

## ТРОФИЧЕСКАЯ СПЕЦИАЛИЗАЦИЯ СИМПАТРИЧЕСКИХ ФОРМ МАЛЬМЫ *SALVELINUS MALMA* (SALMONIDAE) ОЗЕРА АЗАБАЧЬЕ, КАМЧАТКА

© 2022 г. О. Ю. Бусарова\*

Дальневосточный государственный технический рыбохозяйственный  
университет – Дальрыбвтуз, Владивосток, Россия

\*E-mail: olesyabusarova@mail.ru

Поступила в редакцию 22.11.2021 г.

После доработки 21.01.2022 г.

Принята к публикации 21.01.2022 г.

Симпатрический комплекс северной мальмы *Salvelinus malma* в бассейне оз. Азабачье представлен четырьмя формами, имеющими узкую трофическую специализацию, длительную во времени. Озёрно-речные хищники питаются преимущественно трёхиглой колюшкой *Gasterosteus aculeatus*; озёрно-речные бентофаги дифференцируются на две трофические группы, одна из которых (группа G) питается амфиподами, другая (группа А) потребляет моллюсков (Mollusca) и личинок ручейников (Trichoptera); ручьевые гольцы питаются амфибиотическими насекомыми (Insecta). Длительная пищевая сегрегация форм мальмы подтверждается различиями в заражённости паразитами и в соотношении стабильных изотопов  $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$  и  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$  в мышцах. Паразиты-индикаторы озёрно-речных хищников – *Eubothrium salvelini* и *Dibothriocephalus* spp., озёрно-речных бентофагов группы G – *Cystidicola farionis* и *Crepidostomum metoecus*, группы А – *Diplostomum* spp., ручьевых гольцов – *Salmonema ephemerdarum* и *Cucullanus truttae*. Для хищников и бентофагов группы G характерны высокие значения соотношения  $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$  в мышцах, для бентофагов группы А – высокое значение  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ , для ручьевых гольцов – низкие значения  $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$  и  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ . Озёрно-речные хищники и бентофаги обитают совместно и распространены по всему озеру и озёрной протоке, ручьевые гольцы населяют притоки. Симпатрический комплекс *S. malma* бассейна оз. Азабачье является вторым по разнообразию после комплекса гольцов оз. Кроноцкое.

**Ключевые слова:** северная мальма *Salvelinus malma*, трофический полиморфизм, экологические ниши, питание, паразиты, стабильные изотопы, Восточная Камчатка.

DOI: 10.31857/S0042875222040051

В основе симпатрической дивергенции животных, в частности рыб, лежит трофическая специализация (Rüber, Adams, 2001; Litsios et al., 2012; Price et al., 2012) на фоне развития репродуктивной изоляции (Dieckmann, Doebeli, 1999; Funk et al., 2006). Адаптация к питанию определенным видом пищи приводит к появлению морфологических, физиологических и поведенческих различий (Sturmbauer et al., 1992; Snorrason et al., 1994; Hooker et al., 2016).

Для изучения механизмов экологической дивергенции в качестве модельной группы традиционно используют гольцов рода *Salvelinus* (Knudsen et al., 2016). Гольцы характеризуются высоким уровнем полиморфизма и способностью к образованию симпатрических форм, различающихся по питанию, морфологии, темпам роста, занимаемым биотопам, местам и срокам нереста (Савваитова, 1989; Jonsson, Jonsson, 2001; Klemetsen, 2010; Trout and Char..., 2019).

Полуостров Камчатка является одним из “центров” разнообразия рода *Salvelinus*. Здесь обитают три вида гольцов – северная мальма *S. malma*, кунджа *S. leucomaenis* и голец Таранца *S. taranetzi* (Есин, Маркевич, 2017). Северная мальма преобладает среди гольцов на Камчатке, она распространена повсеместно и реализует полный спектр жизненных стратегий, характерных для семейства Salmonidae: от типично проходной до оседлой ручьевой (Есин, Маркевич, 2017). В озёрах Кроноцкое, Азабачье, Курильское и Ангре мальма образовала симпатрические комплексы, состоящие из нескольких форм. Симпатрический комплекс мальмы оз. Кроноцкое включает хищную, всеядную и бентосоядную формы из верхних горизонтов и профундальные бентосоядную и всеядную формы (Markevich et al., 2018), при этом литоральный бентофаг дифференцируется на две группы по типу питания (Бусарова и др., 2017б) и на три группы по морфологии головы (Маркевич и др., 2017). Комплекс мальмы оз. Ку-

рильское включает проходную форму и две озёрные формы, обитающие на разных глубинах (Есин, Маркевич, 2017). В оз. Ангре мальма представлена планктоноядной и бентосоядной формами, которые различаются сроками и местами нереста (Есин и др., 2019).

Структура симпатрического комплекса гольцов бассейна оз. Азабачье и таксономический статус форм являются предметом научной дискуссии в течение нескольких десятилетий. По мнению Савваитовой (1989), гольцы бассейна оз. Азабачье представлены внутривидовыми формами *S. alpinus* (syn. *S. malma*): озёрно-речные гольцы по питанию дифференцируются на две формы – хищников и бентофагов, верхнее течение притоков озера населяет третья форма – ручьевого голец. Альтернативный взгляд на гольцов бассейна оз. Азабачье сформировался к концу 1970-х гг. По комплексу морфологических и краниологических признаков и особенностям экологии хищные гольцы из нижнего течения р. Камчатка (в том числе оз. Азабачье) и из оз. Кроноцкое были выделены в самостоятельный вид – белый голец *S. albus* Glubokovsky, 1977 (Глубоковский, 1977). В дальнейших работах гольцов бассейна оз. Азабачье, питающихся рыбой, называли белым гольцом *S. albus*, а гольцов, питающихся бентосом, – мальмой *S. malma* (Буторина, 1980; Черешнев и др., 2002; Салменкова и др., 2009; Есин, Маркевич, 2017). Для белого гольца оз. Азабачье, помимо озёрно-речного, указывали проходной и полупроходной экотипы (Глубоковский, 1977; Буторина, 1980; Есин, Маркевич, 2017). Из-за отсутствия географического барьера между оз. Азабачье и р. Камчатка в бассейне озера встречаются проходная мальма и “каменный” голец (Бугаев, Кириченко, 2008).

Таким образом, альтернативные взгляды на название и таксономию гольцов, использование разных признаков для дифференциации форм, возможность присутствия рыб с разной степенью анадромии не позволяют получить чёткое представление о структуре симпатрического комплекса гольцов бассейна оз. Азабачье. Между тем этот комплекс, представленный как минимум тремя формами, является одним из наиболее разнообразных для *S. malma*.

Цель работы – оценить современное разнообразие симпатрического комплекса мальмы бассейна оз. Азабачье и выяснить трофическую специализацию обнаруженных экологических форм.

Для выделения трофически однородных групп рыб и оценки их длительной пищевой специализации наиболее эффективна комбинация нескольких методов, отражающих питание рыб за разные временные отрезки: анализ содержимого желудков, состава паразитов в теле и соотношения стабильных изотопов азота  $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$  и углерода  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$  в мышечной ткани (Knudsen et al., 2011).

Содержимое желудков рыб характеризует их питание в течение последних нескольких часов, состав паразитов косвенно отражает питание рыб в период от нескольких месяцев до нескольких лет в зависимости от путей попадания паразитов в рыбу и срока их жизни в ней (Frandsen et al., 1989; Curtis et al., 1995; Knudsen et al., 2004), состав стабильных изотопов азота и углерода в мышцах рыб отражает изотопный состав потребляемой ими пищи в весенне-летний период (Perga, Gerdeaux, 2005; Eloranta et al., 2010).

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Озеро Азабачье ( $56^{\circ}14'$  с.ш.  $161^{\circ}79'$  в.д.) является третьим по величине пресным водоёмом п-ва Камчатка, располагается в 40 км от устья р. Камчатка (Бугаев, Кириченко, 2008). В озеро впадает 15 притоков (самый крупный из которых – р. Бушуйка) и вытекает р. Азабачья, являющаяся правым притоком р. Камчатка (рис. 1). Площадь озера составляет  $56.5 \text{ км}^2$ , длина – 13 км, ширина – 7.7 км, максимальная глубина – 36.8 м, средняя – 18.2 м. Озеро имеет высокую трофность, дно открыто мощными илами, литораль каменисто-галечная с примесью песка, в ихтиофауне насчитывают 15 видов (Бугаев, Кириченко, 2008).

Сбор материала проводили в июле 2017 и в августе 2021 г. Озёрно-речных гольцов ловили жаберными сетями (30 м) с размером ячеи 25–35 мм по всей акватории оз. Азабачье и в р. Азабачья в 6 км от её устья. Ручьевых гольцов ловили сачком в притоках оз. Азабачье – руч. Сновидовский, руч. Первый Дьяконовский, р. Пономарка. Гольцов из озера и р. Азабачья анализировали в течение нескольких часов после поимки. Ручьевых гольцов фиксировали 4%-ным формалином и изучали в лаборатории.

У каждой рыбы (277 экз.) определяли пол, измеряли длину по Смитту ( $FL$ ) и массу тела. У рыб, пойманных в 2021 г. (по 30 экз. каждой формы), дополнительно определяли стадию зрелости гонад (Мурза, Христофоров, 1991). Особенности питания, заражённость паразитами и изотопный состав в мышцах изучали у рыб, отловленных в 2017 г.

Анализ питания 105 гольцов проводили по содержанию их желудков, подсчитывая число жертв разных групп. Пищевые объекты определяли с использованием стереомикроскопа МБС-10 ( $\times 12$ – $20$ ) и дифференцировали на следующие группы: моллюски (*Valvata (Cincinna)* sp., *Lymnaea* sp., Sphaeriidae gen. sp.), амфиподы (*Monoporeia affinis*, Mysida), насекомые Insecta (личинки и куколки хиромонид (Chironomidae), личинки ручейников (Trichoptera), подёнок (Ephemeroptera), чешуекрылых (Lepidoptera), имаго амфибиотических насекомых), рыбы (*Gasterosteus aculeatus*, *Hypomesus olidus*), икра нерки *Oncorhynchus nerka* (Череш-

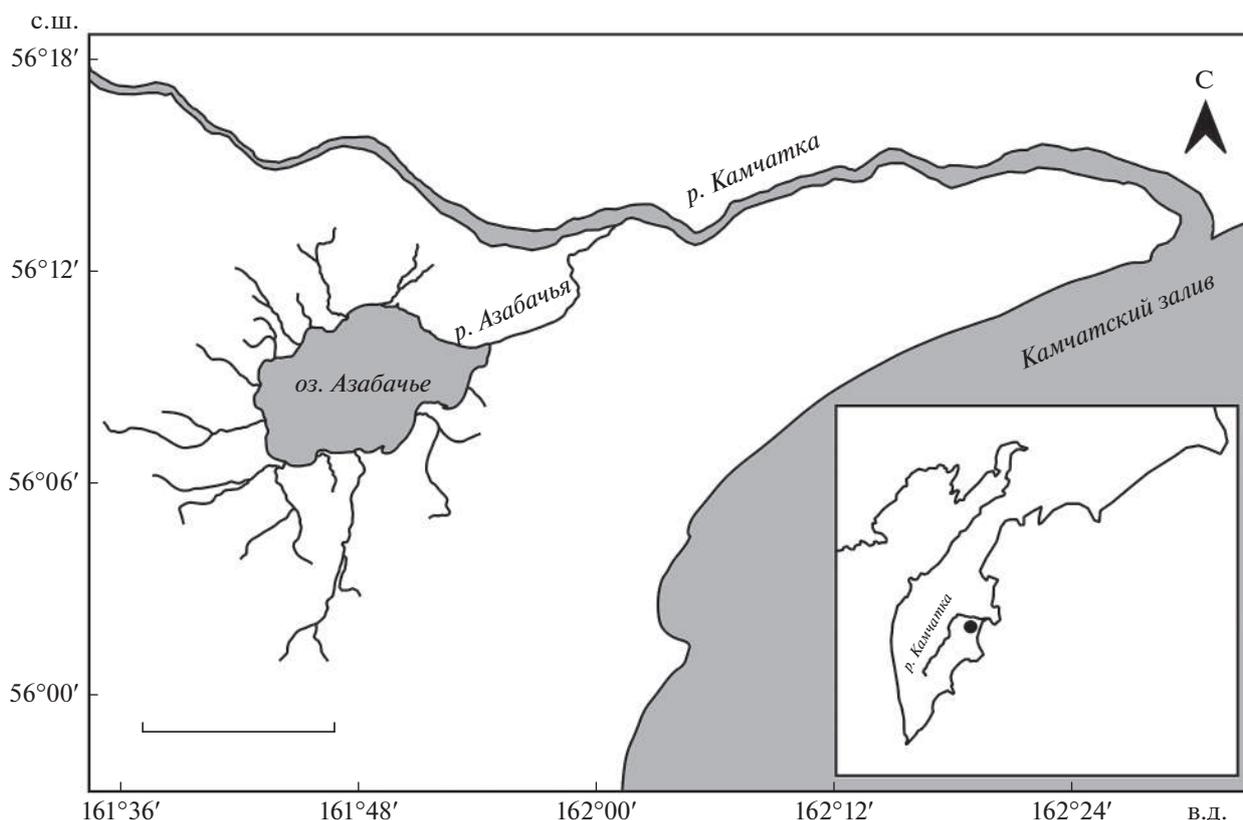


Рис. 1. Карта-схема бассейна оз. Азабачье (●). Масштаб: 10 км.

нев и др., 2001; Чертопруд М., Чертопруд Е., 2010). Для каждого пищевого объекта рассчитывали частоту встречаемости (отношение числа рыб с данным видом пищи к числу рыб в выборке, %) и среднее число пищевых объектов каждой группы, приходящееся на одну рыбу в выборке ( $n$ , экз.). Общность пищевых ниш оценивали с применением индекса Мориситы в модификации Хорна (Horn, 1966), долю групп в питании определяли по числу жертв.

Паразитологический анализ 105 гольцов проводили методом неполного паразитологического вскрытия, рыб обследовали на наличие гельминтов в кишечнике, плавательном пузыре, мочеточниках, глазах, полости тела и стенках желудка (Быховская-Павловская, 1985). Гельминтов родов *Dibothriocephalus* (ранее *Diphyllobothrium*) и *Diplostomum* до вида не определяли и указывали как *Dibothriocephalus* spp. и *Diplostomum* spp. Видовую принадлежность паразитов устанавливали по “Определителю ...” (1987). Для каждого вида паразитов у каждой формы гольцов рассчитали распространенность (Prevalence, %) – отношение числа хозяев, зараженных паразитом, к числу всех исследованных хозяев и численность (Abundance, экз.) – число особей паразита, приходящееся на одну рыбу в выборке (Bush et al., 1997).

Анализ соотношения стабильных изотопов  $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$  и  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$  в мышечной ткани гольцов (по 5 экз. каждой группы) проводили масс-спектрометрическим методом (Peterson, Fry, 1987) с использованием масс-спектрометра MAT 253 (“Thermo Finnigan”, Германия), соединённого с элементным анализатором Flash EA 1112 (“Thermo Finnigan”, Германия) в Центре коллективного пользования Дальневосточного геологического института ДВО РАН (г. Владивосток). Изотопный состав азота и углерода выражали в тысячных долях отклонения ( $\delta$ , ‰) от международного стандарта (атмосферный воздух и “венский” эквивалент белемнита PeeDee). Нормализацию на жирность мышечной ткани не проводили.

Для оценки статистической достоверности различий между формами гольцов в питании, зараженности паразитами и изотопном составе применяли попарный непараметрический критерий Манна–Уитни ( $U$ -test) после подтверждения наличия различий с помощью теста Краскела–Уоллиса ( $H$ -test) (Conover, 1999). Математическую обработку данных проводили в программе StatSoft Statistica v.13 (Боровиков, 2003).

**Таблица 1.** Биологические характеристики симпатрических форм *Salvelinus malma* бассейна оз. Азабачье

Показатель	Озёрно-речные хищники ( $n = 192$ )	Озёрно-речные бентофаги		Ручьевые гольцы ( $n = 30$ )	$H_{277}$	$p$
		группа А ( $n = 30$ )	группа G ( $n = 25$ )			
$FL$ , см	$31.8 \pm 0.42$ 18.5–51.5	$30.2 \pm 0.42$ 25.5–32.5	$30.1 \pm 0.67$ 25.2–36.0	$13.2 \pm 0.29$ 9.5–15.8	82.10	<0.001
Масса, г	$351.5 \pm 15.71$ 99.0–1522.0	$266.9 \pm 13.22$ 156.0–425.0	$220.8 \pm 18.21$ 157.0–445.0	$24.3 \pm 1.54$ 8.5–41.7	85.95	<0.001
Соотношение полов ( $\varphi : \sigma$ )	1.1 : 1.0	1.5 : 1.0	1.5 : 1.0	1.0 : 1.0		

**Примечание.** Над чертой – среднее значение и его ошибка, под чертой – пределы варьирования показателя. Здесь и в табл. 2, 3:  $H$  – значения теста Краскела–Уоллиса,  $p$  – уровень значимости различий ( $H$ -tests),  $n$  – число рыб, экз.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

**Обозначение форм гольцов.** Группировки гольцов обозначены названиями, предложенными Савваитовой (1989): озёрно-речные хищники, озёрно-речные бентофаги и ручьевые гольцы. Озёрно-речные хищники рассмотрены тождественными (синонимичными) белому гольцу *S. albus*. При обозначении трофических групп озёрно-речных бентофагов (*S. malma*) для гольцов, питающихся подвижными амфиподами, использовано название группы G; для гольцов, питающихся малоподвижным бентосом (моллюсками и личинками ручейников) – группа А. Ранее аналогично были обозначены трофические группы гольцов-бентофагов из озёр Кроноцкое и Дальнее на Камчатке (Бусарова и др., 2017а, 2017б; Markevich et al., 2021). Ручьевыми гольцами названа тугорослая форма мальмы, которая населяет притоки оз. Азабачье (Савваитова, Романов, 1969).

**Идентификация форм гольцов.** Озёрно-речные хищники и бентофаги встречались совместно в уловах из оз. Азабачье и р. Азабачья. По внешним морфологическим признакам озёрно-речные хищники и бентофаги одинакового размера визуально не различались. Хищные гольцы  $FL > 40$  см хорошо отличались от бентофагов мощным телом серого цвета, крупной головой, массивными челюстями. Бентофаги  $FL > 32$  см в уловах отсутствовали.

Озёрно-речных хищников и бентофагов одной размерной группы различали по трём показателям: содержанию желудков, заражённости паразитами и наличию/отсутствию спаек внутренних органов. Хищники питались рыбой (преимущественно трёхиглой колюшкой *Gasterosteus aculeatus*) и разнообразным бентосом, были инвазированы *Eubothrium salvelini* (цестоды в кишечнике), *Dibothriocephalus* spp. (плероцеркоиды цестод в стенке желудка), *Philonema oncorhynchi* и *Anisakis simplex* s. lato (нематоды в полости тела). Внутренние органы хищников были сращены фиброзной тканью и трудноразличимы. Озёрно-речных бентофагов дифференцировали на две трофические

группы. Бентофаги группы G питались амфиподами, были заражены *Cystidicola farionis* (нематоды в плавательном пузыре) и трематодами рода *Crepidostomum* (в кишечнике). Бентофаги группы А питались моллюсками и личинками ручейников, были сильнее заражены *Diplostomum* spp. (трематоды в глазах) и почти не содержали крупных гельминтов. Внутренние органы бентофагов были хорошо различимыми и не были сращены между собой.

Ручьевые гольцы были отловлены в верхнем течении притоков озера, в том числе в ручьях Первый Дьяконовский и Сновидовский, нижнее течение которых пересыхает с середины лета и до весны. Озёрно-речные формы гольцов в верхнем течении притоков не встречаются (Савваитова, Романов, 1969). Ручьевые гольцы имели малые размеры тела ( $FL 13.2 \pm 0.29$  см), питались личинками амфибиотических насекомых и были заражены *Salmonema ephemeridarum* (нематоды в желудке) и *Cucullanus truttiae* (нематоды в кишечнике), внутренние органы были хорошо различимы.

Озёрно-речные хищники, бентофаги (группы А и G) и ручьевые гольцы различались по биологическим показателям, содержанию желудков, заражённости паразитами, соотношению стабильных изотопов  $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$  и  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$  в мышечной ткани (табл. 1–3, рис. 2).

**Биологические характеристики.** Хищники имели самую большую среднюю  $FL$  (31.8 см) и массу (351.5 г) тела, ручьевые гольцы – самую малую  $FL$  (13.2 см) и массу (24.3 г) тела (табл. 1). Ручьевые гольцы статистически отличались от озёрно-речных форм по длине и массе тела ( $U$ -tests,  $p \leq 0.01$ ). Хищники и бентофаги группы G различались по массе тела ( $U$ -test,  $p \leq 0.05$ ).

В середине августа озёрно-речные бентофаги (группы А и G) имели гонады IV–V, озёрно-речные хищники – III, ручьевые гольцы – II стадии зрелости. Соотношение полов у хищников и ручьевых гольцов было сходным и число самок было равным числу самцов или немного превышало его: у бентофагов самок было в 1.5 раза больше, чем

Таблица 2. Питание симпатрических форм *Salvelinus malma* бассейна оз. Азабачье (июль 2017 г.)

Пищевой компонент	Озёрно-речные	Озёрно-речные бентофаги		Ручьевые гольцы (n = 30)	$H_{105}$	$p$
	хищники (n = 30)	группа А (n = 30)	группа G (n = 15)			
Mollusca						
1. <i>Lymnaea</i> sp.	0	$\frac{76.9}{12.3}$	$\frac{9.1}{0.1}$	0	56.74	<0.001
2. <i>Valvata (Cincinna)</i> sp.	0	$\frac{61.5}{15.2}$	0	0	46.33	<0.001
3. Sphaeriidae gen. sp.	0	$\frac{15.4}{0.1}$	$\frac{9.1}{0.1}$	0	7.90	0.050
Amphipoda						
4. <i>Monoporeia affinis</i>	$\frac{3.3}{0.5}$	$\frac{7.7}{0.1}$	$\frac{90.9}{6.4}$	0	47.91	<0.001
5. Mysida	0	0	$\frac{18.2}{3.2}$	0	12.12	0.007
Insecta						
6. Chironomidae (куколки)	$\frac{33.3}{1.2}$	$\frac{7.7}{0.7}$	$\frac{45.5}{2.1}$	$\frac{36.7}{1.5}$	7.18	0.070
7. Chironomidae (личинки)	$\frac{6.7}{0.3}$	$\frac{7.7}{0.2}$	$\frac{36.4}{1.1}$	$\frac{80.0}{10.6}$	50.68	<0.001
8. Trichoptera (личинки)	0	$\frac{38.5}{5.1}$	0	0	22.28	<0.001
9. Ephemeroptera (личинки)	0	0	0	$\frac{40.0}{0.6}$	33.42	<0.001
10. Lepidoptera (личинки)	0	0	0	$\frac{60.0}{2.6}$	53.18	<0.001
11. Имаго амфибиотических насекомых	$\frac{10.0}{0.6}$	0	$\frac{9.1}{0.8}$	$\frac{93.3}{5.7}$	72.15	<0.001
Pisces						
12. <i>Gasterosteus aculeatus</i>	$\frac{83.3}{1.9}$	0	0	0	79.57	<0.001
13. <i>Hypomesus olidus</i>	$\frac{6.6}{0.2}$	0	0	0	5.05	0.170
14. <i>Oncorhynchus nerka</i> (икра)	$\frac{6.6}{0.3}$	$\frac{7.7}{0.2}$	0	0	3.09	0.380

**Примечание.** Над чертой – встречаемость пищевого объекта в желудках рыб, %; под чертой – средняя численность пищевых объектов, приходящихся на одну рыбу в выборке, экз.

самцов. В августе бентофаги концентрировались у устья р. Лотная в северо-западной части озера; хищники скопления не образовывали.

**Питание.** У гольцов бассейна оз. Азабачье в июле в пищевом комке обнаружено 14 групп пищевых объектов (табл. 2). Гольцы разных форм различались между собой ( $H$ -tests,  $p \leq 0.01$ ) по содержанию в желудках 10 групп пищевых объектов (табл. 2). У 13.3% бентофагов группы А, 20% бентофагов группы G и 10% хищников отмечены пустые

желудки. Ручьевые гольцы активно питались, среди них не встречались особи с пустыми желудками.

Хищники отличались от всех форм гольцов ( $U$ -test,  $p \leq 0.01$ ) наличием рыб (*G. aculeatus* и *H. olidus*) в желудках. Бентофаги группы А отличались от других форм ( $U$ -tests,  $p \leq 0.01$ ) наличием в желудках *Valvata (Cincinna)* sp. и личинок ручейников, от хищников и ручьевых гольцов – наличием *Lymnaea* sp. ( $U$ -tests,  $p \leq 0.01$ ) и Sphaeriidae gen. sp. ( $U$ -tests,  $p \leq 0.05$ ). Бентофаги группы G отличались от других форм наличием Mysida ( $U$ -tests,  $p \leq 0.05$ ) и

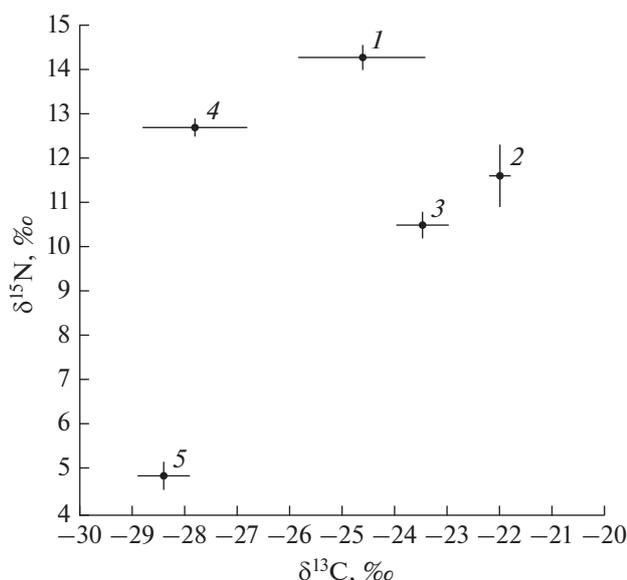
Таблица 3. Паразиты симпатрических форм *Salvelinus taima* бассейна оз. Азабачье

Промежуточные хозяева, через которых паразит попадает в рыбу. Паразит.	Локализация	Озёрно-речные хищники (n = 30)	Озёрно-речные бентофаги		Ручьевые голцы (n = 30)	$H_{105}$	p
			группа А (n = 30)	группа G (n = 15)			
Моллюски							
1. <i>Diplostomum</i> spp.	Внутренняя среда глаз	$\frac{80.0}{8.3}$	$\frac{100.0}{18.8}$	$\frac{33.3}{2.4}$	$\frac{36.7}{15.5}$	40.81	<0.001
2. <i>Ichthyocotylurus erraticus</i>	Поверхность сердца	0	$\frac{10.0}{0.3}$	0	0	7.65	0.054
3. <i>Phyllodistomum umblaе</i>	Мочеточники	$\frac{6.7}{0.1}$	$\frac{6.7}{4.3}$	0	0	5.05	0.168
Амфиподы							
4. <i>Crepidostomum metoecus</i>	Кишечник	$\frac{6.7}{0.1}$	0	$\frac{100.0}{98.6}$	0	103.18	<0.001
5. <i>Syathosephalus truncatus</i>	Пилорические придатки	0	0	$\frac{13.3}{0.1}$	0	12.12	0.007
6. <i>Cystidicola farionis</i>	Плавательный пузырь	$\frac{56.7}{8.0}$	$\frac{23.3}{0.4}$	$\frac{100.0}{94.3}$	$\frac{13.3}{0.4}$	59.88	<0.001
7. <i>Echinorhynchus salmonis</i>	Кишечник	$\frac{6.7}{0.1}$	0	0	$\frac{6.7}{0.1}$	5.05	0.168
Амфиподы/личинки подёнок							
8. <i>Crepidostomum farionis</i>	То же	$\frac{30.0}{1.0}$	$\frac{26.7}{0.6}$	$\frac{100.0}{51.9}$	$\frac{6.7}{0.2}$	53.87	<0.001
Личинки подёнок							
9. <i>Salmoneta erhemeridarum</i>	Желудок	0	0	0	$\frac{43.3}{2.9}$	36.54	<0.001

Таблица 3. Окончание

Промежуточные хозяева, через которых паразит попадает в рыбу. Паразит.	Локализация	Озёрно-речные хищники (n = 30)	Озёрно-речные бентофаги		Ручьевые гольцы (n = 30)	H <sub>105</sub>	p
			группа А (n = 30)	группа G (n = 15)			
Планктонные ракообразные							
10. <i>Eubothrium salvelini</i>	Кишечник	$\frac{93.3}{24.6}$	$\frac{10.0}{0.2}$	$\frac{13.3}{0.1}$	$\frac{6.7}{1.0}$	74.29	<0.001
11. <i>Dibothriosephalus</i> spp.	Поверхность желудка	$\frac{60.0}{3.7}$	0	0	0	49.72	<0.001
12. <i>Proteocephalus longicollis</i>	Кишечник	$\frac{13.3}{0.3}$	$\frac{10.0}{0.3}$	0	$\frac{10.0}{0.2}$	1.63	0.654
13. <i>Philometeta oporhynchii</i>	Полость тела	$\frac{43.3}{2.6}$	$\frac{3.3}{0.1}$	0	0	49.17	<0.001
14. <i>Neoechinorhynchus salmonis</i>	Кишечник	$\frac{40.0}{2.6}$	0	0	$\frac{6.7}{0.1}$	15.08	0.013
Личинки миног/возможно прямое развитие							
15. <i>Cuscutanus truttae</i>	Кишечник	$\frac{36.7}{2.6}$	$\frac{10.0}{0.2}$	$\frac{53.3}{1.1}$	$\frac{63.3}{2.8}$	23.61	<0.001
Морские беспозвоночные							
16. <i>Anisakis simplex</i> s. lato	Полость тела, мышцы	$\frac{56.7}{3.6}$	$\frac{10.0}{0.2}$	$\frac{13.3}{0.2}$	$\frac{6.7}{0.1}$	31.81	<0.001
17. <i>Pelichnibothrium speciosum</i>	Кишечник	$\frac{20.0}{0.6}$	0	0	0	15.75	0.013
18. <i>Brachyphallus crenatus</i>	Желудок	$\frac{13.3}{0.2}$	0	0	0	18.55	0.003

**Примечание.** Над чертой – распространённость паразита, %; под чертой – число особей паразита, приходящиеся на одну рыбу в выборке, экз.



**Рис. 2.** Соотношение стабильных изотопов азота  $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$  и углерода  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$  в мышечной ткани гольцов *Salvelinus malma* бассейна оз. Азабачье: 1 – озёрно-речные хищники  $FL > 40$  см, 2 – озёрно-речные хищники  $FL < 30$  см, 3 – озёрно-речные бентофаги группы А, 4 – озёрно-речные бентофаги группы Г, 5 – ручьевые гольцы; (●) – средние значения, (–) и (|) – ошибки среднего.

большим числом *M. affinis* ( $U$ -tests,  $p \leq 0.01$ ) в желудках. Ручьевые гольцы отличались от других форм наличием в желудках личинок чешуекрылых ( $U$ -tests,  $p \leq 0.01$ ) и подёнок ( $U$ -tests,  $p \leq 0.05$ ), многочисленных личинок хирономид ( $U$ -tests,  $p \leq 0.01$ ), а также большим числом имаго амфибиотических насекомых ( $U$ -tests,  $p \leq 0.01$ ).

Пищевые ниши гольцов не перекрываются. Индекс Мориситы имел максимальное значение в паре хищники–ручьевые гольцы (0.24), минимальные значения – в парах группа А–группа Г (0.02) и группа А–ручьевые гольцы (0.02). Биологическая значимость индекса составляет 0.6 (Horn, 1966).

Характер питания озёрно-речных бентофагов (группы А и Г) и ручьевых гольцов не различался у рыб разных размеров. Питание озёрно-речных хищников разного размера различалось: у рыб  $FL < 25$ –30 см в желудках преобладал разнообразный бентос, встречалась молодь *G. aculeatus*; большинство особей  $FL > 30$  см питались почти исключительно рыбой.

**Паразиты.** У гольцов бассейна оз. Азабачье отмечено 18 видов паразитов (табл. 3). Наиболее богатая по числу видов фауна паразитов была у хищного гольца (15 видов или 83.8% отмеченных), наиболее бедная – у группы Г (8 видов, 44.4%), группа А и ручьевые гольцы имели по 10 видов (55.6%) (табл. 3).

Озёрно-речные хищники, бентофаги (А и Г) и ручьевые гольцы различались по числу особей паразитов 12 видов на уровне  $p \leq 0.01$  ( $H$ -tests) и двух видов на уровне  $p \leq 0.05$  ( $H$ -tests) (табл. 3). Хищники отличались от других форм гольцов наличием *Dibothriocephalus* spp. ( $U$ -tests,  $p \leq 0.01$ ) и большим числом *P. oncorhynchi* и *E. salvelini* ( $U$ -tests,  $p \leq 0.01$ ) и *Neoechinorhynchus salmonis* ( $U$ -test,  $p \leq 0.05$ ). Бентофаги группы А содержали большее число *Diplostomum* spp. ( $U$ -tests,  $p \leq 0.01$ ). Бентофаги группы Г отличались наличием *Syathocephalus truncatus* ( $U$ -tests,  $p \leq 0.05$ ) и большим числом *Crepidostomum farionis*, *C. metoecus* и *Sy. farionis* ( $U$ -tests,  $p \leq 0.01$ ). Ручьевые гольцы характеризовались наличием *S. ephemeredarum* ( $U$ -tests,  $p \leq 0.01$ ) и большим числом *C. truttae* ( $U$ -tests,  $p \leq 0.01$ ). Формы гольцов различались по общей численности всех видов паразитов ( $H$ -tests,  $p \leq 0.01$ ): самая высокая численность отмечена у бентофагов группы Г (248.7 экз/рыбу), самая низкая – у ручьевых гольцов (23.3).

**Стабильные изотопы.** Все формы гольцов бассейна оз. Азабачье различались между собой по изотопному составу азота и углерода в мышцах ( $H$ -tests,  $p \leq 0.01$ ) (рис. 2). Самое высокое значение  $\delta^{15}\text{N}$  в мышцах имели крупные хищные гольцы, самое низкое – ручьевые гольцы ( $U$ -test,  $p \leq 0.05$ ). Высокое значение  $\delta^{13}\text{C}$  в мышцах было характерно для мелких хищников, низкое – для бентофагов группы Г и ручьевых гольцов. Хищные гольцы  $FL < 30$  см и  $> 40$  см различались между собой по изотопному составу азота ( $U$ -test,  $p \leq 0.05$ ). От всех форм по соотношениям  $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$  и  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$  отличались ручьевые гольцы ( $U$ -test,  $p \leq 0.05$ ). По соотношениям  $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$  и  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$  различия не были достоверными между бентофагами группы А и крупными хищниками, а также между бентофагами группы Г и мелкими хищниками. Диапазоны значений  $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$  и  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$  частично перекрывались между мелкими хищниками и бентофагами группы А. Диапазон значений  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$  частично перекрывался между крупными хищниками и бентофагами группы Г.

## ОБСУЖДЕНИЕ

По полученным данным, симпатрический комплекс мальмы бассейна оз. Азабачье представлен четырьмя экологическими формами, различающимися по питанию, заражённости паразитами, соотношению стабильных изотопов азота и углерода в мышцах. Озёрно-речные хищники  $FL > 25$ –30 см питаются преимущественно трёхиглой колюшкой, до достижения этого размера – различным бентосом, в основном хирономидами. Озёрно-речные бентофаги дифференцируются на две трофические группы: группа А питается моллюсками и личинками ручейников, группа Г – амфиподами. Ручьевые гольцы потребляют амфибиотических насекомых в

притоках озера. Низкие значения индекса Мориситы свидетельствуют, что трофические ниши гольцов не перекрываются.

Специализация гольцов на питании определенным видом пищи подтверждается различиями их паразитофауны, так как высокая пищевая избирательность и постоянное потребление конкретного вида пищи приводят к аккумуляции ограниченного числа видов паразитов (Knudsen et al., 2004).

Для озёрно-речных хищников характерно заражение *Dibothriocephalus* spp., *E. salvelini*, *P. oncorhynchi* и *N. salmonis*. Хищники накапливают этих гельминтов, реинвазируются при питании мелкими рыбами, которые, в свою очередь, приобретают личинок гельминтов, потребляя планктон (Platzer, Adams, 1967; Smith, 1973; Knudsen, Klemetsen, 1994; Mikhailova, 2013). Срок жизни в рыбе *Dibothriocephalus* spp. составляет несколько лет (Knudsen, Klemetsen, 1994), *E. salvelini* — два года (Smith, 1973), *P. oncorhynchi* — до четырёх лет (Platzer, Adams, 1967), *N. salmonis* — менее года (Mikhailova, 2013). Высокий уровень инвазии хищных гольцов этими гельминтами говорит о том, что они долгое время питаются рыбой.

Паразитами-индикаторами озёрно-речных бентофагов группы А являются трематоды рода *Diplostomum*, заражающие рыб при контакте с моллюсками рода *Lymnaea* (Karvonen et al., 2006). Только у группы А отмечен *Ichthyocotylurus erraticus*, заражающий рыб при контакте с моллюсками *Valvata* (*Cincinnati*) (Olson, 1970). Метациркулярии *Diplostomum* spp. живут в рыбах не менее 5–6 лет и накапливаются у них в течение жизни (Marcogliese et al., 2001), *I. erraticus* — не менее 5 мес. и, возможно, несколько лет (Olson, 1970). Заражение группы А паразитами, попадающими в рыб через моллюсков и имеющими долгий срок жизни в рыбах, подтверждает их питание моллюсками у дна водоёма.

Для озёрно-речных бентофагов группы G характерна инвазия *Cy. farionis*, трематодами рода *Crepidostomum* и *C. truncatus*. Заражение рыб *Cy. farionis*, *C. metoecus* и *C. truncatus* происходит при питании амфиподами (Vik, 1958; Awachie, 1968; Black, Lankester, 1980). В качестве дополнительных хозяев *Cy. farionis* указываются подёнки (Crawford, 1943) и амфиподы (Awachie, 1968). Срок жизни в рыбе *Cy. farionis* составляет не менее двух лет (Black, Lankester, 1980), *C. truncatus* — от 20 сут до 4 мес. (Vik, 1958; Knudsen et al., 2004), трематод рода *Crepidostomum* — около года (Awachie, 1968). Сильное заражение группы G паразитами, для которых амфиподы являются промежуточными хозяевами, подтверждает их систематическое питание амфиподами.

Паразитами-индикаторами ручьевых гольцов являются *S. ephemeridarum* и *C. truttae*. Промежуточными хозяевами *S. ephemeridarum* выступают личинки подёнок (Moravec, 1994). Заражение рыб *S. ephemeridarum* происходит в проточных во-

доёмах, где концентрируются их промежуточные хозяева (Moravec, 1994). Развитие *C. truttae* может быть как прямым (Пугачев, 1984), так и с участием личинок миог (Moravec, 1994). Срок жизни в рыбах *S. ephemeridarum* составляет несколько лет (Moravec, 1994), *C. truttae* — не более года (Gibson, 1972).

Таким образом, состав паразитов симпатрических форм мальмы бассейна оз. Азабачье отражает долговременные различия в их питании. Хищники, питаясь рыбой, реинвазируются *Dibothriocephalus* spp., *E. salvelini* и *P. oncorhynchi*. Бентофаги группы А через моллюсков приобретают *Diplostomum* spp. и *I. erraticus*. Бентофаги группы G, питаясь амфиподами, заражаются *Cy. farionis*, *C. metoecus* и *C. truncatus*. Ручьевые гольцы, питаясь насекомыми в ручьях, инвазируются *S. ephemeridarum* и *C. truttae*. Судя по имеющимся данным, питание и заражённость паразитами разных форм мальмы не меняется с 1960-х гг. (Коновалов, 1971; Кохменко, 1970; Буторина, 1980).

У гольцов бассейна оз. Азабачье помимо пресноводных отмечены морские паразиты — *A. simplex* s. lato, *Pelichnibothrium speciosum* и *Brachyphallus crenatus*. Личинки *Anisakis* встречались у 56.7% хищников, 13.3% бентофагов и 6.7% ручьевых гольцов, только у хищников отмечены *P. speciosum* (20%) и *B. crenatus* (13.3%) (табл. 3). Гольцы оз. Азабачье, по видимому, заражаются морскими паразитами в озёрно-речной системе, не совершая морских миграций. Оз. Азабачье расположено в нижнем течении р. Камчатка, не изолировано и является нерестово-выростным водоёмом для крупных локальных стад проходных нерки, кижуча и трёхиглой колюшки (Бугаев, Кириченко, 2008). Морские паразиты, в том числе *A. simplex*, *P. speciosum* и *B. crenatus*, заносятся в пресные воды проходными рыбами (Ахмеров, 1955; Коновалов, 1971). Личинки *Anisakis* были найдены у всех форм гольцов. Известно, что *Anisakis* в пресных водах сохраняют инвазионную способность и заражают пресноводных рыб (Гаевская, 2005; Wootten, Smith, 1975), они живут в рыбах не менее двух лет и накапливаются в течение жизни (Køie, 2001). У хищных гольцов помимо *Anisakis* отмечены *P. speciosum* и *B. crenatus*. По всей видимости, хищники реинвазируются этими морскими паразитами при питании проходной колюшкой, поднимающейся в озеро на нерест. Мнение о том, что гольцы оз. Азабачье заражаются морскими паразитами без выхода в море подтверждает и то, что на фоне разнообразия и обилия у них пресноводных видов (15 видов с численностью до 98.8 экз.) морские паразиты редки и малочисленны (три вида численностью до 3.5 экз.). Об отсутствии морских миграций гольцов также свидетельствует обилие у них пресноводных гельминтов *P. umblae*, *Cr. farionis*, *C. metoecus*, *E. salvelini*, *P. longicollis*, *C. truncatus*, *E. salmonis* и *N. salmonis*, которые должны были бы погибнуть в случае миграции рыб-

хозяев в море (Коновалов, 1971; Куперман, 1980; Bailey et al., 1989). Но эти пресноводные виды были многочисленны у тех же особей гольцов, у которых присутствовали (единично) морские паразиты. Приведённые факты свидетельствуют в пользу того, что заражение жилых гольцов бассейна оз. Азабачье происходит в пресных водах: хищники реинвазируются морскими паразитами при питании проходной колюшкой, идущей в озеро на нерест, а озёрно-речные бентофаги и ручьевые гольцы приобретают морского *A. simplex* непосредственно из воды.

Долговременная трофическая сегрегация симпатрических форм мальмы бассейна оз. Азабачье также подтверждается различиями состава стабильных изотопов ( $\delta^{15}\text{N}$  и  $\delta^{13}\text{C}$ ) в мышцах (рис. 2). Основными факторами, определяющими изотопный состав тканей рыб, являются их диета и местообитание (Peterson, Fry, 1987; Post, 2002). По изотопному составу животные похожи на свои пищевые объекты, с учётом того, что при каждом переходе на следующий трофический уровень ткани животных ассимилируют азот на 3–5% и углерод не более чем на 1.0% (Peterson, Fry, 1987). Соотношение  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$  в тканях животных мало изменяется при переходе на более высокие трофические уровни (не более 1%), поэтому углерод менее пригоден для оценки питания рыб. В озёрах  $\delta^{13}\text{C}$  показателен для различения литоральной и пелагической ниш: в литорали источниками углерода являются макрофиты и детрит, а в пелагиали — фитопланктон, при этом в литоральной сети значения  $\delta^{13}\text{C}$  выше, чем в пелагической (France, 1995; Post, 2002).

Различия в изотопном составе ( $\delta^{15}\text{N}$  и  $\delta^{13}\text{C}$ ) у хищных гольцов разного размера (рис. 2) демонстрируют онтогенетический сдвиг питания в течение жизни. Гольцы меньших размеров питаются разнообразным бентосом в литорали, при достижении *FL* 25–30 см гольцы перемещаются в пелагическую нишу, где питаются рыбной пищей, при этом значение  $\delta^{13}\text{C}$  в их тканях снижается, а  $\delta^{15}\text{N}$  — повышается (Eloranta et al., 2010). Переход в течение жизни с питания бентосом на питание рыбой — широко распространённое явление у гольцов и отмечено в оз. Чёрное на Курилах (Савваитова и др., 2000), оз. Кроноцкое на Камчатке (Есин, Маркевич, 2017), в озёрах Забайкалья (Alekseyev et al., 2009), Шпицбергена (Hammar, 2000), Финляндии (Kahilainen, Lehtonen, 2003; Eloranta et al., 2010).

Различия в соотношении стабильных изотопов  $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$  и  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$  у двух групп бентофагов (А и G) также подтверждают их трофическую сегрегацию. Гольцы, питающиеся амфиподами (G), по сравнению с гольцами, питающимися моллюсками (А), имеют значения  $\delta^{15}\text{N}$  в среднем на 2.3‰ больше и  $\delta^{13}\text{C}$  — на 4.7‰ меньше. Соотношение  $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$  и

$^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$  в мышцах бентофагов соотносится со значениями состава изотопов их жертв (Eloranta et al., 2010). У амфипод, по сравнению с моллюсками, больше  $^{15}\text{N}$ , так как первые питаются беспозвоночными и находятся на более высоком трофическом уровне, при этом у моллюсков больше  $^{13}\text{C}$ , потому что они питаются перифитомом или растительностью (Markevich et al., 2021). Различия соотношения  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$  в мышцах бентофагов групп А и G обусловлены не только их диетой, но и, по всей видимости, топической разобщённостью: группа А активнее использует прибрежную зону, где обитают лёгочные моллюски, группа G питается амфиподами на больших глубинах.

Ручьевые гольцы отличаются от озёрно-речных форм самыми низкими значениями  $\delta^{15}\text{N}$  и  $\delta^{13}\text{C}$  (рис. 2). Малое содержание  $^{15}\text{N}$  в мышцах ручьевых гольцов указывает на их низкий трофический уровень: основу их питания составляют преимущественно хирономиды, которые неизбирательно питаются детритом и составляющими его компонентами (Butakka et al., 2016). Низкое содержание  $^{13}\text{C}$  в мышцах ручьевых гольцов также может быть обусловлено малой жирностью их мышечной ткани, поскольку  $\delta^{13}\text{C}$  отслеживает как белки, так и липиды (Perga, Gerdeaux, 2005). Диапазон различий  $\delta^{13}\text{C}$  в мышцах ручьевых гольцов по сравнению с озёрно-речными формами приближается к 10‰. Такое различие связано не столько с их питанием, сколько с особенностями прохождения продукционных циклов в экосистемах ручьёв по сравнению с озёрами. Основным источником углерода в ручьях, особенно на их затенённых участках, является наземная растительность (Rosenfeld, Roff, 1992), в то время как в озёрах — фитопланктон и прибрежные водоросли (France, 1995). Ручей (Первый Дьяконовский), в котором отбирали ручьевых гольцов для анализа стабильных изотопов, на всем протяжении протекает по лесу в окружении деревьев. Для листвы деревьев  $\delta^{13}\text{C}$  составляет  $-29.0 \pm 0.8\text{‰}$  (Rosenfeld, Roff, 1992). У ручьевых гольцов  $\delta^{13}\text{C}$  составляет  $-28.4 \pm 0.5\text{‰}$ , что соотносится со значениями  $\delta^{13}\text{C}$  для листвы деревьев с учётом увеличения при переходе через трофический уровень. Низкое значение  $\delta^{13}\text{C}$  у ручьевых гольцов также можно рассматривать как подтверждение отсутствия их миграций в озеро.

В целом состав стабильных изотопов ( $\delta^{15}\text{N}$  и  $\delta^{13}\text{C}$ ) в мышцах разных форм гольцов бассейна оз. Азабачье демонстрирует не только специализацию их питания, но и пространственную разобщённость.

Озёрно-речные хищники, озёрно-речные бентофаги и ручьевые гольцы, по всей видимости, различаются местами и сроками нереста. В период 15–24 августа 2021 г. хищники имели гонады III стадии

зрелости, бентофаги – IV–V, ручьевые гольцы – II. Поимки бентофагов обоих полов со зрелыми гонадами в устье р. Лотная в конце августа позволяют предположить, что они нерестятся в сентябре в р. Лотная и/или других притоках восточной части озера. Хищные гольцы, вероятно, нерестятся в ноябре в р. Бушуйка. Сведения о нересте гольцов в р. Бушуйка имеются в работе Савваитовой (1989). О наблюдении за скоплением гольцов в устье р. Бушуйка в ноябре сообщил С.А. Петров (КамчатНИРО). О репродуктивной изоляции между озёрно-речными хищниками и бентофагами (как *S. albus* и *S. malma*) могут свидетельствовать различия по аллельным частотам микросателлитных локусов ДНК (Салменкова и др., 2009).

Ручьевые гольцы в середине августа имели гонады II стадии зрелости. II и III стадии зрелости гонад – фаза роста половых клеток, которая может наблюдаться у лососёвых рыб только в год завершения созревания и нереста (Мурза, Христофоров, 1991). Интенсивность гаметогенеза у лососёвых рыб во многом зависит от температуры воды, так как при низкой температуре гонады созревают медленнее, а при температуре < 5–6°C процессы гаметогенеза останавливаются (Мурза, Христофоров, 1991). Малая степень зрелости гонад у ручьевых гольцов по сравнению с озёрными формами может быть обусловлена температурным режимом их местообитания: ручьевые гольцы населяют ручьи и мелкие речки, которые питаются грунтовыми водами и тающими снежниками, в то время как в оз. Азабачье поверхность воды прогревается до 14–16°C (Бугаев, Кириченко, 2008). Ранняя стадия зрелости гонад у ручьевых гольцов позволяет предположить, что они нерестятся в зимний период. В озёрах Кроноцкое (Камчатка) и Фьелсфросватн (Норвегия) глубоководные тугорослые формы гольцов, обитающие в условиях низких температур, нерестятся в зимний период, в то время как гольцы из верхних прогреваемых горизонтов нерестятся в конце лета–осенью (Есин, Маркевич, 2017; Klemetsen et al., 1997). Изоляция ручьевых гольцов от озёрно-речных форм достигается благодаря значительному расстоянию между местами их обитания: ручьевые гольцы держатся в верховьях притоков, куда озёрно-речные гольцы не поднимаются (Есин, 2015).

Таким образом, симпатрический комплекс мальмы бассейна оз. Азабачье представлен четырьмя экологическими формами – озёрно-речными хищниками, озёрно-речными бентофагами (две трофические группы) и ручьевыми гольцами. Комплекс мальмы оз. Азабачье является вторым по разнообразию после комплекса гольцов оз. Кроноцкое, насчитывающего шесть экологических форм. Микроэволюционные процессы у гольцов оз. Азабачье проходят в условиях конкуренции с другими видами рыб и при отсутствии гео-

графической изоляции, что делает этот комплекс важным модельным объектом для решения фундаментальных вопросов эволюционной биологии.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Сердечно благодарю сотрудников ННЦМБ ДВО РАН М.Ю. Ковалева и В.А. Паренского, а также С.В. Бусарова (ККЦ СВМП) за неоценимую помощь в сборе материала; Е.В. Брагину (Общество сохранения диких животных) и Т.Е. Буторину (Дальрыбвтуз) за обсуждение рукописи. Отдельная благодарность рецензентам за конструктивную критику, позволившую существенно улучшить статью.

#### ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке Федерального агентства по рыболовству (государственное задание № 684/2017).

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Ахмеров А.Х. 1955. Паразитофауна рыб р. Камчатки // Изв. ТИНРО. Т. 43. С. 99–137.
- Боровиков В.П. 2003. Statistica. Искусство анализа данных на компьютере: для профессионалов. СПб.: Питер, 688 с.
- Бугаев В.Ф., Кириченко В.Е. 2008. Нагульно-нерестовые озера азиатской нерки (включая некоторые другие водоемы ареала). Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс, 280 с.
- Бусарова О.Ю., Есин Е.В., Буторина Т.Е. и др. 2017а. Экологическая дифференциация жилой мальмы *Salvelinus malma* (Salmonidae) озера Дальнее, Камчатка // Вопр. ихтиологии. Т. 57. № 4. С. 424–434. <https://doi.org/10.7868/S0042875217040026>
- Бусарова О.Ю., Маркевич Г.Н., Кнудсен Р., Есин Е.В. 2017б. Трофическая дифференциация носатого гольца *Salvelinus schmidti* Viktorovsky, 1978 озера Кроноцкое (Камчатка) // Биология моря. Т. 43. № 1. С. 47–53.
- Буторина Т.Е. 1980. Экологический анализ паразитофауны гольцов (*Salvelinus*) реки Камчатки // Популяционная биология и систематика лососевых. Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР. С. 65–81.
- Быховская-Павловская И.Е. 1985. Паразиты рыб. Руководство по изучению. Л.: Наука, 121 с.
- Гаевская А.В. 2005. Анизакидные нематоды и заболевания, вызываемые ими у животных и человека. Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 223 с.
- Глубоковский М.К. 1977. *Salvelinus albus* sp. n. из бассейна реки Камчатки // Биология моря. Вып. 4. С. 48–56.
- Есин Е.В. 2015. Ручьевая мальма *Salvelinus malma* полуострова Камчатка // Вопр. ихтиологии. Т. 55. № 2. С. 180–195. <https://doi.org/10.7868/S0042875215020083>
- Есин Е.В., Маркевич Г.Н. 2017. Гольцы рода *Salvelinus* азиатской части Северной Пацифики: происхождение, эволюция и современное разнообразие. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс, 188 с.
- Есин Е.В., Мельник Н.О., Зленко Д.В. и др. 2019. Симпатрическая диверсификация камчатской мальмы *Salvelinus malma* (Salmonidae) в экосистеме предельно малого размера // Вопр. ихтиологии. Т. 59. № 6.

- C. 733–736.  
<https://doi.org/10.1134/S004287521906002X>
- Коновалов С.М. 1971. Дифференциация локальных стад нерки *Oncorhynchus nerka* Walb. Л.: Наука, 229 с.
- Кохменко Л.В. 1970. Особенности питания гольца (*Salvelinus alpinus*) в озере Азабачьем // Изв. ТИНРО. Т. 78. С. 117–128.
- Куперман Б.И. 1980. Особенности жизненных циклов и биологии цестод из камчатских лососей // Биология моря. Т. 4. С. 53–60.
- Маркевич Г.Н., Есин Е.В., Бусарова О.Ю. и др. 2017. Разнообразии носатых гольцов *Salvelinus malma* (Salmonidae) Кроноцкого озера (Камчатка) // Вопр. ихтиологии. Т. 57. № 5. С. 521–533.  
<https://doi.org/10.7868/S0042875217050125>
- Мурза И.Г., Христофоров О.Л. 1991. Определение степени зрелости гонад и прогнозирование возраста достижения половой зрелости у атлантического лосося и кумжи. Л.: Изд-во ГосНИОРХ, 102 с.
- Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР. 1987. Т. 3. Паразитические многоклеточные (часть 2). Л.: Наука, 583 с.
- Пугачев О.Н. 1984. Нематоды пресноводных рыб Северо-Востока Азии // Тр. ЗИН АН СССР. Т. 126. С. 10–19.
- Савваитова К.А. 1989. Арктические гольцы (структура популяционных систем, перспективы хозяйственного использования). М.: Агропромиздат, 223 с.
- Савваитова К.А., Романов Н.С. 1969. Некоторые особенности систематики и биологии карликовой ручьевой формы и молоди озёрно-речной формы арктического гольца *Salvelinus alpinus* (L.) из бассейна Азабачьего озера (Камчатка) // Биол. науки. № 8. С. 16–28.
- Савваитова К.А., Гриценко О.Ф., Груздева М.А., Кузицин К.В. 2000. Жизненная стратегия и фенетическое разнообразие гольцов рода *Salvelinus* из озера Черное (о. Онекотан, Курильские острова) // Вопр. ихтиологии. Т. 40. № 6. С. 743–763.
- Салменкова Е.А., Омельченко В.Т., Афанасьев К.И. и др. 2009. Генетическая дивергенция популяций белого гольца *Salvelinus albus*, северной и южной форм мальмы *S. malma* (Salmonidae) по микросателлитным локусам ДНК // Там же. Т. 49. № 6. С. 752–762.
- Черешнев И.Л., Шестаков А.В., Скопец М.Б. 2001. Определитель пресноводных рыб Северо-Востока России. Владивосток: Дальнаука, 129 с.
- Черешнев И.А., Волобуев В.В., Шестаков А.В., Фролов С.В. 2002. Лососевидные рыбы Северо-Востока России. Владивосток: Дальнаука, 496 с.
- Чертонруд М.В., Чертонруд Е.С. 2010. Краткий определитель беспозвоночных пресных вод центра Европейской России. М.: Т-во науч. изд. КМК, 179 с.
- Alekseyev S.S., Mina M.V., Smirina E.M., Sokolov A.A. 2009. Late ontogeny growth acceleration and size form transformations in Transbaikalian Arctic charr, *Salvelinus alpinus* complex: evidence from fin ray cross section growth layers // Environ. Biol. Fish. V. 86. № 4. P. 487–505.  
<https://doi.org/10.1007/s10641-009-9548-6>
- Awachie J.B.E. 1968. On the bionomics of *Crepidostomum metoecus* (Braun, 1900) and *Crepidostomum farionis* (Müller, 1784) (Trematoda, Allocreadiidae) // Parasitology. V. 58. № 2. P. 307–324.  
<https://doi.org/10.1017/S003118200069341>
- Bailey R.E., Margolis L., Workman G.D. 1989. Survival of certain naturally acquired freshwater parasites of juvenile sockeye salmon, *Oncorhynchus nerka* (Walbaum), in hosts held in fresh and sea water, and implications for their use as population tags // Can. J. Zool. V. 67. № 7. P. 1757–1766.  
<https://doi.org/10.1139/z89-252>
- Black G.A., Lankester M.W. 1980. Migration and development of swim-bladder nematodes, *Cystidicola* spp. (Habronematoidea), in their definitive hosts // Ibid. V. 58. № 11. P. 1997–2005.  
<https://doi.org/10.1139/z80-275>
- Bush A.O., Lafferty K.D., Lotz J.M., Shostak A.W. 1997. Parasitology meets ecology on its own terms: Margolis et al. revisited // J. Parasitol. V. 83. № 4. P. 575–583.  
<https://doi.org/10.2307/3284227>
- Butakka C.M.M., Ragonha F.H., Train S. et al. 2016. Chironomidae feeding habits in different habitats from a Neotropical floodplain: exploring patterns in aquatic food webs // Braz. J. Biol. V. 76. № 1. P. 117–125.  
<https://doi.org/10.1590/1519-6984.14614>
- Conover W.J. 1999. Practical Nonparametric Statistics. New York: Wiley and Sons, 584 p.
- Crawford W.W. 1943. Colorado trematodes studies. I. A further contribution to the life history of *Crepidostomum farionis* (Müller) // J. Parasitol. V. 29. № 6. P. 379–384.  
<https://doi.org/10.2307/3272843>
- Curtis M.A., Bérubé M., Stenzel A. 1995. Parasitological evidence for specialized foraging behavior in lake-resident arctic char (*Salvelinus alpinus*) // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 52. № S1. P. 186–194.  
<https://doi.org/10.1139/f95-526>
- Dieckmann U., Doebeli M. 1999. On the origin of species by sympatric speciation // Nature. V. 400. № 6742. P. 354–357.  
<https://doi.org/10.1038/22521>
- Eloranta A.P., Kahilainen K.K., Jones R.I. 2010. Seasonal and ontogenetic shifts in diet of Arctic charr *Salvelinus alpinus* in a subarctic lake // J. Fish Biol. V. 77. № 1. P. 80–97.  
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2010.02656.x>
- France R.L. 1995. Differentiation between littoral and pelagic food webs in lakes using carbon isotopes // Limnol. Oceanogr. V. 40. № 7. P. 1310–1313.  
<https://doi.org/10.4319/lo.1995.40.7.1310>
- Frandsen F., Malmquist H.J., Snorrason S.S. 1989. Ecological parasitology of polymorphic Arctic charr, *Salvelinus alpinus*, in Lake Thingvallavatn, Iceland // J. Fish Biol. V. 34. № 2. P. 281–297.  
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1989.tb03309.x>
- Funk D.J., Nosil P., Etes W.J. 2006. Ecological divergence exhibits consistently positive associations with reproductive isolation across disparate taxa // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. V. 103. № 9. P. 3209–3213.  
<https://doi.org/10.1073/pnas.0508653103>
- Gibson D. 1972. Contributions to the life histories and development of *Cucullanus minutus* Rudolphi, 1819 and *C. heterochrous* Rudolphi, 1802 (Nematoda: Ascaridida) // Bull. Br. Mus. Nat. Hist. Zool. V. 22. № 5. P. 151–170.  
<https://doi.org/10.5962/p.314197>
- Hammar J. 2000. Cannibals and parasites: conflicting regulators of bimodality in high latitude Arctic char, *Salvelinus alpinus* // Oikos. V. 88. № 1. P. 33–47.  
<https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2000.880105.x>
- Hooker O.E., Barry J., Van Leeuwen T.E. et al. 2016. Morphological, ecological and behavioural of sympatric profundal and pelagic Arctic charr (*Salvelinus alpinus*) in Loch Dughail Scotland // Hydrobiologia. V. 783. № 1. P. 209–221.  
<https://doi.org/10.1007/s10750-015-2599-0>
- Horn H.S. 1966. Measurement of “Overlap” in comparative ecological studies // Amer. Nat. V. 100. № 914. P. 419–424.  
<https://doi.org/10.1086/282436>

- Jonsson B., Jonsson N. 2001. Polymorphism and speciation in Arctic charr // *J. Fish Biol.* V. 58. № 3. P. 605–638. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2001.tb00518.x>
- Kahilainen K., Lehtonen H. 2003. Piscivory and prey selection of four predator species in a whitefish dominated subarctic lake // *Ibid.* V. 63. № 3. P. 659–672. <https://doi.org/10.1046/j.1095-8649.2003.00179.x>
- Karvonen A., Terho P., Seppälä O. et al. 2006. Ecological divergence of closely related *Diplostomum* (Trematoda) parasites // *Parasitology.* V. 133. Pt. 2. P. 229–235. <https://doi.org/10.1017/s0031182006000242>
- Klemetsen A. 2010. The charr problem revisited: exceptional phenotypic plasticity promotes ecological speciation in postglacial lakes // *Freshw. Rev.* V. 3. № 1. P. 49–74. <https://doi.org/10.1608/FRJ-3.1.3>
- Klemetsen A., Amundsen P.-A., Knudsen R., Hermansen B. 1997. A profundal, winter-spawning morph of Arctic charr *Salvelinus alpinus* (L.) in lake Fjellfrøsvatn, northern Norway // *Nord. J. Freshw. Res.* V. 73. P. 13–23.
- Knudsen R., Klemetsen A. 1994. Infections of *Diphyllobothrium dendriticum*, *D. ditremum* (Cestoda), and *Cystidicola farionis* (Nematoda) in a north Norwegian population of Arctic charr (*Salvelinus alpinus*) during winter // *Can. J. Zool.* V. 72. № 11. P. 1922–1930. <https://doi.org/10.1139/z94-261>
- Knudsen R., Curtis M.A., Kristoffersen R. 2004. Aggregation of helminths: the role of feeding behavior of fish hosts // *J. Parasitol.* V. 90. № 1. P. 1–7. <https://doi.org/10.1645/GE-3184>
- Knudsen R., Siwertsson A., Adams C.E. et al. 2011. Temporal stability of niche use exposes sympatric Arctic charr to alternative selection pressures // *Evol. Ecol.* V. 25. № 3. P. 589–604. <https://doi.org/10.1007/s10682-010-9451-9>
- Knudsen R., Klemetsen A., Alekseyev S.S. et al. 2016. The role of *Salvelinus* in contemporary studies of evolution, trophic ecology and anthropogenic change // *Hydrobiologia.* V. 783. № 1. P. 1–9. <https://doi.org/10.1007/s10750-016-2999-9>
- Køie M. 2001. Experimental infections of copepods and sticklebacks *Gasterosteus aculeatus* with small ensheathed and large third-stage of *Anisakis simplex* (Nematoda, Ascaridoidea, Anisakidae) // *Parasitol. Res.* V. 87. № 1. P. 32–36. <https://doi.org/10.1007/s004360000288>
- Litsios G., Pellissier L., Forest F. et al. 2012. Trophic specialization influences the rate of environmental niche evolution in damselfishes (Pomacentridae) // *Proc. R. Soc. B. Biol. Sci.* V. 279. № 1743. P. 3662–3669. <https://doi.org/10.1098/rspb.2012.1140>
- Marcogliese D.J., Compagna S., Bergeron E., McLaughlin J.D. 2001. Population biology of eyefluks in fish from a large fluvial ecosystem: the importance of gulls and habitat characteristics // *Can. J. Zool.* V. 79. № 6. P. 1102–1113. <https://doi.org/10.1139/z01-077>
- Markevich G.N., Esin E.V., Anisimova L.A. 2018. Basic description and some notes on the evolution of seven sympatric morphs of Dolly Varden *Salvelinus malma* from the Lake Kronotskoe Basin // *Ecol. Evol.* V. 8. № 2. P. 2554–2567. <https://doi.org/10.1002/ece3.3806>
- Markevich G.N., Esin E.V., Medvedev D.A. et al. 2021. Trophic-based diversification in benthivorous charrs (*Salvelinus*) dwelling littoral zones of Northern lakes // *Hydrobiologia.* V. 848. № 17. P. 4115–4133. <https://doi.org/10.1007/s10750-021-04628-4>
- Mikhailova E.I. 2013. Origin of a separate form of *Neoechinorhynchus salmonis* Ching, 1984 (Acanthocephales: Neoechinorhynchidae) in severe environment of the Asian Arctic // *Parasitol. Res.* V. 112. № 5. P. 1973–1981. <https://doi.org/10.1007/s00436-013-3355-x>
- Moravec F. 1994. Parasitic nematodes of freshwater fishes of Europe. Dordrecht: Kluwer Acad. Pub., 473 p.
- Olson R.E. 1970. The life cycle of *Cotylurus erraticus* (Rudolphi, 1809) Szidat, 1928 (Trematoda: Strigeidae) // *J. Parasitol.* V. 56. № 1. P. 55–63. <https://doi.org/10.2307/3277453>
- Perga M.E., Gerdeaux D. 2005. “Are fish what they eat” all year round? // *Oecologia.* V. 144. № 4. P. 598–606. <https://doi.org/10.1007/s00442-005-0069-5>
- Peterson B.J., Fry B. 1987. Stable isotopes in ecosystem studies // *Ann. Rev. Ecol. Syst.* V. 18. P. 293–320. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.18.110187.001453>
- Platzer E.G., Adams J.R. 1967. The life history of a dracunculoid *Philonema oncorhynchi* in *Oncorhynchus nerka* // *Can. J. Zool.* V. 45. № 1. P. 31–43. <https://doi.org/10.1139/z67-004>
- Post D.M. 2002. Using stable isotopes to estimate trophic position: models, methods, and assumptions // *Ecology.* V. 83. № 3. P. 703–718. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2002\)083\[0703:USITET\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2002)083[0703:USITET]2.0.CO;2)
- Price S.A., Hopkins S.S.B., Smith K.K., Roth V.L. 2012. Tempo of trophic evolution and its impact on mammalian diversification // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* V. 109. № 18. P. 7008–7012. <https://doi.org/10.1073/pnas.1117133109>
- Rosenfeld J.S., Roff J.C. 1992. Examination of the carbon base in southern Ontario streams using stable isotopes // *J. North Amer. Benthol. Soc.* V. 11. № 1. P. 1–10. <https://doi.org/10.2307/1467877>
- Rüber L., Adams D. 2001. Evolutionary convergence of body shape and trophic morphology in cichlids from Lake Tanganyika 2001 // *J. Evol. Biol.* V. 14. № 2. P. 325–332. <https://doi.org/10.1046/j.1420-9101.2001.00269.x>
- Smith H.D. 1973. Observations on the cestode *Eubotrium salvelini* in juvenile sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) at Babine Lake, British Columbia // *J. Fish Res. Board Can.* V. 30. № 7. P. 947–964. <https://doi.org/10.1139/f73-156>
- Snorrason S.S., Skúlason S., Jonsson B. et al. 1994. Trophic specialization in Arctic charr *Salvelinus alpinus* (Pisces; Salmonidae): morphological divergence and ontogenetic niche shifts // *Biol. J. Lin. Soc.* V. 52. № 1. P. 1–18. <https://doi.org/10.1006/bjll.1994.1035>
- Sturmbauer C., Mark W., Dallinger R. 1992. Ecophysiology of Aufwuchs-eating cichlids in Lake Tanganyika: niche separation by trophic specialization // *Environ. Biol. Fish.* V. 35. № 3. P. 283–290. <https://doi.org/10.1007/BF00001895>
- Trout and Char of the World. 2019. Bethesda: Amer. Fish. Soc., 777 p. <https://doi.org/10.47886/9781934874547>
- Vik R. 1958. Studies of the helminth fauna of Norway. II. Distribution and life cycle of *Cyathocephalus truncatus* (Pallas, 1781) (Cestoda) // *Nytt Mag. Zool.* V. 6. P. 97–110.
- Wootton R., Smith J.W. 1975. Observational and experimental studies on the acquisition of *Anisakis* sp. larvae (Nematoda: Ascaridida) by trout in fresh water // *Int. J. Parasitol.* V. 5. № 3. P. 373–378. [https://doi.org/10.1016/0020-7519\(75\)90087-9](https://doi.org/10.1016/0020-7519(75)90087-9)