трехиглая колюшка 49

Паттерны полового диморфизма колюшки Белого моря 53

Обсуждение 54
Предлагаемый индекс полового диморфизма 54
SDTI и самцовый/самочный тип формы тела колюшки 55
Паттерны полового диморфизма различных признаков 56
Колюшка Белого моря 58
Заключение к главе 3 59
Глава 4. Флуктуирующая асимметрия как индикатор стресса и приспособленности колюшки: анализ публикаций и тестирование черепных структур 60
Введение 60
Материалы и методы 61
Анализ литературы 61
Сбор проб и подготовка препаратов костей 61
Анализ флуктуирующей асимметрии 63
Результаты 65
Публикации по флуктуирующей асимметрии колюшек 65
Анализ флуктуирующей асимметрии латеральных пластин и черепных костей 71
Обсуждение 72
Анализ публикаций 72
Полевые исследования флуктуирующей асимметрии у колюшки 77
Заключение к главе 4 80
Выводы 82
Общее заключение 83
Литература 87
Приложения 116

Список таблиц

Таблица 1.1. Результаты анализа главных компонент для семи морфологических признаков (см. рис. 1 и текст), рассчитанные отдельно для самцов и самок. Значения нагрузки > 0,5 подчеркнуты. 23

Таблица 1.2. Количество значимых (p<0,05) различий при парных сравнениях для каждого ГК между станциями, рассчитанных отдельно для самцов и самок (общее количество парных сравнений в каждом случае - 3) на разных стадиях нерестового периода. 30

Таблица 2.1. Средние показатели главных компонент (ГК) для самцов и самок, а также признаки, демонстрирующие высокие абсолютные нагрузки на эти ГК (varimax-raw rotation) [77]. 38

Таблица 3.1. Значения SDTI трехиглой колюшки (использованы только признаки с общим числом выборок >30). Аббревиатуры признаков см. на рис. 1. dSDTI - разница между общевидовым SDTI и SDTI групп выборок. 50

Таблица 3.2. Матрица парных корреляций (Spearman rs) между SDTI признаков. НД означает недостаточное количество случаев для расчёта корреляций. Статистически значимые коэффициенты корреляции (p<0,05) выделены жирным шрифтом. 52

Таблица 3.3. Признаки, демонстрирующие статистически значимые различия (тест Kruskal-Wallis, p<0,05) при попарных сравнениях между разными экотипами и колюшкой Белого моря по SDTI. Группы выборок: AND - анадромные, L&P – озерные и прудовые, MAR – морские, STR - речные, WS - Белое море. 52

Таблица 4.1. Характеристика изученных популяций трехиглой колюшки. 62

Список рисунков

Рисунок 1.1. Карта мест отбора проб в Кандалакшском заливе, Белое море, Россия. СЕЛ - Губа Сельдяная, КОЛ - лагуна Колюшковая, ПСС - пролив Сухая Салма. М.Б.С. - Морская биологическая станция, Санкт-Петербургского государственного университета. 18

Рисунок 1.2. Морфологические признаки колюшки трехиглой, использованные в настоящем исследовании. (1) Общая длина тела (TL), (2) Стандартная длина тела (SL), (3) Длина головы (HL), (4) Длина верхней челюсти (ML), (5) Расстояние от рыла до грудных плавников (MP), (6) Высота тела (BD), (7) Толщина тела (BT), (8) Толщина головы (HT) и (9) Длина хвоста (CL). 20

Рисунок 1.3. Расположение центроидов в двумерном пространстве первой (ГК1, ось *x*) и второй (ГК2, ось *y*) главных компонент (кружки - начало, квадратики - середина, треугольники - конец нереста). СЕЛ - Губа Сельдяная, КОЛ - лагуна Колюшковая, ПСС - пролив Сухая Салма [9]. 24

Рисунок 1.4. Изменение значений стандартной длины (SL), ГК1 и ГК2 в нерестовый период. Сплошная линия - лагуна Колюшковая, пунктирная линия - губа Сельдяная, сложная пунктирная линия - пролив Сухая Салма [9]. 26

Рисунок 2.1. Опорные точки и линейные признаки, использованные для описания полового диморфизма трехиглой колюшки. A и B - боковые виды, C - вентральный вид [77]. См. полное описание опорных точек и признаков в Приложение A и B. 35

Рисунок 2.2. Распределение стандартной длины самцов (n=693) и самок (n=749) колюшки из архипелага Кереть, Белое море, май-июль 2018 г. 36

Рисунок 3.1. A - Одиннадцать морфологических признаков тела – латеральный вид, и B - два признака – вентральный вид (LPS и PGL). 47

Рисунок 3.2. Паттерны полового диморфизма беломорской колюшки в сравнении с общевидовыми, выраженные с помощью тернарного индекса. Приведены средние значения индекса: общевидовой/беломорская популяция (обозначения как на рис. 3.1.). 51

Рисунок 4.1. Кости и опорные точки, использованные для анализа ФА у трехиглой колюшки [136] 64

Рисунок 4.2. Количество публикаций в библиографической базе данных "Web of Sciences - All Databases" по ключевым словам "stickleback", "fluctuating asymmetry" и "fluctuating asymmetry" AND "stickleback" (обратите внимание, что эти числа было умножены на 40, чтобы сопоставить график с другими) с разбивкой по пятилетним периодам с 1976 по 2015 год [136]. 66

Рисунок 4.3. Обобщенный индекс FA (среднее ± SD) черепных костей на основе сорока одного морфометрического признака (см. рис. 1 и пояснения в тексте) (A) и числа латеральных пластин (B) в четырех выборках трехиглой колюшки, описанных в табл. 1. 1 [136]. 72

Список приложений

Приложение A. Описание опорных точек (см. рис. 2.1). 116

Приложение B. Список морфометрических признаков (см. также рис. 2.1) 117

Приложение C. Характеристика внешних морфологических признаков самцов и самок трехиглой колюшки из Керетского архипелага Белого моря: средние значения признаков (SL-стандартизированные) ± SD, индекс полового диморфизма (SDI, рассчитан как разница средних между самцами и самками, отнесенной к среднему самок в процентах. Отрицательное значение указывает на то, что значение признака больше у самок), достоверность различий между полами: * P < 0,05; ** P < 0,01; *** P < 0,001; NS различия статистически недостоверны. Промысловая длина тела (SL) приведена в см, все остальные признаки – в процентах от SL. 119

Приложение D. Результаты анализа Главных Компонент (ГК) морфологических признаков трехиглой колюшки Керетского архипелага Белого моря. Нагрузки признаков (показаны только те нагрузки, которые превышают 0,4 по абсолютной величине) отсортированы по нагрузкам на ГК1, ГК2 и т.д. Звездочками отмечены достоверные различия между самцами и самками по t-тесту. * P <0,05, ** P <0,01, *** P <0,001 и NS означает отсутствие значимых различий. 122

Приложение E. Тернарный индекс полового диморфизма (SDTI) выборок трехиглой колюшки из разных частей ареала- оригинальные и литературные данные..... 125

Приложение F. Характеристика полового диморфизма внешних морфологических признаков трехиглой колюшки Керетского архипелага Белого моря: средние значения признаков (SL-стандартизированные) ± SD для самцов и самок, индекс полового диморфизма (SDI, рассчитан как разница средних между самцами и самками, отнесенной к среднему самок в процентах. Отрицательное значение указывает на то, что значение признака больше у самок), достоверность различий между полами: * P <0,05; ** P <0,01; *** P <0,001; NS различия статистически недостоверны. Промысловая длина тела

(SL) приведена в см, все остальные признаки – в процентах от SL. Приведены данные по пяти этапам нереста из трех локальностей. Светло-серые значения высоко статистически значимы, а подчеркнутые значения статистически не значимы. 130

Приложение G. Опубликованные данные по флуктуирующей асимметрии (ФА) колюшек (*Gasterosteus aculeatus, Culaea inconstans* и *Pungitius pungitius*) из изданий, проиндексированных в Web of Science – All databases по ключевым словам "fluctuating asymmetry" и “stickleabck", октябрь 2018 г.). Виды указаны в колонке "Ссылка", если изучались виды, отличные от *G. aculeatus*. Тип жизненного цикла сокращенно обозначен как F, A и M для пресноводных, анадромных и морских популяций, соответственно. 136

Введение

Актуальность работы

Антропогенное воздействие в настоящее время определяет быстрые изменения в морских экосистемах. Но научных данных о природе и механизмах этих изменений явно недостаточно [230, 243]. В первую очередь это относится к экосистемам высоких широт, где изменения происходят особенно быстро [110]. Всестороннее понимание механизмов изменений в экосистеме требует долгосрочных исследовательских программ, охватывающих множество видов и требующих значительных ресурсов. Однако, поскольку ресурсы для научных исследований обычно сильно ограничены, целесообразно сосредоточиться на наиболее информативных, с точки зрения структуры и функционирования экосистемы, видах. В качестве таких видов могут выступать пелагические рыбы низких трофических уровней [224]. Количество таких видов обычно невелико. Число видов планктона, которыми они питаются, и число видов хищных рыб, то есть видовое богатство более высокого и более низкого трофических уровней, значительно выше. Именно поэтому массовых пелагических рыб-планктофагов часто называют "осиной талией" экосистемы [42, 73].

Одним из примеров видов «осиной талии» в Белом море, располагающегося в Арктике и Субарктике, является трехиглая колюшка *Gasterosteus aculeatus* L., которая в настоящее время является самым многочисленным видом рыб этого водоема [111, 132]. Летом в прибрежной зоне она составляет более 90% от общей численности рыб. Это один из наиболее изученных видов рыб, что является еще одним преимуществом использования трехиглой колюшки в качестве индикаторного вида изменений экосистем [11]. Трехиглую колюшку часто называют "супермоделью" популяционной генетики, эволюционной биологии и этологии [43]. Вид, играющий ключевую роль в экосистеме, по которому накоплена обширная научная информация, очевидно является перспективным модельным объектом не только для эволюционных, но и для экологических исследований. В связи с важной ролью колюшки в экосистеме Белого моря, ее массовостью и склонностью к быстрым изменениям численности, важно изучать различные аспекты ее биологии,

особенно в периоды быстрых изменений окружающей среды, особенно заметных в последние десятилетия.

Одним из подходов популяционного анализа является изучение вариации формы тела. Изменчивость формы тела, с одной стороны, может отражать, наличие внутривидовых и внутрипопуляционных группировок, а с другой – онтогенетические и сезонные изменения особей. Трехиглая колюшка демонстрирует очень высокий уровень фенотипической изменчивости, что способствует ее широкому использованию в качестве модельного вида для изучения локальных адаптаций [46, 100, 228]. Поэтому изучение морфологической изменчивости трехиглой колюшки, в целом, хорошо изученной у вида, но явно недостаточно изученной в Белом море, представляется достаточно актуальным, тем более в связи с быстрыми изменениями условий среды.

Степень разработанности темы

Трехиглой колюшке Белого моря в самое последнее время посвящено довольно много работ в связи с ее высокой численностью и значительной ролью в экосистеме. Имеются данные по ее пространственному распределению в Керетском архипелаге и в масштабе всего Белого моря, в первую очередь в связи с распределением морской травы *Zostera marina* [111, 214], роли в трофических цепях [6, 39, 75] зараженности паразитами [5, 213], проведены методические работы по анализу возраста [258], исследованы особенности миграций и хоминга на нерестилищах [112], смертности в нерестовый период [89], изучено соотношение полов в разные периоды онтогенеза [1]. Значительное внимание уделено также изменчивости средних значений некоторых морфологических признаков, связанных с эволюционными изменениями трехиглой колюшки при освоении пресноводных водоемов - например, таким, как число и расположении боковых пластинок [11]. Все эти исследования предоставляют необходимую информацию для всесторонней интерпретации морфологических данных.

Цель исследования

Цель исследования - описание и анализ пространственных и временных изменений некоторых параметров морфологической изменчивости трехиглой

колюшки Белого моря для более полного понимания механизмов локальных адаптаций.

Для достижения этой цели были поставлены следующие задачи:

- описать пространственные и временные изменения формы тела колюшки, происходящие в период нереста в Белом море;
- количественно описать паттерны полового диморфизма беломорской колюшки;
- разработать методы описания полового диморфизма трехиглой колюшки на основе литературных данных для анализа общевидовых закономерностей полового диморфизма;
- проанализировать литературные данные по флуктуирующей асимметрии трехиглой колюшки и разработать методику оценки асимметрии с использованием костей черепа с ее тестированием на выборках колюшки с различными жизненными стратегиями.

Научная новизна

Впервые изучена временная и пространственная изменчивость морфологических параметров морской формы трехиглой колюшки Белого моря и паттерны ее полового диморфизма (ПД). Предложен метод описания паттернов полового диморфизма вида трехиглая колюшка, позволяющий выявить общевидовые закономерности. Проведен формализованный анализ литературных данных по флуктуирующей асимметрии (ФА) семейства Gasteosteidae и ПД вида *Gasterosteus aculeatus*. Разработан метод анализа ФА по костям черепа колюшки и получены данные по популяциям с различными жизненными стратегиями.

Теоретическая и практическая значимость

Теоретическое значение исследований на модельных видах, таких, как трехиглая колюшка, состоит в том, что на этих видах уже накоплен значительный объем информации, поэтому полученные на них результаты легко встраиваются в имеющийся обширный контекст, что способствует пониманию механизмов различных процессов функционирования популяций и экосистем. Понимание этих механизмов может быть полезным при изучении других популяций и экосистем. Практическая значимость работы состоит в том, что до сих пор данные об этой самой

многочисленной рыбе Белого моря были очень ограничены, поскольку колюшка в настоящее время не является промысловым видом. Тем не менее, колюшка имеет определенный потенциал для рыболовства, поскольку может использоваться для приготовления рыбной муки и как источник полиненасыщенных жирных кислот [133, 177].

Методология и методы исследования

С методологической точки зрения, был изучен один из аспектов биологии достаточно хорошо изученного вида, а именно, разные аспекты морфологической изменчивости – анализ пространственной гетерогенности и сезонной изменчивости формы тела, флуктуирующей асимметрии, паттернов полового диморфизма. Для интерпретации морфологических данных использовали традиционные ихтиологические методики - определения численности, размеров тела, пола. Много внимания уделено как адаптации методов для изучаемого объекта, в частности, в случае флуктуирующей асимметрии, так и разработке оригинальных подходов, как в случае анализа полового диморфизма. Использовались также разнообразные методики статистической обработки данных.

Положения, выносимые на защиту

1) Изменения формы тела трехиглой колюшки Белого моря в период нереста связаны с физиологическими особенностями рыб и эволюционными стратегиями разных полов.
2) Паттерны полового диморфизма трехиглой колюшки Белого моря несколько отличаются от общевидовых. Эти отличия связаны, в первую очередь, с высокой плотностью рыб на нерестилищах.
3) Использование костей черепа для анализа флуктуирующей асимметрии у колюшки является информативным подходом для изучения ее жизненных стратегий и локальных адаптаций.

Степень достоверности и апробация результатов

Достоверность результатов и выводов диссертации подтверждается использованием хорошо зарекомендовавших себя методов сбора материала и камеральной обработки, а также применением стандартных методов статистической

обработки. В обсуждении использовались только статистически значимые результаты. Результаты диссертации и ее основные положения были представлены на ряде научных конференций: на ежегодных конференциях учебно-научной станции "Беломорская", СПбГУ (Санкт-Петербург, 2017, 2018, 2019, и 2020 г) и на научной сессии молодых ученых и специалистов в области биологических наук (Петрозаводск, Карелия, 2017 г).

Личное участие автора

Сбор материала для большинства исследований, основная часть подготовки образцов для морфологического анализа и сам анализ был выполнены при участии автора, за исключением сбора проб колюшки для анализа ФА. Автор проводил в большинстве случаев статистическую обработку данных, выполнял поиск литературы в библиографических базах данных, анализировал, обобщал и интерпретировал полученные данные, а также написал диссертацию. Также автор готовил рукописи для публикаций и готовил презентации исследований для конференций.

Публикации и участие в конференциях

По теме диссертации опубликовано 5 работ, из них в журналах, рекомендованных ВАК – 4, цитируемых базами данных Scopus – 3, Web of Science – 2, РИНЦ – 4.

Объем и структура диссертации

Диссертация изложена на 147 страницах, состоит из Введения, 4 глав, Заключения, Списка литературы, который включает в себя 262 источников, 241 из которых на иностранном языке. Работа содержит 11 рисунков, 7 таблиц, 7 приложений.

Благодарности

Автор выражает искреннюю благодарность своему замечательному научному руководителю Дмитрию Лайусу за огромную помощь в проведении полевых исследований, анализе эмпирических и литературных данных, подготовке текстов и общественной жизни. Он всегда был рядом ним своими огромными знаниями, богатым опытом, неустанной помощью и творческой мудростью.

Большое спасибо также группе исследователей колюшки в Белом море, прежде всего Михаилу Иванову, Татьяне Ивановой, Наталье Поляковой, Анастасии Юрцевой, Анне Демчук, Павлу Головину, Анастасии Зеленской и Ксении Смирновой, за помощь в сборе материала, анализе данных и обсуждении результатов на протяжении всего периода исследований. Также выражаю благодарность всем сотрудникам и студентам кафедры ихтиологии и гидробиологии СПБГУ за неоценимую помощь в проведении полевых и лабораторных работ, а также в сборе материала и обсуждении результатов. Автор также выражает благодарность администрации учебно-научной станции СПбГУ "Беломорская" за возможность круглогодичной научной работы на Белом море.

Кроме того, автор искренне благодарен правительствам Египта и России, особенно Министерствам высшего образования обеих стран, за их поддержку и предоставление ему специальной стипендии по протоколу о сотрудничестве, заключенному между двумя странами в области образования. Центральная лаборатория исследований аквакультуры (CLAR), Центр сельскохозяйственных исследований (ARC) в Египте, которая является основным местом работы автора, выдвинула его на эту стипендию, а также поддерживала на протяжении всей работы.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ № 18-04-01052 А "Трехиглая колюшка Gasterosteus aculeatus как связующее звено между сообществами открытого моря и прибрежной зоны Белого моря" и гранта РНФ 19-14-00092 "Осиная талия" экосистем северных морей: многолетняя динамика, популяционная структура и трофические связи массовых пелагических рыб Белого и Балтийского морей".

Автор выражает искреннюю благодарность своей семье: отцу профессору Салему Доргаму, матери, сестрам и младшему брату за их моральную поддержку во время учебы и поездок за границу. Наконец, выражается особая благодарность жене автора диссертации, Рехаб Наги, которая сопровождала его во время учебы в России, где родились дочь и сын. Без ее понимания и всемерной поддержки в последние несколько лет, выполнение этой работы было бы невозможно.

Глава 1. Морфологическая изменчивость трехиглой колюшки (*Gasterosteus aculeatus*) на разных стадиях нерестового периода

Введение

Нерест является ключевым этапом жизненного цикла рыб, поскольку именно в это время определяется, какие гены и с какой частотой будут формировать следующее поколение и, таким образом, определять внешний вид и дальнейшую эволюцию данной популяции. Поэтому события, происходящие во время нереста, имеют решающее значение для локальной адаптации популяции.

Трехиглая колюшка характеризуется высокой морфологической изменчивостью даже в пределах очень небольших районов, демонстрируя высокую пластичность, проявляющуюся в образовании различных экотипов, которые представляют собой генетически различающиеся популяции или расы внутри вида, генетически адаптированные к данным условиям окружающей среды [45]. В частности, хорошо известно, что в озерах колюшка часто образует пелагические и бентосные формы, которые отличаются как морфологически, так и по своей жизненной истории [38, 45, 49, 221, 248]. Для морской колюшки такой высокой внутривидовой изменчивости не отмечено, но очевидно, что и в этом случае популяция должна постоянно адаптироваться к изменяющимся условиям, и эта адаптация, скорее всего, проявляется во временных и пространственных изменениях морфологических характеристик.

Известно, что популяция беломорской колюшки неоднократно меняла свою численность на несколько порядков в течение 2-3 десятилетий, демонстрируя очень высокие значения в 1930-е годы и в настоящее время, и резко снижаясь в период 1970-1980 годов [132]. Этот вид также характеризуется высокой пространственной гетерогенностью, как в масштабах всего моря, так и в более мелких географических масштабах до нескольких километров [111]. Это связано с тем, что в период нереста колюшке необходимы биотопы с водной растительностью, в первую очередь, с зарослями морской травы *Zostera marina*. С высокой долей вероятности такая значительная пространственно-временная изменчивость популяции сопровождается морфологическими различиями. В Белом море до сих пор внимание исследователей

привлекало, главным образом, изучение изменчивости числа боковых пластин, в первую очередь в связи с тем, что этот признак часто является отличительным между морскими и пресноводными формами [11]. Изменчивость морской формы привлекала гораздо меньше внимания. Поэтому целью данной главы является описание пространственно-временных изменений морфологических характеристик морской трехиглой колюшки в период нереста.

Материалы и методы

Места отбора проб

В исследовании использовались половозрелые особи обоих полов, отловленные в начале (28-30 мая), середине (15-17 июня) и в конце (7-10 июля) нерестового сезона 2016 года, и молодь первого года, отловленная на нерестилищах 31 июля и 18 августа 2017 года. Пробы были собраны в Кандалакшском заливе Белого моря с помощью закидного невода длиной 7,5 м и высотой 1,5 м в 30 м от береговой линии. Площадь обмета составила 120 м^2 , а уловистость снасти - 0,6 [112].

Во время отбора проб в мае температура воды в местах отбора колебалась от 12 до 15°C, а соленость - от 15-21‰ в конце мая до 19-24‰ в начале июля. Отбор проб проводился на трех нерестилищах: губа Сельдяная (СЕЛ), Лагуна Колюшковая (КОЛ) и Пролив Сухая Салма (ПСС), как показано на рисунке 1.1. Ниже приводится их краткое описание [89, 112, 137].

Губа Сельдяная (66°20'13.8"N, 33°38'19.6"E) - треугольный залив с широким входом и глубиной 4 м или менее. При амплитуде приливов до 2,5 м его водообмен значителен. Внутренняя часть залива неглубокая, с небольшим пресным стоком. Таким образом, слабое опреснение губы происходит за счет атмосферных осадков. На каменистом дне на литорали растут фукоиды, но на больших глубинах сублитораль становится илистой и встречаются плотные заросли *Zostera marina*. В этом месте взрослые особи колюшки питаются яйцами колюшки, личинками и куколками *Chironomidae, Polychaeta* и *Amphipoda* [6]; а молодь потребляет копепод *Temora longicornis* и *Microsetella norvegica*, инфузорию *Helicostomella subulata, а* также *олигохет* и *Orthocladiinae* [75]. Такие условия очень благоприятны для нереста взрослых особей и роста молоди, однако как взрослые особи, так и молодь

колюшки потребляются многочисленными хищными рыбами в этом районе, включая атлантическую треску *Gadus morhua*, керчака *Myoxocephalus scorpius* и навагу *Eleginus navaga* [39]. Плотность молоди выше, чем в двух других местах, в среднем около 200 экз/м^2 , но иногда превышает 3000 экз/м^2 [214].

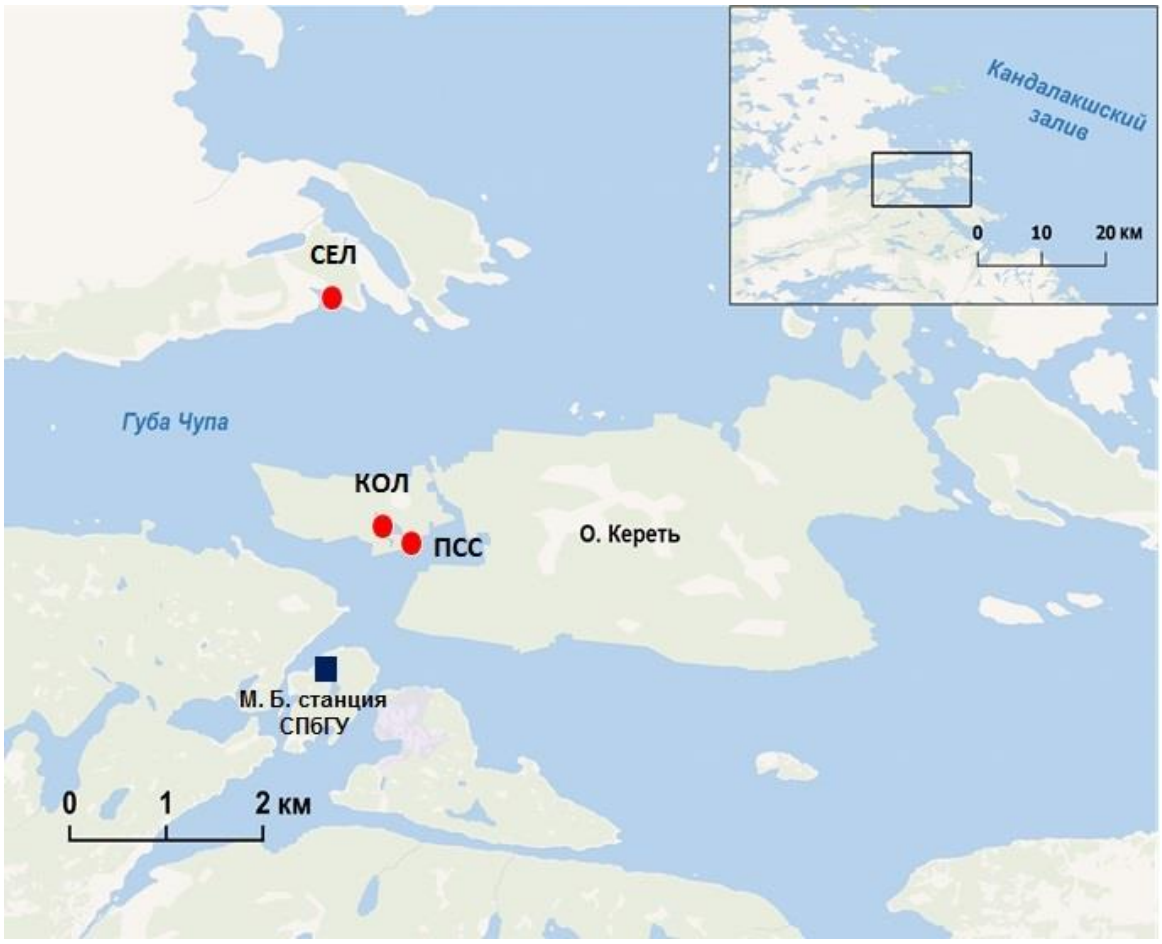

Рисунок 1.1. Карта мест отбора проб в Кандалакшском заливе, Белое море, Россия. СЕЛ - Губа Сельдяная, КОЛ - лагуна Колюшковая, ПСС - пролив Сухая Салма. М.Б.С. - Морская биологическая станция, Санкт-Петербургского государственного университета.

Лагуна Колюшковая, соединенная с проливом Сухая Салма (66°18'49.9"N, 33°38'36.6"E), представляет собой изолированный залив площадью 0,058 км^2, глубиной до 4 м и обширным мелководьем, соединенный с морем мелководным каналом. Приливы здесь небольшие. Максимальные приливы поднимают уровень воды лишь на 0,3 м выше среднего, а во время отливов поверхность лагуны находится выше уровня моря. Из-за слабого прибрежного стока и незначительных

осадков вода в лагуне имеет примерно такую же соленость, как и на поверхности моря. Летом температура воды превышает температуру в губе Сельдяная примерно на 2-4°C. Дно илистое. Заросли зостеры немногочисленны по сравнению с зарослями в губе Сельдяная. В изобилии встречаются зеленые нитчатые водоросли, но только один доминирующий вид зоопланктона - копепода *Acartia longiremis* (Н.В. Полякова, неопубликованные данные). В отличие от губы Сельдяная, в лагуну заходит очень мало хищников. Плотность молоди обычно составляет около 40 экз/м^2 [214].

Пролив Сухая Салма (66°18'42.9"N, 33°38'54.5"E) характеризуется сильными приливными течениями (с амплитудой до 2,5 м) и слабым прогревом из-за быстро увеличивающейся глубины и значительного водообмена. Поскольку этот достаточно открытый пролив расположен на значительном расстоянии от реки Кереть, опреснение за счет речного стока, вероятно, редко и кратковременно, и незначительно по сравнению с атмосферными осадками. На литорали дно каменистое, но оно становится песчаным с возрастанием глубины. На мелководье растут редкие заросли зостеры, а на прибрежных камнях встречаются фукоиды. Это нерестилище, расположенное близко к лагуне, более холодное, а плотности молоди здесь наименьшие из трех нерестилищ (Т.С. Иванова, неопубликованные данные).

Всего было собрано девять выборок колюшки общим числом 270 особей. Каждая выборка состояла из 15 самцов и самок, отобранных случайным образом. Основываясь на наших наблюдениях в районе нереста, мы полагаем, что колюшка подошла к нерестилищам около 20 мая 2016 года.

Обработка проб

После отлова, рыбы были заморожены и хранились при температуре -18°C. По пять самцов и самок из одной пробы были разморожены и обработаны одновременно, причем эти подпробы были взяты из разных проб в случайном порядке, чтобы избежать возможных артефактов. Левая сторона рыбы была отсканирована с разрешением 1200 dpi на сканере Epson Perfection Photo 4490. Кроме того, на них были определены некоторые характеристики толщины тела с помощью электронного штангенциркуля Kendo с точностью до 0,03 мм.

Всего было проведено девять морфометрических измерений каждой рыбы [7, 9, 10] в соответствии с немного измененным набором признаков, описанным ранее [46, 103]. Сканированные изображения были проанализированы с помощью программы ImageJ, и все измерения были переведены в сантиметры. Всего было измерено 9 признаков (Рис. 1.2):

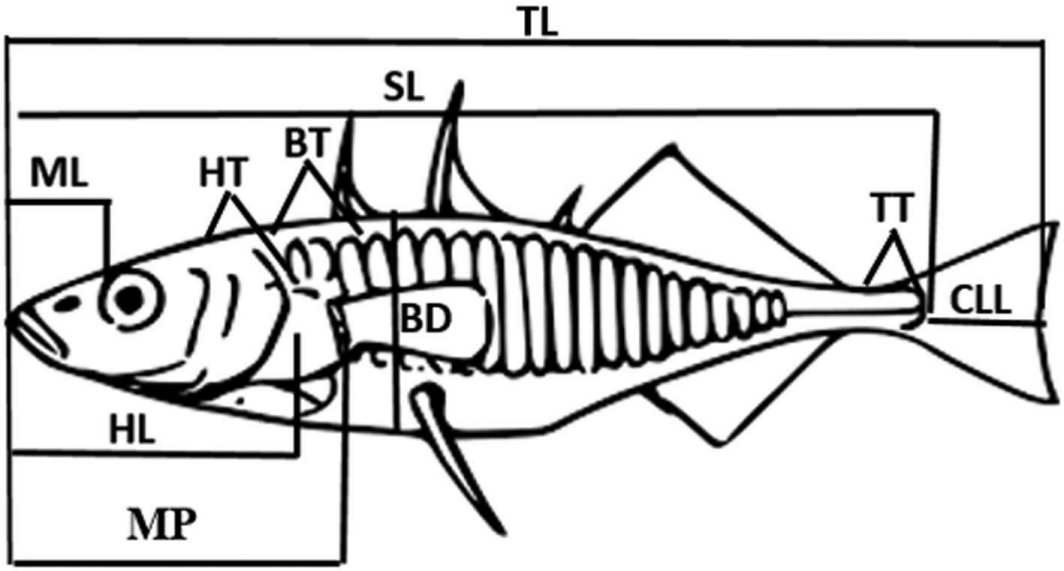

Рисунок 1.2. Морфологические признаки колюшки трехиглой, использованные в настоящем исследовании. (1) Общая длина тела (TL), (2) Стандартная длина тела (SL), (3) Длина головы (HL), (4) Длина верхней челюсти (ML), (5) Расстояние от рыла до грудных плавников (MP), (6) Высота тела (BD), (7) Толщина тела (BT), (8) Толщина головы (HT) и (9) Длина хвоста (CL).

Статистический анализ

Статистический анализ проводился с использованием программ Statistica v.7.0 и SPSS v.19 [94]. Анализ проводился отдельно для самцов и самок. Для снижения межиндивидуальной изменчивости мы привели значения семи признаков, за исключением общей длины тела, к стандартной длине, SL. Поскольку длина тела особей варьировала незначительно, аллометрический эффект, который мог бы привести к зависимости значения индекса от размера особи, невелик, и мы им пренебрегли.

В начале анализа для описания корреляционной структуры признаков, определяющих морфологическую изменчивость колюшки, был использован анализ

главных компонент (PCA). Затем для уточнения состава признаков с наибольшими нагрузками на ту или иную главную компоненту использовали факторное вращение (варимакс-нормированное вращение, с порогом собственного значения 0,7). Затем оценки главных компонент были приняты за комплексные признаки для дальнейшего анализа. Для оценки значимости влияния факторов "Место" и "Время" на выделенные комплексы признаков был проведен двухфакторный дисперсионный анализ (ANOVA) (значимым считался эффект при $p<0,05$). После этого были проведены post hoc тесты для выявления пар образцов, для которых различия были значимыми.

Результаты и обсуждение

Динамика численности рыб на нерестилищах

Плотность рыб в течение нерестового периода в разных местах обитания варьировала от 1,4 особей/м^2 (КОЛ, конец нереста) до 101,4 особей/м^2 (СЕЛ, начало нереста). В СЕЛ и КОЛ количество нерестящихся особей колюшки в начале и середине нерестового периода было значительно больше, чем в ПСС [9]. В конце нерестового периода численность становится одинаковой. В начале и середине нерестового периода во всех местах значительно преобладали самки, причем в КОЛ и СЕЛ это преобладание было более выраженным. В конце нерестового периода везде преобладали самцы. Это объясняется тем, что они остаются на нерестилищах для защиты икры и личинок, в то время как большинство самок покидают нерестилища [128]. По-видимому, это относится и к значительной части самцов, многие из которых к началу июля уже закончили нерест. Такая динамика численности согласуется с нашими более ранними наблюдениями в этом районе [111].

СЕЛ и КОЛ являются привлекательными местами обитания для нереста колюшки и могут считаться "хорошими" нерестилищами. Производители занимают их в первую очередь, а численность молоди в этих местах высока - 20-40 особей/м^2 [213]. Однако такие биотопы (мелководные, с густой растительностью и защищенные от волнового воздействия) встречаются относительно редко и занимают незначительные площади прибрежной зоны в районе исследования. Биотопы, подобные тем, что находятся в ПСС, менее привлекательны для нереста

(более низкая температура, меньшая плотность растительности, более высокая степень волнового воздействия).

Количество нерестящихся особей на таких участках меньше, появляются они позже, а молоди либо мало (единичные особи на квадратный метр), либо она вообще отсутствует. Такие нерестилища можно считать "плохими", но эти биотопы очень типичны для исследуемой акватории.

Самцы колюшки питаются на нерестилищах относительно слабо из-за защиты своего потомства, в то время как самки не проявляют территориальности и интенсивно компенсируют потери энергии во время нереста за счет питания [33]. Такие показатели, как частота спаривания, абсолютная плодовитость и вес ооцитов, напрямую связаны с количеством пищи, доступной для самок [254] и, следовательно, с размером их тела [250]. Возможно, при хорошем питании и более продолжительном нересте самки способны дольше сохранять свою визуальную привлекательность для самцов [212]. Поэтому появление самок первыми на "хороших" нерестилищах - вполне ожидаемая ситуация с точки зрения репродуктивной стратегии полов.

Таким образом, на разных этапах нерестового периода и на разных нерестилищах мы наблюдаем разный контингент рыб. В начале нереста мы наблюдаем наиболее зрелых рыб, которые первыми пришли в прибрежную зону и занимают наиболее привлекательные места для нереста. В середине нерестового периода в прибрежной зоне появляется максимальное количество производителей и, следовательно, происходит самая высокая конкуренция за "хорошие" нерестилища. В этот период наиболее вероятно изменение состава рыб в конкретных местах - часть рыб может подойти позже, часть рано прибывших рыб может быть съедена хищниками, также рыбы могут перемещаться вдоль береговой линии в поисках более подходящих нерестилищ. В конце нерестового периода большинство нерестящихся рыб покидают прибрежную зону. В этот момент на нерестилищах мы наблюдаем тех рыб, которые по каким-то причинам задержались: пришли позже, дольше искали место и нерестились позже, не нерестились вообще и т.д. Маловероятно, что в этот период существует серьезная конкуренция за нерестовые участки [9].

Морфологическая изменчивость в период нереста

Анализ структуры изменчивости признаков с помощью анализа главных компонент

Отдельно для самцов и самок был проведен анализ изменчивости признаков с использованием анализа главных компонент. Общая структура вариации у обоих полов была очень похожа, но не идентична. У самцов первые три главные компоненты объясняли в целом 75% общей вариации, а у самок первые четыре главные компоненты объясняли 83% общей вариации [9] (табл. 1.1).

Таблица 1.1. Результаты анализа главных компонент для семи морфологических признаков (см. рис. 1 и текст), рассчитанные отдельно для самцов и самок. Значения нагрузки > 0,5 подчеркнуты.

Признаки	Самцы			Самки			
	ПК 1	ПК 2	ПК 3	ПК 1	ПК 2	ПК 3	ПК 4
ML	0.88	-0.07	0.15	0.68	0.23	-0.47	-0.27
HL	0.91	0.05	-0.02	0.85	0.21	0.06	0.12
PP	0.83	0.07	-0.11	0.83	-0.15	0.18	0.18
BT	0.23	0.74	0.23	0.14	0.81	0.36	0.04
BD	0.18	0.58	0.48	0.01	0.89	-0.04	0.15
HT	-0.31	0.83	-0.07	0.10	0.21	0.90	-0.06
TTL	-0.08	0.13	0.93	0.14	0.17	-0.03	0.94
Процент объясненной дисперсии	35.3	22.9	16.9	27.4	23.5	17.2	14.8

Первый главный компонент у самцов и самок оказался схожим. ГК1 как у самцов (35%), так и у самок (27%) имеет максимальные нагрузки на признаки, связанные с размером передней части тела: размер рта (ML), высота головы (HL) и расстояние от рыла до грудного плавника (MP). Мы считаем, что эти признаки не должны изменяться во время нереста.

ГК2 у самцов объясняет 23% вариации и имеет максимальные нагрузки в признаках "объема тела" рыб: толщина и высота тела (BT, BD) и толщина головы (HT). У самок признаки, характеризующие "объем тела", разделяются на два компонента: ГК2 включает толщину и высоту тела (BT, BD), а толщина головы (HT), в отличие от самцов, была выделена в отдельный компонент ГК3. В целом, оба компонента "объема тела" у самок объясняют больший процент общей вариации

(41%), чем у самцов. Признаки, коррелирующие с этими компонентами, очевидно, могут изменяться во время нереста у обоих полов в связи с выделением половых продуктов и энергетическими затратами, т.е. можно ожидать, что во время нереста масса тела рыбы уменьшится.

Последняя главная компонента - ГК3 у самцов и ГК4 у самок почти совпадает с признаком "длина хвостового плавника" (CL) и объясняет довольно значительную часть вариации - 17% и 15%, соответственно. Этот признак показывает довольно низкую корреляцию с другими. Он не должен меняться во время нереста, а скорее указывает на индивидуальные особенности рыбы.

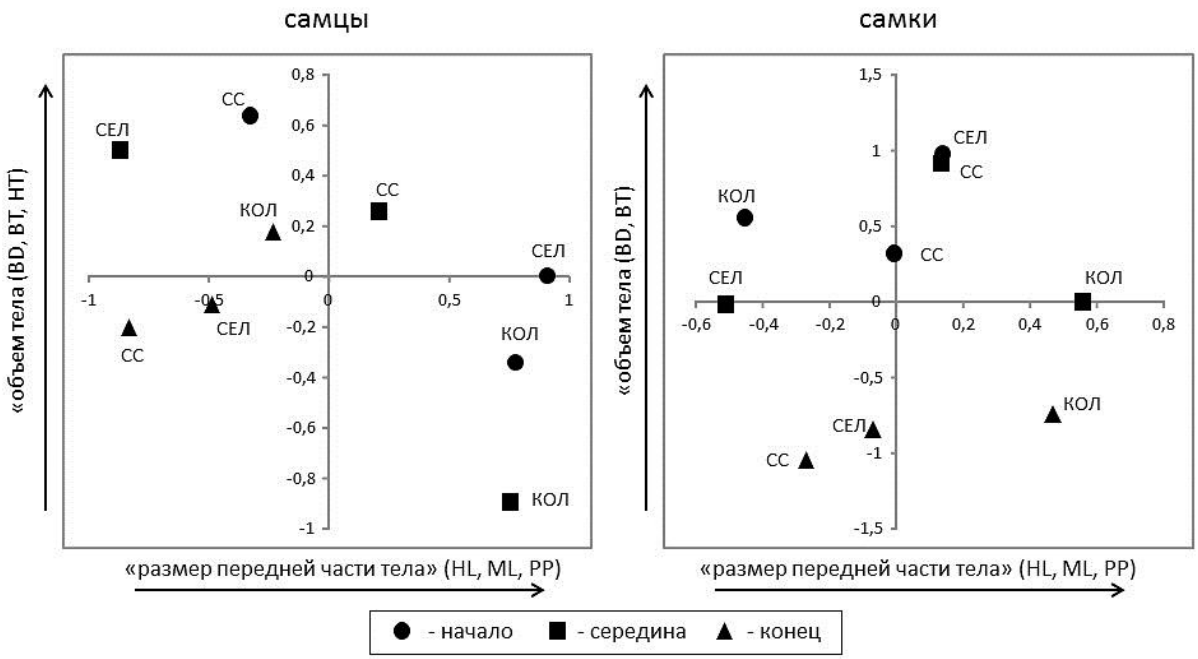

Рисунок 1.3. Расположение центроидов в двумерном пространстве первой (ГК1, ось *x*) и второй (ГК2, ось *y*) главных компонент (кружки - начало, квадратики - середина, треугольники - конец нереста). СЕЛ - Губа Сельдяная, КОЛ - лагуна Колюшковая, ПСС - пролив Сухая Салма [9].

На рисунке 1.3 показаны центроиды всех выборок в координатах первой и второй главных компонент. Как у самцов, так и у самок изменчивость значений в конце нерестового периода ниже, чем в начале и конце нерестового периода. У самцов большие значения ГК1 (размер передней части тела) наблюдаются на "хороших" нерестилищах в начале нерестового периода, в то время как меньшие

значения наблюдаются в конце нерестового периода. У самок эта закономерность проявляется в основном в ГК2 - положительные значения "объема тела" наблюдаются у самок в начале нереста и отрицательные в конце, что отражает вымет икры.

Динамика размеров и формы тела в период нереста у разных полов

У самцов, ГК1 показал заметные изменения в течение нерестового периода на всех трех станциях, хотя их характер был различным (здесь и далее рассматриваются только статистически значимые различия на 95% уровне) (Рисунок 1.4). В начале нереста в СЕЛ и КОЛ встречались рыбы с более крупной передней частью тела. В середине нереста рыба из СЕЛ имела меньшую переднюю часть тела чем в двух других местах. В конце нереста различий между выборками не наблюдалось. В целом, в период нереста наблюдалось некоторое снижение значений признаков. Наиболее вероятной причиной наблюдаемой закономерности является перераспределение рыбы на нерестилищах, хотя точные причины этого установить пока не представляется возможным.

Для колюшки характерна значительная фенотипическая пластичность признаков передней части тела, таких как длина головы и размер рта. Считается, что эта пластичность развилась в ходе эволюции в результате конкуренции за пищу [74]. Можно предположить, что именно самцы с большими головами и ртами имеют конкурентное преимущество и способны питаться более эффективно. Кроме того, такие особи могут быть более приспособлены к быстрому освоению нерестовых участков благодаря высокой эффективности сбора гнездового материала [117]. Большие челюсти и высокая способность открывать рот были также отмечены у особей пелагической популяции озера Пакстон, Канада [59]. В то же время, адаптивное значение большого рта на этапе ухода за потомством остается неясным, поскольку сила укуса, которая является гораздо более важной характеристикой, увеличивается у рыб со слабо открывающимся, меньшим ртом [159].

ГК2 показывает меньшую изменчивость выборок (Рисунок 1.4). При сравнении различных станций как в начале, так и в конце нереста значимых парных различий не обнаружено, но были обнаружены различия в середине нереста.

Выраженной динамики этого ГК не наблюдается, хотя можно было бы ожидать снижения значения этого ГК со временем, поскольку такое снижение было отмечено для упитанности [6]. В исследованиях Dufresne, FitzGerald и Lachance (1990) [80] Было показано, что ювенильные и взрослые самцы колюшки к концу нереста теряют примерно одинаковую долю первоначальной массы тела. В нашем исследовании зависимости потери веса от размера самцов не наблюдалось, что, по-видимому, связано с высокой межиндивидуальной гетерогенностью.

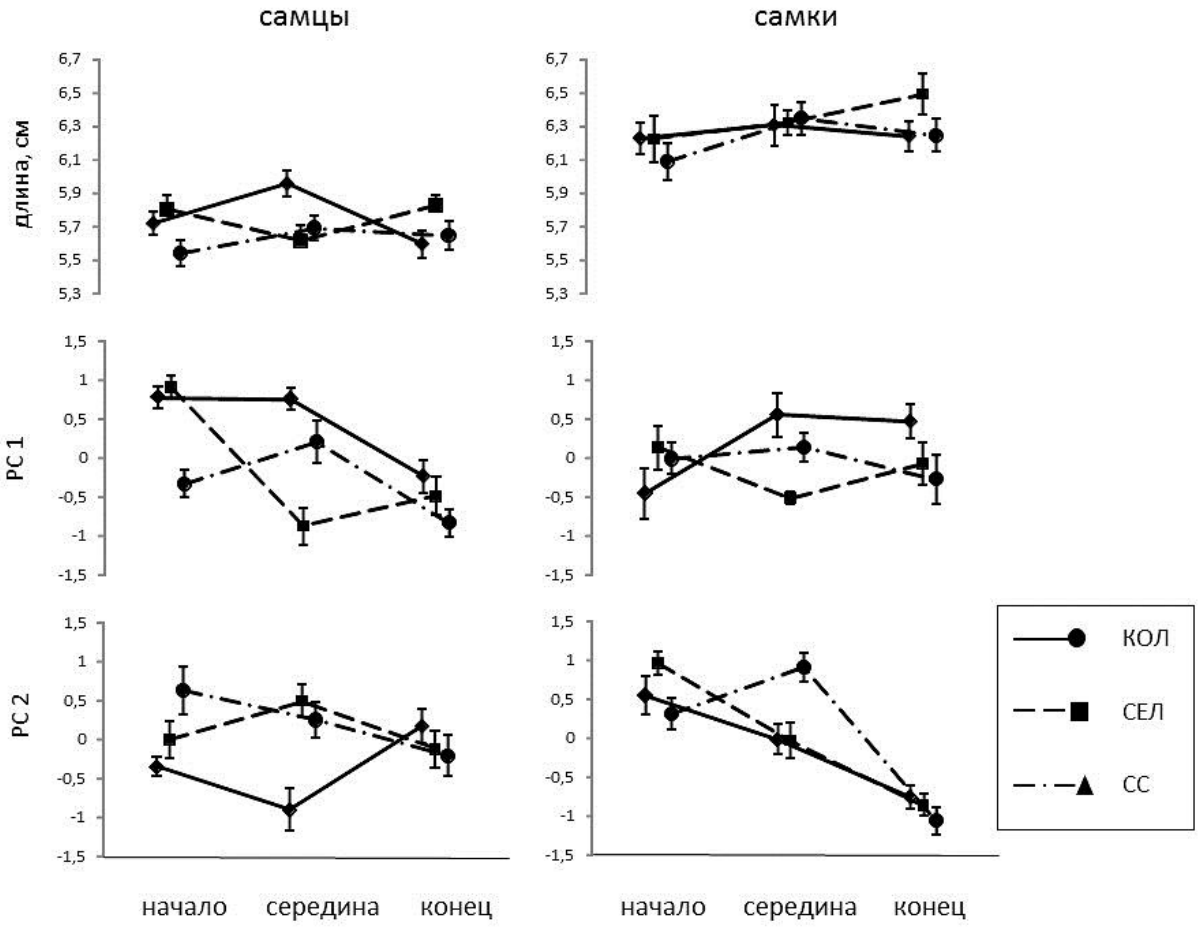

Рисунок 1.4. Изменение значений стандартной длины (SL), ГК1 и ГК2 в нерестовый период. Сплошная линия - лагуна Колюшковая, пунктирная линия - губа Сельдяная, сложная пунктирная линия - пролив Сухая Салма [9].

ГК3 не показывает различий между выборками в начале нереста, но в середине нереста хвостовой плавник оказывается немного короче в выборке СЕЛ, чем в двух других выборках. Как и в случае с вариациями ГК1, наиболее вероятной причиной этого является перераспределение рыбы на нерестилищах.

Средняя стандартная длина тела самцов во всех выборках составила 5,71 см (рис. 1.4). В СЕЛ средняя длина тела составила 5,75 см, в КОЛ - 5,76 см, а в ПСС - 5,63 см. Разница между объединенной выборкой самцов из "хороших" нерестилищ и выборкой из ПСС была значимой (t-test, $p<0,05$). Это может быть связано с тем, что более крупные самцы более конкурентоспособны и чаще занимают лучшие нерестилища.

Некоторые литературные экспериментальные и полевые исследования подтверждают положительную корреляцию между размером тела самцов и качеством их нерестовых участков. Считается, что большой нерестовый участок и его открытость являются факторами, привлекающими самцов (т.е. качество нерестилищ), поскольку они увеличивают вероятность встреч с самками. Однако эмпирические результаты показали, что увеличение сложности среды обитания не влияет на размер нерестового участка самцов и частоту встреч с самками [67]. Более крупные самцы обычно имеют преимущество как в прямой конкуренции за нерестовые участки, так и в ухаживании за самками [41]. Выбор таких самцов в сторону гнездования на открытых участках, наблюдавшийся в исследовании Candolin и Voigt (2001), неясен, поскольку такие участки ассоциируются с большей доступностью для хищников [164].

В качестве объяснения было высказано предположение, что главным фактором, определяющим поведение самцов, является не размер тела, а возраст: чем меньше остается возможностей для успешного спаривания у старых самцов, тем смелее они себя ведут. Возможно, что преобладание крупных самцов на беломорских нерестилищах с густыми зарослями морской травы объясняется их стремлением снизить давление хищников с хорошо развитым зрением, так как имеются данные о положительной связи между интенсивностью брачной окраски и размером тела самцов [80]. Кроме того, расположение гнезд в центре зарослей предпочитают самки с точки зрения безопасности для потомства [218], особенно в условиях меняющегося уровня воды [193]. Самцы, гнездящиеся в более качественных макрофитных нерестилищах, вступают в фазу спаривания раньше, чем их конкуренты из более открытых мест обитания [220], и их гнезда чаще всего содержат большее количество икринок [128, 165, 220].

В нашем материале было несколько случаев значительных различий между выборками по размерам самцов, которые хорошо объясняются большей конкурентоспособностью более крупных самцов в борьбе за более качественные нерестилища. В начале нереста самцы из ПСС со средней длиной 5,53 см были значительно меньше рыб из СЕЛ с SL = 5,80 см. Выборка КОЛ в середине нерестового периода имела стандартную длину тела 5,96 см, что выше, чем у рыб из того же места в начале и конце нереста, а также чем у рыб из ПСС в течение всего нерестового периода. В целом, более высокая изменчивость самцов по размеру в середине нереста может быть связана с тем, что именно в этот период их конкуренция, которая, вероятно, связана с размером, наиболее сильна из-за пика нереста [67]. В начале нереста рыбы, которые только пришли на нерест, еще не успели распределиться по доступным нерестилищам в соответствии со своей конкурентоспособностью. Присутствуют как мелкие особи, для которых вклад в раннее созревание и строительство гнезда максимален [29], так и более крупные доминантные самцы. В середине нереста крупные самцы могут вытеснять более мелких самцов с качественных нерестилищ, как путем прямой конкуренции за свободные участки, так и путем разрушения и захвата других гнезд [84]. В конце нереста конкурентоспособность может уже потерять свое значение из-за снижения плотности рыб.

У самок ГК1 не показывает гетерогенности выборок ни в начале, ни в конце нереста, но в середине нереста значения этого ГК для выборки из СЕЛ было ниже, чем для выборки из КОЛ (рис. 1.4). Для последней выборки наблюдалось значительное изменение этого ГК по мере нереста.

ГК2 в начале нереста наиболее высок в СЕЛ, значительно превышая его значения в ПСС (рис. 1.4). Выборка из КОЛ занимает промежуточное положение между этими выборками. В середине нереста значение ГК2 в ПСС увеличивается и даже немного превышает значения, характерные для "хороших" нерестилищ. К концу нерестового сезона значения этого ГК ожидаемо снижаются и не отличаются для разных станций. Поскольку ГК2, являясь отражением степени готовности самок к нересту, хорошо поддается интерпретации, мы можем попытаться объяснить его пространственные изменения в течение нерестового периода. Мы полагаем, что к

"хорошим" нерестилищам сразу после зимовки подходят более подготовленные к нересту самки, а к "плохим" - менее подготовленные особи. Уменьшение ГК2 на "хороших" нерестилищах происходит в результате выметывания икры, что приводит к уменьшению как толщины тела, так и высоты, а увеличение ГК на "плохом" нерестилище может быть связано с созреванием самок, пришедших туда раньше, или с приходом новых самок из открытого моря, учитывая, что количество самок в этом месте в первой половине июня увеличилось с 2,7 до 9,3 экз/м^2, т.е. более чем в три раза. Возможно также сочетание этих процессов. К концу нереста изменчивость этого ГК во всех случаях уменьшается, так как все самки, или подавляющее большинство из них отнерестились.

ГК3 (который в основном представляет собой толщину головы) в начале и конце нереста не отличается между выборками. В середине нереста имеются парные различия между всеми выборками. ГК4 (длина хвостового плавника) демонстрирует различные варианты изменчивости. Это единственный случай, когда различия между выборками обнаружены в конце нереста. Выборки также различаются в середине нереста, но не в его начале.

У самок наблюдается отсутствие пространственной гетерогенности стандартной длины рыб, а также отсутствие динамики этого признака (рис. 1.4). По-видимому, это объясняется тем, что самки не заняты защитой потомства и, соответственно, конкуренцией за нерестовые участки размножения. Самки несколько крупнее самцов и имеют среднюю длину 6,28 см. Наблюдается небольшая тенденция к увеличению средней длины тела по мере нереста (от 6,18 см в начале нереста до 6,33 см в конце) [9].

Динамика морфологической изменчивости в течение нерестового периода

Для того чтобы описать динамику изменения в течение нерестового периода, мы подсчитали количество статистически значимых парных различий между выборками на разных этапах нерестового периода по значениям главных компонент, результаты чего оказались весьма показательными. Наибольшее количество значимых различий отмечено для середины нерестового периода - 14 из 21. В начале нереста различия были обнаружены только в 4 случаях и только одно в конце

нереста (табл. 1.2). Следует подчеркнуть, что заметных половых различий в этом отношении нет.

Таблица 1.2. Количество значимых ($p<0,05$) различий при парных сравнениях для каждого ГК между станциями, рассчитанных отдельно для самцов и самок (общее количество парных сравнений в каждом случае - 3) на разных стадиях нерестового периода.

Главная компонента пол	**Начало**	**Середина**	**Конец**
ГК1 (Самцы)	2	2	0
ГК2 (Самцы)	1	2	0
ГК3 (Самцы)	0	3	0
ГК1 (Самки)	0	1	0
ГК2 (Самки)	1	2	0
ГК3 (Самки)	0	3	0
ГК4 (Самки)	0	1	1
Всего	**4**	**14**	**1**

Эту картину можно объяснить примерно так же, как интерпретировались закономерности изменения длины тела у самцов. В начале нереста колюшки подходят к нерестилищам достаточно однородными стаями, и 28-30 мая мы наблюдаем только первые признаки внутрипопуляционной гетерогенности, связанной с распределением рыб по нерестилищам в зависимости от времени подхода (как для самцов, так и для самок) и от конкурентоспособности рыб при выборе нерестовых участков, что значимо только для самцов. Мы смогли обнаружить эту гетерогенность, скорее всего, только благодаря тому, что в 2016 году первые выборки были собраны не в самом начале подхода на нерест, а примерно через неделю или более после появления колюшки у берегов. Суть преднерестового подготовительного этапа заключается в том, чтобы оптимально согласовать гетерогенность существующей нерестовой популяции с гетерогенностью нерестовых местообитаний.

На пике нереста, в середине июня, наблюдается максимальная пространственная гетерогенность колюшки, отражающая гетерогенность конкурентоспособности рыб, которая наиболее выражена в этот период. В конце нереста пространственная гетерогенность практически исчезает, так как большинство особей уже отнерестились, нерестилища освобождены, и конкуренции за них нет. Немногие еще нерестящиеся особи могут выбирать нерестилища независимо от своих морфологических характеристик. Интересно, что хотя эти объяснения относятся в основном к конкуренции самцов за нерестовые участки, пространственная гетерогенность морфологических характеристик выражена и у самок, хотя и в несколько меньшей степени, чем у самцов. У самцов попарные значимые различия между выборками наблюдались в 33% случаев, а у самок - в 25%. Очевидно, что у самок также есть механизмы, обуславливающие их пространственную гетерогенность, о которых мы знаем гораздо меньше, чем о механизмах самцов.

Одновременно с этим процессом происходит другой процесс, связанный с естественными изменениями в период нереста: уменьшение объема тела вследствие выметывания половых продуктов (в первую очередь у самок) и со снижением упитанности (в большей степени у самцов) [6]. Кроме того, происходит отход отнерестившихся рыб в открытые участки моря, а также, возможно, миграция в прибрежные районы рыб, созревающих позже большинства. Сочетание всех этих процессов создает довольно сложную картину, фрагменты которой мы наблюдали в данном исследовании.

Заключение к главе 1

Изучение изменчивости морфологических признаков колюшки дает важную информацию о биологии вида, позволяя лучше понять вопросы, связанные с приспособленностью особей, естественным отбором, а также влиянием внешних условий. Наблюдаемая в данной работе пространственная гетерогенность популяции колюшки позволяет оценить пространственные масштабы процессов, происходящие в период нереста, которые оказываются очень невелики, а также связать из с процессами, обусловленными физиологическими особенностями и эволюционными стратегиями разных полов [9].

Глава 2. Описание полового диморфизма трехиглой колюшки Белого моря

Введение

Половой диморфизм (ПД)– это различия между самцами и самками одного и того же вида по признакам, не связанным с половыми органами. Это важная популяционная характеристика. В Белом море наблюдаются различия между самцами и самками колюшки в характере питания [6], а также смертности, как связанной, так и не связанной с хищниками [89]. Предварительный анализ пространственной гетерогенности рыб показал, что самцы и самки активно перераспределяются на нерестилищах в период нереста [9]. Беломорская трехиглая колюшка демонстрирует онтогенетические изменения в соотношении полов. Результаты недавнего анализа генетических маркеров показывают, что у молоди до 1,5-месячного возраста соотношение полов не является смещенным, но среди более старшей молоди преобладают самки [1]. Соотношение полов с преобладанием самок постоянно наблюдается на нерестилищах [89, 111, 137, 255] и в открытых водах в пределах нескольких километров от береговой линии среди половозрелых рыб в период их нереста (Т. Иванова и М. Иванов, неопубликованные данные). О преобладании самок сообщается и для ряда других популяций этого вида [30, 31, 128, 179, 190, 191, 209, 215, 253]. Соотношение полов является важной популяционной характеристикой, которая напрямую влияет на плодовитость популяции и, следовательно, играет важную роль в динамике популяции [254].

Соотношение полов тесно связано с ПД, который очень распространен у трехиглой колюшки [24, 117, 147]. Самцы колюшки заботятся о своем потомстве, защищая нерестовые участки, эмбрионов и личинок от других колюшек и хищников. Вынашиванию икры самками способствуют более крупные размеры их тела, что также влияет на их способность к плаванию и уязвимость к хищникам [208]. ПД в структурах, тесно связанных с размножением, обычно интерпретируется в терминах адаптации самок и самцов к их конкретным репродуктивным ролям [29, 82, 96, 162, 222]. Было высказано предположение, что ПД в структурах, не связанных напрямую с размножением, являются результатом адаптации полов к различным

экологическим нишам [99, 223]. Поэтому закономерности ПД могут быть интерпретированы в терминах локальной адаптации. Цель данной главы - количественно оценить закономерности полового диморфизма у беломорской колюшки на нерестилищах и обсудить его возможную роль в локальных адаптациях [77].

Материал и методы

Сбор проб

Пробы колюшки были отобраны из трех нерестилищ в Керетском архипелаге, Кандалакшском заливе Белого моря, в районе учебно-научной станции "Беломорская" Санкт-Петербургского государственного университета (66°41′N; 33°45′E), уже описанных в Главе 1 - губа Сельдяная (СЕЛ), пролив Сухая Салма (ПСС) и лагуна Колюшковая (КОЛ). Отбор проб проводился пять раз в течение нерестового периода с конца мая по конец июня 2018 года. В общей сложности 1442 особи (749 самок и 693 самца) были собраны с помощью небольшого закидного невода (длина 7,5 м, высота 1,5 м, площадь захвата 120 м^2) во время малой воды. Пробы фиксировались и хранились в 10% формалине в соответствии с методикой Reimchen и Nosil (2006) [204]. Всего было собрано 15 выборок, каждая из которых состояла из примерно из равного количества (чаще всего по 50 шт.) самцов и самок. Пол определяли путем визуального осмотра и окраски, а также, при необходимости, путем анализа гонад [77, 78].

Сканирование

Метод сканирования "деревянного бассейна" [101], использованный в данном исследовании, является методически более простым, чем фотография, и позволяет получать цифровые изображения мелких рыб высокого разрешения в лаборатории, а также - с некоторыми ограничениями - в полевых условиях. Важнейшие преимущества этого метода заключаются в том, что образцами можно легко манипулировать и их позиционировать, качество изображения можно быстро контролировать с помощью режима предварительного просмотра сканера, и, по сравнению с фотографическими методами, качество изображения высокое, а

обработка простая [101]. Образцы сканировали с помощью сканера Epson Perfection V600 Photo с разрешением 1200 dpi.

Образцы, полностью погруженные в воду, сканировались в боковом положении с правой и брюшной сторон. «Деревянный бассейн» был сделан из деревянной рамы, стекла и пластилина для заполнения зазоров между стеклом и деревом [101]. Бассейн помещался на стекло сканера и заполнялся пресной водой глубиной около 2 см. Этой воде давали отстояться в течение нескольких часов перед использованием для устранения пузырьков, которые могут прилипать к стеклянному дну и образцам и снижать качество изображений. Спинные колючки рыб при необходимости поднимались с помощью деревянных палочек.

Признаки

Выбор признаков был сделан с учетом результатов предыдущих исследований [44, 103, 261]. Всего было оцифровано 27 опорных точек с помощью программы ImageJ (рис. 2.1 и Приложение А). Травмированные структуры, в частности сломанные колючки, наблюдались очень редко, около 0,1% от их общего числа, и были исключены из анализа. Измерялись только равномерно поднятые колючки. На основе координат этих опорных точек было создано 44 линейных признака (Приложение В). Расстояния между опорными точками рассчитаны в Microsoft Excel. Все признаки особи делились на стандартную длину (SL), чтобы минимизировать влияние размера рыбы [28]. У одной двусторонней структуры, брюшных колючек, мы измеряли обе стороны, чтобы проанализировать флуктуирующую асимметрию, представляющую собой отклонение от идеальной симметрии [183]. Все признаки были *априори* разделены на несколько групп в соответствии с их положением и функцией: 1) тело (27 признаков, исключая стандартную длину), 2) голова (6 признаков), 3) защитные структуры (6 признаков) и плавники (4 признака) (Приложение С).

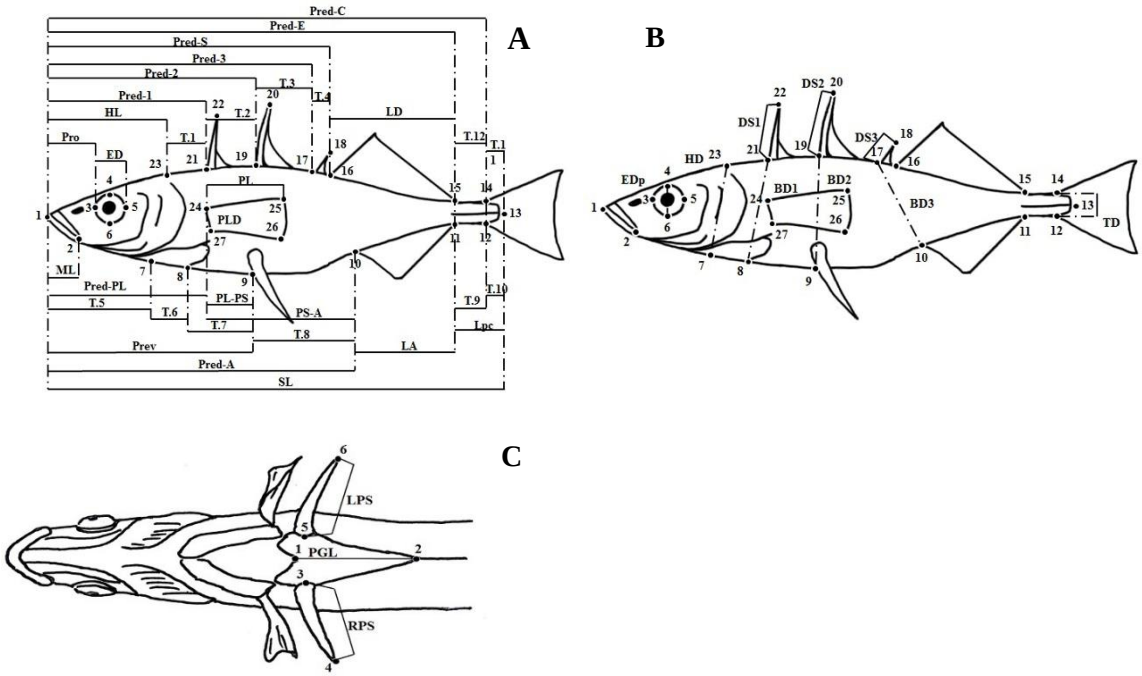

Рисунок 2.1. Опорные точки и линейные признаки, использованные для описания полового диморфизма трехиглой колюшки. А и В - боковые виды, С - вентральный вид [77]. Полное описание опорных точек и признаков см. в Приложение А и В.

Статистический анализ

Перед проведением анализа все стандартизированные по SL признаки были проверены на отклонение от нормальности с помощью теста Шапиро-Уилка отдельно для каждой выборки; для проверки гомоскедастичности (степени сходства дисперсии разных выборок) использовался тест Левена и Бокса. Затем применялась поправка Бонферрони для множественных сравнений [206]. Для анализа данных использовали анализ главных компонент (PCA) с помощью компьютерной программы IBM SPSS Statistics V19.0 [94]. Мы использовали только те ГК, собственные векторы которых превышали 1. На основе различий между стандартизованными средними значениями SL тела для самцов и самок мы рассчитали индекс ПД (SDI) в соответствии с Borgognini и Repetto (1986) [61], согласно уравнению **2.1**:

$$\boldsymbol{SDI = \frac{\overline{X}_m - \overline{X}_f}{\overline{X}_f} * 100}$$

где X_m и X_f - средние значения признаков для самцов и самок, соответственно.

Этот индекс показывает различия в размере признаков в процентах: среднее значение признаков, величина которых больше у самцов, являются положительными, больше у самок - отрицательными. Различия в SDI и ГК между полами проверялись на значимость с помощью t-теста Стьюдента. ФА брюшных колючек измеряли согласно Palmer и Strobeck (2003) [185], как показано в уравнении **2.2**:

$$\boldsymbol{FA = |R - L|/0.5 * (R + L)}$$

где R и L - правое и левое значения признака, соответственно. Поскольку этот показатель распределен ненормально, мы использовали непараметрические тесты Манна-Уитни и Крускала-Уоллиса H для оценки значимости влияния пола на ФА.

Результаты

Половой диморфизм длины тела

Стандартная длина (SL) особи в наших выборках варьировала от 5,28 до 7,18 см для самок при общем среднем значении 6,16 см, и от 4,90 до 6,43 см для самцов при общем среднем значении 5,63 см, т.е. самки превышают самцов по SL на 8,6% (Приложение С, Рисунок 2.2).

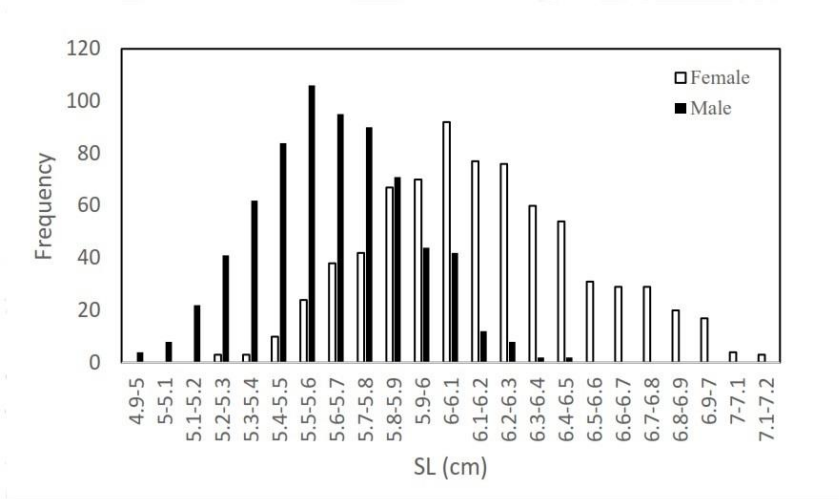

Рисунок 2.2. Распределение стандартной длины самцов (n=693) и самок (n=749) колюшки из архипелага Кереть, Белое море, май-июль 2018 г.

Половой диморфизм формы тела

Среди 43 признаков, стандартизированных по SL, два (Pred-C и TD) показали значительное отклонение от нормальности. Поэтому для их анализа мы использовали непараметрическую статистику. Пятнадцать признаков имели большие значения у самок, двадцать три – у самцов, а пять не имели значимых различий между полами (Приложение C). Анализ главных компонент проводился по 43 признакам с использованием ортогонального (varimax) вращения. Одиннадцать ГК с собственными значениями более 1 объяснили 76,4 % общей дисперсии (Приложение D, Таблица 2.1). Среди этих ГК четыре показали значительные различия между полами: ГК1 (21,8 % общей дисперсии) можно интерпретировать как форму передней части тела, ГК4 (7,2 %) длину колючек, ГК6 (5,2 %) размер и форму хвостовой части и ГК8 (4,9 %) размер и форму спинной задней части. Другие ГК не показали значимых различий между полами (Таблица 2.1) [77].

Сравнение признаков с более высокими нагрузками на эти ГК с *априорными* группами признаков показывает лишь частичное совпадение между ними. Среди защитных структур, все колючки локализуются в одном ГК, кроме DS3, который находится в другом ГК, описывающем вариации задних частей спины: PGL группируется с признаками, описывающими переднюю часть тела. Непарные плавники группируются с другими признаками, описывающими соседние части тела. Признаки головы делятся на две группы, одна из которых связана с длиной, а другая - с высотой передней части тела. Признаки формы тела, представляющие собой гетерогенную группу, относятся ко всем ГК, кроме ГК4 (Таблица 2.1, Приложение B).

У самцов более крупная передняя часть тела, включая голову, глаза и рот, примерно до уровня грудных плавников. Преорбитальное расстояние (Pro) показывает самое высокое значение ПД (SDI=21,1), за ним следует другой проксимальный признак - длина рта (SDI=16,7). Pred-PL, длина головы (HL) и T.5 также демонстрируют значения SDI выше 10 - 10.2, 11.6 и 14.1 соответственно (Приложение C). Кроме того, у самцов больше основание хвостового плавника и некоторые защитные структуры, такие как первая и вторая спинные колючки и брюшные колючки. SDI этих структур ниже, чем для передней части тела; в целом,

он колеблется между 3,2 и 5,8. Три спинных колючки демонстрируют четкое снижение абсолютного значения SD от передней к задней части тела, с SDI = 5,8, 3,9 и - 2,8 для DS1, DS2 и DS3, соответственно. Абсолютная длина первой спинной колючки (DS1) на 3-4% меньше, чем второй (DS2), а третья спинная колючка (DS3) заметно меньше остальных: всего на 37% длиннее DS2.

Таблица 2.1. Средние показатели главных компонент (ГК) для самцов и самок, а также признаки, демонстрирующие высокие абсолютные нагрузки на эти ГК (varimax-raw rotation) [77].

ГК	**Описание**	**Значимость полового диморфизма, t-тест**	**Признаки с высокой (>0,4) положительной нагрузкой**	**Признаки с высокой (<-0,4) отрицательной нагрузкой**
ГК1 (21,8%)	Размер передней части тела	P<0,001	Pred-PL, HL, Pro, Pred-1, Prev, Pred-2, T.5, ED, ML	PS-A, T.8, BD3, T.3, PGL
ГК2(8,3)	Длина тела	NS	Pred-C	T.10, T.11
ГК3 (7,6)	Высота тела	NS	BD1, BD2, EDp, HD, TD	
ГК4 (7,2)	Длина колючек	P<0,001	DS2, DS1, LPS, RPS	
ГК5 (6,0)	Размер постанальной части тела	NS	Pred-A	
ГК6 (5,2%)	Размер и форма хвостовой части	P<0,001	LA	T.9, ЛПК,
ПК7 (5,0%)	Размер и форма нижней медиальной части	NS	ПП, T.7, T.6	
ПК8 (4,9%)	Размер и форма дорсальной верхней задней части	P<0,001	LD, Pred-E, T.12	
ПК9 (3,9%)	Размер и форма средней части спины	NS	Pred-S, T2	
ГК10 (3,3%)	Размер и форма третьего спинного позвоночника и прилегающей части тела	NS	T.4, DS3	
ПК11 (3,2%)	Размер и форма передней части спины	NS	T.1	

Самки имеют более крупные задние части тела, за исключением хвостовой части. Они имеют более крупное брюшко (расстояние между основанием брюшных колючек и анусом (T.8) показывает самый высокий SDI [21.5]), более высокое тело (расстояние между основанием DS3 и анусом, BD3 [SDI =-14.8]), более крупную брюшную пластинку (SDI = - 8.9) и более крупный DS3 (SDI=-2.8). ПД хвостовой части тела демонстрирует сложные паттерны. У самцов более высокий (TD, SDI = 6.2) и длинный (LPC, SDI = 4.0) хвостовой стебель и более крупное основание хвоста (SDI = 9.2 и 7.9 для T.10 и T.11, соответственно), но расстояние между концом спинного плавника и началом хвоста больше у самок (T.12 SDI =-8.0). Вероятно, это связано с тем, что верхние части их хвостового плавника меньше. Другие плавники показывают гетерогенные паттерны - у самок длиннее (SDI, PL=-1.5), но уже (PLD, SDI=4.8) грудные плавники, и меньше анальный плавник (SDI LA = 10.4). Длина спинного плавника не различается между полами.

Для билатерального признака, длины брюшных колючек, тесты на направленную асимметрию не выявили значимых различий между длиной левой и правой брюшных колючек (тест Манна-Уитни, p=0,665), а распределение значений R-L не показало значимого отклонения от нормальности, следовательно, асимметрия этого признака флуктуирующая. ФА не была связана со стандартной длиной (коэффициент корреляции Спирмена, p=0,321). Значимых различий между самцами и самками по ФА брюшных колючек не обнаружено (t-test, p=0,303).

Обсуждение

Общие закономерности полового диморфизма у колюшки

В ряде исследований было показано, что аддитивные генетические вариации, ковариации и наследуемость у обоих полов трехиглой колюшки сходны с точки зрения генетической архитектуры. Это накладывает ограничения на формирование ПД [147]. Однако эмпирические данные, показывающие значительную гетерогенность ПД среди различных популяций, позволяют предположить, что генетические ограничения не так сильны, как принято считать [147]. ПД представляет собой основной источник межпопуляционной гетерогенности трехиглой колюшки, демонстрируя высокую изменчивость по нескольким

морфологическим признакам, описывающим различные аспекты размера и формы тела [24].

Наши места сбора проб расположены в нескольких километрах друг от друга. Они заполняются колюшкой, приплывающей с мест зимовки, которые, вероятно, находятся на расстоянии десятков километров от мест нереста [132]. Таким образом, мы можем с высокой степенью уверенности утверждать, что проанализированные нами рыбы принадлежат к одной популяции. Поскольку целью данного исследования является описание общих закономерностей ПД беломорской колюшки, мы не изучали внутрипопуляционную пространственную и временную изменчивость. Такая изменчивость имеет место [9] и может привести к различиям ПД между разными выборками, но она обусловлена закономерностями пространственного распределения особей в одной популяции, и в данном исследовании она не рассматривается.

ФА была исследована только в одном двустороннем признаке, длине брюшных колючек, и не показала различий между полами. Насколько нам известно, единственный в семействе пример различий в ФА между полами был зарегистрирован для ручьевой колюшки *Culaea inconstans* из Канады: самцы показали более высокую ФА, чем самки, по числу лучей и длине грудных плавников [98, 136]. У животных ПД в FA встречается очень редко, хотя есть несколько примеров у людей, которые, вероятно, вызваны социальными факторами [93]. Преимуществом нашего исследования является большой размер выборки - почти 1500 особей, что повышает уверенность в отсутствии различий в ФА между самцами и самками. Наши результаты не были вызваны малым размером выборки, что часто бывает в исследованиях ФА [185]. Ниже мы обсудим закономерности и интерпретацию ПД в различных группах признаков трехиглой колюшки, сравнивая ПД у беломорских рыб с общевидовыми закономерностями.

Размер тела

В подавляющем большинстве исследований, посвященных ПД трехиглой колюшки, сообщается, что самки имеют более крупные размеры [109, 117, 118, 142, 147, 171, 173, 204]. Более того, у других видов колюшек, таких как *Apeltes quadracus* [57], *Gasterosteus wheatlandi* [219], *Culaea inconstans* [167], *P. sinensis, P. tymensis и*

P. pungitius [109, 160], наблюдается такая же картина. Необычный ПД с большим размером тела самцов отмечен для канадских популяций трехиглой колюшки [49, 62, 221], есть и другие примеры [117, 118, 147].

Более крупные размеры самок обычно объясняется предпочтениями самцов, поскольку более крупные самки обычно могут потреблять большее количество питательных веществ, тем самым увеличивая плодовитость [35, 36, 60, 123, 250]. Китано и соавторы (2007) предполагают, что более крупные самки имеют более высокий репродуктивный успех, поскольку производят большее количество икринок и пользуются благосклонностью ухаживающих самцов. Действительно, существует положительная корреляция между длиной тела самок и плодовитостью во многих популяциях колюшки [34]. Однако может наблюдаться и отрицательная связь, как показано для колюшки Аляски [37, 38], что говорит о потенциальном компромиссе между количеством и качеством потомства [187, 225, 229, 252]. Размерный ПД может быть связан с особенностями жизненной стратегии - он более выражен в озерных популяциях, чем в морских и речных [228].

Величина ПД по размеру тела колюшки также может быть вызвана отбором самцов, зависящим от размера, который показывает сложные закономерности. Более крупные самцы имеют больше шансов на успех в конкуренции между самцами за места гнездования [65, 80, 125, 211], реже становятся жертвами воровства икры со стороны других самцов, чем более мелкие самцы [140, 186], и могут иметь преимущества при охране гнезд [186]. Однако есть и преимущества у мелких самцов, которые могут созревать и начинать размножаться раньше, чем крупные [29]. Поскольку ежегодная смертность колюшки в Белом море составляет около 2/3 [111], это увеличивает вероятность участия мелких самцов в нересте. Более мелкие самцы могут начать размножаться раньше в сезоне, занять лучшие нерестовые участки, и в конечном итоге достичь более высокого репродуктивного успеха, чем более поздно размножающиеся крупные самцы [66, 174].

У беломорской колюшки четко прослеживается типичный для этого вида ПД по размерам в сторону самок. Помимо рассмотренных выше факторов, эта закономерность может быть связана с почти двукратным преобладанием самок колюшки на нерестилищах в Белом море [89, 132]. Обычно крупные рыбы живут

дольше мелких. Поэтому, если один из полов крупнее, его продолжительность жизни, скорее всего, будет больше [69, 70]. Следовательно, более крупный размер самок колюшки может объяснить их преобладание в беломорской популяции.

Передняя часть тела

Размеры головы, рта и глаз (HL, HD, ML, Pro, ED, EDp) часто используются в исследованиях ПД колюшки [23, 115, 117, 118, 161, 204, 205]. Зрелые самцы имеют более крупную голову, чем самки в разных частях ареала: в Японии [117, 171, 172, 175], Канаде [161, 204, 228], Исландии [126], США и Европе [126, 146, 147]. Примечательно, что другие родственные виды *Pungitius tymensis, P. sinensis, P. pungitius* имеют схожие паттерны ПД [68, 119].

Размер рта, зубной ряд, размер и форма головы, высота тела предполагают адаптацию самцов к придонной трофической нише [49, 63, 64, 117, 126, 204, 228]. Самцы строят гнезда, используя рот для сбора песка и различных волокон. Кроме того, они часто кусаются при взаимодействии с другими самцами и во время ухаживания, что редко встречается у самок [253]. В сезон размножения самцы в основном находятся у дна, защищая свои нерестовые участки и гнезда, в то время как самки проводят больше времени в толще воды. Такое расхождение ниш приводит к разным пищевым предпочтениям, а также к разному давлению со стороны хищников. Самцы более подвержены нападению донных хищников, в то время как самки уязвимы для птиц [197, 203]. В Белом море мы также наблюдали, что самцы проводят больше времени у дна в период нереста [137], потребляя больше донных организмов, чем самки (А. Демчук, неопубликованные данные). Чаще, чем самки, самцы потребляются донными хищниками, такими как треска и керчак [89]. Таким образом, приведенные выше интерпретации соответствуют образу жизни колюшки в Белом море, несмотря на то, что небольшую часть своей жизни они проводят у берега, а остальную часть - в открыто море [137].

Более глубокое тело предполагает адаптацию самцов к донным трофическим нишам, а также обуславливает большую защищенность от хищников [49, 63, 64, 117, 126, 204, 228]. В Белом море отбор в сторону увеличения размеров самцов может быть вызван хищничеством. Обычно ПД высоты тела положительно связан с ПД грудных плавников и хвостового отдела. Эти результаты свидетельствуют об

адаптации к быстрым изменениями скорости плавания (ускорениям) и маневренности [76, 227, 228, 233, 241, 246], чему, возможно, способствуют различия в давлении хищников на особей разного пола [195, 197, 203]. В большинстве популяций колюшки большая высота тела самцов также может быть преимуществом при взаимодействии между ними, в то время как более крупные грудные плавники, связанные с более высоким телом, также могут способствовать устойчивости туловища и быть более привлекательными для самок [46, 124, 238, 251, 253].

Защитные структуры

Функционально спинные и брюшные колючки колюшки важны для демонстрации самцами [108, 232, 249] и для защиты от хищников [107, 165]. Hoogland и соавторы (1957) [107] и Reimchen [1983] [196] показали, что первая спинная колючка обычно короче второй, и последняя работает как функциональная единица с брюшными колючками для защиты рыбы от хищников. Reimchen [1994] [199] предположил, что развитые щитки у морской колюшки обусловлены более опасными хищниками и адаптациями к освобождению после поимки, чем более высоким давлением хищников. В то же время, ширина ниши в озерах больше, чем в небольших прудах, снижая возможности для морфологической дифференциации, что может привести к снижению величины ПД [147, 228].

У колюшки Белого моря три спинных колючки, с первой по третью, показывают снижение SDI от сильного смещения в сторону самцов к смещению в сторону самок. Это хороший пример уменьшения ПД в сторону самцов при продвижении от передней к задней части тела. Это может отражать более высокую потребность самок в защите задней части тела. Мы отмечаем эту закономерность впервые, поскольку не нашли данных по ПД третьей спинной колючке в других работах. В нашей выборке ПД брюшных колючек был смещен в сторону самцов, что отличалось от общевидовой закономерности, поскольку авторы чаще сообщают о смещении этого признака в сторону самок [24, 113, 117, 147]. В то же время, брюшная пластинка в литературе часто демонстрирует тенденцию к смещению в сторону самок, как мы обнаружили и в нашем исследовании. Поскольку эта костная структура покрывает вентральную часть рыбы, тазовый пояс может быть основной структурой для защиты икры в брюшной полости [46].

Хвостовой отдел

Авторы, сообщающие о большей длине хвостового стебля у самцов, объясняют это потребностями самцов в большей маневренности, что важно в период размножения. В то же время, более длинные хвостовые стебли могут быть дополнительным проявлением более удлиненного тела самок, которое снижает трение при плавании в открытой воде, что было описано для различных таксонов [26, 76, 239, 241, 247]. Наши данные по беломорской колюшке показывают, что у самцов хвостовой стебель длиннее, что может быть связано с необходимостью большей маневренности у самцов.

Плавники

ПД плавников колюшки привлекает внимание исследователей в разной степени. ПД колючек, происходящих из плавниковых лучей спинного и брюшного плавников, обсуждалась выше. Наибольшее внимание было уделено спинному плавнику, который обычно крупнее у самцов [146], дополнительные данные], но у беломорских рыб мы не обнаружили ПД этой структуры. ПД анальных плавников изучали Kristjansson и соавторы [2002] [127], которые обнаружили, что у самцов анальные плавники больше в двух выборках, что сходно с нашими результатами. Поскольку анальный и спинной плавники отвечают за маневренность [26], что более важно для самцов колюшки, эти результаты соответствуют ожиданиям.

В одном исследовании [24] сообщалось, что длина грудных плавников больше у самок, и беломорские рыбы демонстрируют тот же паттерн. Скорее всего, это связано с тем, что грудные плавники у колюшки являются важными органами плавания наряду с хвостом [26]. В то же время ширина грудных плавников, которая в нашем исследовании больше у самцов, может быть важным признаком, обуславливающим более эффективную вентиляцию икры и более высокую маневренность (см. выше).

Заключение к главе 2

Половой диморфизм трехиглой колюшки отражает различную роль полов в воспроизводстве. Он также оптимизирует использование имеющихся ресурсов популяции. ПД размеров тела, которое больше у самок, очень распространен у колюшек

и, вероятно, служит для увеличения популяционной плодовитости. Он может быть существенным фактором почти двукратного преобладания самок в Белом море. Такое преобладание наблюдается у молоди в возрасте всего нескольких недель. У взрослых рыб оно может быть вызвано более высокой смертностью самцов от хищников и их большими потерями энергии в период нереста [89].

В текущем исследовании большинство признаков, использованных при описании формы тела, демонстрируют статистически значимый ПД [77]. Можно выделить несколько групп признаков, для которых характерны сходные паттерны ПД. Передняя часть тела относительно крупнее у самцов. Вероятно, это связано с их ролью в охране нерестовых участков и потомства, что требует проведения большего времени у дна в период размножения. Питание бентосными организмами приводит к специализированным адаптациям самцов, таким как более крупный рот. И наоборот, самки проводят больше времени в толще воды, где более удлиненное тело является более адаптивным. Более крупная задняя часть тела также позволяет самкам вынашивать больше икры.

Защитные структуры более развиты в передней части тела самцов из-за их важности в конкуренции между самцами, а также для защиты гнезд и потомства. Напротив, у самок защитные структуры более развиты в задней части тела, чем в передней для защиты гонад, которые у самок колюшки гораздо больше, чем у самцов. На трех спинных колючках четко прослеживается закономерность, при которой ПД в сторону самцов, уменьшается от первой ко второй колючке и становится смещенным в сторону самок на третьей колючке (у беломорских рыб). Более крупные вентральные пластины у самок могут обеспечивать более надежную защиту икры, особенно от атак снизу. Паттерны ПД хвостового отдела и хвостовой части тела довольно гетерогенны в общевидовом контексте [77].

Глава 3. Тернарный индекс полового диморфизма: метод анализа общевидовых паттернов у трехиглой колюшки

Введение

Связь ПД трехиглой колюшки с жизненными стратегиями проанализирована в нескольких исследованиях с выборками, собранными на довольно ограниченной географической области [146, 205], в то время как ареал вида охватывает значительную часть умеренных широт северного полушария. Однако до сих пор не было систематического описания общевидовых закономерностей ПД. Отчасти это объясняется тем, что данные по ПД очень гетерогенны. В некоторых работах приводятся значения индекса ПД, например, индекс, предложенный Borgognini с соавторами [1986] [61], в то время как во многих других работах сообщается только о наличии или отсутствии статистически значимых различий между полами по определенным признакам. Кроме того, количество и тип признаков, используемых для анализа ПД, значительно различаются в разных работах в зависимости от цели исследования. Такая гетерогенность информации делает очень трудным сравнение результатов, полученных разными авторами, друг с другом, а также включение результатов конкретного исследования в более общий контекст изменчивости ПД.

В данной главе разработан метод, позволяющий количественно оценивать ПД выборок, основываясь только на информации о смещении признака в сторону одного или другого пола, и продемонстрированы возможности этого метода с использованием литературных и оригинальных данных по ПД трехиглой колюшки путем описания общевидовых закономерностей ПД и сравнения различных экотипов (озерно-речных, речных, анадромных и морских) между собой.

Материал и методы

Опубликованные данные

Мы провели поиск в базе данных Web of Science Core Collection по ключевым словам "*Gasterosteus aculeatus*" и "*Sexual dimorphism*" (ноябрь 2020 г.) и выявили 11 релевантных научных работ, содержащих информацию о ПД у 185 выборок *G. aculeatus*. 103 выборки из этих 185 представляли исследование Reimchen и соавторов (2016) [205] и были собраны на одной небольшой территории Haida Gwaii в

Британской Колумбии. Они включали только экотипы озер и ручьев, которые не были разделены, и при их анализе было использовано только 7 признаков.

Данные по ПД всех признаков были количественно оценены с использованием оригинального тернарного индекса ПД (sexual dimorphism tertiary index - SDTI), описанного в разделе "Результаты". Для расчета общевидовых закономерностей трехиглой колюшки мы использовали все доступные выборки (исключая колюшку Белого моря). Мы также сравнили четыре экотипа: анадромный, озерно-речной, морской и ручьевой, основываясь на информации в источниках. Для этих анализов мы выбрали 13 признаков, по которым имелись данные не менее чем по 30 выборкам: SL, HL, HD, ML, SnL, ED, BD1, LD, DS1, DS2, LPS, PGL и LPC.

Выборки Белого моря

Сбор материала по колюшки Белого моря и три изученных местообитания были описан в главе 2. В этой главе мы приводим данные по ПД 15 выборок, собранных на пяти разных этапах нереста 2, 9, 15, 24 и 30 июня 2018 года (три места по пять временных периодов). Для анализа мы сократили число признаков до 13 в соответствии с данными, доступными из литературы: SL, HL, HD, ML, SnL, ED, BD1, LD, DS1, DS2, LPS, PGL, LPC. как показано на рисунке 3.1:

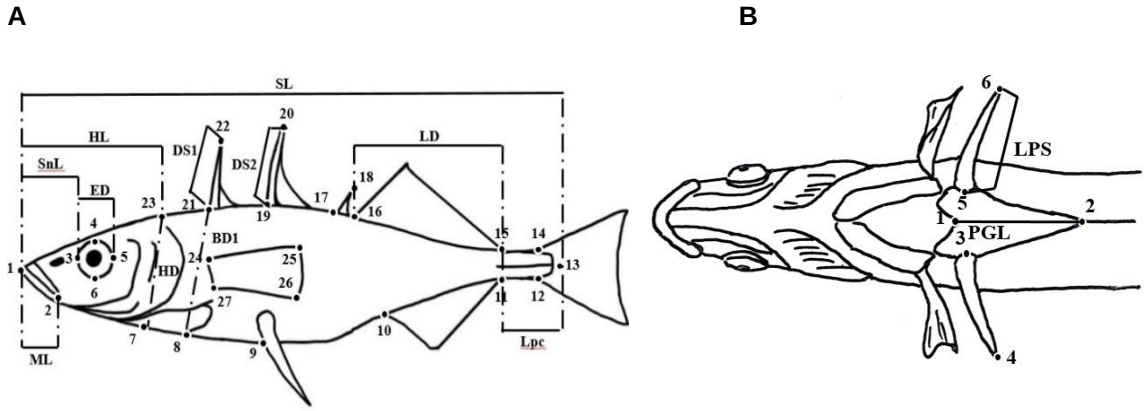

Рисунок 3.1. Признаки, использованные для анализа общевидовых паттернов полового диморфизма трехиглой колюшки: A - латеральный вид (11 признаков) и B – вентральный вид (2 признака) (подробности см. Приложения A и B).

Статистический анализ

Попарную корреляцию между SDTI различных признаков рассчитывали с помощью коэффициента ранговой корреляции Спирмена. Для статистического сравнения SDTI групп выборок мы использовали непараметрический тест Манна-Уитни и Kruskal-Wallis H, поскольку данные не были нормально распределены. Всего мы использовали данные 11 статей, содержащих информацию о ПД 103 выборок *G. aculeatus*. Данные из работы Reimchen и соавторов (2016) [205] не использовались в статистических сравнениях, поскольку в этом исследовании не было данных по отдельным выборкам. Мы также применили последовательный тест Бонферрони для множественных сравнений [206]. Хотя этот тест снижает статистическую ошибку первого типа, он может увеличить ошибку второго типа для тех связей, которые имеют место [210]. В связи с этим мы приводим результаты коррекции Бонферрони, но не игнорируем результаты, которые становятся незначимыми после этой коррекции. Выявить комплексы коррелирующих признаков с помощью анализа главных компонент оказывается невозможно из-за множества отсутствующих данных.

Результаты

Тернарный индекс полового диморфизма (SDTI)

Мы предлагаем индекс, который может использовать очень разнородную информацию о ПД, позволяя проводить сравнения между различными популяциями и их группами, а также между различными признаками. Этот индекс можно назвать тернарным индексом полового диморфизма (SDTI), поскольку для каждого морфологического признака в выборке есть три возможности: (1) SDTI = -1, если стандартизированный по SL признак имеет статистически значимое смещение в сторону самок; (2) SDTI = 0, если нет значимых различий между полами, и (3) SDTI = 1, если признак значимо смещен в сторону самцов. Для группы выборок индекс для признака рассчитывается по формуле уравнения **3.1**:

$$\boldsymbol{SDTI} = (\boldsymbol{N_m} - \boldsymbol{N_f})/(\boldsymbol{N_m} + \boldsymbol{N_f} + \boldsymbol{N_{NS}})$$

где N_m, N_f и N_{NS} - количество выборок с достоверным смещением в сторону самцов, самок и без достоверных различий между самцами соответственно.

Таким образом, SDTI для группы выборок по определенному признаку может варьировать от -1, когда все выборки имеют значимое смещение в сторону самок, до +1, когда все выборки имеют значимое смещение в сторону самцов. SDTI=0 означает, что в группе выборок равное количество выборок со смещением в сторону самцов, или когда значимые различия между полами отсутствуют, или сочетание того и другого. Например, SDTI=0,5 означает, что самцы имеют большие значения признаков в группе выборок в 75% случаев, а самки - только в 25% случаев, и все выборки показывают статистически значимые отличия между полами. При этом, значение SDTI зависит не только от соотношения числа выборок, где имеются достоверные отличия, но и от количества случаев, где отличий нет. Таким образом, чувствительность этого индекса ниже, чем у большинства других индексов ПД, таких как, например, SDI [61], но он позволяет использовать для сравнения гораздо более многочисленные и гетерогенные литературные данные. Кроме того, этот индекс позволяет количественно сравнивать SD различных признаков, даже если нет численных значений ПД, таких как SDI.

Общие закономерности полового диморфизма вида трехиглая колюшка

Стандартная длина (SL) самок была больше, чем у самцов, в большинстве выборок (Таблица 3.1, Приложение Е). Это второй признак по величине SDTI со смещением в сторону самок. Первым является длина хвостового отдела (LPC), которая, при этом, показывает очень высокую гетерогенность среди выборок, когда выборки имеют значение признака, смещенного либо в сторону самцов, либо в сторону самок. Другой признак с почти таким же значительным смещение в сторону самок, длина брюшной пластинки (PGL) показывает совершенно другую картину и часто имеет недостоверные значения смещения. Эти два признака являются двумя крайностями по доле выборок с недостоверными отличиями, которая варьирует от 0% в LPC до 63% в PGA.

Вторая спинная колючка (DS2) - единственный признак, который не проявляет смещения в ту или иную сторону в целом по виду. Первая спинная колючка (DS1) вместе с высотой тела в его передней части (BD1) демонстрирует низкие смещения в сторону самцов, а длина спинного плавника (LD) показывает умеренное смещение в сторону самцов. Более сильное смещение в сторону самцов

наблюдается в таких признаках передней части тела, как длина головы (HL) и высота тела (HD), длина рта (ML) и диаметр глаза (ED). Некоторые популяции показывают смещение в сторону самок по этим признакам, за исключением ML, который либо смещен в сторону самцов, либо демонстрирует незначимый ПД, но никогда не показывает смещения в сторону самок. Признаком с максимальным SDTI является длина рыла (SnL), которая показывает значимое смещение в сторону самцов в 67 из 70 исследованных выборок (Таблица 3.1, Рисунок 3.2).

Таблица 3.1. Значения SDTI трехиглой колюшки (использованы только признаки с общим числом выборок >30). Аббревиатура признаков см. на рис. 3.1. dSDTI - разница между общевидовым SDTI и SDTI групп выборок.

Признаки	Экотип				Общевидовые	Белое море
	AND	L&P	MAR	STR		
SL	-1,000	-0,765	-0,421	-0,278	-0,485	-1,000
HL	0,636	1,000	1,000	0,900	0,644	1,000
HD	0,500	1,000	1,000	0,250	0,548	1,000
ML	0,889	0,917	1,000	0,947	0,736	1,000
SnL	1,000	1,000	1,000	0,800	0,943	1,000
ED	0,167	1,000	0,833	0,545	0,364	1,000
BD1	0,000	-0,118	0,684	-0.118	0,148	0,000
LD	0,333	-0,286	0,692	0,429	0,243	0,000
DS1	-0,100	0,389	0,421	-0,111	0,185	1,000
DS2	-0,200	0,000	0,263	-0,176	0,000	1,000
LPS	-0,600	-0,706	-0,579	-0,556	-0,263	1,000
PGL	-0,800	-1,000	-0,167	-0,500	-0,437	-1,000
LPC	-1,000	-0,067	-1,000	-0,429	-0,538	0,067
Среднее SDTI	-0,013	0,182	0,364	0,131	0,161	0,538
dSDTI	-0,174	0,021	0,203	-0,029	0,000	0,378
Среднее абсолютное SDTI	0,556	0,634	0,697	0,466	0,426	0,826

Анализ парных коэффициентов корреляции SDTI признаков показывает, что 47 из 66 корреляций положительны и 9 статистически значимы (7 положительных) (Таблица 3.2). Все они стали незначительными после применения поправки Бонферрони. В большинстве случаев значительные положительные корреляции наблюдаются для признаков, описывающих части одной и той же структуры (например, длина и глубина головы, длина рта и рыла). В случае соседних структур, составляющих более крупную структуру, таких как LD и LPC, корреляция может быть отрицательной. Сходные в развитии структуры, такие как первый и второй

спинной позвоночник, также могут демонстрировать значительную положительную корреляцию своих SDTI в разных выборках, а в некоторых случаях значительные корреляции имеют место, когда ни одна из этих ситуаций не имеет места (например, HD и LPC, PGL и DS2).

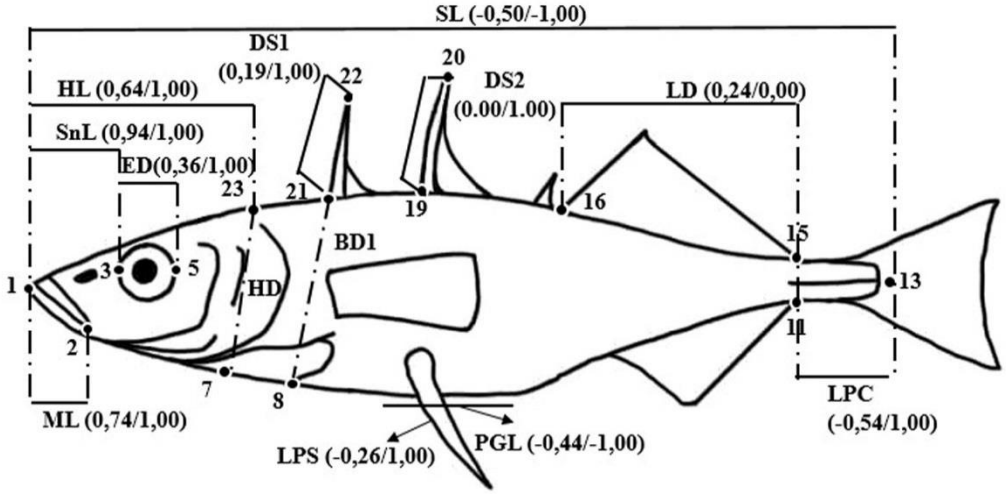

Рисунок 3.2. Паттерны полового диморфизма беломорской колюшки в сравнении с общевидовыми, выраженные с помощью тернарного индекса. Приведены средние значения индекса: общевидовой/беломорская популяция (обозначения как на рис. 3.1.).

Среднее значение SDTI по 13 признакам для всей совокупности выборок равно 0,161. Таким образом, разница между этим значением и значением SDTI конкретной группы выборок (dSDTI) может рассматриваться как мера смещения выборки или группы выборок в сторону самцового или самочного типа строения тела. Эта метрика должна быть относительно независимой от используемых признаков. dSDTI различных экотипов варьирует от +0,204 у морских рыб до -0,173 у анадромных.

Среди экотипов значительные парные различия наблюдались в 13 из 78 сравнений, включающих семь признаков (Таблица 3.3). Анадромные рыбы показали более значительные смещения в сторону самок по SL, чем морские и речные рыбы; кроме того, смещение SL в сторону самок было более выражено у озерных и прудовых рыб, чем у речных. ПД по HD показал наиболее выраженное смешение в сторону самцов у озерно-прудовых и морских рыб по сравнению с речными рыбами. Морские рыбы характеризуются более высоким SDTI по BD1, чем морские и речные рыбы, которые

показывают некоторое смещение в сторону самок. Кроме того, морские рыбы имеют более высокое значение SDTI по признаку SD1.

Таблица 3.2. Матрица парных корреляций (Spearman rs) между SDTI признаков. НД означает недостаточное количество случаев для расчёта корреляций. Статистически значимые коэффициенты корреляции (p<0,05) выделены жирным шрифтом.

Признаки	**SL**	**HL**	**HD**	**ML**	**SnL**	**ED**	**BD1**	**LD**	**DS1**	**DS2**	**LPS**	**PGL**	**LPC**
SL	**1**												
HL	0,139	**1**											
HD	-0,015	**0,480**	**1**										
ML	0,084	-0,042	ND	**1**									
SnL	0,005	**0,313**	**0,480**	**0,702**	**1**								
ED	0,239	-0,029	ND	0,274	0,173	**1**							
BD1	0,106	0,230	0,060	0,037	0,053	0,262	**1**						
LD	0,183	ND	0,306	ND	ND	ND	0,196	**1**					
DS1	-0,031	0,223	0,276	0,053	0,155	0,320	0,103	-0,183	**1**				
DS2	0,012	0,087	0,178	0,012	0,097	0,099	0,042	-0,272	**0,695**	**1**			
LPS	0,040	-0,151	0,055	-0,169	-0,132	0,248	-0,100	-0,214	-0,125	0,101	**1**		
PGL	0,124	0,295	ND	-0,218	-0,316	-0,034	**0,534**	ND	0,295	**0,560**	0,390	**1**	
LPC	-0,136	ND	**-0.455**	ND	ND	ND	-0,132	**-0,538**	0,093	0,231	0,318	ND	**1**

Таблица 3.3. Признаки, демонстрирующие статистически значимые различия (тест Kruskal-Wallis, p<0,05) при попарных сравнениях между разными экотипами и колюшкой Белого моря по SDTI. Группы выборок: AND - анадромные, L&P – озерные и прудовые, MAR – морские, STR - речные, WS - Белое море.

Группа выборок	**AND**	**L&P**	**MAR**	**STR**	**WS**
И					
L&P					
MAR	SL, PGL	BD1, LD, PGL, LPC			
STR	SL	SL, HD	HD, BD1, DS1, LPC		
WS	ED, DS1, DS2, LPS, LPC	DS1, DS2, LPS	SL, DS1, DS2, LPS, PGL, LPC	SL, HD, ED, DS1, DS2, LPS, PGL	

Для характеристики величины ПД независимо от того, смещен ли признак в сторону самцов или самок, мы использовали среднее абсолютное значение SDTI. Оно показывает некоторые различия между экотипами, при этом, среднее

общевидовое значение этого показателя ниже, чем у отдельных экотипов. Возможно, это связано с тем, что отдельные экотипы более однородны, чем все выборки вместе, составляющие общевидовую группу.

Паттерны полового диморфизма колюшки Белого моря

У беломорской колюшки по 9 из 13 признаков значения SDTI равны +1 или -1, демонстрируя, таким образом, отсутствие гетерогенности среди отдельных выборок, что ожидаемо, когда выборки взяты из одной популяции (Приложения E, и F). Однако даже в этом случае имеет место некоторая гетерогенность, например, в 11 случаях различия между полами по LPC не были статистически значимыми, а в 4 случаях мы наблюдали достоверно более высокое значение признаков у самцов.

В 10 случаях из 12 (один признак, DS2, не показывает достоверных отличий между полами) беломорские рыбы показывает тот же знак SDTI, что и общевидовое значение. Исключение составляют LPS и LPC, когда общевидовой SDTI показал смещение в сторону самок, а у колюшки Белого моря – в сторону самцов. В то же время, по обоим признакам со смещением в сторону самок, SL и PGL, величина SDTI беломорской колюшки превышает по абсолютной величине общевидовое значение. Наиболее заметным отличием беломорской колюшки по сравнению с общевидовой картиной является очень высокий SDTI длины колючек (двух спинных и брюшной), тогда как в целом по виду эти признаки демонстрируют SDTI, близкие к нулю.

Усредненное для всех признаков SDTI рыб из Белого моря (0,518) значительно превышает общевидовой SDTI (0,129) и SDTI всех экотипов. Таким образом, беломорская колюшка, в целом, показывает смещение в направлении самцового типа строения тела по сравнению с большинством других выборок колюшки. Наиболее близкой группой выборок в этом отношении является морской экотип. Сравнение беломорской колюшки с другими группами показывает много существенных различий. По всем трем признакам длины колючек - двум спинным и одной брюшной, у беломорских рыб SDTI значительно выше, чем у всех остальных групп. Также, беломорские рыбы демонстрируют значительно более высокий SDTI по ED и LPC, чем анадромные формы. По сравнению с морским экотипом, у колюшки Белого моря SDTI ниже (но выше по абсолютным значениям) по SL и PGL и выше по LPC, который показывает смещение в сторону самцов у колюшки Белого

моря, но показывает смещение в сторону у самок морского экотипа. Кроме того, беломорская колюшка по сравнению с речным экотипом демонстрирует более значительное смещение в сторону самок по SL и PGL и более значительное смещение в сторону самцов по HD и ED. Величина ПД (измеренная с помощью абсолютного SDTI) у беломорских рыб заметно превышает таковую у других экотипов, но это может быть вызвано меньшей гетерогенностью выборок, характеризующих колюшку Белого моря.

Обсуждение

Предлагаемый индекс полового диморфизма

Предложенный индекс ПД, SDTI, учитывает только наличие и направление различий между полами и, таким образом, может количественно охарактеризовать весьма разнородную информацию об ПД, представленную в научных статьях. Особенности индекса позволяют оценить ПД для групп выборок групп и сравнивать их статистически. Кроме того, этот индекс позволяет сравнивать единичную выборку с общевидовыми значениями. Потенциал этой методики зависит от того, насколько равномерно имеющиеся данные охватывают различные популяции вида. Добавление новых данных повышает аналитические возможности показателя и позволяет проводить более комплексный анализ по всему виду. Этот метод также может быть использован не только для сравнения популяций внутри вида, но и для сравнения видов и таксонов более высокого уровня между собой.

Чтобы продемонстрировать возможности этой методики, мы проанализировали литературные данные по трехиглой колюшке. Кроме того, мы использовали группу выборок колюшки Белого моря, чтобы поставить эту популяцию в общевидовой контекст изменчивости ПД. Хотя мы отобрали пробы в трех разных местах, учитывая их расположение очень близко друг от друга, не возникает сомнений, что они представляют одну и ту же популяцию, поскольку места зимовки расположены довольно далеко от района сбора материала [137]. Поскольку мы рассматривали эту популяцию как единое целое, мы не анализировали внутрипопуляционную пространственную и временную гетерогенность, они проявлялись только в изменчивости данных по ПД в статистическом смысле. Что касается беломорской группы выборок, то следует

отметить, что она менее гетерогенна, чем все остальные группы, так как принадлежит к одной популяции, в то время как другие выборки принадлежат к разным популяциям, поэтому статистические сравнения с участием рыб Белого моря может включать в некоторой степени, псевдорепликации. Здесь мы не будем уделять существенного внимания интерпретации различных паттернов ПД трехиглой колюшки, обсуждаемых в Главе 3, сосредоточившись на методических аспектах использования SDTI. Преобладание положительных корреляций между SDTI признаков и статистически значимых корреляций показывает, что в целом признаки не являются полностью независимыми, однако учесть это не представлялось возможным в силу недостаточной полноты имеющихся литературных данных.

SDTI и самцовый/самочный тип формы тела колюшки

Было замечено, что характер ПД формы тела трехиглой колюшки очень сходен с раздичиями, наблюдаемыми между и внутри пресноводных форм этого вида, такими как бентосные и пелагические [24, 145, 147, 228, 241]. Это сходство имеет генетическую основу: предполагается, что предковый ПД обеспечил изменчивость, которая является основой для адаптации этого вида к пресноводным местообитаниям [25, 146]. В целом, самки аналогичны пелагической форме, обитающей преимущественно в открытых водах и имеющей более вытянутое тело, тогда как самцы аналогичны бентосной форме, обитающей в придонных биотопах и имеющей более высокое тело, приспособленное для большей маневренности. Вероятно, это связано с тем, что популяционная дифференциация колюшки происходит с связи с необходимость адаптации к биотопам от открытых вод (что более характерно для самок) до донных местообитаний (что более характерно для самцов). Лучше приспособленная к миграциям удлиненная форма тела позволяет рыбам быстрее достигать более удобных нерестовых участков с пониженной внутривидовой конкуренцией и меньшим давлением хищников. Высокотелые рыбы с более крупной передней частью и относительно большим ртом лучше приспособлены к конкуренции за нерестовые участки в условиях высокой численности рыб, защите потомства и избеганию хищников.

SDTI предоставляет собой удобный инструмент для позиционирования популяций вдоль этой оси с помощью dSDTI, который получается путем вычитания

среднего общевидового SDTI из специфического SDTI экотипов. Чем выше dSDTI, тем большее самцовых черт строения у тела колюшки. В соответствии с ожиданиями, анадромные рыбы характеризуются наименьшими значениями dSDTI, в то время как морские - наибольшими. Озерные и речные экотипы занимают промежуточное положение.

Паттерны полового диморфизма различных признаков

Размер тела

В подавляющем большинстве популяций трехиглой колюшки самки крупнее самцов [58, 109, 117, 142, 170, 171, 175, 204], лишь в некоторых случаях крупнее самки [49, 62, 221]. Это приводит к довольно низкому значению общевидового SDTI=-0,490. Spoljaric и Reimchen (2008) [228] обнаружили, что ПД длины тела выше в озерных популяциях, чем в морских и речных экотипах. Это наблюдение хорошо подтверждается проведенным нами анализом полностью независимых литературных данных, представленных здесь. Кроме того, наши данные показали, что у анадромных рыб SDTI длины тела еще выше, чем у озерных и прудовых популяций.

Передняя часть тела

Признаки, описывающие форму головы (HL, HD, ML, SnL, ED), которые очень часто используются в исследованиях ПД колюшки, демонстрируют высокие SDTI - от 0,360 до 0,940. Признак BD, расположенный сразу за головой, имеет более слабый, но все же смещенный в сторону самцов ПД с SDTI=0,150. Относительно низкий SDTI этого признака может указывать на гетерогенность ПД, вызванную высокой изменчивостью формы тела самок, имеющих разным размер гонад в разные фазы нерестового периода. ПД передней части тела обычно связывают с адаптацией самцов к придонной трофической нише, территориальностью и охраной потомства [49, 63, 64, 117, 127, 204, 228, 253]. Четыре исследованных экотипа образуют две группы по SDTI этой структуры - (i) озерно-речные и морские с очень высоким SDTI (среднее SDTI равно 0,983 и 0,967 соответственно), и (ii) анадромные и речные с заметно более низким SDTI (среднее SDTI равно 0,638 и 0,689 соответственно). Это может быть обусловлена тем, что рыбы озерного и морского экотипов, вероятно,

испытывают более высокую конкуренцию с другими колюшками за нерестовые участки в условиях высокой плотности популяции, в то время как вторая группа более приспособлена к миграциям для доступа к более удобным нерестилищам.

Защитные структуры

Спинные и брюшные колючки (DS1, DS2, PLS) важны для демонстрации при конкуренции между самцами и для защиты от хищников [107, 108, 165, 232, 249]. Как и в случае признаков передней части тела, SDTI этих признаков в большей степени смещается в сторону самок у анадромных и речных рыб (средний SDTI трех признаков = -0,300 и -0,281 соответственно), чем у озерно-прудовых и морских рыб (средний SDTI =-0,106 и 0,035 соответственно).

Другие признаки

Труднее интерпретировать закономерности изменения отдельных признаков, таких как LD, PGL и LPC. Длинный хвостовой стебель обеспечивает высокую маневренность, что важно для защиты нерестовых участков и потомства в сезон размножения. С другой стороны, удлинение хвостового стебля может способствовать более удлиненному телу самок в целом, что снижает трение при плавании в открытой воде [26, 76, 239, 241, 247]. Таким образом, у этого признака имеются причины для смещения как в сторону самок, так и самцов. Это отражается в отсутствии четких общевидовых тенденций и SDTI, близкий к 0. Длина спинного плавника, будучи по определению естественно отрицательно скоррелированной с размерами хвостового стебля (так как спинной плавник заканчивается там, где начинается хвостовой стебель), показывает аналогичные паттерны ПД этих двух признаков.

Одной из популярных концепций в исследованиях ПД является гипотеза ширины ниши, которая предсказывает повышение уровня ПД при более высокой гетерогенности окружающей среды [59, 180, 235]. Исследования на трехиглой колюшке подтверждают эту гипотезу - наблюдается более выраженный ПД в больших водоемах с более высоким разнообразием экологических ниш [147, 205].

Подтверждением этой гипотезы на нашем материале было бы наличие различий между разными экотипами по уровню абсолютного значения SDTI,

например, можно было бы ожидать, что речные экотипы наиболее, а морские – наименее гетерогенны, что может вызвать более высокие абсолютные значения SDTI у речных рыб. Однако, анализ различий между экотипами по отдельным признакам в нашем исследовании не показывает, что какие-либо из них демонстрируют систематически более высокое значение в каком-то из экотипов. Это также следует и из отсутствия явных различий в среднем абсолютном значении SDTI разных экотипов. Таким образом, имеющиеся данные не подтверждают гипотезу ширины ниш. В то же время следует подчеркнуть, что эта гипотеза не может быть непосредственно проверена на наших данных, поскольку трудно сравнить уровень средового разнообразия для разных экотипов.

Колюшка Белого моря

Размер выборки беломорской колюшки (около 50 особей каждого пола) имитирует выборку в других исследованиях, что облегчает сравнение с литературными данными, хотя выборка из одной популяции, даже из разных мест и разных периодов нереста заведомо характеризуется более низкой гетерогенностью, чем другие группы выборок. Однако, это вряд ли серьезно влияет на общую картину, показывающую, что у беломорской колюшки средний SDTI значительно выше, чем в целом по виду и чем у всех экотипов. У ближайшего, морского экотипа этот показатель все еще заметно ниже. Это подтверждает наше предположение о том, что более высокий SDTI морских выборок вызван их высокой конкуренцией на нерестилищах, поскольку плотность рыб на нерестилищах в Белом море превышает плотность рыб других популяций. В Белом море плотность производителей часто превышает 100 экз/м^2 [132, 137], тогда как в других местах она значительно ниже, например, в Ботническом заливе (Балтийское море) максимальная плотность колюшки составляет 10-45 экз/м^2 [150]. Такая высокая плотность, вероятно, является причиной недостатка благоприятных нерестилищ в Белом море [111], что приводит к очень высокой внутривидовой конкуренции и, следовательно, к соответствующему ответу популяции, проявляющемся в изменении формы тела. Хотя в Белом море колюшку потребляет целый ряд видов хищных рыб [39, 89], недавние исследования показали, что они вряд ли оказывают заметное давление на

популяцию колюшки, которая имеет очень высокую численность по сравнению с численностью хищников (Т.С. Иванова и М.В. Иванов, неопубликованные данные).

Заключение к главе 3

Предложенная методика количественной оценки ПД, опробованная на трехиглой колюшке, позволила впервые описать общевидовые закономерности ПД. Поскольку паттерны ПД и межпопуляционной дифференциации у этого вида очень сходны, количественная оценка ПД также позволяет ранжировать экотипы и популяции по оси формы тела от самцов к самкам. Этот анализ, в частности, показал, что анадромный и морской экотипы находятся на разных полюсах этой оси в отношении паттернов ПД, что, вероятно, связано с их контрастными жизненными стратегиями - миграциями к удобным нерестилищам с относительно более слабой внутривидовой конкуренцией (анадромные), или повышением конкурентоспособности на нерестилищах со сравнительно высокой плотностью особей своего вида и давлением хищников. Наибольшая схожесть формы тела колюшки Белого моря с самцами в сочетании с их чрезвычайно высокой плотностью на нерестилищах вполне подтверждают эту точку зрения. Стандартизированное описание общевидовых паттернов ПД позволяет даже отдельную популяцию (примером которой является беломорская группа выборок) сравнивать с другими выборками и лучше интерпретировать ее паттерны ПД.

Глава 4. Флуктуирующая асимметрия как индикатор стресса и приспособленности колюшки: анализ публикаций и тестирование черепных структур

Введение

Традиционно считается, что вариации морфологических признаков обусловлены двумя факторами: генетическим разнообразием, являющимся функцией генотипов родителей, и фенотипической пластичностью, являющейся функцией гетерогенности окружающей среды [83]. Но теперь стало ясно, что существует и третий компонент фенотипической изменчивости, стоящий наравне с двумя первыми, - стохастическая изменчивость, причиной которой является нестабильность развития [138]. Нестабильность развития отражает неспособность организма развивать один и тот же фенотип в одних и тех же условиях окружающей среды [240], и чаще всего измеряется флуктуирующей асимметрией (FA), представляющей собой случайные отклонения от идеальной симметрии [92].

Поскольку стресс снижает доступные организму ресурсы для роста [92, 105, 188, 189], а механизмы, управляющие морфогенезом, также требуют энергии [120, 226], стресс снижает энергию, выделяемую для контроля над морфогенезом. Поэтому повышение нестабильности развития, обусловленное перераспределением энергии в растущем организме, является неизбежным следствием стресса [132]. Эмпирические исследования показали, что ФА может увеличиваться как из-за неоптимальных условий окружающей среды, так и из-за генетического стресса [92, 144, 259].

Оценка нестабильности развития с помощью ФА очень актуальна для исследований колюшки, которая активно изучается в различных областях популяционной биологии и экологии [46, 217, 253]. Исследователи колюшки проявили большой интерес к ФА вскоре после того, как этот метод стал использоваться в других биологических исследованиях [168, 198]. Тем не менее, сегодня ФА довольно редко используется на колюшке, несмотря на ее постоянное применение в исследованиях других рыб [27].

В этой главе приводится обзор литературы по изучению ФА колюшки и разрабатывается новый метод анализа ФА с использованием костей черепа на примере четырех выборок трехиглой колюшки, различающихся по жизненным стратегии и условиям обитания [136].

Материалы и методы

Анализ литературы

Мы проанализировали статьи, проиндексированные в Web of Science - All Databases, используя комбинацию ключевых слов "stickleback" (относящееся ко всем видам семейства Gasterosteidae). и "fluctuating asymmetry". Всего в базе данных была найдена сорок одна ссылка, но при внимательном изучении эта группа была сужена до двадцати восьми оригинальных научных работ, описывающих использование методов ФА на колюшке (Приложение G). Для каждой ссылки мы (i) представили признаки, использованные в анализе ФА, (ii) охарактеризовали изученные популяции по географическому положению, экотипу (морские, анадромные или пресноводные), (iii) определили переменные, коррелирующие с ФА, (iv) описали паттерны связи между изученными переменными и ФА, и (v) проанализировали, как в исследовании учитывалась ошибка измерения, если это вообще имело место. Такой метод представления данных позволил нам использовать разнообразные аналитические процедуры.

Если в работе анализировалось более одного фактора, каждый фактор учитывался отдельно. Если характер корреляций различался для нескольких признаков, приводилась только средняя корреляция, т.е. если положительная корреляция была обнаружена для одного из трех признаков, а два других не показывали корреляции, общая корреляция считалась положительной.

Сбор проб и подготовка препаратов костей

Для исследования мы использовали четыре популяции колюшки, представляющие различные экотипы (пресноводную, две морские и анадромную) и различные географические регионы (Белое море и полуостров Камчатка). Всего в исследовании было использовано четыре выборки, собранных в летний сезон 2014 года (Таблица 4.1). Три из них были собраны в бассейне Белого моря - одна в

пресноводном озере Горелое, и две в географически удаленных частях Белого моря (Кандалакшский и Онежский заливы). Мы также собрали выборку анадромной популяции в реке Камчатка (полуостров Камчатка, Берингово море). Эти выборки представляют разнообразие экотипов и географического распространения, характерных для трехиглой колюшки.

Кандалакшский залив расположен в северо-западной части Белого моря. Он отличается изрезанной береговой линией с обилием заливов, покрытых макрофитами (бурые водоросли и морская трава). Онежский полуостров, напротив, расположен в южной части Белого моря между Онежским и Двинским заливами. Его береговая линия более плавная, а прилегающие воды более мелководные. Плотность колюшки на нерестилищах Кандалакшского залива значительно выше, чем в других частях Белого моря, включая Онежский залив. Распределение взрослых особей и молоди в Кандалакшском заливе в основном связано с морской травой *Zostera marina* [111, 214]. Горелое, небольшое гумифицированное лесное озеро площадью около 2 га и средней глубиной 2,8 м, расположено на небольшом острове в Кандалакшском заливе [15]. Находясь на высоте около 5 м над уровнем моря, озеро Горелое не связано с морем. Река Камчатка - самая большая река на полуострове Камчатка. Колюшка нерестится недалеко от места впадения реки в Берингово море, и молодь проводит там первые несколько недель, прежде чем уйти в море [4].

Таблица 4.1. Характеристика изученных популяций трехиглой колюшки.

Экотип	**Краткое название**	**Местонахождение**	**Дата**	**Объем выборки - самцы: самки**
Пресноводная	Горелое	Озеро Горелое, остров Малый Горелый, Кандалакшский залив, бассейн Белого моря (66°17´49´´ N 33°37´39´´ E)	28 июня 2014 г.	16:9
Анадромная	Камчатка	Река Камчатка, полуостров Камчатка, бассейн Берингова моря (56°12´35´´N 161°59´1´´E)	6-12 июля 2014 г.	16:8
Морская	Сельдяная	Губа Сельдяная, Кандалакшский залив, Белое море (66°20´15´´ с.ш. 33°37´26´´ в.д.)	15 июня 2014 г.	15:15
Морская	Онега	Прибрежные воды Онежского полуострова, Белое море (64°56´47´´ N 36°44´42´´ E)	9-12 июля 2014 г.	8:19

Пресноводную и морскую колюшку ловили 7,5-метровым закидным неводом на расстоянии до 30 м от берега, фотографировали и сохраняли в 70% этаноле. Анадромную колюшку ловили сачком в реке Камчатка и сохраняли в 10% формальдегиде. Пол каждой особи определяли путем препарирования. Общую длину измеряли по фотографиям свежей рыбы (выборки Белого моря) с помощью программы ImageJ (http://imagej.nih.gov/ij/index.html) или измеряли линейкой после отлова (Камчатка).

Для получения костей черепа, головы рыб выдерживали в 2% растворе NaOH при температуре 50°C в течение нескольких часов, пока кости не отделялись от мягких тканей. Затем кости очищали в воде с помощью щетки, высушивали при комнатной температуре и хранили в пробирках "Эппендорф".

Анализ флуктуирующей асимметрии

Мы проанализировали один меристический и сорок один морфометрический признак. Меристический признак - количество латеральных пластинок - анализировали под стереомикроскопом MBS-10. Для морфометрического анализа были выбраны четыре относительно крупные, плоские, парные черепные кости: Operculum, Lacrimal, 3rd Suborbital, Quadrate. Они были отсканированы с помощью сканера Epson Perfection 4490 Photo с разрешением 1200 dpi. На цифровых изображениях (рис. 4.1) с помощью программы ImageJ мы определили координаты двадцати опорных точек. Признаками были расстояния между опорными точками на каждой кости, они были рассчитаны в Microsoft Excel и названы в соответствии с опорными точками, т.е. расстояние между точками 3 и 5 - "признак 3-5". Для оценки ошибки измерения каждая кость сканировалась дважды после небольшого изменения положения. Таким образом, признак был измерен четыре раза, так как левая и правая структуры были измерены дважды. Латеральные пластины также измерялись дважды на левой и правой сторонах тела. Измерения проводились не в соответствии с порядком расположения особей, а случайным образом и вслепую, так что оператор не знал, с какими изображениями или образцами он работают. Это минимизировало возможную предвзятость, связанную с предварительным опытом оператора, читающего результаты анализа, что наблюдалось в некоторых

исследованиях [122, 130]. Статистический анализ проводился с использованием пакета программ Statistica 10.0.

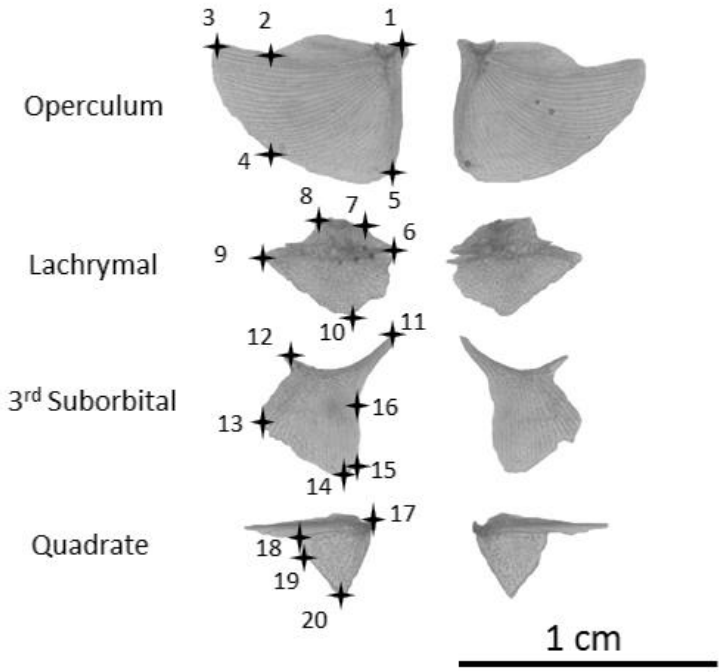

Рисунок 4.1. Кости и опорные точки, использованные для анализа ФА у трехиглой колюшки [136]

ФА каждого из сорока одного индивидуального морфометрического признака был рассчитан с помощью уравнения **4.1** следующим образом:

$$\boldsymbol{FA = |R - L| \,/\, 0.5(R + L)}$$

где R и L - значения признаков на правой и левой сторонах тела, соответственно (Palmer and Strobeck, 1986).

Для нормализации распределений |R-L| мы использовали преобразование Бокса-Кокса (Box and Cox, 1964): $(|L - R| + \lambda_1)\lambda_2$, при этом $\lambda_1 = 0{,}016$, а λ_2 варьировала от 0,2 до 0,6 для разных признаков (значения λ_1 и λ_2 минимизируют отклонение от нормального распределения). В боковых пластинах $\lambda_1 = 0{,}0159$ и $\lambda_2 = 0{,}4$.

Обобщенный индекс FA для особи был основан на значениях FA сорока одного признака, согласно Кларку и МакКензи (1992) [72]. Мы стандартизировали все индивидуальные ФА по дисперсии, чтобы уравнять вклад различных признаков в обобщенный индекс, а затем определили среднюю ФА для всех признаков особи.

Перед анализом ФА мы провели процедуру отбора признаков, чтобы избежать повторения информации о ФА от структурно близких признаков, таких, например, как признаки 11-14 и 11-15. После первого визуального отбора мы рассчитали коэффициенты корреляции Пирсона между абсолютными значениями ФА всех возможных пар признаков в объединенной выборке, и удалили один из признаков в паре с достоверной корреляцией (df=105; $p < 0,05$). Поэтому в обобщенном индексе использовались только признаки с некоррелированными ФА.

Значимость направленной асимметрии (систематические различия между значениями на левой и правой сторонах) оценивали с помощью mix-model ANOVA, рассматривая стороны тела (левую или правую) как фиксированный фактор, а особей как случайный фактор, с последующей поправкой Бонферрони [185]. Для расчетов использовались только признаки без значительной направленной асимметрии.

Список признаков, используемых в дальнейшем анализе ФА, выглядит следующим образом: 1-2, 1-3, 1-4, 1-5, 2-3, 2-4, 2-5, 3-4, 3-5, 4-5, 6-7, 6-8, 6-10, 6-11, 7-8, 7-10, 7-11, 8-10, 8-11, 10-11, 12-14, 12-15, 12-16, 12-17, 12-18, 14-15, 14-16, 14-17, 14-18, 15-16, 15-17, 15-18, 16-17, 16-18, 17-18, 19-20, 19-21, 19-22, 20-21, 20-22, 21-22 (номера опорных точек см. на рис. 4.1).

Ошибка измерения (ОИ) оценивалась с помощью one-way ANOVA первого и второго повторных измерений ФА, с "индивидуумом" в качестве фактора [185]. Это позволило количественно оценить вклад ME в наблюдаемую ФА.

Результаты

Публикации по флуктуирующей асимметрии колюшек

Moodie опубликовал первую работу по изучению ФА у колюшек в 1977 году [166], а последняя работа в нашем исследовании появилась в 2014 году (рис. 4.2, Приложение G). В 1990-х и начале 2000-х годов количество публикаций по ФА у колюшек росло, наряду с публикациями, в которых использовались ключевые слова "fluctuating asymmetry" и "stickleback". Впоследствии количество публикаций по ФА колюшек сократилось, в то время как число публикаций по ФА в целом оставались стабильными, а число публикаций по колюшкам быстро росло (рис. 4.2).

Рисунок 4.2. Количество публикаций в библиографической базе данных "Web of Sciences - All Databases" по ключевым словам "stickleback", "fluctuating asymmetry" и "fluctuating asymmetry" AND "stickleback" (обратите внимание, что эти числа было умножены на 40, чтобы сопоставить график с другими) с разбивкой по пятилетним периодам с 1976 по 2015 год [136].

Двадцать четыре из двадцати восьми публикаций были посвящены трехиглой колюшке, три - ручьевой колюшке *Culaea inconstrans* и одна - девятииглой колюшке *Pungitius pungitius.* В трех работах [198, 201, 202] не разделялись ФА и направленная асимметрия (НА), но в основном внимание уделялось НА. ФА создает дополнительный шум в исследованиях НА, что увеличивает незначительную ошибку выборки. Однако если основной интерес представляет ФА, наличие НА приводит к изменениям ее величины, поэтому для точного анализа ФА необходимо специально удалить НА [91, 185]. Поэтому мы исключили три исследования, ориентированные на НА, из дальнейшего анализа.

Признаки

В исследованиях ФА колюшки использовались два типа признаков – меристические, или счетные, и морфометрические, или мерные. Меристические признаки включают количество лучей в грудных плавниках, боковых пластин, жаберных тычинок на первой дуге, развилок на восходящей ветви брюшного пояса и нейромастов/нейромастовых пор в структурах боковой линии. Наиболее распространенными являются количество латеральных пластин и лучей в грудном плавнике. Морфометрические показатели включают длину брюшных колючек и грудных плавников, ширину грудных плавников, расположение и длину боковых пластин, диаметр глаза, высоту и ширину восходящего отростка, ширину у основания грудных плавников, тазово-дорсальное расстояние, длину переднего отростка, восходящего отростка и брюшных плавников, ширину и массу жаберных крышек.

Количество признаков, использованных в анализе, в большинстве случаев было довольно ограниченным. В одиннадцати публикациях использовался только один признак, в четырех - два, а в десяти других - от трех до пятнадцати признаков. Часто исследователи анализировали вариации защитных структур: в восемнадцати работах анализировались латеральные пластины (их количество и положение), в десяти - длина брюшных колючек. Грудные плавники (их длина и количество плавниковых лучей) рассматривались в девяти случаях. В общей сложности исследователи колюшки использовали около тридцати пяти различных признаков (Приложение G).

Ошибка измерения (ОИ)

ОИ оценивалась в двадцати одном исследовании. В двух исследованиях [22, 166] анализ ОИ не проводился, а в двух других [156, 157] авторы изучали связь между предпочтениями самок и ФА самцов, используя компьютерные изображения самцов, поэтому анализ ОИ не проводился. В шести из двадцати одной работы [54, 168, 169, 199, 200, 234] авторы предположили, что ОИ незначительна, основываясь на предыдущих исследованиях. Leschak и соавторы [2013] [148] не оценивали ОИ, но неявно учитывали его, оценивая выборки в случайном порядке, чтобы увеличить

точность измерений и минимизировать возможную разницу между наблюдениями, тем самым избегая временного сдвига в результатах измерений. Во всех остальных работах были проведены повторные измерения, хотя в одной из них результаты не были представлены [102]. В двух работах [155, 158] проводились повторные измерения и использовалось их среднее значение, чтобы вдвое уменьшить дисперсию, вызванную ОИ. В трех работах проверялось, влияют ли ОИ на ФА [98, 114, 194], и такого влияния обнаружено не было. Кроме того, в пяти работах были представлены данные об общем соотношении ОИ в наблюдаемой ФА [40, 51, 151, 152, 237].

Направленная асимметрия (НА)

О НА часто сообщалось в исследованиях колюшки. Хотя мы рассматриваем только работы, посвященные ФА, необходимо иметь в виду, что НА увеличивает ФА. Чаще всего она обнаруживалась в брюшных колючках и боковых пластинах (в обоих случаях левосторонняя НА). В своем детальном исследовании паттернов асимметрии латеральных пластин Реймчен и Бергстромт [2009] [199] обнаружили, что любой тип асимметрии (НА или ФА) может варьировать от пластины к пластине и зависеть от их положения. В то же время, в некоторых исследованиях сообщается об отсутствии НА в пластинах или брюшных колючках [40, 53], а НА была обнаружена в других структурах [114, 148, 237].

Согласованность ФА разных признаков

В четырнадцати исследованиях использовалось более одного признака, поэтому согласованность ФА между признаками может быть потенциальной проблемой для авторов. В одной из работ Trokovic и соавторы [2012] [234] использовали обобщенный индекс ФА и не рассматривали согласованность. Восемь других исследований анализировали ее, и четыре [52, 194, 207] сообщили о значительной согласованности в вариации ФА разных признаков. В одном из этих исследований [207] сообщалось о значительной согласованности ФА между особями внутри популяции, а в трех других - о согласованности между популяциями. В трех исследованиях сообщалось об отсутствии согласованности ФА признаков в разных

выборках, а в четыре других - о сходных результатах по отдельным особям в пределах одной популяции.

Связь ФА с различными характеристиками окружающей среды и приспособленностью

Связь между ФА и абиотическими переменными была предметом нескольких исследований. Три из них сообщили о географической гетерогенности ФА, но не связали ФА с конкретным экологическим фактором [151, 194, 237]. Было установлено, что ФА снижается с увеличением прозрачности воды (авторы утверждали, что эта связь опосредована более сильным давлением хищников в более чистых водах), увеличением высоты над уровнем моря и pH [52, 53]. В зависимости от признака, ФА была либо выше, либо ниже у обитателей ручьев, чем у обитателей озер [166]. В двух работах не наблюдалось связи между ФА и кислотностью или химическим загрязнением воды [114, 155]. Сообщалось, что ФА ниже в морских, чем в пресноводных местообитаниях, что, вероятно, объясняется местной адаптацией, а не прямой реакцией на различные условия окружающей среды [234].

Среди биотических факторов исследователи сосредоточились на паразитах и хищниках. Положительная связь между ФА и зараженностью паразитами подтвердила бы ожидания, что особи с более низкой приспособленностью имеют более низкую стабильность развития и меньшую устойчивость к паразитам. Такая связь была обнаружена в двух случаях [50, 54], но только при сравнении популяций [52], и только для одного из трех исследованных паразитов, *Eustrongylides* sp. [54]. Prieto с соавторами [2005] [194] сообщили об отрицательной связи между ФА и нагрузкой паразитов *Eustrongylides* sp. в одной из четырех исследованных популяций и для одного из шести исследованных признаков (данные о поправке на множественные сравнения не были представлены).

Как фактор, потенциально влияющий на ФА, хищничество привлекло внимание исследователей, которые ожидали, что колюшки с более низкой приспособленностью и, следовательно, более высокой ФА, должны быть более уязвимы для хищников. Хотя эту гипотезу трудно проверить напрямую, три исследования использовали ее для интерпретации эмпирических результатов [53, 54, 166], причем два из них пришли к выводу, что ФА ниже в присутствии хищников.

Можно ожидать, что корреляция ФА с различными показателями приспособленности будет отрицательной. Однако, вопреки ожиданиям, была обнаружена положительная корреляция между ФА и характеристиками репродуктивного успеха самцов (количество мальков и яиц в гнездах и доля пустых гнезд) [168]. В другом исследовании с аналогичным дизайном Bakker с соавторами [40] обнаружили отрицательную корреляцию. У самок ФА отрицательно коррелирует с характеристиками успешности размножения (плодовитость и вес яичников), Hechter с соавторами [98] и Mazzi с соавторами [158] обнаружили отрицательную корреляцию между FA (для одного из трех признаков) и уровнем гетерозиготности. Robinson и Parsons [207] сообщили, что ФА увеличивается у рыб при более высокой температуре воды и при более богатом рационе, что приводит к ускорению роста. Хотя это противоречит теории, авторы объясняют это несоответствие влиянием окружающей среды. Также вопреки теории, Moodie с соавторами [169] отметили положительную корреляцию между ФА и скоростью роста у крупных самцов, но не у мелких самцов и самок. Эксперименты Mazzi с соавторами [156, 157] показали, что инбредные самки предпочитают более симметричных самцов, что подтверждает теорию, а аутбредные самки - нет. Van Dongen с соавторами [237] проверил гипотезы о том, увеличивают ли направленный отбор и эволюционные изменения средний уровень ФА, а также увеличивают ли они силу связи между ФА и генетической изменчивостью на уровне популяции. Их результаты подтвердили вторую гипотезу, но не первую. Lescak с соавторами [148] сообщили о повышении ФА при увеличении тазового пояса, но не интерпретировали эти результаты с точки зрения взаимосвязи ФА и приспособленности. Анализ наследуемости ФА показал, что она была значимой в одном случае [152] и незначимой в двух других [22, 102].

В целом, результаты одиннадцати исследований подтверждают ожидаемые корреляции ФА (т.е. положительные с показателями стресса и отрицательные с показателями приспособленности), три противоречат ожиданиям, и в девяти случаях связи не было обнаружено [136].

Анализ флуктуирующей асимметрии латеральных пластин и черепных костей

Средняя длина колюшки в наших выборках составила 44,5±0,89, 64,4±0,61, 64,6±1,06 и 83,0±0,79 мм для пресноводной, морской (Сельдяная и Онежская) и анадромной популяций, соответственно. Парные сравнения показали значимые различия между всеми парами выборок (t-тест, $p<0,05$), за исключением двух выборок морской формы.

Средний вклад ОИ в ФА для всех признаков во всех выборках составил 0,327, с наименьшим вкладом для признаков 3-5 (0,150) и наибольшим для признаков 19-20 (0,668). Мы проверили достоверность НА с помощью парного t-теста Стьюдента. Один признак (2-3) показал статистически значимую НА ($df=104$, $p<0,05$), но этот показатель стал статистически незначимым после последовательной коррекции Бонферрони [206].

Для черепных костей самый высокий уровень ФА был обнаружен у пресноводной и двух морских популяций; для боковых пластин самый высокий уровень ФА оказался у пресноводной популяции. Анадромная популяция имела относительно низкий уровень ФА в обоих случаях (Рисунок 4.3). Значимые различия (t-test, $p<0,05$) по ФА костей черепа были обнаружены при всех сравнениях анадромных рыб с другими популяциями, а также ФА латеральных пластин во всех сравнениях пресноводных рыб с другими выборками. Две выборки морской колюшки не отличались друг от друга в обоих сравнениях. Также не было обнаружено различий между ФА костей черепа и латеральных пластинах самцов и самок во всех выборках.

Подсчет боковых пластин разделил выборки на две группы, различающиеся по количеству пластин: (i) анадромная (32,94±0,166 пластин) и морская (Сельдяная) (32,88±0,124) колюшки с относительно высоким количеством пластин, и (ii) пресноводная (Горелое) (30,76±0,499) и морская (Онежская) (31,05±0,203) колюшки со значительно меньшим количеством пластин. Попарное сравнение во всех случаях показало значительные (t-тест, $p<0,05$) различия, когда сравнивались выборки из разных групп, но никаких различий между выборками из одной группы. В пресноводной популяции почти у половины исследованных нами рыб (одиннадцать

из двадцати пяти) отсутствовали пластины на средних частях тела. Этого не наблюдалось в других популяциях.

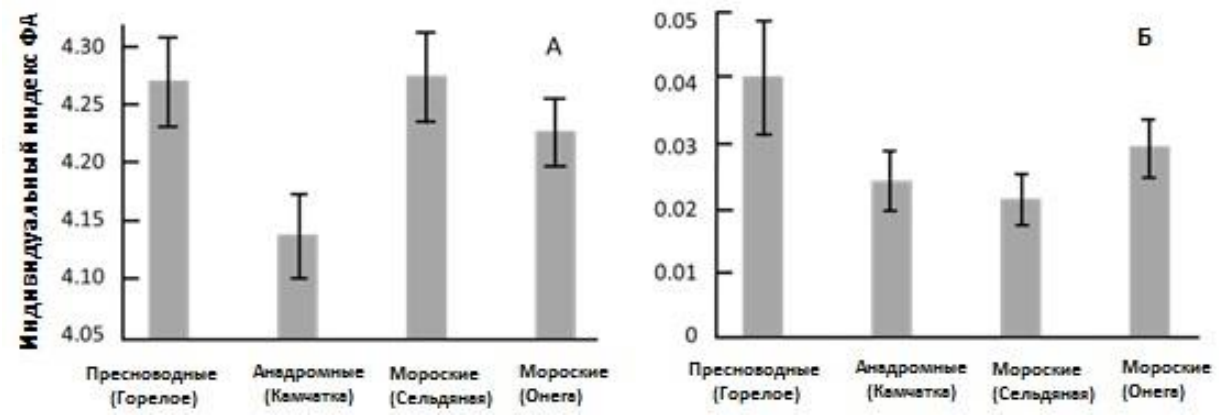

Рисунок 4.3. Обобщенный индекс FA (среднее ± SD) черепных костей на основе сорока одного морфометрического признака (см. рис. 1 и пояснения в тексте) (A) и числа латеральных пластин (B) в четырех выборках трехиглой колюшки, описанных в табл. 1. 1 [136].

Обсуждение

Анализ публикаций

Хотя первая статья по ФА колюшки появилась в 1977 году, настоящий интерес со стороны исследователей колюшки появился двадцать лет спустя, после того, как исследования ФА у других организмов стали обычными (Рисунок 4.2). Однако, после короткого периода повышенного интереса, он ослаб в середине 2000-х годов, несмотря на продолжающиеся исследования ФА у других видов и экспоненциальный рост числа публикаций по колюшке (Рисунок 4.2). Очевидно, результаты исследований ФА не оправдали ожиданий многих исследователей колюшки. Мы проанализировали публикации, чтобы выяснить, почему.

Во многих случаях результаты анализа ФА не показали ожидаемых связей со стрессом или приспособленностью. Гораздо больше отрицательных результатов, возможно, остались неопубликованными из-за хорошо известной трудности публикации отрицательных результатов в высокорейтинговых журналах [81, 116]. Это, вероятно, снизило мотивацию для продолжения исследований ФА колюшки. Скептическое отношение к ФА как показателя стресса и приспособленности

появилось в начале 2000-х годов не только по отношению к колюшке, но и к другим организмам (см. ссылки во Введении). Тем не менее, количество публикаций с тех пор в целом остается стабильным (рис. 4.2), что позволяет предположить, что интерес к этому подходу также сохранился, но стандарты публикации результатов ФА стали более строгими, требуя проведения тестов на ОИ, другие типы асимметрии, зависимость от размера и т.д. Проведение таких тестов снижает уровень шума и позволяет получить данные ФА, которые могут быть использованы для детальной интерпретации [184, 185], но до сих пор это редко делается в исследованиях ФА колюшки. Ниже мы рассмотрим различные моменты, влияющие на анализ ФА.

Ошибка измерения

Важность ОИ уже давно признана в исследованиях ФА [184], но до сих пор ей уделяется относительно мало внимания. ОИ оценивалась только в тридцати из восьмидесяти одного исследованиях ФА у рыб, для изучения эффектов, вызванных экзогенным стрессом [27]. Это важно, поскольку высокий уровень ОИ может повлиять на результаты сравнения выборок. Поскольку ОИ может отличаться в разных выборках, анализируемыми разными операторами или даже одним и тем же оператором в разное время [134], он может помешать получить имеющиеся различия между выборками, или привести к появлению ложных отличий. Существует два способа решения этой проблемы. (i) Анализировать особей из разных выборок в случайном порядке, что уравнивает ОИ между выборками и не влияет на результаты их сравнения. Это эффективно, когда на величину ОИ влияют не только гетерогенные условия анализа, но и специфические паттерны морфологических структур. Всегда важно оценить долю ОИ в наблюдаемой ФА. (ii) Оценивать ОИ в каждой выборке отдельно, выражать ее как долю ФА, и, таким образом, получать истинную ФА (т.е. ФА минус ОИ) при сравнении выборок. Это единственный строгий способ сравнения выборок, различающихся по характеру морфологических структур, таким как отпечатки мышц на внутренней поверхности раковины моллюска [133]. Отсутствие оценки ОИ во многих исследованиях ФА колюшки, вероятно, увеличивало шум в результатах и добавляло неопределенности в интерпретации.

Согласованность ФА разных признаков

Часто при сравнении выборок в исследованиях ФА имплицитно предполагается согласованность ФА различных признаков как предпосылка для рассмотрения нестабильности развития как общегеномного эффекта [71, 79, 260], но имеется и противоположное мнение [55, 56, 149]. Если это не так, то нестабильность развития - это просто свойство индивидуальных признаков. Однако эмпирические результаты по согласованности ФА в разных популяциях различны. Møller и Swaddle [163] сообщили об обнаружении достоверной согласованности в двенадцати из семнадцати работ. Clarke [71] обнаружил ее в четырех из одиннадцати выборок. Количественные оценки согласованности, измеряемые коэффициентом согласованности Кендалла, обычно низкие [34, 121, 143, 144]. Это объясняется тем, что различные признаки могут по-разному реагировать на стресс [85, 106]. В частности, функционально важные признаки имеют более низкую ФА и могут быть менее пригодны для изучения ФА [149, 184]. Различные паттерны ФА могут быть объяснены особенностями развития структур. Например, меристические признаки, такие как количество плавниковых лучей, определяются на ранних стадиях онтогенеза и не меняются в дальнейшем, в то время как морфометрические признаки меняются в течение всей жизни рыбы. Отклонение от согласованности также является результатом различных видов связи между размером признаков и величиной ФА в разных популяциях [136]. Таким образом, интуитивно понятно, что отклонение от согласованности может снижать корреляции между ФА, стрессом и приспособленностью, однако нет простых рекомендаций по его учету на практике.

В восьми из двадцати четырех работ по колюшке, где рассматривался вопрос о согласованности ФА различных признаков при сравнении выборок, в половине исследований наблюдалась согласованность, а в другой половине сообщалось об отклонении от согласованности. Это может усугубить гетерогенность результатов и увеличить трудности при их интерпретации. Согласованность также может быть проблемой в исследованиях, где использовался только один признак или обобщенный индекс ФА, основанный на нескольких признаках (почти половина от общего числа).

Выбор признаков для анализа

Выбор признаков предопределяет успех исследований ФА, поскольку он существенно влияет на шансы обнаружить различия между исследуемыми объектами. Таким образом, выбор признаков должен быть оптимизирован перед тестированием связи ФА со стрессом или параметрами приспособленности [139]. К сожалению, такая оптимизация имеет место редко. Идеальный признак для анализа ФА должен легко измеряться или подсчитываться без сложной подготовки; проявлять идеальную ФА, т.е. когда нормально распределенные значения R-L приближаются к нулю, не коррелируют с размером, обладать пренебрежимо малой ME и не быть подверженным неучтенным экологическим или генетическим эффектам, затрудняющим интерпретацию результатов. В большинстве исследований на колюшке использовались боковые пластины и брюшные колючки, характерные для данного вида и, следовательно, отсутствующие у других рыб. Эти признаки могут быстро эволюционировать в популяциях колюшки, реагирующих на различные режимы отбора [237]. По этой причине ФА этих признаков может изменяться не только под воздействием рассматриваемых факторов исследования - таких как средовой стресс или характеристики приспособленности, но и под давлением отбора, направленного на этот конкретный признак.

Это может затруднить интерпретацию результатов исследований ФА колюшки и внести несогласованность в результаты анализа различных признаков. Например, Bergstrom и Reimchen [54] сообщили, что связь между ФА числа боковых пластинок трехиглой колюшки и их паразитической нагрузкой сильнее в тех местообитаниях, где функциональная важность пластинок и отбор против их асимметрии были снижены. Авторы предполагают, что разнообразие паттернов связи между ФА и паразитами может быть обусловлена "необнаруженным биомеханическим отбором против асимметрии". В целом, исследователи колюшки обычно изучали ФА по признакам, которые также широко используются для изучения фенотипической пластичности - и, возможно, получили не самые лучшие результаты. После того, как в начале 2000-х годов методика оценки стабильности развития с помощью ФА подверглась критике, исследования на других видов стали более тщательными в плане выбора структур для анализа, однако на колюшке выбор

подходящих структур ограничен, что, возможно, сдерживает исследования. Кроме того, латеральные пластины и брюшные колючки могут проявлять направленную асимметрию, что представляет интерес в ряде специальных исследований колюшек, но может привести к завышению ФА, если не уделять этому должного внимания. Хотя в некоторых работах НА рассматривался как показатель средового стресса, в большинстве случаев НА рассматривается как проявление нормального развития и не используется для индикации средового стресса [90, 153].

Совершенствование методики

Хотя все рассмотренные выше моменты должны учитываться в исследованиях ФА, а недостаточное внимание, им уделяемое могло затруднить выявление ожидаемых связей между ФА и стрессом и приспособленностью [192]- простого способа решения задачи не существует. Тем не менее, мы предполагаем, что использование костных структур, таких как кости черепа, может значительно увеличить разрешение и надежность анализа ФА. Анализ ФА внутренних костей рыб встречается не часто, но все же имеет место [12, 20, 154]. Форма костей зависит от условий развития [50, 88, 181, 256] или от генетических факторов [48, 216, 231]. Хотя кости требуют определенной подготовки перед анализом (растворение мягких тканей, очистка), они позволяют анализировать большое количество признаков, пригодных для анализа. В наших исследованиях нескольких видов рыб мы использовали от двух до четырех десятков признаков у каждого вида [16, 129, 131, 134, 135, 256, 257]. Уровень ОИ был различным, но для морфометрических признаков он обычно был ниже 20% [135, 139]. Важным преимуществом использования черепных костей является большое количество удобных признаков, что снижает ошибку выборки и позволяет ограничить число особей, необходимых для получения статистически значимых результатов. В результате, все наши исследования ФА с использованием признаков костей позволили выявить статистически значимую гетерогенность между выборками [129, 134, 135, 139, 256, 257], некоторые из которых были не связаны с генетическими или экологическими факторами, которые контролировали при исследовании, и, следовательно, не могли быть интерпретированы.

В последнее время методы томографии все чаще используются в морфологических исследованиях. Они не требуют трудоемкой подготовки отдельных костей и позволяют сохранить информацию о расположении различных костей относительно друг друга [104, 141]. Эти методы, несомненно, имеют высокий потенциал для изучения ФА.

Полевые исследования флуктуирующей асимметрии у колюшки

Мы получили несколько разные результаты при сравнении выборок при использовании разных признаков. По костям черепа самый высокий уровень ФА был обнаружен у пресноводной и двух морских популяций, тогда как для боковых пластин он был обнаружен у пресноводной популяции. Анадромная популяция показала относительно низкий уровень ФА в обоих случаях.

Как интерпретировать наблюдаемые различия? Количество латеральных пластин у трехиглой колюшки зависит от ее жизненной стратегии. Морские и анадромные популяции обычно имеют более тридцати боковых пластин, тогда как пресноводные - до четырнадцати [47, 97, 197, 253, 262]. В нашем случае количество пластин у пресноводной популяции было таким же, как у морских форм, несмотря на то, что эта популяция, вероятно, обитает в озере Горелое уже тысячу лет, учитывая, поскольку оно находится на высоте 5 м над уровнем моря, а скорость послеледникового поднятия в этом районе составляет около 5 мм в год [13, 19]. Это позволяет предположить, что популяция колюшки Горелого сохраняет полное количество боковых пластин, как это наблюдалось в некоторых других пресноводных популяциях [173]. Тем не менее, мы наблюдали отсутствие боковых пластин у некоторых рыб из озера Горелое, в то время как морские или анадромные популяции имели полный набор пластин. Это может означать начало процесса редукции латеральных пластин, который может увеличить ФА числа пластин, и требует осторожной интерпретации при соотнесении различий в ФА с приспособленностью популяции [136].

Интерпретация ФА костей черепа не сталкивается с такими проблемами. В анализ ФА вовлекается большое количество признаков. Это снижает довольно высокую ошибку выборки, которая может иметь место в исследованиях ФА [86, 236]. Еще одним преимуществом использования этих структур является их

пригодность для анализа с помощью цифровых методов, которые более точны и менее подвержены влиянию неопределенности, связанной с ОИ, чем ручные методы [133, 176]. Кроме того, кости, растущие на протяжении всей жизни рыбы, должны отражать всю совокупность условий окружающей среды, в то время как количество латеральных пластин фиксируется на более ранних стадиях онтогенеза. По этой причине мы полагаем, что результаты, полученные на черепных структурах, вероятно, больше говорят об общей стабильности развития популяции на разных этапах развития.

Почему анадромные популяции колюшки из Тихого океана имели более низкие уровни ФА, чем пресноводная популяция из озера у Белого моря или морские колюшки самого Белого моря? Во-первых, уровень ФА обратно коррелирует с размером взрослых рыб. Чем меньше рыба, тем более она асимметрична, если говорить об относительных величинах ФА. Рассмотрение роста как еще одного компонента приспособленности [32, 182] подтверждает различия, которые мы обнаружили среди изученных нами популяций.

Анадромные колюшки на полуострове Камчатка проводят первые недели своей жизни в реке, а затем мигрируют в море [3]. Их рост, а значит, и формирование костей, происходит в основном в море [3]. Места обитания и характер миграции северотихоокеанской колюшки изучены недостаточно хорошо, но море здесь покрыто льдом в течение 8-10 месяцев на севере и полностью свободно ото льда на юге, и, вероятно, обеспечивает большое разнообразие экологических условий для мигрирующих рыб. Северная часть Тихого океана поддерживает крупнейшее рыболовство в мире [87] благодаря высокой биологической продуктивности по сравнению с другими регионами Мирового океана [95]. Это говорит о том, что рыба может находить там благоприятные условия в разные сезоны. Другим фактором приспособленности организмов является качество кормовых объектов. По данным, полученным весной в Авачинском заливе на полуострове Камчатка, основу морского зоопланктонного сообщества составляют планктонные ракообразные, в первую очередь, копеподы [2], которые обладают высокой пищевой ценностью по сравнению с пресноводными беспозвоночными [18, 244, 245]. Вероятно, они являются важным источником энергии для колюшки.

В прибрежных районах Белого моря рацион молоди трехиглой колюшки также в значительной степени состоит из копепод, в основном *Temora longicornis* и *Microsetella norvegica* [75, 213]. В более глубоких морских водах преобладают копеподы *Calanus glacialis, Metridia longa* и *Pseudocalanus minutus* [14], и эти высококалорийные пищевые объекты, вероятно, потребляются колюшкой. В то же время, субарктические зимние условия на внутренней части Белого моря - Кандалакшский залив покрыт льдом в течение шести месяцев - вероятно, более суровы, чем в Беринговом море. Поскольку Белое море расположено у северной границы распространения трехиглой колюшки, условия обитания могут быть неоптимальными, и популяция колюшки должна быть чувствительна к изменениям окружающей среды. Значительные колебания численности колюшки в Белом море подтверждают это предположение [17]. Мы мало знаем о различиях между двумя морскими популяциями Белого моря, использованными в данном исследовании. Было установлено, что гонады колюшки Онежского залива имеют более высокий уровень незаменимых полиненасыщенных жирных кислот (*докозагексаеновой* и *эйкозапентаеновой*) и мононенасыщенных (пальмитолеиновой), что может отражать их более благоприятный трофический статус [178]. Эти различия, однако, не проявляются в различиях в ФА.

В озере Горелое условия окружающей среды, вероятно, еще более суровые. Пищевые организмы, доступные для колюшки в озере, значительно отличаются от тех, что обитают в Белом море. По численности здесь преобладают коловратки *Bipalpus hudsoni* и *Asplanchna priodonta*, а по биомассе – кладоцера *Polyphemus pediculus* [15]. Колюшка также может питаться бентосными организмами. Сравнение пищевых организмов, доступных рыбам в различных средах, позволяет предположить, что условия питания морской и анадромной колюшки более благоприятны по сравнению с не имеющей выхода в море пресноводной популяцией. Дополнительный стресс в озере может быть вызван ленточным червем *Schistocephalus solidus*, который использует колюшку в качестве промежуточного хозяина и распространен в озерах и водохранилищах, где отсутствует течение [43]. Личинки этого паразита могут быть очень эффективными потребителями энергии, затрачивая в 4-5 раз больше энергии на рост по сравнению с рыбой-хозяином [242].

В более ранних исследованиях трехиглой колюшки [52, 201, 202], а также других видов, таких как атлантический лосось *Salmo salar* [256], в популяциях, зараженных паразитами, были обнаружены более высокие уровни ФА и более низкая стабильность развития, соответственно. Исследования паразитов у морской колюшки [21, 213] не выявили таких опасных для хозяина видов, как *S. solidus*. Как и Белое море, озеро Горелое зимой полностью покрывается льдом, и условия в нем могут быть еще более суровыми, чем в море.

Хотя смертность среди самцов колюшки в Белом море выше, чем среди самок, что, вероятно, вызывает изменение соотношения полов в сторону самок [89], различий в ФА между полами не наблюдалось. Это согласуется с выводом, что более высокая смертность самцов связана с различиями в жизненной стратегии полов, а не в их приспособленности. Таким образом, результаты нашего анализа ФА колюшки на четырех выборках, различающихся по жизненной стратегии и среде обитания, могут быть осмысленно интерпретированы с точки зрения биологии вида.

Заключение к главе 4

Интерес к ФА колюшки, выраженный в количестве публикаций с ключевыми словами "fluctuating asymmetry” и “stickleback", показал быстрый рост в конце 1990-х годов, достиг плато в начале 2000-х годов, а затем снизился. В то же время, количество публикаций с ключевыми словами "fluctuating asymmetry" также быстро росло, но оставалось постоянным по мере развития 2000-х годов, в то время как публикации с ключевым словом "stickleback" быстро росли на протяжении всего периода. Критический анализ этих публикаций позволяет предположить, что снижение интереса к ФА колюшки было связано с высокой гетерогенностью результатов исследований и трудностями интерпретации о взаимосвязи между ФА, стрессом и приспособленностью. В некоторой степени эти трудности могут быть вызваны ограниченным количеством морфологических структур, используемых в анализе ФА, особенно боковых пластинок и брюшных плавников, которые могут быстро эволюционировать под влиянием различных изменений окружающей среды. Таким образом, их ФА может изменяться не только под влиянием стресса и приспособленности, но и под воздействием многочисленных неконтролируемых факторов, которые могут специфически влиять на эти конкретные структуры [136].

В этой главе мы использовали кости черепа, которые ранее не использовались для колюшки, и показали перспективные результаты на других видах. Наши анализы показали более низкий уровень ФА костей черепа анадромной колюшки (полуостров Камчатка) по сравнению с морской и пресноводной колюшкой из Белого моря. Это может быть связано с более благоприятными условиями питания в северной части Тихого океана, чем в Белом море. В то же время, данное исследование выявило сходство по ФА между беломорскими популяциями. Различные условия окружающей среды в озере и в море не привели к существенному изменению ФА, хотя сравнение с анадромными рыбами из северной части Тихого океана показывает, что ФА использованных нами структур чувствительна к таким условиям. Таким образом, наши результаты показывают, что анализ ФА черепных структур позволяет выявить закономерности в гетерогенности популяций колюшки, которые могут быть интерпретированы с точки зрения различных жизненных стратегий и локальных адаптаций [136].

Выводы

1. Уровень пространственной гетерогенности морфологических признаков трехиглой колюшки Белого моря меняется в течении нерестового периода. Она максимальна в середине нереста, отражая, по-видимому, уровень внутривидовой конкуренции. Одновременно с этим происходит уменьшение объема тела вследствие выметывания половых продуктов и расходования питательных веществ. Кроме того, имеет место отход отнерестившихся рыб в море и подход новых производителей на нерестилища. Сочетание этих процессов создает довольно сложную картину, фрагменты которой мы наблюдали.

2. Паттерны полового диморфизма беломорской трехиглой колюшки, в целом, сходны с общевидовыми, хотя имеют место некоторые особенности. У самцов беломорской колюшки передняя часть тела относительно крупнее, чем у самок. Здесь у самцов лучше развиты защитные структуры. У самок защитные структуры более развиты в задней части тела для защиты крупных гонад. На трех спинных колючках четко прослеживается закономерность, при которой различия в сторону самцов наиболее сильно выражены на первой колючке, снижаются на второй, а третья колючка крупнее у самок. Самки имеют более крупную брюшную пластинку. Хвостовой стебель и прилежащая часть тела больше у самцов.

3. Оригинальный тернарный индекс полового диморфизма (ПД) позволил впервые описать общевидовые закономерности ПД у трехиглой колюшки. Этот анализ, в частности, показал, что анадромные и морские экотипы демонстрируют наибольшие различия (также изучались речные и озерные колюшки) по ПД, которые, вероятно, связаны с их контрастными жизненными стратегиями. У колюшки Белого моря паттерны ПД наиболее сходные с таковыми морского экотипа.

4. Число публикаций по флуктуирующей асимметрии (ФА) колюшки быстро росло в конце 1990-х годов, вышло плато в начале 2000-х годов и в последующем снизилось. По-видимому, снижение интереса к ФА колюшки было связано с высокой гетерогенностью результатов исследований и трудностями интерпретации взаимосвязи между ФА и стрессом и приспособленностью.

5. Использование костей черепа показало хороший потенциал этих структур для анализа ФА колюшки. Наши результаты, полученные на анадромной популяции из Тихого океана, морских из Белого моря и пресноводной популяции из

его бассейна показали, что анализ ФА костей черепа позволяет выявить различия между популяциями, которые могут быть интерпретированы в терминах различных жизненных стратегий.

Общее заключение

Настоящая диссертация включает исследование различных аспектов морфологической изменчивости и ее связи с локальными адаптациями. Мы рассмотрели различные уровни организации колюшки - от популяции до вида и семейства. Были изучены различные аспекты морфологической изменчивости: (i) временные и пространственные изменения средних значений морфологических признаков популяции Кандалакшского залива Белого моря; (ii) закономерности полового диморфизма этой популяции и (iii) общевидовые закономерности полового диморфизма *Gasterosteus aculeatus* со сравнением различных экотипов, и (iv) закономерности флуктуирующей асимметрии в семействе *Gasterosteidae*. Были разработаны две оригинальные методики изучения морфологической изменчивости колюшек: первая - анализ полового диморфизма с использованием многочисленной, но гетерогенной литературы по трехиглой колюшке, и вторая - анализ флуктуирующей асимметрии черепных костей трехиглой колюшки. Поскольку изменчивость средних значений ряда признаков трехиглой колюшки беломорского региона была изучена ранее [11], в нашей работе мы уделили основное внимание другим аспектам морфологической изменчивости этого вида.

Как эти исследования могут помочь в понимании механизмов местных адаптаций? Анализ формы тела рыб из популяции Кандалакшского залива показывает, что в начале нерестового сезона рыбы с разных нерестилищ незначительно отличаются друг от друга. Скорее всего, это означает, что в местах зимовки пространственная структурированность популяции отсутствует. В середине нерестового периода наблюдалась наибольшая гетерогенность. Самцы, характеризующиеся более крупной передней частью тела и большими размерами, были более многочисленны на высококачественных нерестилищах (характеризующихся высокой плотностью морской травы), что, вероятно, является результатом конкуренции между ними. В конце нерестового периода пространственная гетерогенность вновь не наблюдалась, вероятно, из-за низкой

плотности рыб на нерестилищах и отсутствия конкуренции. Примечательно, что пространственная гетерогенность, хотя и не такая высокая, наблюдалась и у самок, которые обычно не проявляют территориального поведения. Сочетание нескольких процессов, таких как конкуренция рыб за более продуктивные нерестилища, выметывание икры и потери энергии, связанные с нерестом, создает сложную картину, которую мы наблюдаем в настоящем исследовании. Кроме того, миграции рыб между прибрежной зоной и открытым морем приводят к динамичной и сложной картине морфологической гетерогенности, происходящей в период нереста трехиглой колюшки.

Паттерны полового диморфизма были описаны у вида *Gasterosteus aculeatus* и его нескольких экотипов, таких как анадромный, ручьевой, озерно-речной и морской, с использованием оригинального тернарного индекса. Анализ показал, что экотипы довольно гетерогенны в отношении ПД, что предполагает важную роль локальной адаптации в изменении паттернов ПД. Поскольку паттерны ПД и межпопуляционной дифференциации у колюшки очень схожи, количественная оценка ПД также позволяет позиционировать экотипы и популяции вдоль оси сходства самцов и самок. Анадромная экотип имеют форму тела, более сходную с самками, чем другие экотипы, а морской экотип – форму тела, наиболее сходную с самцами. Это может объясняться различными жизненными стратегиями: приспособлением к миграциям к удобным нерестилищам с относительно низким давлением хищников или поддержание высокой конкуренции в условиях высокого давления хищников в море. Морская популяция Белого моря оказалась наиболее сходной с морским экотипом, демонстрируя еще большее смещение в сторону самцовой формы тела. Такая картина может быть вызвана чрезвычайно высокой плотностью колюшки на беломорских нерестилищах и, следовательно, интенсивной внутривидовой конкуренцией.

Исследования флуктуирующей асимметрии показали, что нынешнее снижение интереса к исследованиям ФА, вероятно, стало следствием высокой гетерогенности результатов исследований и трудностей в их интерпретации. В некоторой степени эти проблемы могут быть вызваны особенностями морфологических структур, используемыми в анализе ФА колюшки, которые

обычно ограничиваются боковыми пластинами и брюшными колючками. Эти структуры могут быстро эволюционировать в ответ на различные изменения окружающей среды. Следовательно, их ФА отражает не только индивидуальную приспособленность и стресс, но и многочисленные неконтролируемые факторы, которые могут непосредственно влиять на них. Изучение черепных костей как структур при анализе ФА показало более низкие уровни ФА у анадромной колюшки с полуострова Камчатка по сравнению с морской и пресноводной колюшкой из Белого моря и его бассейна. Это может быть вызвано более благоприятными условиями питания в северной части Тихого океана, чем в Белом море. Различные экологические условия в этих местах не оказали существенного влияния на ФА колюшки. Однако сравнение пресноводных, анадромных и морских рыб показывает, что ФА использованных нами структур реагирует на эти различия. Наш анализ ФА выбранных костных структур показывает явную гетерогенность колюшек с различной жизненной стратегией и ее хороший потенциал для изучения локальных адаптаций.

Таким образом, эти исследования показали, что морфологические методы могут представлять собой эффективный инструмент и, соответственно, имеют хороший потенциал для понимания адаптации популяций колюшки к изменениям условий окружающей среды. Кроме того, эти результаты имеют значение для понимания популяционной и эволюционной биологии колюшки. В случае с беломорской трехиглой колюшкой, которая является сейчас самой многочисленной рыбой моря, тесно связанной со многими другими видами экосистемы, эти исследования также проливают свет на механизмы динамики всей экосистемы.

Значимость данного исследования не ограничивается одним видом - трехиглой колюшкой *Gasterosteus aculeatus*. Этот вид является популярной моделью для изучения вопросов эволюционной и популяционной биологии, поэтому представленная здесь информация о разработанных методиках и полученных результатах может быть применена и ко многим другим видам рыб во всем мире. Мы подтвердили, что морфология рыб является эффективным инструментом для различения популяций рыб и изучения ответов их популяций на различные факторы

окружающей среды. Это особенно важно в настоящее время, когда растущая антропогенная нагрузка вызывает быстрые изменения в водных экосистемах.

Глобальное потепление, особенно в тропических районах, включая Африку, которая является родным континентом для автора этой работы, ускоряет изменения ряда ключевых экологических факторов в водных экосистемах - температуры, солености, растворенного кислорода, pH и др. Эти изменения затрагивают многих тепловодных рыб, таких как рыб семейства Cichlidae, Cyprinidae и Clariidae (нильская тиляпия, карп и канальный сом), которые являются наиболее экономически важными рыбами в Африке. Это исследование показало, что морфологические методы могут дать важную информацию для понимания влияния изменений окружающей среды на популяции и для понимания особенностей локальных адаптации рыб. Это справедливо и в отношении вышеперечисленных коммерчески важных рыб, особенно если учитывать различные факторы окружающей среды и генетическую структуру вида.

Поэтому мы считаем, что морфологические методы, особенно в сочетании с исследованиями генетики, поведения, физиологии и т.д., являются эффективным инструментом для изучения биологии промысловых рыб в различных частях планеты и, таким образом, для решения различных проблем, включая проблему продовольственной безопасности.

Литература

1. Артамонова В. С., Бардуков Н. В., Головин П. В., Иванова Т. С., Иванов М. В., Лайус Д. Л., Махров А. А. Преобладание самок в некоторых выборках сеголеток и производителей трехиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus* обусловлено не генетическими, а экологическими факторами // Известия РАН. Серия биологическая. 2021. № 5. С. 1–12. DOI:10.31857/S1026347021050036.

2. Батищева Н. А. Состав и распределение зоопланктона у юго-восточного побережья Камчатки весной 2006 г. // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. 2008. (11). С. 42–46.

3. Бугаев В. Ф. Трехиглая колюшка *Gasterosteus aculeatus* реки Камчатка // Вопросы ихтиологии. 1992. № 3 (32). С. 71–82.

4. Бугаев В. Ф., Вронский Б. Б., Заварина Л. О., Зорбиди З. К., Остроумов А. Г., Тиллер И. В. Рыбы реки Камчатка (численность, промыслы, проблемы) / Петропавловск-Камчатский. Камчатпресс, 2007. С. 1-459.

5. Головин П. В., Иванов М. В., Иванова Т. С., Рыбкина Е. В., Лайус Д. Л. Характеристики заражения трехиглой колюшки (*Gasterosteus aculeatus L.*) трематодами *Cryptocotyle spp*. во время нерестового сезона на Белом море // Труды Карельского Научного Центра РАН. 2021. № 5. С. 93–108. DOI:10.17076/eco1299.

6. Демчук А. С., Иванов М. В., Иванова Т. С., Полякова Н. В., Головин П. В., Лайус Д. Л. Питание беломорской трехиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus* (Linnaeus, 1758) на нерестилищах // Труды Карельского научного центра РАН. (2018). № 4. С. 42. DOI:10.17076/them818.

7. Доргам А. С., Головин П. В., Иванова Т. С., Иванов М. В., Лайус Д. Л. Морфологические различия трехиглой колюшки на разных этапах нереста // Гранович А.И., Стогов И.А., Шунатова Н.Н., Паскерова Г.Г., Крупенко Д. Ю., Камышацкая О.Г. (ред.) Вторая конференция Учебно-научной станции "Беломорская", СПбГУ.2018. С. 61–62.

8. Доргам А. С., Иванова Т. С., Иванов М. В., Юрцева А. О., Лайус Д. Л. Половой диморфизм внешних морфологических признаков трехиглой колюшки // Гранович А. И., Максимович Н.В., Костюченко Р.П., Цетлин А. Б., Абакумов Е. В.,

Зимин А. В., Слюсарев Г. С. (ред.). Беломорская научная студенческая сессия - 2019, СПбГУ. 2019. С. 35.

9. Доргам А. С., Головин П. В., Иванова Т. С., Иванов М. В., Лайус Д. Л. Гетерогенность морфологических признаков Трехиглой Колюшки *Gasterosteus aculeatus* на разных этапах нереста // Труды Карельского научного центра РАН. 2018. № 4. С. 59–73. DOI:10.17076/them819.

10. Доргам А. С., Лайус Д. Л. Оценка состояния популяций трехиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus* Белого моря // Гранович А.И., Степанов А.А. Захарчук Е.А., Костюченко Р.П., Максимович Н.В., Шунатова Н.Н., Стогов И.А., Генельт-Яновский Е.А. (ред.). Первая конференция Учебно-научной станции "Беломорская", СПбГУ. 2017.С. 21–22. URL: http://mbs.spbu.ru/wp-content/uploads/2017/11/UNB_session_2017.pdf

11. Зюганов В. В. Семейство колюшковых (Gasterosteidae) мировой фауны. Фауна СССР. Рыбы / Наука. Ленинград. 1991. С. 1-261.

12. Кожара А. В. О соотношении компонентов фенотипических вариаций двусторонних признаков в популяциях некоторых рыб // Генетика. 1989. № 8 (25). С. 1508–1513.

13. Колка В. В., Евзеров В. Ю., Меллер Й., Корнер Д. Новые данные по геологии и полезным ископаемым Кольского полуострова / Апатиты. 2005. С. 15–25.

14. Кособокова К. Н., Перцова Н. М. Зоопланктон глубоководной части Белого моря в конце гидрологической зимы // Океанология. 2005. № 5 (45). С. 1–13.

15. Кузнецова Е. К., Назарова С. А., Сухих Н. М., Полякова Н. В. Зоопланктон озера Горелое (архипелаг Кереть Белого моря) // Католикова М. В., Раилкин А. И., Стогов И. А. (ред.) VIII научная сессия морской биологической станции Санкт-петербугргского государственного университета. Тезисы докладов. 2007. Санкт-Петербург, СПБГУ. С. 25-27.

16. Лайус Д. Л. Анализ флуктуирующей асимметрии как метод популяционных исследований беломорской сельди // Труды Зоологического

института АН СССР. 1991. (235). С. 113–122.

17. Лайус Д. Л., Иванова Т. С., Шатских Е. В., Иванов М. В. Волны жизни беломорской колюшки // Природа. 2013. (4). С. 43–52.

18. Новоселова Н. В. Живой корм - важный компонент в биотехнологии аквакультуры морских рыб. Некоторые особенности культивирования морского зоопланктона. Основные результаты комплексных исследований Азово-Черноморского бассейна и Мирового океана // Труды Южного научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии. 2012. (50). С. 134–151.

19. Романенко Ф. А., Шилова О. С. Послеледниковое поднятие Карельского берега Белого моря по данным радиоуглеродного и диатомового анализов озерно-болотных отложений пова Киндо // Доклады Академии наук. 2012. № 4 (442). С. 544–544.

20. Романов Н. С. Онтогенетический очерк морфологии тихоокеанских лососей. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1983. 152 с.

21. Шульман С. С., Шульман-Альбова П. Е. Паразиты Рыб Белого моря / Москва/Ленинград: Издат. Академии наук СССР., 1953. 199 с.

22. Aguirre W., Doherty P., Bell M. Genetics of lateral plate and gillraker phenotypes in a rapidly evolving population of threespine stickleback // Behaviour. 2004. No. 11–12 (141). P. 1465–1483. DOI:10.1163/1568539042948105.

23. Aguirre W. E., Akinpelu O. Sexual dimorphism of head morphology in three-spined stickleback *Gasterosteus aculeatus* // Journal of Fish Biology. 2010. No. 4 (77). P. 802–821. DOI:10.1111/j.1095-8649.2010.02705.x.

24. Aguirre W. E., Ellis K. E., Kusenda M., Bell M. A. Phenotypic variation and sexual dimorphism in anadromous threespine stickleback: implications for postglacial adaptive radiation // Biological Journal of the Linnean Society. 2008. No. 3 (95). P. 465–478. DOI:10.1111/j.1095-8312.2008.01075.x.

25. Albert A. Y. K., Sawaya S., Vines T. H., Knecht A. K., Miller C. T., Summers B. R., Balabhadra S., Kingsley D. M., Schluter D. The genetics of adaptive shape shift in

stickleback: Pleiotropy and effect size // Evolution. 2007. No. 1 (62). P. 76–85. DOI:10.1111/j.1558-5646.2007.00259.x.

26. Aleyev Y. G. Nekton / The Hague, 1977. P. 1-435.

27. Allenbach D. M. Fluctuating asymmetry and exogenous stress in fishes: a review // Reviews in Fish Biology and Fisheries. 2011. No. 3 (21). P. 355–376. DOI:10.1007/s11160-010-9178-2.

28. Allendorf F. W., Ryman N., Utter F. M. Genetics and fishery management: past, present, and future // Population Genetics and Fishery Management. 1987. P. 1–19.

29. Andersson M. Sexual selection / Princeton, New Jeresy: Princeton University Press, 1994. P. 1-599.

30. Aneer G. Biometric characteristics of the three-spined stickleback (*Gasterosteus aculeatus* l.) From the northern Baltic proper // Zoologica Scripta. 1974. No. 4 (2). P. 157–162. DOI:10.1111/j.1463-6409.1974.tb00747.x.

31. Arnold K. E., Adam A., Orr K. J., Griffiths R., Barber I. Sex-specific survival and parasitism in three-spined sticklebacks: seasonal patterns revealed by molecular analysis // Journal of Fish Biology. 2003. No. 4 (63). P. 1046–1050. DOI:10.1046/j.1095-8649.2003.00195.x.

32. Arnold S. J. Morphology, performance and fitness // Anmerican Zoologist, 23 (2). 1983. P. 347-361. DOI:10.1093/icb/23.2.347.

33. Assem J. Van Den. Territory in the three-spined stickleback, *Gasterosteus aculeatus* L. An experimental study in intra-specific competition // Behavior, Supplement. Brill, 1967. P. 1-169.

34. Auffray J. C., Debat V., Alibert P. Shape asymmetry and developmental stability / In: Chaplain M. A. J., Singh, G. D., McLachlan, J. C. In: On growth and form: spatio-temporal pattern formation in biology. Chichester. Wiley. 1999. P. 309–324.

35. Bagenal T. B. Aspects of fish fecundity /In: Gerking S. D. (ed.). Ecology of freshwater fish population. Halsted Press. New York. 1978. P. 75–101.

36. Baker J. Life history variation in female threespine stickleback / In: Bell M. A., Foster S. A. (eds.) The Evolutionary Biology of the Three-spine Stickleback. Oxford:

Oxford University Press, 1994. P. 144–187.

37. Baker J. Variation in female life-history traits among Alaskan populations of the threespine stickleback,*Gasterosteus aculeatus* L. (Pisces: Gasterosteidae) // Biological Journal of the Linnean Society. 1998. No. 1 (63). P. 141–159. DOI:10.1006/bijl.1997.0187.

38. Baker J. A., Cresko W. A., Foster S. A., Heins D. C. Life- history differentiation of benthic and limnetic ecotypes in a polytypic population of threespine stickleback (*Gasterosteus aculeatus*) // Evolutionary Ecology Research. 2005. (7). P. 121– 131.

39. Bakhvalova A. E., Ivanova T. S., Ivanov M. V, Demchuk A. S., Movchan E. A., Lajus D. L. Long-term changes in the role of threespine stickleback italic) in the White Sea : predatory fish consumption reflects fluctuating stickleback abundance during the last century // Evolutionary Ecology Research. 2016. No. 13 (17). P. 317–334.

40. Bakker T. C. M., Mazzi D., Kraak S. B. M. Broods of attractive three-spined stickleback males require greater paternal care // Journal of Fish Biology. 2006. No. 4 (69). P. 1164–1177. DOI:10.1111/j.1095-8649.2006.01194.x.

41. Bakker T. C. M., Milinski M. Sequential female choice and the previous male effect in sticklebacks // Behavioral Ecology and Sociobiology. 1991. P. 205-210. DOI:10.1007/BF00166402.

42. Bakun A. Wasp-waist populations and marine ecosystem dynamics: Navigating the “predator pit” topographies // Progress in Oceanography. 2006. No. 2–4 (68). P. 271–288. DOI:10.1016/j.pocean.2006.02.004.

43. Barber I., Scharsack J. P. The three-spined stickleback-Schistocephalus solidus system: An experimental model for investigating host-parasite interactions in fish // Parasitology. 2010. No. 3 (137). P. 411–424. DOI:10.1017/S0031182009991466.

44. Baumgartner J. V., Bell M. A., Weinberg P. H. Body form differences between the Enos Lake species pair of threespine sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus* complex) // Canadian Journal of Zoology. 1988. No. 2 (66). P. 467–474. DOI:10.1139/z88-066.

45. Begon M., Townsend C. R. Harper J. L. (eds.). Ecology: from individuals to ecosystems. Blackwell Publishing. Malden, USA, Oxford, UK., Carlton, Austraia. 2006. P. 1- 746.

46. Bell M. A., Foster S. A. Introduction to the evolutionary biology of the threespine stickleback / In: Bell M. A., Foster S. A. (eds.) The Evolutionary Biology of the Three-spine Stickleback. Oxford: Oxford University Press, 1994. P. 1-27.

47. Bell M. A., Foster S. A. (eds.) The Evolutionary Biology of the Three-spine Stickleback. Oxford: Oxford University Press, 1994. P. 1-571.

48. Benfey T. J. Use of sterile triploid atlantic salmon (*Salmo salar L.*) for aquaculture in New Brunswick, Canada // ICES Journal of Marine Science. 2001. No. 2 (58). P. 525–529. DOI:10.1006/jmsc.2000.1019.

49. Bentzen P., McPhail J. D. Ecology and evolution of sympatric sticklebacks (*Gasterosteus*): specialization for alternative trophic niches in the Enos Lake species pair // Canadian Journal of Zoology. 1984. No. 11 (62). P. 2280–2286. DOI:10.1139/z84-331.

50. Berg A., Yurtseva A., Hansen T., Lajus D., Fjelldal P. G. Vaccinated farmed Atlantic salmon are susceptible to spinal and skull deformities // Journal of Applied Ichthyology. 2012. No. 3 (28). P. 446–452. DOI:10.1111/j.1439-0426.2012.01988.x.

51. Bergstrom C. A., Reimchen T. E. Functional implications of fluctuating asymmetry among endemic populations of *Gasterosteus aculeatus* // Behaviour. 2000. No. 7–8 (137). P. 1097–1112. DOI:10.1163/156853900502457.

52. Bergstrom C. A., Reimchen T. E. Geographical variation in asymmetry in *Gasterosteus aculeatus* // Biological Journal of the Linnean Society. 2002. No. 1 (77). P. 9–22. DOI:10.1046/j.1095-8312.2002.00078.x.

53. Bergstrom C. A., Reimchen T. E. Asymmetry in structural defenses: Insights into selective predation in the wild // Evolution. 2003. No. 9 (57). P. 2128–2138. DOI:10.1111/j.0014-3820.2003.tb00390.x.

54. Bergstrom C. A., Reimchen T. E. Habitat dependent associations between parasitism and fluctuating asymmetry among endemic stickleback populations // Journal of Evolutionary Biology. 2005. No. 4 (18). P. 939–948. DOI:10.1111/j.1420-9101.2005.00930.x.

55. Bjorksten T. A., Fowler K., Pomiankowski A. What does sexual trait FA tell us about stress? // Trends in Ecology and Evolution. 2000. No. 4 (15). P. 163–166.

DOI:10.1016/S0169-5347(99)01788-7.

56. Bjorksten T., Fowler K., Pomiankowski A. Reply from T . Bjorksten , K . Fowler and Organizing a meeting // Trends in Ecology and Evolution. 2000 No. 8 (15). P. 331.

57. Blouw D. M. and, Hagen D. W. The adaptive significance of dorsal spine variation in the fourspine stickleback, *Apeltes quadracus*. III. Correlated traits and experimental evidence on predation. // Heredity. 1984. (53). P. 371–382.

58. Blouw D. M., Hagen D. W. Breeding ecology and evidence of reproductive isolation of a widespread stickleback fish (Gasterosteidae) in Nova Scotia, Canada // Biological Journal of the Linnean Society. 1990. No. 3 (39). P. 195–217. DOI:10.1111/j.1095-8312.1990.tb00512.x.

59. Bolnick D. I., Doebeli M. Sexual dimorphism and adaptive speciation: Two sides of the same ecological coin // Evolution. 2003. No. 11 (57). P. 2433–2449. DOI:10.1111/j.0014-3820.2003.tb01489.x.

60. Bonnet X., Lagarde F., Henen B. T., Corbin J., Nagy K. A., G N., K B., Chastel O., Legrand A., Cambag R. Sexual dimorphism in steppe tortoises (*Testudo horsfieldii*): influence of the environment and sexual selection on body shape and mobility. // Biological Journal of the Linnean Society. 2001. (72). P. 357– 372.

61. Borgognini, Tarli S. M., Repetto E. Methodological considerations on the study of sexual dimorphism in past human populations // Human Evolution. 1986. No. 1 (1). P. 51–66.

62. Boughman J. W., Rundle H. D., Schluter D. Parallel evolution of sexual isolation in sticklebacks // Evolution. 2005. No. 2 (59). P. 361–373. DOI:10.1111/j.0014-3820.2005.tb00995.x.

63. Caldecutt W. J., Adams D. C. Morphometrics of trophic osteology in the threespine stickleback, *Gasterosteus aculeatus* // Copeia. 1998. No. 4 (1998). P. 827-838. DOI:10.2307/1447330.

64. Caldecutt W. J., Bell M. A., Buckland-Nicks J. A. Sexual dimorphism and geographic variation in dentition of threespine stickleback, *Gasterosteus aculeatus* // Copeia. 2001. No. 4 (2001). P. 936–944. DOI:https://doi.org/10.1643/0045-

8511(2001)001[0936:SDAGVI]2.0.CO;2.

65. Candolin U. Male–male competition facilitates female choice in sticklebacks // Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences. 1999. No. 1421 (266). P. 785–789. DOI:10.1098/rspb.1999.0706.

66. Candolin U., Voigt H.-R. Size-dependent selection on arrival times in sticklebacks: why small males arrive first // Evolution. 2003. No. 4 (57). P. 862–871. DOI:10.1111/j.0014-3820.2003.tb00297.x.

67. Candolin U., Voigt H. R. Correlation between male size and territory quality: Consequence of male competition or predation susceptibility? // Oikos. 2001. No. 2 (95). P. 225–230. DOI:10.1034/j.1600-0706.2001.950204.x.

68. Chae B. S., Yang H. J. Sexual dimorphism in eightspine stickleback, *Pungitius sinensis*: Gasterosteidae // The Korean Journal of Zoology (Korea Republic). 1990. No. 3 (33). P. 260–265.

69. Charvet P., Santana F. M., Lima K. L. De, Lessa R. Age and growth of the endemic Xingu River stingray *Potamotrygon leopoldi* validated using fluorescent dyes // Journal of Fish Biology. 2018. No. 6 (92). P. 1985–1999. DOI:10.1111/jfb.13635.

70. Claisse J., Kienzle M., Bushnell M., Shafer D., Parrish J. Habitat and sex-specific life history patterns of yellow tang *Zebrasoma flavescens* in Hawaii, USA // Marine Ecology Progress Series. 2009. No. 389: P. 245–255. DOI:10.3354/meps08114.

71. Clarke G. M. Developmental stability and fitness: The evidence is not quite so clear // The American Naturalist. 1998. No. 5 (152). P. 762. DOI:10.2307/2463854.

72. Clarke G. M., McKenzie L. J. Fluctuating asymmetry as a quality control indicator for insect mass rearing processes // Journal of Economic Entomology. 1992. No. 6 (85). P. 2045–2050. DOI:10.1093/jee/85.6.2045.

73. Cury P., Bakun A., Crawford R. J. M., Jarre A., Quiñones R. A., Shannon L. J., Verheye H. M. Small pelagics in upwelling systems: Patterns of interaction and structural changes in “wasp-waist” ecosystems // ICES Journal of Marine Science. 2000. No. 3 (57). P. 603–618. DOI:10.1006/jmsc.2000.0712.

74. Day T., Pritchard J. D., Schluter D. A comparison of two sticklebacks //

Evolution. 1994. (48). P. 1723:1734.

75. Demchuk A., Ivanov M., Ivanova T., Polyakova N., Mas-Martí E., Lajus D. Feeding patterns in seagrass beds of three-spined stickleback *Gasterosteus aculeatus* juveniles at different growth stages // Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom. 2015. No. 8 (95). P. 1635–1643. DOI:10.1017/S0025315415000569.

76. Domenici P., Blake R. W. The kinematics and performance of fish fast-start swimming // Journal of Experimental Biology. 1997. No. 8 (200). P. 1165–1178.

77. Dorgham A. S., Candolin U., Ivanova T., Ivanov M., Nadtochii E., Yurtseva A., Lajus D. Sexual dimorphism patterns of the White Sea threespine stickleback (*Gasterosteus aculeatus*) // Biological Communications. 2021. In press.

78. Dorgham A. S., Ivanova T. S., Ivanov M. V., Yurtseva A. O., Lajus D. L. Sexual dimorphism of threespine stickleback of the Keret archipelago (White Sea) in external morphological characters // Educational and Research Station “Belomorskaia” Conference, SPbU, 2020. P. 40.

79. Dufour K. W., Weatherhead P. J. Estimation of organism-wide asymmetry in red-winged blackbirds and its relation to studies of mate selection // Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences, 1996. P. 769–775. DOI:10.1098/rspb.1996.0115.

80. Dufresne F., FitzGerald G. J., Lachance S. Age and size-related differences in reproductive success and reproductive costs in threespine sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus*) // Behavioral Ecology. 1990. No. 2 (1). P. 140–147. DOI:10.1093/beheco/1.2.140.

81. Duyx B., Urlings M. J. E., Swaen G. M. H., Bouter L. M., Zeegers M. P. Scientific citations favor positive results: a systematic review and meta-analysis // Journal of Clinical Epidemiology. 2017. (88). P. 92–101. DOI:10.1016/j.jclinepi.2017.06.002.

82. Fairbairn D. J., Blanckenhorn W. U., Székely T. Sex, Size and Gender Roles: Evolutionary Studies of Sexual Size Dimorphism. Oxford University Press. Oxford. 2007. P. 1-266. DOI:10.1093/acprof:oso/9780199208784.001.0001.

83. Falconer D., Mackay T. Introduction to Quantitative Genetics / D. Falconer, T.

Mackay, London: Longman Group Limited., 1996.P. 1- 464.

84. Fraipont M. de, FitzGerald G. J., Guderley H. Age-related differences in reproductive tactics in the three-spined stickleback, *Gasterosteus aculeatus* // Animal Behaviour. 1993. Vol. 46. P. 961–968. DOI:10.1006/anbe.1993.1277.

85. Freeman D. C., Brown M. L., Duda J. J., Graraham J. H., Emlen J. M., Krzysik A. J., Balbach H., Kovacic D. A., Zak J. C. Leaf fluctuating asymmetry, soil disturbance and plant stress: a multiple year comparison using two herbs, *Ipomoea pandurata* and *Cnidoscolus stimulosus* // Ecological Indicators. 2005. No. 2 (5). P. 85–95. DOI:10.1016/j.ecolind.2004.05.002.

86. Fuller R. C., Houle D. Inheritance of developmental instability // In: Polak M. (ed.). Developmental Instability: Causes and Consequences. Oxford: Oxford University Press, 2003. P. 157–186.

87 Garcia, S.M. and Newton, C. Current situation, trends and prospects in world capture fisheries // Paper presented at the Conference on Fisheries Management, Global Trends. Seattle, WA (USA), 1994. P. 14–16.

88. Georgakopoulou E., Angelopoulou A., Kaspiris P., Divanach P., Koumoundouros G. Temperature effects on cranial deformities in European sea bass, *Dicentrarchus labrax* (L.) // Journal of Applied Ichthyology. 2007. No. 1 (23). P. 99–103. DOI:10.1111/j.1439-0426.2006.00810.x.

89. Golovin P. V., Bakhvalova A. E., Ivanov M. V., Ivanova T. S., Smirnova K. A., Lajus D. L. Sex-biased mortality of marine threespine stickleback (*Gasterosteus aculeatus* L.) during their spawning period in the White Sea // Evolutionary Ecology Research. 2019. No. 1–3 (20). P. 279–295.

90. Graham J. H., Emlen J. M., Freeman D. C. Developmental stability and its applications in ecotoxicology // Ecotoxicology. 1993. No. 3 (2). P. 175–184. DOI:10.1007/BF00116422.

91. Graham J. H., Emlen J. M., Freeman D. C., Leamy L. J., Kieser J. A. Directional asymmetry and the measurement of developmental instability // Biological Journal of the Linnean Society. 1998. No. 1 (64). P. 1–16. DOI:10.1006/bijl.1998.0217.

92. Graham J. H., Raz S., Hel-Or H., Nevo E. Fluctuating asymmetry: Methods, theory, and applications // Symmetry. 2010. No. 2 (2). P. 466–540. DOI:10.3390/sym2020466.

93. Graham J., Özener B. Fluctuating asymmetry of human populations: A review // Symmetry. 2016. No. 12 (8). P. 154. DOI:10.3390/sym8120154.

94. Gray C. D., Kinnear P. R. IBM SPSS 19 statistics made simple // Psychology Press, 2012.

95. Grebmeier J. M., Overland J. E., Moore S. E., Farley E. V., Carmack E. C., Cooper L. W., Frey K. E., Helle J. H., McLaughlin F. A., McNutt S. L. A major ecosystem shift in the northern Bering sea // Science. 2006. No. 5766 (311). P. 1461–1464. DOI:10.1126/science.1121365.

96. Greenwood P. J., Adams J. Sexual selection, size dimorphism and a fallacy // Oikos. 1987. No. 1 (48). P. 106-108. DOI:10.2307/3565694.

97. Hagen D. W. Isolating mechanisms in three-spine sticklebacks (*Gasterosteus*). // Journal of the Fisheries Research Board of Canada. 1967. No. 8 (24). P. 1637–1692 DOI:10.1139/f67-138.

98. Hechter R. P., Moodie P. F., Moodie G. E. E. Pectoral fin asymmetry, dimorphism and fecundity in the brook stickleback, *Culaea inconstans* // Behaviour. 2000. No. 7–8 (137). P. 999–1009. DOI:10.1163/156853900502394.

99. Hedrick A. V., Temeles E. J. The evolution of sexual dimorphism in animals: Hypotheses and tests // Trends in Ecology & Evolution. 1989. No. 5 (4). P. 136–138. DOI:10.1016/0169-5347(89)90212-7.

100. Hendry A. P., Taylor E. B., McPhail J. D. Adaptive divergence and the balance between selection and gene flow: Lake and stream stickleback in the Misty system // Evolution. 2002. No. 6 (56). P. 1199–1216. DOI:10.1111/j.0014-3820.2002.tb01432.x.

101. Herler J., Lipej L., Makovec T. A simple technique for digital imaging of live and preserved small fish specimens // Cybium. 2007. No. 1 (31). P. 39–44.

102. Hermida M., Fernández C., Amaro R., Miguel E. S. Heritability and “evolvability” of meristic characters in a natural population of *Gasterosteus aculeatus* //

Canadian Journal of Zoology. 2002. No. 3 (80). P. 532–541. DOI:10.1139/z02-022.

103. Hermida M., Fernández J. C., Amaro R., Miguel E. S. Morphometric and meristic variation in Galician threespine stickleback populations, northwest Spain // Environmental Biology of Fishes. 2005. No. 2 (73). P. 189–200. DOI:10.1007/s10641-005-2262-0.

104. Hilton E. J., Schnell N. K., Konstantinidis P. When tradition meets technology: Systematic morphology of fishes in the early 21st century // Copeia. 2015. No. 4 (103). P. 858–873. DOI:10.1643/CI-14-178.

105. Hoffmann A. A., Parsons P. A. Evolutionary Genetics and Environmental Stress / New York: Oxford University Press., 1991. P. 1-284.

106. Hoffmann A. A., Woods R. E. Associating environmental stress with developmental stability: problems and patterns // In: Polak M. (ed.). Developmental Instability: Causes and Cconsequences. Oxford: Oxford University Press, 2003. P. 387 – 401.

107. Hoogland R., Morris D., Tinbergen N. The spines of sticklebacks (*Gasterosteus* and *Pygosteus*) as a means of defense against predators (*Perca* and *Esox*) // Behaviour. 1957. No. 1 (10). P. 205–236.

108. Huntingford F. A. The relationship between anti-predator behaviour and aggression among conspecifics in the three-spined stickleback, *Gasterosteus aculeatus* // Animal Behaviour. 1976. No. 2 (24). P. 245–260. DOI:10.1016/S0003-3472(76)80034-6.

109. Ikeda K. The distribution and morphological variations of the sticklebacks in Japan // Zoological Magazine, Tokyo. 1933. (45). P. 141–173.

110. IPCC Special Report on the Ocean and Cryosphere in a Changing Climate. / Pörtner H.-O., Roberts D. C., Masson-Delmotte V., Zhai P., Tignor M., Poloczanska K., Mintenbeck E., Nicolai M., Okem A., Petzold J., Rama B., Weyer N. (eds.), Intergovernmental Panel on Climate Change/ 2019. ipcc.ch/s- rocc

111. Ivanova T. S., Ivanov M. V., Golovin P. V., Polyakova N. V., Lajus D. L. The White Sea threespine stickleback population : spawning habitats , mortality , and abundance // Evolutionary Ecology Research. 2016. No. 3 (17). P. 301–315.

112. Ivanova T. S., Ivanov M. V., Polyakova N. V., Golovin P. V., Kucheryavyy A. V., Yurtseva A. O., Smirnova K. A., Lajus D. L. Homing ability and site fidelity of marine threespine stickleback on spawning grounds. // Evolutionary Ecology Research. 2019. No. 3 (20). P. 297–315.

113. Jones F. C., Brown C., Pemberton J. M., Braithwaite V. A. Reproductive isolation in a threespine stickleback hybrid zone // Journal of Evolutionary Biology. 2006. No. 5 (19). P. 1531–1544. DOI:10.1111/j.1420-9101.2006.01122.x.

114. Kenney L. A., Von-Hippel F. A. Morphological asymmetry of insular freshwater populations of threespine stickleback // Environmental Biology of Fishes. 2014. No. 3 (97). P. 225–232. DOI:10.1007/s10641-013-0145-3.

115. Kermoysan G. de. Caracterisation of the population dynamaic of three-spined sticklebacks, *Gasterosteus aculeatus*, in lotic mesocosms : apllication to risk assessment of bisphenol A in ecosystemic context / Doctoral dissertation, AgroParisTech, Paris, 2013. P. 1-253. No. 2013AGPT0050.

116. Kicinski M. Publication bias in recent meta-analyses // PLoS ONE. 2013. No. 11 (8). P. e81823. DOI:10.1371/journal.pone.0081823.

117. Kitano J., Mori S., Peichel C. L. Sexual dimorphism in the external morphology of the threespine stickleback (*Gasterosteus aculeatus*) // Copeia. 2007. No. 2 (2007). P.336–349. DOI:10.1643/0045-8511(2007)7[336:SDITEM]2.0.CO;2.

118. Kitano J., Mori S., Peichel C. L. Reduction of sexual dimorphism in stream-resident forms of three-spined stickleback *Gasterosteus aculeatus* // Journal of Fish Biology. 2012. No. 1 (80). P. 131–146. DOI:10.1111/j.1095-8649.2011.03161.x.

119. Kobayashi H. Cross-experiments with three species of stickleback, *Pungitius pungitius* (L.), *Pungitius tymensis* (Nikolsky), and *Pungitius sinensis* (Guichenot), with special reference to their systematic relationship // Journal of Hokkaido Gakugei University. 1959. No. 10 (Section B). P. 363–384.

120. Koehn R. K., Bayne B. L. Towards a physiological and genetical understanding of the energetics of the stress response // Biological Journal of the Linnean Society. 1989. No. 1–2 (37). P. 157–171. DOI:10.1111/j.1095-8312.1989.tb02100.x.

121. Kozhara A. V. Phenotypic variance of bilateral characters as an indicator of genetic and environmental conditions in bream *Abramis brama* (L.) (Pisces, Cyprinidae) populations // Journal of Applied Ichthyology. 1994. No. 2–3 (10). P. 167–181. DOI:10.1111/j.1439-0426.1994.tb00156.x.

122. Kozlov M. V., Zvereva E. L. Confirmation bias in studies of fluctuating asymmetry // Ecological Indicators. 2015. (57). P. 293–297. DOI:10.1016/j.ecolind.2015.05.014.

123. Kraak S. B. M., Bakker T. C. M. Mutual mate choice in sticklebacks: attractive males choose big females, which lay big eggs // Animal Behaviour. 1998. No. 4 (56). P. 859–866. DOI:10.1006/anbe.1998.0822.

124. Kraak S. B. M., Bakker T. C. M., Mundwiler B. Correlates of the duration of the egg collecting phase in the three-spined stickleback // Journal of Fish Biology. 1999. No. 5 (54). P. 1038–1049. DOI:10.1006/jfbi.1999.0937.

125. Kraak S. B. M., Bakker T. C. M., Mundwiler B. Sexual selection in sticklebacks in the field: Correlates of reproductive, mating, and paternal success // Behavioral Ecology. 1999. No. 6 (10). P. 696–706. DOI:10.1093/beheco/10.6.696.

126. Kristjánsson B. K., Skúlason S., Noakes D. L. G. Rapid divergence in a recently isolated population of threespine stickleback (*Gasterosteus aculeatus* L.) // Evolutionary Ecology Research. 2002. No. 5 (4). P. 659–672.

127. Kristjánsson B. K., Skúlason S., Noakes D. L. G. Morphological segregation of Icelandic threespine stickleback (*Gasterosteus aculeatus L.*) // Biological Journal of the Linnean Society. 2002. No. 2 (76). P. 247–257. DOI:10.1046/j.1095-8312.2002.00063.x.

128. Kynard B. E. Breeding behavior of a Lacustrine population of threespine sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus L.*) // Behaviour. 1978. No. 3–4 (67). P. 178–206. DOI:10.1163/156853978X00323.

129. Lajus D., Arshavsky D., Yurtseva A. Radioactive contamination causes only minor effect on fluctuating asymmetry of two fish species from the Chernobyl area // Journal of Applied Ichthyology. 2014. No. 4 (30). P. 740–745. DOI:10.1111/jai.12516.

130. Lajus D., Ciostek M., Makowiecka M., Sywula T. Geographic and ontogenetic

patterns of chaetotaxy variation in glacial relict *Saduria entomon* (L.) (Crustacea, Isopoda): Inter-population, inter-individual and intra-individual variations (fluctuating asymmetry) // Annales Zoologici Fennici. 2003. No. 5 (40). P. 411–429.

131. Lajus D., Glazkova J., Sendek D., Khaitov V., Lajus J. Dynamics of fish catches in the eastern Gulf of Finland (Baltic Sea) and downstream of the Neva River during the 20th century // Aquatic Sciences. 2015. No. 3 (77). P. 411–425. DOI:10.1007/s00027-014-0389-9.

132. Lajus D., Ivanova T., Rybkina E., Lajus J., Ivanov M. Multidecadal fluctuations of threespine stickleback in the White Sea and their correlation with temperature // ICES Journal of Marine Science. 2020. P. 653-665. DOI:10.1093/icesjms/fsaa192.

133. Lajus D., Katolikova M., Strelkov P., Hummel H. Fluctuating and directional asymmetry of the blue mussel (*Mytilus edulis*): Improving methods of morphological analysis to explore species performance at the Northern border of its range // Symmetry. 2015. No. 2 (7). P. 488–514. DOI:10.3390/sym7020488.

134. Lajus D., Knust R., Brix O. Fluctuating asymmetry and other parameters of morphological variation of eelpout *Zoarces viviparus* (Zoarcidae, Teleostei) from different parts of its distributional range // Sarsia. 2003. No. 4 (88). P. 247–260. DOI:10.1080/00364820310001985.

135. Lajus D. L. Variation patterns of bilateral characters: Variation among characters and among populations in the White Sea herring, *Clupea pallasi marisalbi* (Berg) (Clupeidae, Teleosti) // Biological Journal of the Linnean Society. 2001. (74). P. 237–253. DOI:10.1006/bij1.2001.0573.

136. Lajus D. L., Golovin P. V., Yurtseva A. O., Ivanova T. S., Dorgham A. S., Ivanov M. V. Fluctuating asymmetry as an indicator of stress and fitness in stickleback: A review of the literature and examination of cranial structures // Evolutionary Ecology Research. 2019. No. 1–3 (20). P. 83–106.

137. Lajus D. L., Golovin P. V., Zelenskaia A. E., Demchuk A. S., Dorgham A. S., Ivanov M. V., Ivanova T. S., Murzina S. A., Polyakova N. V., Rybkina E. V., Yurtseva A. O. Threespine stickleback of the White Sea: Population characteristics and role in the

ecosystem // Contemporary Problems of Ecology. 2020. No. 2 (13). P. 132–145. DOI:10.1134/S1995425520020079.

138. Lajus D. L., Graham J., Kozhara A. Developmental instability and the stochastic component of total phenotypic variance // In: Polak M (ed.). Developmental Instability: Causes and Consequence. Oxford: Oxford University Press, 2003. P. 343–363.

139. Lajus D., Yurtseva A., Birch G., Booth D. J. Fluctuating asymmetry as a pollution monitor: The Australian estuarine smooth toadfish *Tetractenos glaber* (Teleostei: Tetraodontidae) // Marine Pollution Bulletin. 2015. No. 2 (101). P. 758–767. DOI:10.1016/j.marpolbul.2015.09.038.

140. Largiadèr C. R., Fries V., Bakker T. C. M. Genetic analysis of sneaking and egg-thievery in a natural population of the three-spined stickleback (*Gasterosteus aculeatus L.*) // Heredity. 2001. No. 4 (86). P. 459–468. DOI:10.1046/j.1365-2540.2001.00850.x.

141. Lauridsen H., Hansen K., Wang T., Agger P., Andersen J. L., Knudsen P. S., Rasmussen A. S., Uhrenholt L., Pedersen M. Inside out: Modern imaging techniques to reveal animal anatomy // PLoS ONE. 2011. No. 3 (6). P. e17879. DOI:10.1371/journal.pone.0017879.

142. Lavin P. A., Mcphail J. D. Parapatric lake and stream sticklebacks on northern Vancouver Island: disjunct distribution or parallel evolution? // Canadian Journal of Zoology. 1993. No. 1 (71). P. 11–17. DOI:10.1139/z93-003.

143. Leamy L. Morphometric studies in inbred and hybrid house mice. VII. Heterosis in fluctuating asymmetry at different ages // Acta Zoologica Fennica. 1992 (191). P. 111–119.

144. Leary R. F., Allendorf F. W., Knudsen K. L. Genetic, environmental and developmental causes of meristic variation in rainbow trout // Acta Zoologica Fennica. 1992 (191). P. 79–95.

145. Leinonen T., Cano J. M., Mäkinen H., Merilä J. Contrasting patterns of body shape and neutral genetic divergence in marine and lake populations of threespine sticklebacks // Journal of Evolutionary Biology. 2006. No. 6 (19). P. 1803–1812.

DOI:10.1111/j.1420-9101.2006.01182.x.

146. Leinonen T., Cano J. M., Merilä J. Genetics of body shape and armour variation in threespine sticklebacks // Journal of Evolutionary Biology. 2011. No. 1 (24). P. 206–218. DOI:10.1111/j.1420-9101.2010.02161.x.

147. Leinonen T., Cano J. M., Merilä J. Genetic basis of sexual dimorphism in the threespine stickleback *Gasterosteus aculeatus* // Heredity. 2011. No. 2 (106). P. 218–227. DOI:10.1038/hdy.2010.104.

148. Lescak E. A., Hippel F. A. Von, Bernhardt R. R., Bell M. A. Pelvic girdle reduction and asymmetry in threespine stickleback from Wallace Lake, Alaska // Evolutionary Ecology Research. 2013. No. 2 (15). P. 155–170.

149. Leung B., Forbes M. R. Fluctuating asymmetry in relation to stress and fitness: Effects of trait type as revealed by meta-analysis // Ecoscience. 1996. No. 4 (3). P. 400–406. DOI:10.1080/11956860.1996.11682357.

150. Ljunggren L., Sandström A., Bergström U., Mattila J., Lappalainen A., Johansson G., Sundblad G., Casini M., Kaljuste O., Eriksson B. K. Recruitment failure of coastal predatory fish in the Baltic Sea coincident with an offshore ecosystem regime shift // ICES Journal of Marine Science. 2010. No. 8 (67). P. 1587–1595. DOI:10.1093/icesjms/fsq109.

151. Loehr J., Herczeg G., Leinonen T., Gonda A., Van-Dongen S., Merilä J. Asymmetry in threespine stickleback lateral plates // Journal of Zoology. 2013. No. 4 (289). P. 279–284. DOI:10.1111/jzo.12005.

152. Loehr J., Leinonen T., Herczeg G., O'Hara R. B., Merilä J. Heritability of asymmetry and lateral plate number in the threespine stickleback // PLoS ONE. 2012. No. 7 (7). P. e39843. DOI:10.1371/journal.pone.0039843.

153. Marques J. F., Costa J. L., Cabral H. N. Variation in bilateral asymmetry of the Lusitanian toadfish along the Portuguese coast // Journal of Applied Ichthyology. 2005. No. 3 (21). P. 205–209. DOI:10.1111/j.1439-0426.2005.00627.x.

154. Masson L., Almeida D., Tarkan A. S., Önsoy B., Miranda R., Godard M. J., Copp G. H. Diagnostic features and biometry of head bones for identifying *Carassius*

species in faecal and archaeological remains // Journal of Applied Ichthyology. 2011. No. 5 (27). P. 1286–1290. DOI:10.1111/j.1439-0426.2011.01869.x.

155. Mazzi D., Bakker T. C. M. Acid stress increases pelvic spine asymmetry in juvenile three-spined sticklebacks // Journal of Fish Biology. 2001. No. 3 (59). P. 582-592. DOI: 10.1006/jfbi.2001.1672.

156. Mazzi D., Künzler R., Bakker T. C. M. Female preference for symmetry in computer-animated three-spined sticklebacks, *Gasterosteus aculeatus* // Behavioral Ecology and Sociobiology. 2003. No. 2 (54). P. 156–161. DOI:10.1007/s00265-003-0609-0.

157. Mazzi D., Künzler R., Largiadèr C. R., Bakker T. C. M. Inbreeding affects female preference for symmetry in computer-animated sticklebacks // Behavior Genetics. 2004. No. 4 (34). P. 417–424. DOI:10.1023/B:BEGE.0000023647.70223.1d.

158. Mazzi D., Largiadèr C. R., Bakker T. C. M. Inbreeding and developmental stability in three-spined sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus L.*) // Heredity. 2002. No. 4 (89). P. 293–299. DOI:10.1038/sj.hdy.6800138.

159. McGee M. D., Wainwright P. C. Sexual dimorphism in the feeding mechanism of threespine stickleback // Journal of Experimental Biology. 2013. No. 5 (216). P. 835–840. DOI:10.1242/jeb.074948.

160. Mckenzie J. A., Keenleyside M. H. A. Reproductive behavior of ninespine stickleback (*Pungitius pungitius L.*) in South Bay, Manitoulin Island, Ontario. // Canadian Journal of Zoology. 1970. (48). P. 55– 61.

161. McPhail J. D. Ecology and evolution of sympatric sticklebacks (*Gasterosteus*): evidence for a species-pair in Paxton Lake, Texada Island, British Columbia // Canadian Journal of Zoology. 1992. No. 2 (70). P. 361–369. DOI:10.1139/z92-054.

162. Mealey L. Sex differences. Developmental and Evolutionary Strategies / L. Mealey, San Diego, CA: Academic Press: San Diego, CA, 2000. P. 1-480.

163. Møller A. P., Swaddle J. P. Asymmetry, Developmental Stability and Evolution. Oxford: Oxford University Press, 1997. P. 1-291.

164. Moodie G. E. E. Predation, natural selection and adaptation in an unusual

threespine stickleback // Heredity. 1972. No. 2 (28). P. 155–167. DOI:10.1038/hdy.1972.21.

165. Moodie G. E. E. Morphology, life history, and ecology of an unusual stickleback (*Gasterosteus aculeatus*) in the Queen Charlotte Islands, Canada // Canadian Journal of Zoology. 1972. No. 6 (50). P. 721–732. DOI:10.1139/z72-099.

166. Moodie G. E. E. Meristic variation, asymmetry, and aspects of the habitat of *Culaea inconstans* (Kirtland), the brook stickleback, in Manitoba // Canadian Journal of Zoology. 1977. No. 2 (55). P. 398–404. DOI:10.1139/z77-054.

167. Moodie G. E. E. The population biology of Culaea inconstans , the brook stickleback, in a small prairie lake // Canadian Journal of Zoology. 1986. No. 8 (64). P. 1709–1717. DOI:10.1139/z86-258.

168. Moodie G. E. E., Moodie P. F. Do asymmetric sticklebacks make better fathers? // Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences. 1996. No. 1370 (263). P. 535–539. DOI:10.1098/rspb.1996.0081.

169. Moodie G. E. E., Moodie P. F., Reimchen T. E. Stable isotope niche differentiation in sticklebacks with symmetric and asymmetric pectoral fins // Biological Journal of the Linnean Society. 2007. No. 4 (92). P. 617–623. DOI:10.1111/j.1095-8312.2007.00879.x.

170. Moodie G. E. E., Reimchen T. E. Glacial refugia, endemism, and stickleback populations of Queen Charlotte Islands, British Columbia // Canadian Field Naturalist. 1976. No. 4 (90). P. 471–474.

171. Mori S. Sexual dimorphism of the landlocked three-spined stickleback *Gasterosteus aculeatus* microcephalus from Japan // Japanese Journal of Ichthyology. 1984. No. 4 (30). P. 419–425. DOI:10.11369/jji1950.30.419.

172. Mori S. Divergence in reproductive ecology of the three-spined stickleback, *Gasterosteus aculeatus* // Japanese Journal of Ichthyology. 1987. No. 2 (34). P. 165–175. DOI:10.1007/BF02912411.

173. Mori S. Two morphological types in the reproductive stock of three-spined stickleback, *Gasterosteus aculeatus*, in Lake Harutori, Hokkaido Island. // Environmental

biology of fishes. 1990. No. 1 (27). P. 21–31.

174. Mori S. The breeding system of the three-spined stickleback, *Gasterosteus aculeatus* (Forma Leiura) with reference To spatial and temporal patterns of nesting activity // Behaviour. 1993. No. 1–2 (126). P. 97–124. DOI:10.1163/156853993X00362.

175. Mori S., Takamura N. Changes in morphological characteristics of an introduced population of the threespine stickleback *Gasterosteus aculeatus* in Lake Towada, northern Japan // Ichthyological Research. 2004. No. 4 (51). P. 295–300. DOI:10.1007/s10228-004-0232-8.

176. Muñoz-Muñoz F., Perpiñán D. Measurement error in morphometric studies: Comparison between manual and computerized methods // Annales Zoologici Fennici. 2010. No. 1 (47). P. 46–56. DOI:10.5735/086.047.0105.

177. Murzina S. A., Nefedova Z. A., Pekkoeva S. N., Lajus D. L., Nemova N. N. Fatty acids of the three-spined stickleback (*Gasterosteus aculeatus L.*) from the White Sea // Applied Biochemistry and Microbiology. 2019. No. 1 (55). P. 73–77. DOI:10.1134/S0003683819010125.

178. Murzina S. A., Nefedova Z. A., Pekkoeva S. N., Voronin V. P., Lajus D. L., Ivanova T. S., Al. E. Lipid and fatty acids status of liver and gonads of the three-spined stickleback *Gasterosteus aculeatus* (Gastrosteidae) from different spawning grounds in the White Sea // Izvestia RAN. Seria biologicheskaya. 2018. (6). P. 593–602.

179. Niksirat H., Hatef A., Abdoli A. Life cycle and feeding habits of the threespined stickleback *Gasterosteus aculeatus* (Linnaeus, 1758): an alien species in the southeast Caspian Sea. // International Aquatic Research. 2010. No. 2 (2). P. 97–104.

180. Nosil P., Reimchen T. E. Ecological opportunity and levels of morphological variance within freshwater stickleback populations // Biological Journal of the Linnean Society. 2005. No. 3 (86). P. 297–308. DOI:10.1111/j.1095-8312.2005.00517.x.

181. Ørnsrud R., Gil L., Waagbø R. Teratogenicity of elevated egg incubation temperature and egg vitamin A status in Atlantic salmon, *Salmo salar* L. // Journal of Fish Diseases. 2004. No. 4 (27). P. 213–223. DOI:10.1111/j.1365-2761.2004.00536.x.

182. Palmer A. R. Growth rate as a measure of food value in thaidid gastropods:

Assumptions and implications for prey morphology and distribution // Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. 1983. No. 2 (73). P. 95–124. DOI:10.1016/0022-0981(83)90078-3.

183. Palmer A. R. Fluctuating asymmetry analyses: a primer BT / In: Markow T. A. (ed.) Developmental Instability: Its origins and evolutionary implications. Dordrecht: Springer, 1994. P. 335–364. DOI:10.1007/978-94-011-0830-0_26.

184. Palmer A. R., Strobeck C. Fluctuating asymmetry: measurements, analysis, patterns // Annual Review of Ecology and Systematics. 1986. No. 1 (17). P. 391–421. DOI:10.1146/annurev.es.17.110186.002135.

185. Palmer A. R., Strobeck C. Fluctuating asymmetry analysis revisited // In: Polak M (ed.). Developmental Instability: Causes and Consequences. Oxford. Oxford University Press. 2003. P. 279–319.

186. Parker G. A. The evolution of sexual size dimorphism in fish // Journal of Fish Biology. 1992. (41). P. 1–20.

187. Parker G. A., Begon M. Optimal egg size and clutch size: Effects of environment and maternal phenotype // The American Naturalist. 1986. No. 4 (128). P. 573–592. DOI:10.1086/284589.

188. Parsons P. A. Fluctuating asymmetry: an epigenetic measure of stress // Biological Reviews. 1990. No. 2 (65). P. 131–145. DOI:10.1111/j.1469-185X.1990.tb01186.x.

189. Parsons P. A. Environments and evolution: Interactions between stress, resource inadequacy and energetic efficiency // Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society. 2005. No. 4 (80). P. 589–610. DOI:10.1017/S1464793105006822.

190. Patimar R., Najafabadi M. H., Souraki M. G. Life history features of the nonindigenous three-spined stickleback (*Gasterosteus aculeatus Linnaeus*, 1758) in the Gomishan wetland (southeast Caspian Sea, Iran) // Turkish Journal of Zoology. 2010. No. 4 (34). P. 461–470. DOI:10.3906/zoo-0903-25.

191. Pichugin M. Y., Sidorov L. V., Gritsenko O. F. Specific biological and morphological features of the three-spined stickleback *Gasterosteus aculeatus* in waters of

the Kuril Islands // Journal of Ichthyology. 2003. No. 3 (43). P. 221–229.

192. Polak M. (ed.) Developmental Instability: Causes and Consequences. Oxford. Oxford University Press. 2003. P. 1-484.

193. Poulin R., FitzGerald G. J. Early life histories of three sympatric sticklebacks in a salt-marsh // Fish biology. 1989. (34). P. 207-221. DOI: 10.1111/j.1095-8649.1989.tb03303.x.

194. Prieto M. H., López J. C. F., González R. A., Salán E. S. M. Geographical and temporal FA variation in threespine stickleback populations from Galicia (NW Spain) // Evolutionary Ecology. 2005. No. 6 (19). P. 517–532. DOI:10.1007/s10682-005-0883-6.

195. Reimchen T. E. Spine deficiency and polymorphism in a population of *Gasterosteus aculeatus* : an adaptation to predators? // Canadian Journal of Zoology. 1980. No. 7 (58). P. 1232–1244. DOI:10.1139/z80-173.

196. Reimchen T. E. Structural relationships between spines and lateral plates in threespine stickleback (*Gasterosteus aculeatus*) // Evolution. 1983. No. 5 (37). P. 931–946. DOI:10.1111/j.1558-5646.1983.tb05622.x.

197. Reimchen T. E. Predators and morphological evolution in threespine stickleback / In: Bell M. A. and Foster S. A. (eds.) The Evolutionary Biology Of The Threespine Stickleback. Oxford: Oxford University Press. 1994. P. 240–278.

198. Reimchen T. E. Parasitism of asymmetrical pelvic phenotypes in stickleback // Canadian Journal of Zoology. 1997. No. 12 (75). P. 2084–2094. DOI:10.1139/z97-843.

199. Reimchen T. E., Bergstrom C. A. The ecology of asymmetry in stickleback defense structures // Evolution. 2009. No. 1 (63). P. 115–126. DOI:10.1111/j.1558-5646.2008.00520.x.

200. Reimchen T. E., Ingram T., Hansen S. C. Assessing niche differences of sex, armour and asymmetry phenotypes using stable isotope analyses in Haida Gwaii sticklebacks // Behaviour. 2008. No. 4–5 (145). P. 561–577. DOI:10.1163/156853908792451449.

201. Reimchen T. E., Nosil P. Dietary differences between phenotypes with symmetrical and asymmetrical pelvis in the stickleback *Gasterosteus aculeatus* // Canadian

Journal of Zoology. 2001. No. 3 (79). P. 533–539. DOI:10.1139/cjz-79-3-533.

202. Reimchen T. E., Nosil P. Lateral plate asymmetry, diet and parasitism in threespine stickleback // Journal of Evolutionary Biology. 2001. No. 4 (14). P. 632–645. DOI:10.1046/j.1420-9101.2001.00305.x.

203. Reimchen T. E., Nosil P. Variable predation regimes predict the evolution of sexual dimorphism in a population of threespine stickleback published by : society for the study of evolution stable // Evolution. 2004. No. 6 (58). P. 1274–1281. DOI:10.1111/j.0014-3820.2004.tb01706.x.

204. Reimchen T. E., Nosil P. Replicated ecological landscapes and the evolution of morphological diversity among *Gasterosteus* populations from an archipelago on the west coast of Canada // Canadian Journal of Zoology. 2006. No. 5 (84). P. 643–654. DOI:10.1139/z06-036.

205. Reimchen T. E., Steeves D., Bergstrom C. A. Sex matters for defence and trophic traits of threespine stickleback // Evolutionary Ecology Research. 2016. No. 4 (17). P. 459–485.

206. Rice W. R. Analyzing tables of statistical tests // Evolution. 1989. No. 1 (43). P. 223–225. DOI:10.1111/j.1558-5646.1989.tb04220.x.

207. Robinson B. W., Parsons K. J. Changing times, spaces, and faces: tests and implications of adaptive morphological plasticity in the fishes of northern postglacial lakes // Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. 2002. No. 11 (59). P. 1819–1833. DOI:10.1139/f02-144.

208. Rodewald A. D., Foster S. A. Effects of gravidity on habitat use and antipredator behaviour in three-spined sticklebacks // Journal of Fish Biology. 1998. No. 5 (52). P. 973–984. DOI:10.1006/jfbi.1998.0646.

209. Rollins J. L., Chiang P., Waite J. N., Hippel F. A. Von, Bell M. A. Jacks and jills: Alternative life-history phenotypes and skewed sex ratio in anadromous threespine stickleback (*Gasterosteus aculeatus*) // Evolutionary Ecology Research. 2017. No. 4 (18). P. 363–382.

210. Rothman K. J. No adjustments are needed for multiple comparisons. //

Epidemiology. 1990 (1). P. 43–46.

211. Rowland W. J. The ethological basis of mate choice in male threespine sticklebacks, *Gasterosteus aculeatus* // Animal Behaviour. 1989. No. 1 (38). P. 112–120. DOI:10.1016/S0003-3472(89)80070-3.

212. Rowland W. J. Proximate determinants of stickleback behaviour: an evolutionary perspective // In: Bell M. A. and Foster S. A. (eds.) The Evolutionary Biology Of The Threespine Stickleback. Oxford: Oxford University Press. 1994. P. 297 - 344.

213. Rybkina E. V., Demchuk A. S., Lajus D. L., Ivanova T. S. Dynamics of parasite community during early ontogenesis of marine threespine stickleback , *Gasterosteus aculeatus* // Evolutionary Ecology Research. 2016. No. 3 (17). P. 335–354.

214. Rybkina E. V., Ivanova T. S., Ivanov M. V., Kucheryavyy A. V., Lajus D. L. Habitat preference of three-spined stickleback juveniles in experimental conditions and in wild eelgrass // Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom. 2017. No. 7 (97). P. 1437–1445. DOI:10.1017/S0025315416000825.

215. Saat T., Turovski A. Three-spined stickleback, *Gasterosteus aculeatus L.* // Fishes of Estonia. Tallinn: 2003. P. 274–280.

216. Sadler J., Pankhurst P. M., King H. R. High prevalence of skeletal deformity and reduced gill surface area in triploid Atlantic salmon (*Salmo salar L.*) // Aquaculture. 2001. No. 3–4 (198). P. 369–386. DOI:10.1016/S0044-8486(01)00508-7.

217. Östlund-Nilsson S. Mayer I., Huntingford F.A. (eds,). Biology of the Three-Spined Stickleback. CRC Press. Boca Raton. 2007. P. 1-405.

218. Sargent R. C. Territory quality, male quality, courtship intrusions, and female nest-choice in the threespine stickleback, *Gasterosteus aculeatus* // Animal Behaviour. 1982. No. 2 (30). P. 364–374. DOI:10.1016/S0003-3472(82)80047-X.

219. Sargent R. C., Bell M. A., Krueger W. H., Baumgartner J. V. A lateral plate cline, sexual dimorphism, and phenotypic variation in the black-spotted stickleback, *Gasterosteus wheatlandi* // Canadian Journal of Zoology. 1984. No. 3 (62). P. 368–376. DOI:10.1139/z84-057.

220. Sargent R. C., Gebler J. B. Effects of nest site concealment on hatching success,

reproductive success, and paternal behavior of the threespine stickleback, *Gasterosteus aculeatus* // Behavioral Ecology and Sociobiology. 1980. No. 2 (7). P. 137–142. DOI:10.1007/BF00299519.

221. Schluter D., McPhail J. D. Ecological Character Displacement and Speciation in Sticklebacks // The American Naturalist. 1992. No. 1 (140). P. 85–108. DOI:10.1086/285404.

222. Short R. V, Balabban E. The Differences Between the Sexes. Cambridge: Cambridge University Press, 1994. P. 1-465.

223. Slatkin M. Ecological causes of sexual dimorphism // Evolution. 1984. No. 3 (38). P. 622–630. DOI:10.1111/j.1558-5646.1984.tb00327.x.

224. Smith A. D. M., Brown C. J., Bulman C. M., Fulton E. A., Johnson P., Kaplan I. C., Lozano-Montes H., Mackinson S., Marzloff M., Shannon L. J., Shin Y.-J., Tam J. Impacts of fishing low-trophic level species on marine ecosystems // Science. 2011. No. 6046 (333). P. 1147–1150. DOI:10.1126/science.1209395.

225. Smith C. C., Fretwell S. D. The optimal balance between size and number of offspring // The American Naturalist. 1974. No. 962 (108). P. 499–506. DOI:10.1086/282929.

226. Sommer C. Ecotoxicology and developmental stability as an in situ monitor of adaptation // Ambio. 1996. No. 5 (25). P. 374–376. DOI:10.2307/4314496.

227. Spoljaric M. A., Reimchen T. E. 10 000 Years later: Evolution of body shape in Haida Gwaii three-spined stickleback // Journal of Fish Biology. 2007. No. 5 (70). P. 1484–1503. DOI:10.1111/j.1095-8649.2007.01425.x.

228. Spoljaric M. A., Reimchen T. E. Habitat-dependent reduction of sexual dimorphism in geometric body shape of Haida Gwaii threespine stickleback // Biological Journal of the Linnean Society. 2008. No. 3 (95). P. 505–516. DOI:10.1111/j.1095-8312.2008.01068.x.

229. Stearns S. C. The evolution of life histories. Oxford, New York,: Oxford University Press. 1992. P. 1-290.

230. Steffen W., Rockström J., Richardson K., Lenton T. M., Folke C., Liverman

D., Summerhayes C. P., Barnosky A. D., Cornell S. E., Crucifix M., Donges J. F., Fetzer I., Lade S. J., Scheffer M., Winkelmann R., Schellnhuber H. J. Trajectories of the earth system in the anthropocene // Proceedings of the National Academy of Sciences. 2018. No. 33 (115). P. 8252–8259. DOI:10.1073/pnas.1810141115.

231. Sutterlin A. M., Holder J., Benfey T. J. Early survival rates and subsequent morphological abnormalities in landlocked, anadromous and hybrid (landlocked × anadromous) diploid and triploid Atlantic salmon // Aquaculture. 1987. No. 2 (64). P. 157–164. DOI:10.1016/0044-8486(87)90351-6.

232. Symons P. E. K. Analysis of spine-raising in the male three-spined stickleback // Behaviour. 1966. No. 1–2 (26). P. 1–75. DOI:10.1163/156853966X00010.

233. Taylor E. B., McPhail J. D. Prolonged and burst swimming in anadromous and freshwater threespine stickleback, *Gasterosteus aculeatus* // Canadian Journal of Zoology. 1986. No. 2 (64). P. 416–420. DOI:10.1139/z86-064.

234. Trokovic N., Herczeg G., Izza N., Ghani A., Shikano T., Merilä J. High levels of fluctuating asymmetry in isolated stickleback populations // BMC Evolutionary Biology. 2012. No. 1 (12). P. 1–9. DOI: 10.1186/1471-2148-12-115

235. Valen L. Van Morphological variation and width of ecological niche // The American Naturalist. 1965. No. 908 (XCIX). P. 377–390.

236. Van-Dongen S. What do we know about the heritability of developmental instability? Answers from a Bayesian model // Evolution. 2007. No. 5 (61). P. 1033–1042. DOI:10.1111/j.1558-5646.2007.00096.x.

237. Van-Dongen S., Lens L., Pape E., Volckaert F. A. M., Raeymaekers J. A. M. Evolutionary history shapes the association between developmental instability and population-level genetic variation in three-spined sticklebacks // Journal of Evolutionary Biology. 2009. No. 8 (22). P. 1695–1707. DOI:10.1111/j.1420-9101.2009.01780.x.

238. Van-Iersel J. J. A. An analysis of parental behaviour of the male three-spined stickleback (*Gasterosteus aculeatus L.*) // Behaviour. Supplement. 1953. No. V–VII (III). P. 1–159.

239. Vogel S. Life in moving fluids: the physical biology of flow. Boston,

Massachusetts: Willard Grant Press, 1981. P. 1-488.

240. Waddington C. H. The Strategy of the Genes. George Allen, Londres, 1957. P. 1-274.

241. Walker J. A. Ecological morphology of lacustrine threespine stickleback *Gasterosteus aculeatus L*. (Gasterosteidae) body shape // Biological Journal of the Linnean Society. 1997. No. 1 (61). P. 3–50. DOI:10.1006/bijl.1996.9999.

242.Walkey M., Meakins R. H. An attempt to balance the energy budget of a host-parasite system // Journal of Fish Biology. 1970. No. 4 (2). P. 361–372. DOI:10.1111/j.1095-8649.1970.tb03294.x.

243. Wassmann P. Arctic marine ecosystems in an era of rapid climate change // Progress in Oceanography. 2011. No. 1 (90). P. 1–17.

244. Watanabe T., Kitajima C., Fujita S. Nutritional values of live organisms used in Japan for mass propagation of fish: A review // Aquaculture. 1983. No. 1–2 (34). P. 115–143. DOI:10.1016/0044-8486(83)90296-X.

245. Watanabe T., Tamiya T., Oka A., Hirata M., Kitajima C., Fujita S. Improvement of dietary value of live foods for fish larvae by feeding them on .OMEGA.3 highly unsaturated fatty acids and fat-soluble vitamins. // Nippon Suisan Gakkaishi. 1983. No. 3 (49). P. 471–479. DOI:10.2331/suisan.49.471.

246. Webb P. W. Body and fin form and strike tactics of four teleost predators attacking Fathead Minnow (*Pimephales promelas*) prey // Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. 1984. No. 1 (41). P. 157–165. DOI:10.1139/f84-016.

247. Webb P. W. Body form, locomotion and foraging in aquatic vertebrates // American Zoologist. 1984. No. 1 (24). P. 107–120. DOI:10.1093/icb/24.1.107.

248. Willacker J. J., Hippel F. A. Von, Wilton P. R., Walton K. M. Classification of threespine stickleback along the benthic-limnetic axis // Biological Journal of the Linnean Society. 2010. No. 3 (101). P. 595–608. DOI:10.1111/j.1095-8312.2010.01531.x.

249. Wilz K. J. Causal and functional analysis of dorsal pricking and nest activity in the courtship of the three-spined stickleback *Gasterosteus aculeatus* // Animal Behaviour. 1970. (18:). P. 115–124. DOI:10.1016/0003-3472(70)90078-3.

250. Wootton R. J. Fecundity of the three-spined stickleback, *Gasterosteus aculeatus* (*L.*) // Journal of Fish Biology. 1973. No. 6 (5). P. 683–688. DOI:10.1111/j.1095-8649.1973.tb04504.x.

251. Wootton R. J. The Biology of the Sticklebacks / London: Academic Press., 1976. 346–370 p.

252. Wootton R. J. Energy costs of egg production and environmental determinants of fecundity in teleost fishes // Symposium Zoological Society London. 1979. (44). P. 133–159.

253. Wootton R. J. A Functional Biology of Sticklebacks / R. J. Wootton, Berkeley and Los Angeles, California: University of California Press, 1984. 265 p.

254. Wootton R. J., Fletcher D. A., Whoriskey F. G., Smith C. A review of reproductive rates in sticklebacks in relation to parental expenditure and operational sex ratios // Behaviour. 1995. No. 13–14 (132). P. 915–933. DOI:10.1163/156853995X00360.

255. Yershov P., Sukhotin A. Age and growth of marine three-spined stickleback in the White Sea 50 years after a population collapse // Polar Biology. 2015. No. 11 (38). P. 1813–1823. DOI:10.1007/s00300-015-1743-7.

256. Yurtseva A., Lajus D., Artamonova V., Makhrov A. Effect of hatchery environment on cranial morphology and developmental stability of Atlantic salmon (Salmo salar L.) from North-West Russia // Journal of Applied Ichthyology. 2010. No. 2 (26). P. 307–314. DOI:10.1111/j.1439-0426.2010.01427.x.

257. Yurtseva A., Lajus D., Makhrov A., Artamonova V. Atlantic salmon (*Salmo salar L.*) in the border of distribution range: patterns of osteological variation // Journal of Applied Ichthyology. 2014. No. 4 (30). P. 721–727. DOI:10.1111/jai.12515.

258. Yurtseva A., Noreikiene K., Lajus D., Li Z., Alapassi T., Ivanova T., Ivanov M., Golovin P., Vesala S., Merilä J. Aging three-spined sticklebacks *Gasterosteus aculeatus*: comparison of estimates from three structures // Journal of Fish Biology. 2019. No. 3 (95). P. 802–811. DOI:10.1111/jfb.14071.

259. Zakharov V. M. Future prospects for population phenogenetics / United States: N. 1989. 1–79 p. URL: https://www.osti.gov/biblio/6238314.

260. Zakharov V. M. Linking developmental stability and environmental stress: a whole organism approach // In:M. Polak, editor. Developmental instability: causes and consequences. Oxford: Oxford University Press., 2003. P. 402–414.

261. Zanella L. N., DeFaveri J., Zanella D., Merilä J., Šanda R., Mrakovčić M. Does predation drive morphological differentiation among Adriatic populations of the three-spined stickleback? // Biological Journal of the Linnean Society. 2015. No. 1 (115). P. 219–240. DOI:10.1111/bij.12491.

262. Ziuganov V. V. Genetics of osteal plate polymorphism and microevolution of threespine stickleback (*Gasterosteus aculeatus L.*) // Theoretical and Applied Genetics. 1983. No. 3 (65). P. 239–246. DOI:10.1007/BF00308075.

Приложения

Приложение А. Описание опорных точек (см. рис. 2.1).

Номер	Описание опорной точки
1	Вершина премаксиллы
2	Передняя точка челюстей
3	Передняя точка окружности орбиты глаза
4	Верхняя точка окружности орбиты глаза
5	Задняя точка окружности орбиты глаза
6	Нижняя точка орбитальной окружности глаза
7	Передний край эктокоракоида на вентральной средней линии
8	Передний край тазового пояса по вентральной средней линии
9	Начало брюшной колючки
10	Начало первого луча анального плавника
11	Задняя точка анального плавника
12	Начало хвостового плавника, место его соприкосновения с брюшной поверхностью на вентральной стороне
13	Середина отрезка, соединяющего начало дорзальной и вентральной лопастей хвостового плавника (вставка хвостового плавника)
14	Начало хвостового плавника, место его соприкосновения с дорзальной поверхностью
15	Начало последнего луча спинного плавника
16	Начало первого луча спинного плавника
17	Начало третьей спинной колючки
18	Конец третьей спинной колючки
19	Начало второй спинной колючки
20	Конец второй спинной колючки
21	Начало первой спинной колючки
22	Конец первой спинной колючки
23	Задний край надглазничной кости по дорсальной средней линии
24	Начало верхнего луча грудного плавника
25	Конец верхнего луча грудного плавника
26	Начало нижнего луча грудного плавника
27	Конец нижнего луча грудного плавника

Приложение В. Морфометрические признаки (см. также рис. 2.1)

Граничные реперные точки (см. рис. 1a и b, если не указано специально)	**Сокращенное название признака**	**Описание признака**
	Форма тела	
1-13	SL	Стандартная (промысловая) длина тела
1-21	Pred-1	Расстояние от кончика рыла до основания первой спинной колючки
1-19	Pred-2	Расстояние от кончика рыла до основания второй спинной колючки
1-9	Prev	Расстояние от кончика рыла до основания третьей спинной колючки
1-24	Pred-PL	Расстояние от кончика рыла до основания первого луча грудного плавника
1-10	Pred-A	Расстояние от кончика рыла до основания первого луча анального плавника
9-24	PL-PS	Расстояние от основания грудного плавника до основания брюшной колючки
9-10	PS-A	Расстояние от основания первого луча грудного плавника до основания первого луча анального плавника.
1-16	Pred-S	Расстояние от кончика рыла до основания первого луча спинного плавника
1-15	Pred-E	Расстояние от кончика рыла до основания последнего луча спинного плавника
1-14	Pred-C	Расстояние от кончика рыла до начала хвостового плавника на дорзальной поверхности срединной линии тела
21-8	BD1	Первая высота тела (максимальная) - от основания первой спинной колючки до брюшной мышцы
19-9	BD2	Вторая высота тела - от основания второй спинной колючки до основания брюшной колючки
17-10	BD3	Вторая высота тела - от основания третьей спинной колючки до анальной колючки
12-14	TD	Расстояние от начала хвостового плавника по вентральной срединной линии тела до начала хвостового плавника по дорзальной срединной линии тела
23-21	T1	Расстояние от надзатылочной впадины до основания первой спинной колючки
21-19	T2	Расстояние от основания первой спинной колючки до основания второй спинной колючки
19-17	T3	Расстояние от основания второй спинной колючки до основания третьей спинной колючки
17-16	T4	Расстояние от основания третьей спинной колючки до основания первого луча спинного плавника.
1-7	T5	Расстояние от кончика рыла до передней границы эктокоракоида
7-8	T6	Расстояние от передней границы эктокоракоида по вентральной срединной линии до заднего конца эктокоракоида

Приложение В. Продолжение.

Граничные реперные точки (см. рис. 1a и b, если не указано специально)	**Сокращенное название признака**	**Описание признака**
8-9	T7	Расстояние от основания брюшной колючки до заднего конца эктокоракоида
9-10	T8	Расстояние от основания брюшной колючки до основания первого луча анального плавника.
11-12	T9	Расстояние от начала хвостового плавника по вентральной срединной линии тела до конца последнего луча анального плавника
12-13	T10	Расстояние от начала хвостового плавника по вентральной срединной линии тела до вставки хвостового плавника
13-14	T11	Расстояние от начала хвостового плавника по дорзальной срединной линии тела до вставки хвостового плавника
14-15	T12	Расстояние от конца спинного плавника до начала хвостового плавника по дорзальной срединной линии тела
11-13	LPC	Длина хвостового стебля - расстояние от основания последнего луча анального плавника до вставки хвостового плавника
	Голова	
1-2	ML	Длина рта
1-3	SnL	Расстояние от кончика рыла до переднего края глаза
1-23	HL	Длина головы
7-23	HD	Высота головы
3-5	ED	Диаметр глаза или внутриглазное расстояние
4-6	EDp	Высота глаза
	Защитные структуры	
21-22	DS1	Длина первой спинной колючки
19-20	DS2	Длина второй спинной колючки
17-18	DS3	Длина третьей спинной колючки
1-2 (рис. 1c)	PGL	Длина вентральной пластинки с вентральной стороны
3-4 (рис. 1c)	RPS	Длина правой брюшной колючки с брюшной стороны
5-6 (рис. 1c)	LPS	Длина левой брюшной колючки с брюшной стороны
	Плавники	
24-25 (рис. 1a)	PL	Длина грудного плавника
24-27 (рис. 1a)	PLD	Высота основания грудного плавника
10-11 (рис. 1a)	LA	Расстояние от основания первого луча анального плавника до основания последнего луча анального плавника
15-16 (рис. 1a)	LD	Расстояние от основания первого луча спинного плавника до основания последнего луча спинного плавника

Приложение С. Характеристика внешних морфологических признаков самцов и самок трехиглой колюшки из Керетского архипелага Белого моря: средние значения признаков (SL-стандартизированные) ± SD, индекс полового диморфизма (SDI, рассчитан как разница средних между самцами и самками, отнесенной к среднему самок в процентах. Отрицательное значение указывает на то, что значение признака больше у самок), достоверность различий между полами: * P < 0,05; ** P < 0,01; *** P < 0,001; NS различия статистически недостоверны. Промысловая длина тела (SL) приведена в см, все остальные признаки – в процентах от SL.

Признаки	**SL – стандартизированные средние значения, %**		**SDI**
	Самцы	**Самки**	
SL (см)	5,632 ± 0,2642	6,162 ± 0,3650	- 8,603***
SL-стандартизированный признак, %			
Тело			
Pred-1	38,487 ± 1,279	35,892 ± 1,271	7,229***
Pred-2	49,056 ± 1,427	46,722 ± 1,388	4,995***
Prev	47,232 ± 1,942	44,679 ± 1,868	5,713***
Pred-PL	37,022 ± 1,633	33,598 ± 1,799	10,194***
PL-PS	15,016 ± 1,220	15,553 ± 1,355	- 3,454***
PS-A	33,560 ± 1,893	39,263 ± 2,146	- 4,526***
Pred-A	69,844 ± 1,771	72,597 ± 1,804	- 3,793***
Pred-S	63,502 ± 1,695	62,910 ± 1,577	0,941***
Pred-E	87,519 ± 1,400	87,377 ± 1,650	0,163***
Pred-C	93,833 ± 0,880	94,279 ± 0,830	- 0,473***
BD1	23,852 ± 1,125	23,754 ± 1,40	0,412 NS
BD2	23,537 ± 1,277	24,774 ± 1,693	- 4,993***
BD3	41,247 ± 3,218	48,424 ± 3,427	-14,822***
TD	4,544 ± 0,379	4,281 ± 0,371	6,159***
T1	7,860 ± 0,964	8,388 ± 1,047	- 6,298***

Приложение С. Продолжение.

Признаки	**SL – стандартизированные средние значения, %**	**SDI**	**SDI**
	Самцы	**Самки**	
T2	10,926 ± 0,773	11,021 ± 0,792	-0,859*
T3	12,620 ± 1,209	14,219 ± 1,18	- 11,243***
T4	2,312 ± 0,554	2,303 ± 0,467	0,389 ^{NS}
T5	30,775 ± 2,763	26,961 ± 2,679	14,146***
T6	10,726 ± 2,024	11,835 ± 2,233	- 9,370***
T7	6,683 ± 1,199	6,702 ± 1,119	- 0,285 ^{NS}
T8	23,992 ± 2,064	30,554 ± 2,269	- 21,477***
T9	6,442 ± 1,361	6,544 ± 1,491	-1,557 ^{NS}
T10	7,065 ± 0,703	6,470 ± 0,725	9,192***
T11	6,740 ± 0,567	6,247 ± 0,556	7,901***
T12	6,617 ± 1,263	7,191 ± 1,460	-7,981***
LPC	13,440 ± 1,428	12,917 ± 1,599	4,042***
Голова			
ML	8,028 ± 0,801	6,880 ± 0,796	16,687***
SnL	9,412 ± 0,949	7,774 ± 0,982	21,082***
HL	30,956 ± 1,406	27,740 ± 1,362	11,592***
HD	23,010 ± 0,925	21,482 ± 0,915	7,110***
ED	8,449 ± 0,574	7,819 ± 0,595	8,049***
EDp	8,305 ± 0,485	7,810 ± 0,480	6,339***
Защитные структуры			
DS1	11,870 ± 1,031	11,219 ± 0,986	5,809***
DS2	12,192 ± 1,070	11,733 ± 1,002	3,905***
DS3	4,351 ± 0,729	4,477 ± 0,693	-2,816***
PGL	18,121 ± 1,313	19,889 ± 1,358	-8,885***

Приложение С. Продолжение.

Признаки	**SL – стандартизированные средние значения, %**	**SDI**	**SDI**
	Самцы	**Самки**	
RPS	17,360 ± 1,116	16,760 ± 1,185	3,578***
LPS	17,369 ± 1,144	16,835 ± 1,174	3,172***
Плавники			
PL	20,402 ± 1,022	20,703 ± 1,085	-1,454***
PLD	6,890 ± 0,532	6,574 ± 0,513	4,804***
LA	18,999 ± 1,583	17,213 ± 1,729	10,375***
LD	25,900 ± 1,758	25,830 ± 2,025	0,003 ^{NS}

Приложение D. Результаты анализа Главных Компонент (ГК) морфологических признаков трехиглой колюшки Керетского архипелага Белого моря. Нагрузки признаков (показаны только те нагрузки, которые превышают 0,4 по абсолютной величине) отсортированы по нагрузкам на ГК1, ГК2 и т.д. Звездочками отмечены достоверные различия между самцами и самками по t-тесту. * P <0,05, ** P <0,01, *** P <0,001 и NS означает отсутствие значимых различий.

Признаки	**Главные компоненты**										
	ГК1*	**ГК2***	**ГК3***	**ГК4***	**ГК5***	**ГК6 NS**	**ГК7 NS**	**ГК8 NS**	**ГК9 NS**	**ГК10 NS**	**ГК11 NS**
Pred-PL	0,932										
HL	0,899										
SnL	0,871										
Pred-1	0,855										
Prev	0,802										
Pred-2	0,783										
T. 5	0,770										
PS-A	-0,760										
T. 8	-0,739										
BD3	-0,682										
ED	0,672										
ML	0,525										
T. 3	-0,508										
PGL	-0,485										
Pred-C		0,882									
T. 11		-0,839									
T. 10		-0,826									
BD1			0,845								
BD2			0,710								
EDp			0,580								
HD			0,563								
TD			0,536								

Приложение D. Продолжение.

Признаки	Главные компоненты										
	ГК1**	**ГК2****	**ГК3****	**ГК4****	**ГК5****	**ГК6 NS**	**ГК7 NS**	**ГК8 NS**	**ГК9 NS**	**ГК10 NS**	**ГК11 NS**
DS2				0,801							
DS1				0,781							
LPS				0,738							
Pred-A					0,838						
T. 9						-0,904					
Lpc						-0,867					
LA						0,569					
PL-PS							0,767				
T. 7							0,765				
T. 6							0,420				
LD								0,826			
Pred-E								0,779			
T. 12								-0,725			
T. 2									0,720		
Pred-S									0,513		
T. 4										0,790	
DS3										0,463	
T. 1											0,844
PL	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
PLD	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

Приложение D. Продолжение.

Признаки	Главные компоненты										
	ГК1 **	**ГК2 ****	**ГК3 ****	**ГК4 ****	**ГК5 ****	**ГК6 NS**	**ГК7 NS**	**ГК8 NS**	**ГК9 NS**	**ГК10 NS**	**ГК11 NS**
Eigenvalue	11,403	5,790	2,867	2,600	2,014	1,820	1,549	1,245	1,240	1,185	1,122
% Объясненной дисперсии	21,794	8,321	7,582	7,187	5,979	5,214	5,039	4,904	3,885	3,292	3,165
Накопленный %	21,794	30,115	37,697	44,884	50,863	56,077	61,116	66,020	69,905	73,197	76,361
Среднее значение для самцов	0,755	-0,239	0,089	0,158	-0,459	0,032	0,009	0,029	-0,034	-0,003	0,010
Среднее значение для самок	-0,699	0,221	-0,083	-0,146	0,425	-0,030	-0,008	-0,027	0,031	0,003	-0,009

Приложение Е. Тернарный индекс полового диморфизма (SDTI) выборок трехиглой колюшки из разных частей ареала- оригинальные и литературные данные.

Образец	Регион	Экотип	SL	HL	HD	ML	SnL	ED	BD1	LD	DS1	DS2	LPS	PGL	LPC	Ссылки
Лагуна Колюшковая, 1-й период	Белое море	Морской	-1	1	1	1	1	-1	1	1	1	1	-1	-1	1	Данное исследование
Лагуна Колюшковая, 2-й период	Белое море	Морской	-1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	-1	1	-1	Данное исследование
Колюшковая лагуна, 3 период	Белое море	Морской	-1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	-1	-1	1	Данное исследование
Лагуна Колюшковая, 4-й период	Белое море	Морской	-1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	-1	1	1	Данное исследование
Лагуна Колюшковая, 5-й период	Белое море	Морской	-1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	-1	1	1	Данное исследование
Губа Сельдяная, 1-й период	Белое море	Морской	-1	1	1	1	1	-1	1	1	-1	1	-1	1	-1	Данное исследование
Губа Сельдяная, 2-й период	Белое море	Морской	-1	1	1	1	1	-1	1	1	1	1	-1	1	-1	Данное исследование
Губа Сельдяная, 3-й период	Белое море	Морской	-1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	-1	1	1	Данное исследование
Губа Сельдяная, 4-й период	Белое море	Морской	-1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	-1	1	-1	Данное исследование
Губа Сельдяная, 5-й период	Белое море	Морской	-1	1	1	1	1	-1	1	1	1	1	-1	1	-1	Данное исследование
Пролив Сухая Салма, 1-й период	Белое море	Морской	-1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	-1	1	-1	Данное исследование
Пролив Сухая Салма, 2-й период	Белое море	Морской	-1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	-1	-1	1	Данное исследование
Пролив Сухая Салма, 3-й период	Белое море	Морской	-1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	-1	-1	-1	Данное исследование
Пролив Сухая Салма, 4-й период	Белое море	Морской	-1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	-1	1	1	Данное исследование
Пролив Сухая Салма, 5-й период	Белое море	Морской	-1	1	1	1	1	-1	1	1	1	1	-1	1	1	Данное исследование
Harutori Lake	Азия	Анадр	-1	-1		1	1	1	-1		0	0	0	-1		Kitano et al., 2007
Akkeshi Bay	Азия	Анадр	-1	1		1	1	0	-1		-1	0	0	-1		Kitano et al., 2007
Akkeshi River	Азия	Анадр	-1	1		1	1	0	1		1	1	-1	0		Kitano et al., 2007
Sakhalin Island	Азия	Анадр	-1	-1		1	1	0	-1		-1	0	0	-1		Kitano et al., 2007
Tyne River	Европа	Анадр	-1	1	-1		1	-1			-1	-1	-1			Jones et al., 2006
Sipoonjoki River	Европа	Анадр	-1	1	1	1	1		-1	1	1	-1	-1		-1	Leinonen, Cano, and Merilä 2011

Приложение Е. Продолжение.

Образец	Регион	Экотип	SL	HL	HD	ML	SnL	ED	BD1	LD	DS1	DS2	LPS	PGL	LPC	Ссылки
Tornionjoki river	Европа	Анадр	-1	1	1	1	1		1	1	-1	-1	-1		-1	Leinonen, Cano, and Merilä 2011
Indera River	Европа	Анадр	-1	1	1	1	1		1	-1	1	1	-1		-1	Leinonen, Cano, and Merilä 2011
Little Campbell	Северная Америка	Анадр	-1	1		1	1	1	1		0	0	0			Kitano et al., 2007
Matanuska-Susitna Borough	Северная Америка	Анадр	-1	1							0	-1	-1	-1	-1	Aguirre et al., 2008
Rabbit Slough	Северная Америка	Анадр		1		0										Aguirre and Akinpelu 2010
Hyotan Pond	Азия	Озеро и пруд	-1	1		1	1	1	1		1	-1	-1	-1		Kitano et al., 2007
Butlers Lake	Европа	Озеро и пруд	-1	1	1	1	1		1	-1	1	1	-1		1	Leinonen, Cano, and Merilä 2011
Klubbatoern Lake	Европа	Озеро и пруд	-1	1	1	1	1		1	-1	-1	-1	-1		-1	Leinonen, Cano, and Merilä 2011
Rituvik Lake	Европа	Озеро и пруд	-1	1	1	1	1		1	1	1	1	-1		1	Leinonen, Cano, and Merilä 2011
Karilampi Lake	Европа	Озеро и пруд	-1	1	1	1	1		-1	-1	1	1	-1		1	Leinonen, Cano, and Merilä 2011
Keneslampi Lake	Европа	Озеро и пруд	-1	1	1	1	1		-1	1	1	1	-1		-1	Leinonen, Cano, and Merilä 2011
Kevojärvi Lake	Европа	Озеро и пруд	-1	1	1	1	1		-1	-1	1	1	-1		-1	Leinonen, Cano, and Merilä 2011
Utsjoki Lake	Европа	Озеро и пруд	-1	1	1	1	1		1	-1	1	1	1		1	Leinonen, Cano, and Merilä 2011
Pulmankijärvi Lake	Европа	Озеро и пруд	-1	1	1	1	1		-1	-1	-1	-1	-1		1	Leinonen, Cano, and Merilä 2011
Unnamed Lake	Европа	Озеро и пруд	1	1	1	1	1		1	1	1	-1	-1		-1	Leinonen, Cano, and Merilä 2011
Myrdalsvannet Lake	Европа	Озеро и пруд	-1	1	1	1	1		-1	-1	1	1	-1		1	Leinonen, Cano, and Merilä 2011
Skogfjordvatn Lake	Европа	Озеро и пруд	-1	1	1	1	1		-1	1	-1	-1	-1		-1	Leinonen, Cano, and Merilä 2011
Takvatn Lake	Европа	Озеро и пруд	-1	1	1	1	1		1	-1	1	1	-1		-1	Leinonen, Cano, and Merilä 2011
Vättern Lake	Европа	Озеро и пруд	-1	1	1	1	1		-1	-1	1	-1	-1		-1	Leinonen, Cano, and Merilä 2011
Onega Lake	Европа	Озеро и пруд	-1	1	1	1	1		-1	1	-1	-1	-1		-1	Leinonen, Cano, and Merilä 2011
Thingvallavatn	Европа	Озеро и пруд	0						0		0	0				Lafsdodottir et al., 2006
Hredavatn Lake (mud)/Iceland	Европа	Озеро и пруд		1												Kristjansson et al., 2002

Приложение Е. Продолжение.

Образец	Регион	Экотип	SL	HL	HD	ML	SnL	ED	BD1	LD	DS1	DS2	LPS	PGL	LPC	Ссылки
Hredavatn Lake (lava)/Iceland	Европа	Озеро и пруд														Kristjansson и др., 2002
Myvatn Lake (mud)	Европа	Озеро и пруд		1												Kristjansson и др., 2002
Myvatn Lake (lava)	Европа	Озеро и пруд														Kristjansson и др., 2002
Frostastahavatn Lake (mud)/Iceland	Европа	Озеро и пруд		1		1		1							1	Kristjansson и др., 2002
Frostastahavatn Lake (lava)/Iceland	Европа	Озеро и пруд														Kristjansson и др., 2002
Thingvallavatn Lake (mud)/Iceland	Европа	Озеро и пруд					1				1		1			Kristjansson и др., 2002
Thingvallavatn Lake (lava)/Iceland	Европа	Озеро и пруд														Kristjansson и др., 2003
Crystal Lake	Северная Америка	Озеро и пруд	0	1		1	1	1	-1		-1	-1	0	-1		Kitano et al., 2007
Beaverhouse Lake	Северная Америка	Озеро и пруд		1		1	1									Aguirre and Akinpelu 2010
Long Lake	Северная Америка	Озеро и пруд		1		1	1									Aguirre and Akinpelu 2010
Mud Lake	Северная Америка	Озеро и пруд		1		0										Aguirre and Akinpelu 2010
Tern Lake	Северная Америка	Озеро и пруд		1		1	1									Aguirre and Akinpelu 2010
Bear PawLake	Северная Америка	Озеро и пруд		1		0										Aguirre and Akinpelu 2010
Boot Lake	Северная Америка	Озеро и пруд		1		1	1									Aguirre and Akinpelu 2010
Beverly Lake	Северная Америка	Озеро и пруд		1		1	1									Aguirre and Akinpelu 2010
Akkeshi Bay	Азия	Морской	-1	1		1	1	0	0		0	0	0	-1		Kitano et al., 2012
Akkeshi Japan sea	Азия	Морской	-1	1		1	1	1	1		0	1	0	0		Kitano et al., 2012
Kaskinen	Европа	Морской	-1	1	1	1	1		1	1	1	1	-1		-1	Leinonen, Cano, and Merilä 2011
Kotka & Mussalo	Европа	Морской	-1	1	1	1	1		-1	-1	1	1	-1		-1	Leinonen, Cano, and Merilä 2011
Helsinki & Merirastila	Европа	Морской	-1	1	1	1	1		1	1	1	1	-1		-1	Leinonen, Cano, and Merilä 2011
Kokkola & Öja	Европа	Морской	-1	1	1	1	1		1	1	-1	-1	-1		-1	Leinonen, Cano, and Merilä 2011
Pyhäjoki & Maunus	Европа	Морской	-1	1	1	1	1		1	1	-1	-1	-1		-1	Leinonen, Cano, and Merilä 2011

Приложение Е. Продолжение.

Образец	Регион	Экотип	SL	HL	HD	ML	SnL	ED	BD1	LD	DS1	DS2	LPS	PGL	LPC	Ссылки
Hanko & Tvärminne	Европа	Морской	-1	1	1	1	1		1	1	1	1	-1		-1	Leinonen, Cano, and Merilä 2011
Vuosnainen	Европа	Морской	-1	1	1	1	1		1	1	1	-1	-1		-1	Leinonen, Cano, and Merilä 2011
Barents Sea	Европа	Морской	1	1	1	1	1		1	1	1	1	-1		-1	Leinonen, Cano, and Merilä 2011
Orrevannet	Европа	Морской	1	1	1	1	1		1	-1	1	1	-1		-1	Leinonen, Cano, and Merilä 2011
Kallviken	Европа	Морской	-1	1	1	1	1		1	1	1	-1	-1		-1	Leinonen, Cano, and Merilä 2011
Simrishamn	Европа	Морской	-1	1	1	1	1		1	1	-1	-1	-1		-1	Leinonen, Cano, and Merilä 2011
Stege Bukt	Европа	Морской	1	1	1	1	1		-1	1	1	1	-1		-1	Leinonen, Cano, and Merilä 2011
Little Campbell Estuary	Северная Америка	Морской	-1	1		1	1	1	1		0	0	0	0		Kitano et al., 2012
Quilcene Bay	Северная Америка	Морской	0	1		1	1	1	1		0	0	1	0		Kitano et al., 2012
Seabeck Bay	Северная Америка	Морской	0	1		1	1	1	1		1	1	1	0		Kitano et al., 2012
Duwamish Estuary	Северная Америка	Морской	0	1		1	1	1	0		0	0	0	0		Kitano et al., 2012
Maine Gulf	Северная Америка	Морской	1	1	1	1	1		1	1	1	1	-1		-1	Leinonen, Cano, and Merilä 2011
Nishikitappu River	Азия	Речной	-1	1		1	1	1	-1		1	0	0	-1		Kitano et al., 2007
Hiranoi Creek	Азия	Речной	-1	1		0	0	0	0		0	0	0	0		Kitano et al., 2012
Tyne River	Европа	Речной	-1	-1	-1		-1	1			-1	-1	-1			Jones et al., 2006
Neretva River	Европа	Речной	-1	1	1	1	1		-1	1	-1	-1	-1		-1	Leinonen, Cano, and Merilä 2011
Nevezis River	Европа	Речной	-1	1	1	1	1		1	1	1	1	-1		-1	Leinonen, Cano, and Merilä 2011
Lipowka River	Европа	Речной	1	1	1	1	1		1	1	-1	-1	-1		-1	Leinonen, Cano, and Merilä 2011
Schwale River	Европа	Речной	1	1	-1	1	1		1	-1	-1	-1	-1		1	Leinonen, Cano, and Merilä 2011
Weser - Rittrum River	Европа	Речной	1	1	1	1	1		1	1	-1	-1	-1		-1	Leinonen, Cano, and Merilä 2011
Sieg River	Европа	Речной	-1	1	-1	1	1		-1	-1	1	1	-1		1	Leinonen, Cano, and Merilä 2011
Wupper River	Европа	Речной	1	1	1	1	1		-1	1	1	1	-1		-1	Leinonen, Cano, and Merilä 2011

Приложение Е. Продолжение.

Образец	Регион	Экотип	SL	HL	HD	ML	SnL	ED	BD1	LD	DS1	DS2	LPS	PGL	LPC	Ссылки
Little Campbell Stream	Северная Америка	Речной	-1	1		1	1	-1	-1		0		0	0		Kitano et al., 2007
Little Campbell Stream	Северная Америка	Речной	-1	1		1	1	1	0		0	0	0	0		Kitano et al., 2012
Allen Creek	Северная Америка	Речной	-1	1		1	1	1	0		0	0	0	-1		Kitano et al., 2007
Kelsey Creek	Северная Америка	Речной	0	1		1	1	1	0		0	0	0	0		Kitano et al., 2012
May Creek	Северная Америка	Речной	0	1		1	0	0	0		0	0	0	0		Kitano et al., 2007
Black River	Северная Америка	Речной	0	1		1	1	0	0		-1	-1	-1	-1		Kitano et al., 2012
Big Soos Creek	Северная Америка	Речной	0	1		1	1	1	-1		0	0	-1	-1		Kitano et al., 2007
Wapato Creek	Северная Америка	Речной	0	1		1	1	1	0		0	0	0	-1		Kitano et al., 2012
Cottonwood	Северная Америка	Речной		1		1	1									Aguirre and Akinpelu 2010
Little Meadow	Северная Америка	Речной		1		1	1									Aguirre and Akinpelu 2010
Haida Gwaii/British Columbia	Северная Америка	Река и озеро	-0	0,4	0,4	0,6		0,3					-0	-0,4		Reimchen et al., 2016 (103 samples)

Приложение F. Характеристика полового диморфизма внешних морфологических признаков трехиглой колюшки Керетского архипелага Белого моря: средние значения признаков (SL-стандартизированные) ± SD для самцов и самок, индекс полового диморфизма (SDI, рассчитан как разница средних между самцами и самками, отнесенной к среднему самок в процентах. Отрицательное значение указывает на то, что значение признака больше у самок), достоверность различий между полами: * P <0,05; ** P <0,01; *** P <0,001; NS различия статистически недостоверны. Промысловая длина тела (SL) приведена в см, все остальные признаки – в процентах от SL. Приведены данные по пяти этапам нереста из трех локальностей. Светло-серые значения высоко статистически значимы, а подчеркнутые значения статистически не значимы.

Признак		Колюшковая лагуна (КОЛ)								Губа Сельдяная (СЕЛ)							
		Самцы			Самки					Самцы			Самки				
	Период нереста	N	M	SD	N	M	SD	SDI	P-value	N	M	SD	N	M	SD	SDI	P-value
SL	1	13	5,690	0,231	50	6,330	0,340	-10,105	0,000	39	5,588	0,238	50	6,028	0,448	-7,297	0,000
	2	50	5,504	0,232	50	6,293	0,352	-12,532	0,000	50	5,739	0,276	50	6,234	0,360	-7,934	0,000
	3	50	5,677	0,229	50	6,217	0,297	-8,688	0,000	50	5,678	0,258	50	6,071	0,294	-6,468	0,000
	4	50	5,634	0,267	50	6,089	0,332	-7,465	0,000	50	5,610	0,267	50	6,174	0,384	-9,134	0,000
	5	50	5,720	0,283	50	6,153	0,374	-7,047	0,000	41	5,682	0,242	50	6,243	0,363	-8,975	0,000
HL	1	13	0,313	0,010	50	0,275	0,013	13,569	0,000	39	0,303	0,015	50	0,275	0,013	10,467	0,000
	2	50	0,311	0,011	50	0,276	0,014	12,780	0,000	50	0,307	0,012	50	0,271	0,013	13,085	0,000
	3	50	0,305	0,013	50	0,277	0,014	10,142	0,000	50	0,310	0,013	50	0,277	0,013	12,221	0,000
	4	50	0,312	0,013	50	0,285	0,014	9,328	0,000	50	0,315	0,012	50	0,278	0,013	13,527	0,000
	5	50	0,312	0,014	50	0,283	0,012	10,040	0,000	41	0,315	0,017	50	0,276	0,012	14,088	0,000
HD	1	13	0,227	0,007	50	0,214	0,008	6,038	0,000	39	0,231	0,010	50	0,218	0,008	5,926	0,000
	2	50	0,228	0,009	50	0,216	0,009	5,810	0,000	50	0,231	0,007	50	0,216	0,009	6,980	0,000
	3	50	0,229	0,009	50	0,211	0,008	8,497	0,000	50	0,230	0,008	50	0,211	0,009	8,702	0,000
	4	50	0,226	0,009	50	0,211	0,008	6,781	0,000	50	0,230	0,008	50	0,214	0,010	7,455	0,000

Приложение F. Продолжение.

Признак		Колюшковая лагуна (КОЛ)								Губа Сельдяная (СЕЛ)							
		Самцы			Самки					Самцы			Самки				
	Период нереста	N	M	SD	N	M	SD	SDI	P-value	N	M	SD	N	M	SD	SDI	P-value
	5	50	0,232	0,009	50	0,218	0,008	6,271	0,000	41	0,229	0,009	50	0,214	0,008	6,734	0,000
ML	1	13	0,077	0,008	50	0,069	0,008	11,716	0,001	39	0,080	0,009	50	0,073	0,006	9,935	0,000
	2	50	0,081	0,005	50	0,073	0,005	9,917	0,000	50	0,076	0,006	50	0,065	0,006	18,261	0,000
	3	50	0,077	0,009	50	0,061	0,008	25,658	0,000	50	0,079	0,007	50	0,069	0,006	14,755	0,000
	4	50	0,078	0,009	50	0,065	0,007	18,769	0,000	50	0,083	0,007	50	0,071	0,006	16,829	0,000
	5	50	0,083	0,007	50	0,068	0,006	21,748	0,000	41	0,080	0,008	50	0,069	0,006	15,756	0,000
SnL	1	13	0,106	0,008	50	0,081	0,012	30,189	0,000	39	0,091	0,007	50	0,074	0,010	22,602	0,000
	2	50	0,096	0,007	50	0,077	0,009	25,675	0,000	50	0,096	0,009	50	0,078	0,007	23,633	0,000
	3	50	0,095	0,010	50	0,085	0,010	12,168	0,000	50	0,093	0,009	50	0,076	0,009	22,158	0,000
	4	50	0,095	0,010	50	0,083	0,009	13,962	0,000	50	0,095	0,007	50	0,075	0,010	25,607	0,000
	5	50	0,093	0,010	50	0,076	0,008	22,498	0,000	41	0,094	0,011	50	0,074	0,007	27,239	0,000
ED	1	13	0,081	0,006	50	0,077	0,006	5,676	0,022	39	0,086	0,007	50	0,081	0,007	6,448	0,001
	2	50	0,085	0,005	50	0,079	0,006	7,688	0,000	50	0,084	0,004	50	0,077	0,005	9,290	0,000
	3	50	0,083	0,007	50	0,076	0,006	8,908	0,000	50	0,084	0,004	50	0,078	0,005	7,920	0,000
	4	50	0,084	0,005	50	0,078	0,006	7,786	0,000	50	0,085	0,006	50	0,079	0,005	6,579	0,000
	5	50	0,084	0,006	50	0,079	0,006	6,519	0,000	41	0,085	0,006	50	0,077	0,006	10,469	0,000
BD1	1	13	0,239	0,007	50	0,244	0,011	-2,233	0,095	39	0,247	0,010	50	0,254	0,013	-2,942	0,004
	2	50	0,239	0,010	50	0,236	0,012	1,043	0,280	50	0,240	0,007	50	0,243	0,011	-1,194	0,113
	3	50	0,234	0,012	50	0,226	0,011	3,632	0,001	50	0,236	0,010	50	0,232	0,011	1,751	0,057
	4	50	0,229	0,011	50	0,227	0,011	1,176	0,230	50	0,240	0,010	50	0,237	0,011	1,275	0,161

Приложение F. Продолжение.

Признак		Колюшковая лагуна (КОЛ)								Губа Сельдяная (СЕЛ)							
		Самцы			Самки					Самцы			Самки				
	Период нереста	N	M	SD	N	M	SD	SDI	P-value	N	M	SD	N	M	SD	SDI	P-value
	5	50	0,238	0,010	50	0,234	0,011	1,824	0,051	41	0,236	0,010	50	0,237	0,011	-0,444	0,633
LD	1	13	0,261	0,013	50	0,247	0,024	5,742	0,047	39	0,255	0,018	50	0,273	0,023	-6,803	0,000
	2	50	0,270	0,021	50	0,273	0,017	-1,135	0,420	50	0,260	0,013	50	0,265	0,016	-1,662	0,135
	3	50	0,257	0,014	50	0,252	0,015	2,001	0,083	50	0,261	0,015	50	0,258	0,016	1,314	0,269
	4	50	0,255	0,016	50	0,253	0,016	0,785	0,544	50	0,255	0,020	50	0,257	0,019	-0,508	0,736
	5	50	0,253	0,020	50	0,250	0,011	1,094	0,405	41	0,246	0,018	50	0,253	0,015	-2,845	0,038
DS1	1	13	0,119	0,008	50	0,113	0,012	5,167	0,093	39	0,125	0,009	50	0,120	0,011	4,123	0,031
	2	50	0,119	0,011	50	0,117	0,007	1,798	0,253	50	0,118	0,010	50	0,115	0,009	2,554	0,129
	3	50	0,117	0,009	50	0,112	0,010	4,532	0,009	50	0,117	0,009	50	0,112	0,010	4,625	0,010
	4	50	0,118	0,010	50	0,110	0,009	7,325	0,000	50	0,115	0,009	50	0,110	0,009	3,869	0,018
	5	50	0,118	0,009	50	0,108	0,010	9,294	0,000	41	0,114	0,010	50	0,111	0,009	2,790	0,134
DS2	1	13	0,124	0,007	50	0,118	0,012	4,678	0,118	39	0,127	0,011	50	0,122	0,011	4,187	0,032
	2	50	0,125	0,011	50	0,124	0,009	0,356	0,823	50	0,122	0,012	50	0,119	0,010	1,757	0,345
	3	50	0,120	0,009	50	0,118	0,010	1,860	0,261	50	0,120	0,009	50	0,118	0,010	1,840	0,254
	4	50	0,119	0,010	50	0,114	0,009	4,746	0,005	50	0,121	0,010	50	0,116	0,008	4,452	0,007
	5	50	0,120	0,009	50	0,113	0,009	5,718	0,000	41	0,118	0,010	50	0,117	0,010	1,387	0,425
PGL	1	13	0,186	0,012	50	0,200	0,013	-6,705	0,002	39	0,184	0,011	50	0,205	0,016	-10,327	0,000
	2	50	0,167	0,010	50	0,196	0,019	-14,465	0,000	50	0,178	0,014	50	0,197	0,015	-9,631	0,000
	3	50	0,176	0,010	50	0,197	0,011	-10,793	0,000	50	0,182	0,010	50	0,198	0,014	-8,098	0,000
	4	50	0,176	0,010	50	0,196	0,012	-9,913	0,000	50	0,188	0,014	50	0,202	0,011	-6,551	0,000

Приложение F. Продолжение.

Признак		Колюшковая лагуна (КОЛ)								Губа Сельдяная (СЕЛ)							
		Самцы			Самки					Самцы			Самки				
	Период нереста	N	M	SD	N	M	SD	SDI	P-value	N	M	SD	N	M	SD	SDI	P-value
	5	50	0,179	0,012	50	0,199	0,014	-10,189	0,000	41	0,190	0,014	50	0,198	0,011	-4,172	0,002
LPS	1	13	0,164	0,014	50	0,162	0,013	1,380	0,596	39	0,177	0,013	50	0,177	0,012	-0,026	0,986
	2	50	0,175	0,010	50	0,169	0,012	3,908	0,003	50	0,172	0,012	50	0,171	0,011	0,245	0,859
	3	50	0,171	0,011	50	0,164	0,012	4,227	0,003	50	0,171	0,011	50	0,168	0,010	2,064	0,108
	4	50	0,172	0,010	50	0,171	0,011	0,558	0,648	50	0,175	0,010	50	0,169	0,011	3,837	0,002
	5	50	0,177	0,011	50	0,167	0,013	5,969	0,000	41	0,173	0,008	50	0,168	0,010	3,134	0,011
Lpc	1	13	0,122	0,011	50	0,125	0,016	-2,479	0,506	39	0,136	0,012	50	0,116	0,014	16,830	0,000
	2	50	0,130	0,012	50	0,121	0,014	7,419	0,001	50	0,134	0,015	50	0,128	0,014	4,639	0,043
	3	50	0,136	0,012	50	0,136	0,016	-0,402	0,851	50	0,135	0,012	50	0,130	0,013	3,478	0,071
	4	50	0,134	0,015	50	0,130	0,010	3,714	0,066	50	0,138	0,014	50	0,130	0,013	5,496	0,009
	5	50	0,134	0,014	50	0,131	0,014	2,288	0,288	41	0,138	0,014	50	0,133	0,015	4,128	0,076

Приложение F. Продолжение.

Признак	Пролив Сухая Салма (ПСС)								
		Самцы			Самки				
	Период нереста	N	M	SD	N	M	SD	SDI	P-value
SL	1	50	5,441	0,273	50	6,080	0,354	-10,507	0,000
	2	50	5,665	0,275	50	6,195	0,355	-8,547	0,000
	3	50	5,686	0,254	49	6,155	0,332	-7,620	0,000
	4	50	5,653	0,213	50	6,131	0,388	-7,798	0,000
	5	50	5,546	0,234	50	6,030	0,359	-8,031	0,000
HL	1	50	0,306	0,015	50	0,273	0,012	12,163	0,000
	2	50	0,304	0,015	50	0,278	0,016	9,676	0,000
	3	50	0,305	0,010	49	0,278	0,013	9,954	0,000
	4	50	0,314	0,018	50	0,280	0,012	12,140	0,000
	5	50	0,313	0,013	50	0,280	0,015	11,570	0,000
HD	1	50	0,236	0,011	50	0,217	0,010	8,997	0,000
	2	50	0,231	0,011	50	0,216	0,008	6,908	0,000
	3	50	0,227	0,008	49	0,209	0,009	8,438	0,000
	4	50	0,230	0,010	50	0,218	0,011	5,638	0,000
	5	50	0,233	0,008	50	0,218	0,009	6,678	0,000
ML	1	50	0,085	0,007	50	0,074	0,007	14,085	0,000
	2	50	0,077	0,007	50	0,068	0,008	13,202	0,000
	3	50	0,075	0,008	49	0,060	0,010	24,099	0,000
	4	50	0,087	0,007	50	0,073	0,006	17,967	0,000
	5	50	0,084	0,007	50	0,071	0,007	17,318	0,000
SnL	1	50	0,089	0,007	50	0,073	0,007	22,698	0,000
	2	50	0,092	0,010	50	0,077	0,009	18,993	0,000
	3	50	0,099	0,009	49	0,084	0,011	18,254	0,000
	4	50	0,094	0,010	50	0,077	0,009	22,111	0,000
	5	50	0,090	0,010	50	0,075	0,010	20,225	0,000
ED	1	50	0,086	0,006	50	0,079	0,005	8,629	0,000
	2	50	0,083	0,005	50	0,077	0,007	8,309	0,000
	3	50	0,082	0,005	49	0,075	0,005	10,339	0,000
	4	50	0,086	0,005	50	0,080	0,005	7,385	0,000
	5	50	0,086	0,007	50	0,081	0,006	6,918	0,000
BD1	1	50	0,248	0,012	50	0,246	0,015	0,523	0,631
	2	50	0,239	0,013	50	0,236	0,012	1,196	0,257
	3	50	0,232	0,010	49	0,226	0,010	2,589	0,005
	4	50	0,240	0,009	50	0,239	0,013	0,678	0,479
	5	50	0,242	0,009	50	0,245	0,011	-1,095	0,186
LD	1	50	0,270	0,018	50	0,282	0,022	-4,113	0,005
	2	50	0,264	0,012	50	0,262	0,015	0,715	0,502
	3	50	0,255	0,012	49	0,257	0,016	-0,645	0,565

Приложение F. Продолжение.

Признак	Пролив Сухая Салма (ПСС)								
		Самцы			Самки				
	Период нереста	N	M	SD	N	M	SD	SDI	P-value
	4	50	0,263	0,014	50	0,257	0,020	2,251	0,102
	5	50	0,258	0,019	50	0,247	0,018	4,485	0,003
DS1	1	50	0,127	0,013	50	0,114	0,008	11,949	0,000
	2	50	0,118	0,010	50	0,111	0,008	5,977	0,000
	3	50	0,117	0,008	49	0,110	0,009	6,152	0,000
	4	50	0,121	0,011	50	0,111	0,008	9,209	0,000
	5	50	0,119	0,009	50	0,109	0,010	9,062	0,000
DS2	1	50	0,130	0,013	50	0,119	0,010	9,148	0,000
	2	50	0,120	0,011	50	0,117	0,008	2,789	0,091
	3	50	0,121	0,009	49	0,115	0,010	5,019	0,003
	4	50	0,123	0,012	50	0,115	0,009	7,196	0,000
	5	50	0,121	0,008	50	0,115	0,009	5,206	0,001
PGL	1	50	0,191	0,010	50	0,194	0,014	-1,320	0,289
	2	50	0,179	0,012	50	0,201	0,010	-10,664	0,000
	3	50	0,180	0,010	49	0,201	0,014	-10,710	0,000
	4	50	0,185	0,012	50	0,199	0,013	-7,050	0,000
	5	50	0,182	0,012	50	0,201	0,012	-9,598	0,000
LPS	1	50	0,178	0,015	50	0,169	0,011	5,861	0,000
	2	50	0,169	0,011	50	0,165	0,010	2,088	0,115
	3	50	0,172	0,012	49	0,164	0,010	4,932	0,000
	4	50	0,176	0,009	50	0,171	0,010	3,334	0,003
	5	50	0,176	0,010	50	0,172	0,012	2,434	0,057
Lpc	1	50	0,124	0,013	50	0,111	0,013	12,392	0,000
	2	50	0,136	0,015	50	0,138	0,013	-1,486	0,475
	3	50	0,135	0,015	49	0,136	0,015	-0,514	0,817
	4	50	0,136	0,016	50	0,136	0,014	0,063	0,978
	5	50	0,140	0,014	50	0,136	0,017	2,437	0,286

Приложение G. Опубликованные данные по флуктуирующей асимметрии (ФА) колюшек (*Gasterosteus aculeatus*, *Culaea inconstans* и *Pungitius pungitius*) из изданий, проиндексированных в Web of Science – All databases по ключевым словам "fluctuating asymmetry" и “stickleabck", октябрь 2018 г.). Виды указаны в колонке "Ссылка", если изучались виды, отличные от *G. aculeatus*. Тип жизненного цикла сокращенно обозначен как F, A и M для пресноводных, анадромных и морских популяций, соответственно.

N	Ссылки	**Признаки, использованные для анализа ФА, и их количество (в скобках)**	**Географическое положение, тип жизненного цикла и количество выборок (в скобках).**	**Изучаемая переменная(ые)**	**Результаты**	**Оценка ошибки измерения (ОИ)**
1.	Moodie 1977 (*C.inconstans*)	ПКоличество брюшных колючек, боковых пластин, жаберных тычинок на первой дуге, лучей в грудном плавнике (4)	Реки и дренажные системы южной Манитобы, Канада (F, 45)	Обитание в ручьях *по сравнению с* озерами, наличие хищников и других видов рыб	ФА грудных плавников (но не других признаков) была ниже у обитателей ручьев, чем у обитателей озер. ФА была ниже в присутствии хищников Salmoninae. ФА жаберных крыльев была выше в проточной воде и в присутствии *Umbra limi* и. ФА боковых пластин была выше в проточной воде.	Нет
2.	Moodie and Moodie, 1996	Количество боковых пластин (1)	Озеро Майер, архипелаг Хайда Гвайи, Канада (F, 1)	Репродуктивный успех (доля пустых гнезд и количество мальков и икринок в гнездах)	Асимметричные самцы были более репродуктивно успешными, чем симметричные.	По данным T. Reimchen в личном сообщении, ОИ был принят минимальным.

Приложение G. Продолжение.

N	Ссылки	**Признаки, использованные для анализа ФА, и их количество (в скобках)**	**Географическое положение, тип жизненного цикла и количество выборок (в скобках).**	**Изучаемая переменная(ые)**	**Результаты**	**Оценка ошибки измерения (ОИ)**
3.	Reimchen,1997	Длина брюшных колючек (1)	Озеро Боултон, Британская Колумбия, Канада (F, 1)	Паразиты (*Schistocephalus solidus*, *Cyathocephalus truncatus*, *Eustrongylides* spp)	Сообщается о левосторонней направленной асимметрии (DA). FA и DA не были разделены. Асимметрия положительно коррелировала с заражением паразитами у крупных рыб, но у молоди и годовиков корреляция была отрицательной.	Нет
4.	Bergstrom and Reimchen, 2000	Количество и расположение боковых пластин (2)	Озера и ручьи островов Королевы Шарлотты, Канада (F, 60)	Паттерны ФА в популяциях и у отдельных особей	Высокая рассогласованность ФА по различным признакам среди индивидуумов и популяций.	При оценке по подвыборке из 3 выборок, ME составил 0,8% от ФА для числа пластин и около 20% для положения пластин.

Приложение G. Продолжение.

N	Ссылки	Признаки, использованные для анализа ФА, и их количество (в скобках)	Географическое положение, тип жизненного цикла и количество выборок (в скобках).	Изучаемая переменная(ые)	Результаты	Оценка ошибки измерения (ОИ)
5.	Hechter et al., 2000 (*C. inconstans*)	Количество лучей и длина грудного плавника (2)	Небольшое озеро в южной Манитобе, Канада (F, 1)	Пол, плодовитость	ФА у самцов была выше, чем у самок по количеству лучей в плавников. ФА у самок отрицательно коррелировала с плодовитостью и массой яичников. Корреляция ФА с длиной плавников обнаружена.	Повторные подсчеты значений признаков показали отсутствие МЕ.
6.	Mazzi and Bakker, 2001	Длина брюшной колючки (1)	Остров Тексел, Нидерланды (A, 1).	Кислотный стресс (снижение pH с 8 до 6). (Эксперимент).	Отсутствие эффекта.	Для уменьшения дисперсии ОИ были проведены повторные
7.	Reimchen and Nosil, 2001 a	Количество боковых пластин (1)	Озеро Бултон, Канада (F, 1)	Паразитарная нагрузка, диета (характеристики кормового объекта)	Левосторонняя НА встречается чаще. У более крупных рыб и в теплое время года более асимметричные особи имели большую нагрузку паразитов, чем менее асимметричные. Направленная и флуктуирующая асимметрии не были разделены.	Нет

Приложение G. Продолжение.

N	Ссылки	Признаки, использованные для анализа ФА, и их количество (в скобках)	Географическое положение, тип жизненного цикла и количество	Изучаемая переменная(ые)	Результаты	Оценка ошибки измерения (ОИ)
8.	Reimchen and Nosil, 2001 b	Длина тазовых позвоночников (1)	Озеро Боултон, Канада (F, 1)	Состав пищи годовиков	Более асимметричные рыбы больше питались бентосными организмами. Направленная и флуктуирующая асимметрии не были разделены	Нет
9.	Bergstrom and Reimchen, 2002	Количество развилок на дорсальном крае восходящего отростка, величина перекрытия между латеральными пластинками 4-7 и базальными пластинками 4-7, величина перекрытия между латеральными пластинками 5-7 и восходящим отростком, высота восходящего отростка, ширина восходящего отростка (15). Использование отдельных признаков и составного индекса FA. Были изучены взрослые и молодые особи.	Озера и ручьи островов Хайда Гвайи, Канада (F, 87)	Высота над уровнем моря, долгота, окраска воды, pH. Нагрузка паразитов, смертность, кислотность	ФА увеличивалась у взрослых при снижении высоты над уровнем моря, снижении pH и окрашивании воды, но не у молодых особей. ФА увеличивался с увеличением нагрузки паразитов при сравнении между популяциями, но не при сравнении внутри популяций. Связь между ФА и выживаемостью	ОИ оценивалась в подвыборке (по 20 особей из 12 из 87 выборок в целом). Значимость ФА показана
10.	Hermida et al., 2002	Количество жаберных тычинок первой ветвистой дуги, развилки на восходящей ветви тазового пояса, боковые пластинки, плавники грудных плавников, позвонки (брюшной позвонок-1, брюшной позвонок-2, хвостовой позвонок), диаметр глаза, длина брюшных колючек (12)	Река Асма, северо-запад Испании (F, 1)		Наследуемость ФА по изучаемым признакам отсутствует.	Два измерения признаков были сделаны двумя разными наблюдателями, но данные по анализу ОИ не представлены

Приложение G. Продолжение.

N Ссылки	**Признаки, использованные для анализа ФА, и их количество (в скобках)**	**Географическое положение, тип жизненного цикла и количество выборок (в скобках).**	**Изучаемая переменная(ые)**	**Результаты**	**Оценка ошибки измерения (ОИ)**
11.Mazzi et al., 2002	Длина грудных плавников и брюшных колючек, масса жаберных крышек (3)	Остров Тексел, Нидерланды (A, 1)	Гетерозиготность	ФА была выше у инбредных рыб для грудных плавников, но не для двух других признаков.	Для уменьшения дисперсии ОИ вдвое были проведены повторные измерения.
12.Robinson and Wardrop, 2002	Длина четырех боковых пластин, ширина основания грудного плавника, длина грудного плавника (6)	Озеро Крэнби, Британская Колумбия, Канада (F, 1), эксперимент	Количество пищи и температура, необходимые для достижения различий в скорости роста.	Факторы, вызывающие более быстрый рост, привели к более высокой ФА для некоторых признаков. Согласованность ФА различных признаков у разных особей.	Подвыборка (самая маленькая и самая большая рыба) была повторно измерена. Приведены значения коэффициента вариации ОИ.

Приложение G. Продолжение.

N	Ссылки	**Признаки, использованные для анализа ФА, и их количество (в скобках)**	**Географическое положение, тип жизненного цикла и количество выборок (в скобках).**	**Изучаемая переменная(ые)**	**Результаты**	**Оценка ошибки измерения (ОИ)**
13.	Bergstrom and Reimchen, 2003	Количество и расположение боковых пластин (2)	Озера и ручьи островов Хайда Гвайи, Канада (F, 115)	Количество боковых пластин, прозрачность воды, удельная проводимость, глубина воды, площадь озера.	Отрицательная корреляция между FA и средним числом пластин. ФА уменьшалась с (i) увеличением прозрачности воды, где давление хищников было выше; (ii) увеличением среднего диаметра поперечного сечения тела, (iii) увеличением средней степени перекрытия пластин и поддержки колючек, (iv) увеличением числа шрамов, вызванных форелью, (v) возраста в местах обитания с окрашенной водой.	ОИ оценивался в подвыборке (20 особей из каждой из 12 из 87 общих выборок). Значимость ФА показана.
14.	Mazzi, et al., 2003	Длина брюшных колючек (1)	Остров Тексел, Нидерланды (A, 1)	Предпочтение самок	Самки предпочитали более симметричных самцов. Этот эффект был сильнее у самок с лучшей физической формой.	Не применимо
15.	Aguirre et al., 2004	Количество боковых пластин (1)	Озеро Лоберг, Аляска (F, 1)	Наследуемость	Незначительная наследуемость.	Нет

Приложение G. Продолжение.

N Ссылки	**Признаки, использованные для анализа ФА, и их количество (в скобках)**	**Географическое положение, тип жизненного цикла и количество выборок (в**	**Изучаемая переменная(ые)**	**Результаты**	**Оценка ошибки измерения (ОИ)**
16. Mazzi et al., 2004	Длина брюшных колючек (1)	Остров Тексел, Нидерланды (A, 1)	Предпочтение самок (эксперименты).	Инбредные самки предпочитали более симметричных самцов. Для аутбредных самок эффект не был обнаружен.	Не применимо
17. Bergstrom and Reimchen, 2005	Количество и расположение боковых пластин (2)	Озера и ручьи островов Хайда Гвайи, Канада (F, 115)	Нагрузка паразитов (Schistocephalus solidus, Eustrongylides sp. , Diplostomulum sp.). Прочность защитных структур.	ФА увеличивалась (i) с увеличением нагрузки паразита *Eustrongylides* sp в популяциях со сниженной защитой от хищников (без ассоциации с другими паразитами), (ii) в позициях боковых пластинок, которые не испытывали отбора на их асимметрию.	Незначительная ОИ ссылкой на Bergstrom and Reimchen 2003
18. Prieto et al., 2005	Количество боковых пластинок, нижних жаберных лучей, лучей грудного плавника, верхних жаберных лучей и боковых вилок на восходящем отростке тазовой пластинки, длина брюшных колючек (6)	Река Мино, река Лимия, Река Асма, СЗ Испания (19)	Экологические условия, изменения от года к году (река Асма), нагрузка паразитов	Значительная пространственная гетерогенность между локальностями по ФА количества лучей грудного плавника, боковых вилок, боковых пластин и длине колючек. Значительная временная вариации ФА боковых пластинок, верхних жаберных	Тестирование ОИ на одном признаке на одной выборке показало, что ОИ не влияет на ФА (ФА является значимой при использовании mix-way ANOVA).

Приложение G. Продолжение.

N	Ссылки	**Признаки, использованные для анализа ФА, и их количество (в скобках)**	**Географическое положение, тип жизненного цикла и количество выборок (в скобках).**	**Изучаемая переменная(ые)**	**Результаты**	**Оценка ошибки измерения (ОИ)**
19.	Bakker et al., 2006	Длина брюшных колючек (1)	Канал, впадающий в Женевское озеро, Швейцария (F, 1)	Репродуктивный успех самцов (масса икринок и количество икринок в гнезде), окраска глаз самцов	Направленная асимметрия отсутствовала. ФА самца была тем ниже, чем больше икринок было в его гнезде и чем крупнее они были. ФА была ниже у самцов с более интенсивной окраской глаз.	Доля ОИ составила 2,7% от ФА
20.	Moodie et al., 2007 (*C. inconstans*)	Количество лучей в грудном плавнике (1)	Небольшое озеро в южной Манитобе, Канада (F, 1)	Кормовое поведение (среднее количество личинок хирономид в кишечнике, средние значения $\delta^{15}N$, средние значения δ13C)	Крупные самцы (но не мелкие самцы или самки) с более высокой ФА потребляют больше планктона.	ОИ принимается равным нулю.
21.	Reimchen et al., 2008	Количество боковых пластин (1)	Озеро Дриззл, архипелаг Хайда Гвайи, Канада (F, 1).	Концентрация различных изотопов азота и углерода в тканях	Нет связи между ФА и концентрацией различных изотопов азота и углерода.	Нет данных. Вероятно, предполагается незначительной

Приложение G. Продолжение.

N	Ссылки	**Признаки, использованные для анализа ФА, и их количество (в скобках)**	**Географическое положение, тип жизненного цикла и количество выборок (в скобках).**	**Изучаемая переменная(ые)**	**Результаты**	**Оценка ошибки измерения (ОИ)**
22.	Reimchen and Bergstrom, 2009	Количество боковых пластин (1)	Озеро Дриззл, архипелаг Хайда Гвайи, Канада (F, 1)	Температура озера, ветер (состояние поверхности озера), хищничество	Тип асимметрии латеральных пластин (флуктуирующая или направленная) может зависеть от их положения. Отсутствие гетерогенности в ФА выборок, различающихся во временном или пространственном отношении.	Нет данных. Вероятно, предполагается незначительной
	23.	Loehr et al., 2012	Положение боковых пластин (1)	Балтийское море (M, 1)	Наследственность FA	Значительная наследуемость ряда боковых пластин.

Приложение G. Продолжение.

N	Ссылки	**Признаки, использованные для анализа ФА, и их количество (в скобках)**	**Географическое положение, тип жизненного цикла и количество выборок (в скобках).**	**Изучаемая переменная(ые)**	**Результаты**	**Оценка ошибки измерения (ОИ)**
24.	Van Dongen et al., 2009	Длина брюшных колючек, диаметр глаза, количество лучей грудного плавника, жаберные крылья, количество и расположение боковых пластин с правой и левой стороны) (7)	Бельгия и Нидерланды (M и F, 24)	Генетическая изменчивость, направленный отбор	Боковые костные пластины, длина брюшных колючек, передние жаберные тычинки и размер глаз эволюционировали в ответ на режимы отбора во время колонизации. ФА этих признаков систематически не увеличивалась. Эти признаки показали слабую, но значительно более сильную отрицательную связь между ФА и селективно нейтральной генетической изменчивостью на популяционном уровне по сравнению с признаками, которые не показали ответа на колонизацию. Различные признаки отличались по своей реакции.	ОИ оценивался как доля от ФА. ОИ была очень низкой для всех признаков, кроме диаметра глаза (более чем 50% от наблюдаемой ФА).

Приложение G. Продолжение.

N	Ссылки	**Признаки, использованные для анализа ФА, и их количество (в скобках)**	**Географическое положение, тип жизненного цикла и количество выборок (в скобках).**	**Изучаемая переменная(ые)**	**Результаты**	**Оценка ошибки измерения (ОИ)**
25.	Trokovic et al., 2012 (*P. pungitius*)	Количество латеральных пластинок, количество нейромастов/нейромастовых пор в структурах латеральной линии: дорсальной, головной, инфраорбитальной, мандибулярной, мандибулярной преоперкулярной нижний, нижнечелюстной преоперкулярный верхний, носовой, глазной, посторбитальный, преоперкулярный, преоперкулярный канал и супраорбитальный канал (12). Используется композитный индекс ФА.	СЗ Европа (Швеция, Финляндия, Россия) (М,4 и Ф,4)	Морская среда обитания по сравнению с прудовой, уровень гетерозиготности	Прудовые рыбы имеют более высокую ФА. Нет корреляции между ФА и гетерозиготностью	Предполагается низкая ОИ меристических признаков
26.	Lescak et al., 2013	Длина переднего отростка, восходящего отростка и брюшных колючек тазового позвоночника, тазово-дорсальное расстояние, количество латеральных пластин (5)	Озеро Уоллес, Аляска (F, 1)	Длина брюшных колючек, длина тела, масса и состояние (масса на единицу длины тела)	ФА передних отростков и восходящих ветвей увеличивалась с увеличением тазового пояса.	Прямой оценки нет. Чтобы избежать потенциального влияния ОИ на результаты, все измерения проводились в случайном порядке одним человеком.

Приложение G. Продолжение.

N	Ссылки	Признаки, использованные для анализа ФА, и их количество (в скобках)	Географическое положение, тип жизненного цикла и количество выборок (в скобках).	Изучаемая переменная(ые)	Результаты	Оценка ошибки измерения (ОИ)
27.	Loehr et al., 2013	Положение боковых пластин (1)	Англия, Финляндия, Норвегия, Швеция, Дания, Босния, Фарерские острова, Германия, Литва, Россия (озера, реки, морские среды обитания) (F, M, 28)	Условия окружающей среды и среднее количество боковых пластин	ФА варьировала в зависимости от типа среды обитания и морфологии пластин, которые невозможно разделить.	Повторное измерение подвыборки. ОИ составляла около 20% наблюдаемой FA.
28.	Kenney and von Hippel, 2014	Количество боковых пластин, лучей грудного плавника, диаметр глаза, ширина оперкулюма, ширина грудного плавника, длина брюшных колючек (7)	Алеутский архипелаг, Аляска (F, 6)	Химическое загрязнение	Не обнаружено связи между ФА и загрязнением. Нет формального теста на согласованность ФА по признакам среди популяций.	Повторные измерения подвыборки. Корреляция Пирсона между двумя последовательными измерениями была значимой.