

УДК 597.553.2.575.8

ЭВОЛЮЦИЯ ГОЛЬЦОВ РОДА *SALVELINUS* (SALMONIDAE). 2. СИМПАТРИЧЕСКАЯ ВНУТРИОЗЁРНАЯ ДИВЕРСИФИКАЦИЯ (ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ЧЕРТЫ И ЭВОЛЮЦИОННЫЕ МЕХАНИЗМЫ С ПРИМЕРАМИ ИЗ РАЗНЫХ ГРУПП РЫБ)

© 2018 г. Г. Н. Маркевич*, Е. В. Есин

Кроноцкий государственный природный биосферный заповедник, Елизово

*E-mail: g-markevich@yandex.ru

Поступила в редакцию 12.01.2017 г.

В работе представлен обзор информации по симпатрии гольцов рода *Salvelinus* на всём их ареале, а также рассмотрены примеры полиморфизма других видов рыб из водоёмов разных широт. Проведён сравнительный анализ ряда примеров диверсификации, позволяющий говорить о существовании нескольких типичных (магистральных) вариантов эволюционного процесса. Их реализация находится под контролем факторов внешней среды, определяющих структуру озёрных экосистем северных широт.

Ключевые слова: гольцы *Salvelinus*, микроэволюция, специализация, адаптации, полиморфизм, пучки форм, факторы среды.

DOI: 10.7868/S0042875218030074

Симпатрическое формообразование (видообразование) – возникновение двух и более морфологически и/или генетически обособленных родственных групп в одной экосистеме без видимых непреодолимых природных барьеров для совместного размножения и нагула (Kondrashov, Mina, 1986). Подобный тип адаптивной радиации описан ещё Дарвином (Darwin, 1859) на примере галапагосских вьюрков семейства Geospizinae (Lack, 1945). Несмотря на обстоятельную критику этой концепции приверженцами географической (аллопатрической) модели эволюции (Mayr, 1942, 1947), во второй половине XX века многочисленные натурные исследования, лабораторные эксперименты и математическое моделирование подтвердили состоятельность теории симпатрической эволюции (Smith, 1966; Kondrashov, Mina, 1986; Rice, Salt, 1990). История развития представлений о микроэволюции без географических барьеров подробно изложена в ряде статей и книг (Bush, 1994; Via, 2001; Bolnick, Fitzpatrick, 2007). Случаи биологической специализации описаны для разных групп позвоночных и беспозвоночных животных: ракообразных, моллюсков, рыб, амфибий, птиц и так далее (Kozhova, Izmeteva, 1998; Takhteev, 2000; Sorensen et al., 2003).

В основе адаптивной эволюции в симпатрических пучках¹ лежат классические механизмы естественного отбора, осуществляемого благодаря постоянным процессам мутационной и модификационной изменчивости. Современные исследования показывают, что в результате рекомбинации или мутации небольшой группы генов-регуляторов возможны значительные модификации признаков, приводящие к формированию адаптивных морфологических черт – например, краниофациальных (Parsons et al., 2014; Seehausen et al., 2014; Gudbrandsson et al., 2015). Во многих случаях одни и те же гены могут регулировать формирование адаптивных вариантов у совершенно разных групп животных. Например, показано, что полиморфные гены *Vmp4* и *CaM1*, отвечающие за формирование скелета и кальциевый обмен, индуцируют формирование различных морфотипов как у дарвиновских вьюрков, так и у африканских цихлид (Cichlidae) (Parsons, Albertson, 2009). Изменение активности сигнала гена *Wnt*/β-катеина приводит к значительной модификации формы головы у эндемичных цихлид оз. Малави. Высокая активность гена *Wnt* в раннем развитии связана

¹ Под пучками мы понимаем группы форм (видов), обитающих в одном водоёме, имеющих общего предка и являющихся эндемичными для данного водоёма (по: Greenwood, 1984; Schön, Martens, 2004).

с образованием костных закладок и формированием короткорылового морфотипа с характерным нижним ртом. Напротив, низкая активность этого гена индуцирует позднюю оссификацию и формирование морфотипа без выраженных адаптивных признаков (Parsons et al., 2014). Активность гена-регулятора *Lbh* у цихлид ассоциирована с адаптивной морфологией нижней челюсти (Powder, Albertson, 2015). В экспериментах на данио рода *Danio* показано, что активность этого же гена-регулятора меняет характер миграции клеток нервного гребня, что также способствует формированию различных морфотипов (Powder et al., 2014). Для сегов рода *Coregonus* и гольцов рода *Salvelinus* также выявлены генные сети, отвечающие за формирование адаптивной морфологии, поведения и т.д. (Filteau et al., 2013; Ahi et al., 2014). Для симпатрических форм гольцов из исландских озёр показана различная экспрессия семи генов, отвечающих за развитие краниофациальной области в течение эмбриогенеза (Gudbrandsson et al., 2015).

Несмотря на значительный прогресс познания генетических механизмов формирования адаптаций, многие вопросы, связанные с экологическими факторами, способствующими запуску процессов отбора, остаются открытыми. В данном обзоре мы попытались обобщить имеющиеся данные по экологической специализации у рыб, показать генеральные направления симпатрической эволюции у рыб в озёрах с целью приблизиться к пониманию общих направлений специализации, регулируемых абиотическими и биотическими факторами. Особое внимание уделено одной из самых пластичных групп рыб северных широт — гольцам рода *Salvelinus*.

Симпатрическая диверсификация у рыб

Наибольшее число примеров симпатрического формообразования описано для озёрных рыб. Трофический полиморфизм отмечен у 97 видов, относящихся к 52 родам и 17 семействам (Robinson, Wilson, 1994). Основными процессами, способствующими симпатрической специализации, считаются: освоение различных глубин, разделение ресурсов пелагиали и бентали, освоение бентосных ресурсов на мягких и твёрдых грунтах (Seehausen et al., 2014). Водоёмов, в которых известно более 10 близкородственных форм, немного — около 12 (Голубцов, 2010). Как правило, это большие по площади озёра возрастом более 100 тыс. лет. Рекордсменами по числу симпатрических форм (видов) в одном пучке являются цихлиды озёр Малави, Танганьика и Виктория — более 100 эндемичных видов в каждом водоёме (Seehausen, 2000). Следующими по разнообразию являются костнощёкие (Cottoidei) оз. Байкал. На сегодняшний день описаны 33 вида байкальских

костнощёких, специализирующихся в двух основных направлениях — к питанию на разных глубинах, в бентали и пелагиали (Sideleva, 1994, 2001; Kontula et al., 2003). Кроме того, в литоральных экосистемах оз. Байкал обитают три вида эндемичных широколобок (Cottoidei), питающихся почти исключительно амфиподами. Разделение экологических ниш и снижение пищевой конкуренции у широколобок происходит за счёт питания различными видами эндемичных гаммарид (Толмачева, 2007). Похожие пучки видов образуют эндемичные карпозубые рыбы рода *Orestias* в оз. Титикака. Для водоёма описаны 15 видов, разделяющихся по пищевым предпочтениям на всеядных, хищных, планктонных, растительноядных и бентосоядных (Lauzanne, 1992; Maldonado et al., 2009). Так же, как и в оз. Байкал, приспособление к питанию бентосом привело к образованию нескольких видов (форм), сменяющих друг друга на разных глубинах (Lauzanne, 1992). Наибольшее разнообразие приурочено к мелководной зоне (< 10 м), заросшей водными макрофитами (Loubens, Sarmiento, 1985). Во всех описанных выше случаях параллельно с рыбами пучки видов образовались у беспозвоночных животных, населяющих водоёмы (Leloup, 1953; Haas, 1975; Crawford et al., 1993; Kamaltynov, 1999). Существует множество параллелей в структуре пучков разных групп рыб и беспозвоночных в этих озёрах. Например, у цихлид африканских озёр и амфипод Байкала наблюдаются сходные направления ресурсной диверсификации на фоне исключительного морфологического разнообразия, в частности, как у цихлид, так и у гаммарид наблюдается образование экотипов с пелагическим образом жизни, совершенно нехарактерным для предкового вида (Fryer, 1991; Schön, Martens, 2004).

Приведённые примеры иллюстрируют симпатрическое формообразование в больших по площади и, за редким исключением, древних озёрах возрастом более 100 тыс. лет. Однако на современном уровне знания уже вполне понятно, что эволюционные процессы могут приводить к образованию пучков видов за значительно более короткий период времени и в водоёмах существенно меньшего размера. Общеизвестными примерами формообразования в сравнительно молодых озёрах являются пучки карповых рыб (Cyprinidae) в озёрах Тана (Эфиопия) и Ланао (Филиппины). Оба озера имеют возраст около 10–15 тыс. лет, их площадь составляет соответственно 2156 и 300 км². В оз. Ланао по внешнеморфологическим признакам были описаны 18 видов усачей рода *Puntius* и близких родов (Herre, 1933; Myers, 1960). На сегодняшний день этот пучок почти полностью уничтожен в результате перелова и массовых интродукций. По данным 2008 г., сохранились лишь

два эндемичных вида (Ismail et al., 2014). К сожалению, особенности трофической экологии рыб оз. Ланао описаны не были. Для оз. Тана известна группа из 15–17 форм, имеющих неясный систематический статус. Отличительной особенностью местных усачей рода *Labeobarbus* стало образование не менее восьми хищных форм (Nagelkerke et al., 1994; Nagelkerke, Sibbing, 2000). В нескольких небольших по площади древних озёрах о-ва Сулавеси описаны разнообразные пучки видов рыб сразу нескольких семейств. Наибольших масштабов (31 вид) диверсификация достигла у представителей *Telmatherinidae* (Atheriniformes). В данном случае группы симпатрических форм, помимо рыб, образовались у гастропод, крабов и креветок. Авторы делают выводы о сопряжённых процессах специализации животных, находящихся на разных трофических уровнях (Vaillant et al., 2011; von Rintelen et al., 2012).

К наиболее доказательным случаям симпатрического формообразования² в небольших по площади озёрах относятся примеры появления пучков в бессточных кратерных водоёмах (Bolnick, Fitzpatrick, 2007). В Африке (Южный Камерун) описаны три подобных пучка цихлид из озёр разного возраста. Самый разнообразный пучок, состоящий из 11 видов, населяет небольшое (4.2 км²), но глубокое (110 м) кратерное оз. Баромби Мбо, возникшее около 1.0 млн лет назад. Пучок состоит из нескольких экологических форм, специализирующихся на питании бентосными организмами, фитопланктоном, насекомыми, фруктами, детритом и рыбой (Trewavas et al., 1972). В соседних бассейнах описаны пучки цихлид в озёрах Берми (площадь 0.6 км², глубина 14.4 м, возраст около 2.5 млн лет) и Эджогхам (площадь 0.49 км², глубина 18 м, возраст 10 тыс. лет), состоящие соответственно из девяти и пяти видов. В обоих озёрах пучки представлены придонными и пелагическими группами (Schliewen et al., 1994, 2001). Симпатрическая диверсификация также наблюдается в бессточном кратерном оз. Апойо (площадь 20 км², глубина – 200 м, возраст – 23 тыс. лет) в Центральной Америке недалеко от оз. Никарагуа. В водоёме обитают два вида цихлид рода *Amphilophus*, отличающихся по морфологии и характеру питания. По своей структуре этот пучок можно признать самым простым у цихлид, виды занимают ниши планктофага и бентофага (Barlow, Munsey, 1976; Stauffer et al., 2008). Генетическими методами показано, что они репродуктивно изолированы друг от друга (Barluenga et al., 2006; Elmer et al., 2010).

² Достоверная изоляция водоёма, невозможность повторных волн вселения.

Следует отметить, что пучки в некоторых случаях могут образовываться не только в озёрах, но и в реках. Симпатрическое формообразование в речных системах изучено недостаточно, однако можно констатировать, что подобные явления свойственны ряду речных бассейнов южных широт. Так речные пучки форм карповых рыб родов *Garra* и *Labeobarbus* описаны из рек Эфиопского нагорья (Mina et al., 1998; Dimmick et al., 2001; Golubtsov, Mina, 2003; Golubtsov et al., 2012). Пучки видов описаны у мормирусов рода *Campylomormyrus* нижнего течения р. Конго (Feulner et al., 2008). Два пучка цихлид родов *Steatocranus* и *Nanochromis* населяют нижнее течение р. Конго (Schwarzer et al., 2011). Два пучка цихлид рода *Crenicichla* найдены в притоках рек Амазонка и Ориноко. Данные пучки, несмотря на независимое происхождение, характеризуются высокой степенью морфологического параллелизма отдельных форм (Pialek et al., 2011). Во всех перечисленных случаях симпатрические группы форм (видов) обитают на изолированных теснинах или порогами участках рек со стабильными условиями среды.

В озёрах северных широт, несмотря на значительно меньшую стабильность условий и циклические оледенения, примеры симпатрического формообразования встречаются не реже, а, пожалуй, даже чаще, чем в южных широтах. Рекордсменами по числу симпатрических форм (видов) являются колюшки рода *Gasterosteus*, сиги и гольцы (Schluter, 1996; Robinson, Parsons, 2002). Наблюдаемые примеры экологической специализации демонстрируют образование нескольких форм (видов), что в первую очередь связано с гораздо меньшим, чем в тропиках, разнообразием кормовых ресурсов. При этом именно в водоёмах северных широт можно выделить десятки примеров независимого возникновения идентичных групп симпатрических форм, которые рассмотрены ниже.

У трёхиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus* выявлено множество независимо возникших пар проходных и жилых популяций в десятках водоёмов Голарктики (Bell, Foster, 1994; Deagle et al., 2011). Переход к пресноводному образу жизни обычно маркируется потерей боковых костных пластинок и килей (Reimchen, 1980; Colosimo et al., 2004). При этом было показано, что потерю элементов защитного экзоскелета у пресноводных форм замедляет наличие в водоёме хищника (Bell, 1981; Marchinko, Schluter, 2007). Кроме того, в небольших изолированных водоёмах Британской Колумбии описаны параллельно возникшие пары пелагических и бентических форм колюшек со сходной морфологией (Larson, 1976; McPhail, 1984, 1992; Taylor, McPhail, 1999). Сравнение условий среды в озёрах, населённых парами форм или едиными популяциями, не выявило какой-либо специфики, но пары форм

(видов) возникали только в водоёмах с обеднённой ихтиофауной (Ormond et al., 2011). Помимо смещения рта в нижнее положение, у бентических форм в разных озёрах независимо, но по сходному пути происходила перестройка жаберной крышки для повышения эффективности всасывания добычи (McGee, Wainwright, 2013). Пелагические формы имеют другой набор адаптаций, приводящих к ускоренному раскрытию рта и захвату добычи за счёт модификации верхней челюсти (McGee et al., 2013).

Несколько случаев симпатрической диверсификации описано для кумжи *Salmo trutta*. В оз. Гарда (Доломитовые Альпы) обитают две формы форелей — крупная пелагическая и мелкая глубоководная (Behnke, 1972). Мелкая форма в летний период питается пелагическим, а в зимний — демерсальным зоопланктоном (Melotto, Alessio, 1990). Крупная занимает нишу пелагического хищника (Nümann, 1947). Формы различаются по темпу роста и срокам нереста (Merlo, 1956; D'Ancona, Merlo, 1958–1959). Молекулярно-генетическими методами показана репродуктивная изоляция между ними (Gratton et al., 2014). Пары генетически изолированных форм описаны для кумжи также в небольшом карстовом оз. Поста-Фибрено в Апеннинах (Gratton et al., 2013) и оз. Бунерхуана в Скандинавии (Allendorf et al., 1976; Ryman et al., 1979). В оз. Лох-Ней (Северная Ирландия) две формы кумжи различаются размерами головы, окраской, цветом мышц; в некоторые сезоны года показана пищевая сегрегация между ними (Crozier, 1985). В России две формы кумжи известны из бессточного оз. Эйзенам (северный склон Главного Кавказского хребта). Мелкая морфа питается преимущественно гастроподами, крупная — пескарями (Фортунова, 1933). Приведённые примеры описывают стандартный случай разделения ресурсов пелагиали и бентали, однако для кумжи известны два примера более сложной внутроизёрной диверсификации. Первый из них — фауна форелей мезотрофного оз. Лох-Мелвин (Ирландия). Экосистема водоёма сформировалась после последнего ледникового периода 13 тыс. лет назад. За это время здесь появились три формы форелей: первая (сонохен) питается в толще воды преимущественно зоопланктоном, вторая (гилару) — около дна бентосом, третья (ферекс) является пелагическим хищником (Ferguson, 1986). Формы достоверно различаются пропорциями головы и тела, длиной плавников (Cawdery, Ferguson, 1988). Результаты исследования изомимных и аллозимных локусов позволяют сделать вывод о полной репродуктивной изоляции между ними (Ferguson, Mason, 1981; Ferguson, Taggart, 1991). Ключевой особенностью, способствующей репродуктивной изоляции, является сегрегация на

нерестилищах. Сонохен размножается в небольших ручьях, ферекс — в нижнем течении одного из крупных притоков, а гилару — в реке, вытекающей из озера (Ferguson, 1986). Второй сложный пучок форелей населял оз. Севан (Армения). На данный момент он полностью уничтожен в результате хозяйственной деятельности (Экология ..., 2010). Озеро находится на вулканическом плато, и его фауна сформировалась после окончания последнего ледникового периода (Дадибян, 1969). В водоёме обитали четыре формы форелей *S. ischchan*, филогенетически близких к кумже (Осинов, 1983; Савваитова и др., 1989): гегаркуни, боджак, летний и зимний бахтак (Фортунов, 1927). В реках и ручьях, стекающих в озеро, обитала ручьевая форель алабалах, никогда не выходящая в озеро (Владимиров, 1948). Формы различались по длине нижней челюсти, ширине головы и диаметру глаза, характеру озубления сошника, длине и форме жаберных тычинок (Фортунов, 1927). У форелей оз. Севан, в отличие от описанных выше случаев симпатрии, не было резкого разделения по типу питания, все они потребляли литоральных амфипод (Дадибян, 1955). Некоторые различия наблюдались лишь по второстепенным объектам питания, что говорит о некотором биотопическом разделении группировок. Между формами существовали различия по срокам и местам нереста. Гегаркуни нерестился в реках в конце декабря — начале января. Летний и зимний бахтак нерестились в нижнем течении рек и на литорали озера, они существенно различались по срокам размножения (май — июнь и январь — март). Нерест боджака происходил только в литорали озера с октября по середину ноября; в отличие от остальных форм боджак не строил гнёзд (Лещинская, 1950; Маркосян, 1968). Таким образом, форели оз. Севан демонстрировали исключительный путь симпатрической диверсификации, сравнимый по своей структуре с литоральным пучком широколобок оз. Байкал.

Многочисленные параллельные группы описаны в семействе Coregonidae. Симпатричные формы, как правило, отличаются друг от друга положением рта, длиной и формой нижней челюсти, числом и длиной жаберных тычинок (Bernatchez, 2004; Østbye et al., 2006). Формы с большим числом длинных тычинок питаются зоопланктоном, с малым числом коротких тычинок — бентосом (Svardson, 1979; Amundsen et al., 2004). Число симпатричных форм варьирует от двух до четырёх. Так, в оз. Фемунд (Южная Норвегия) выявлены четыре формы *C. lavaretus*; помимо морфологических различий у них обнаружены различия в сроках и местах нереста, по темпу роста, частичная репродуктивная изоляция (Østbye et al., 2005). В Северной Норвегии в девяти озёрах бассейнов рек Пасвик, Тана и Алта описаны пары форм, отличающиеся

друг от друга по числу жаберных тычинок, характеру питания, темпу роста. Наблюдается явное конвергентное сходство между бентосоядными и планктоядными формами из разных озёр, но по микросателлитным маркерам разные формы из каждого бассейна ближе друг к другу, чем схожие по морфологии и образу жизни формы из разных бассейнов (Amundsen et al., 2004; Østbye et al., 2006). Наряду с вариантами диверсификации, связанными с неравновесным освоением ресурсов пелагиали и бентали, описан ряд случаев, когда симпатричные формы осваивают разные участки бентали. Например, из оз. Мадусярви (Северная Финляндия) известны три формы, различающиеся по пластическим и меристическим признакам. Форма с наибольшими числом и длиной жаберных тычинок питается зоопланктоном, форма со средним числом тычинок промежуточной длины является прибрежным бентофагом, а с короткими редкими тычинками — профундальным бентофагом (Kahilainen, Østbye, 2006). Образование двух бентосоядных форм известно, как минимум, для шести водоёмов Северной Скандинавии. Во всех случаях прибрежные и глубоководные сиги различаются по числу и длине жаберных тычинок, морфологии тела и головы, а также пищевым спектром (Præbel et al., 2013; Siwertsson et al., 2013). Аналогичный вариант симпатрической диверсификации сигов наблюдается в Северной Америке. На территории Юкона как минимум в четырёх озёрах сиг *C. clupeaformis* образует по две формы, различающиеся числом жаберных тычинок, темпом роста, характером питания (Lindsey, 1963; Bodaly, 1979). Степень морфологической дивергенции изменяется от озера к озеру (Bodaly, 1979). Несколько пар симпатричных форм, находящихся на разных уровнях морфологической и генетической дивергенции, также описаны из озёр бассейна р. Сент-Джонс в Северном Квебеке (Pigeon et al., 1997; Lu, Bernatchez, 1999). Авторы статей обращают внимание на ведущее значение экологических процессов, способствующих образованию сходных пар форм в разных водоёмах. Сравнение комплекса лимнологических характеристик озёр со слабо- и сильнодивергировавшими формами озёрного сига показало, что во втором случае водоёмы характеризуются низкой концентрацией кислорода в гипolimнионе, меньшими плотностью и разнообразием кормового зоопланктона, а также сниженной степенью перекрытия между планктонными и эпибентическими кормовыми объектами по их размерам (Landry et al., 2007; Landry, Bernatchez, 2010). Другим механизмом, объясняющим образование многочисленных параллельных пар форм у сигов, является специализация вдоль температурного градиента, свойственного всем димиктическим озёрам. Каждая форма сига

занимает свою температурную зону, отличающуюся богатством кормовой базы и годовой динамикой её развития, кислородным режимом и т.д. Адаптация к разным условиям приводит к сдвигам во времени полового созревания и нереста, что запускает специализацию (Ohlberger et al., 2013; Kahilainen et al., 2014).

Разнообразие гольцов рода *Salvelinus* озёр Голарктики

Гольцы рода *Salvelinus* традиционно считаются одной из наиболее пластичных групп позвоночных на Земле (Klemetsen, 2010, 2013). У представителей рода реализованы разнообразные варианты жизненных стратегий, имеются проходные, полупроходные, ручьевые и озёрные формы. Эти формы гольцов отличаются друг от друга по внешней морфологии, окраске, темпу роста, времени созревания, а также по поведению и характеру питания (Behnke, 1980; Савваитова, 1989; Hindar, Jonsson, 1993).

Несмотря на чрезвычайно высокую пластичность, далеко не все виды рода *Salvelinus* склонны к образованию симпатричных форм в озёрах. Например, у *S. levanidovi*, *S. leucomaenis* и *S. confluentus* симпатрическая диверсификация не выявлена (Черешнев и др., 2002; Dunham et al., 2008). Отсутствие форм, по всей видимости, связано с занимаемой этими видами узкой пищевой нишей речного хищника. Не отмечено симпатрическое формообразование и у *S. lordi*, а для *S. fontinalis* известны лишь единичные пучки форм из озёр Бонди и Ледоукс в Квебеке (Dynes et al., 1999). Для *S. malma* известны всего два примера симпатрического формообразования на Восточной Камчатке в озёрах Кроноцкое (Викторовский, 1978) и Азабачье (Савваитова, Кохменко, 1971). Один случай известен для *S. curilus* в оз. Чёрное на курильском о-ве Онекатан (Савваитова и др., 2000). Чаше симпатричные формы образуются у *S. namaycush*. Несколько пучков форм описаны из крупнейших озёр Северной Америки — Верхнего, Большого Медвежьего и Большого Невольничьего (Moore, Bronte, 2001; Eshenroder, 2008; Chavarie et al., 2013; Muir et al., 2015). Рекордсменами по числу озёрных форм среди гольцов являются представители двух видов — *S. alpinus* и *S. taranetzi*. Обе группы являются хорошо преадаптированными к озёрному образу жизни и в десятках водоёмов образуют от двух до четырёх форм (Jonsson, Jonsson, 2001; Adams, Maitland, 2007; Reist et al., 2013).

Рассматривая варианты формообразования у гольцов, следует разделить их на несколько типов: 1) образование эпигентических вариантов, 2) двух—трёх форм, осваивающих ресурсы пелагиали и бентали, и 3) более чем трёх форм со сложными паттернами специализации. Самым простым

и, вероятно, стартовым для всех прочих случаев является вариант образования нескольких ненаследственных форм, отличающихся друг от друга размерами тела и характером питания. При так называемых вертикальных трансформациях новые формы возникают в каждом следующем поколении от потомства любой из наблюдаемых форм. При горизонтальных трансформациях в течение жизни происходит последовательный ступенчатый переход от формы к форме благодаря ряду ускорений и задержек роста (Adams, 1999). Переход из одного размерного класса в другой обычно связан с изменением характера питания и нерестовой стратегии. Возможность таких переходов была впервые показана на основе анализа приростов на отолитах изолированных арктических гольцов оз. Нордлагуна (Skreslet, 1973) и частотного распределения возрастных групп озёрной форели — кристивомера *S. namaycush* — в водоёмах арктической Канады (Johnson, 1976). Считается, что одним из ведущих факторов эпигенетического формообразования является переход крупных особей к каннибализму (Reist et al., 2013). Сегрегация образующихся группировок достигается в результате пространственного перераспределения особей разного размера, при этом каннибалы появляются в результате повышения плотности рыб в водоёме (Johnson, 1980). В оз. Тасерсуак (Западная Гренландия) описаны три эпигенетические формы арктического гольца, в ряде более мелких соседних озёр — по две формы. Основные различия между формами наблюдаются в размерах производителей. Показано, что мелкие рыбы стабильно держатся в прибрежье около дна и питаются хирономидами; средние — в пелагиали летом и около берега осенью, питаются зоопланктоном; крупные встречаются повсеместно и являются каннибалами (Sparholt, 1985; Riget et al., 1986). Трансформации мелкой формы арктического гольца в среднюю по размерам и крупную отмечены также для 9—12 озёр Забайкалья (Alekseyev et al., 2009). Анализ регистрирующих структур (отолитов и срезов лучей спинного плавника) показал, что ускорение роста происходит в результате пропуска нереста в течение нескольких лет и в позднем онтогенезе (Alekseyev et al., 1999, 2009). Аналогичная ситуация описана и для единственного случая формообразования у южной мальмы. В бессточном оз. Чёрное (о. Онекотан) по размерам выделяются три группировки рыб, переход в крупный размерный класс связан с началом питания собственной молодь (Савваитова и др., 2000; Рыбы ..., 2012).

Наиболее часто представители групп арктического гольца и гольца Таранца образуют две—три симпатричные формы, осваивающие пищевые ресурсы пелагиали (планктофаг и/или хищник) и бентали (прибрежный и/или глубоководный

бентофаг). На тему симпатрической диверсификации у гольцов опубликован ряд крупных обзоров (Behnke, 1972, 1980; Савваитова, 1989; Jonsson, Jonsson, 2001; Wilson et al., 2004; Klemetsen, 2010). Единого мнения о числе случаев и многообразии вариантов их реализации не существует. Часто заметные морфологические и экологические различия между формами не согласуются с данными о молекулярно-генетической изменчивости, что ставит под сомнение валидность выделения и возможность долговременного существования описываемых форм (Wilson et al., 2004). Доказано, что в ряде случаев озёрные морфотипы образовались в результате нескольких последовательных инвазий проходной формы, однако в большинстве случаев наблюдаемое разнообразие объясняется именно симпатрическим формообразованием *de novo* в каждом озере. По нашему мнению, можно выделить не менее 50—70 озёр, для которых есть веские основания предполагать последний сценарий. Масштабы и распространение данного явления пока не поддаются точной оценке, поскольку для многих водоёмов истинное разнообразие гольцов описано далеко не полностью. Например, судя по данным, собранным в XX веке, многие высокогорные озёра Альп были населены двумя—тремя формами гольцов (Reisinger, 1953). В частности, в Боденском озере обнаружены две формы гольцов (нормальная и глубоководная), различающиеся по морфологии, сроками и местами нереста (Dörfel, 1974). Точно известно, что в некоторых озёрах региона часть форм исчезла в результате хозяйственной деятельности (Brenner, 1980). На данный момент исследования этих популяций не проводятся, различные морфотипы гольцов Альп известны исключительно по коллекционному материалу (Kottelat, Freyhof, 2007). В Северной Америке описаны всего шесть—семь случаев адаптивной радиации гольца Таранца и арктического гольца. В оз. Хейзен (о. Элсмир) совместно обитают две формы *S. taranetzi*, различающиеся темпом роста и характером питания: мелкая — бентосоядная, крупная — каннибал. Генетические различия между формами не обнаружены, что может говорить или об их ненаследственном происхождении, или о малом сроке эффективной репродуктивной изоляции (Reist et al., 1995; Guiguer et al., 2002; Arbour et al., 2011). В озёрах Гэндер (о. Ньюфаундленд) и Эгно (Северный Квебек) описано по две формы *S. alpinus*, однако на данный момент не существует единого мнения о механизмах возникновения этих морф. Исследователи, впервые описавшие данные системы, не делали однозначных выводов о генезисе групп (Gomez-Uchida et al., 2008; Power et al., 2009); по мнению других авторов, формы, вероятнее всего, возникли не в результате экологической диверсификации, а благодаря двум

последовательным вселениям (Reist et al., 2013). В оз. Тазимина (п-ов Кенай, Аляска) найдены три формы *S. taranetzi*, отличающиеся друг от друга по размерам, внешней морфологии, числу жаберных тычинок, питанию. Мелкая форма имеет максимальное число тычинок, населяет пелагиаль и питается зоопланктоном, средняя — обитает около дна и питается преимущественно моллюсками; крупная переходит к хищничеству. Между формами обнаружены генетические различия, свидетельствующие о репродуктивной изоляции (Woods et al., 2013; May-McNally et al., 2014).

Малоизученными остаются случаи симпатрического формообразования у гольцов российской Арктики, севера Сибири и Дальнего Востока. На Чукотке в Пегтымельских озёрах совместно обитают три формы гольца Таранца: мелкая глубоководная — планктонофаг, длинноголовая пелагическая — хищник и прибрежная высокотелая — полифаг, тяготеющий к потреблению бентоса (Савваитова, Максимов, 1991; Черешнев, 2008).

На Таймыре на данный момент известны несколько совместно обитающих форм арктического гольца из Норило-Пясинской и Хантайской озёрных систем и оз. Таймыр (Савваитова и др., 1980; Романов, 1983; Разнообразие ..., 1999). В озёрах системы Лама-Мелкое совместно обитают две хищные формы и одна всеядная форма со склонностью к планктофагии. Типичный хищник-угонщик боганидская паляя обитает на мелководьях и питается сига́ми. Голец Дрягина осваивает глубоководную часть акватории, специализируется на питании ряпушкой *Coregonus sardinella* и мелким глубоководным гольцом-пучеглазкой (Пичугин, Чебатарева, 2011). По морфологическим признакам в этом пучке в наибольшей степени выделяется пучеглазка (Романов, 2006). В оз. Соба́чье обитают четыре симпатричные формы. Наиболее многочисленны гольцы с речным нерестом, которые населяют мелководья озера и с возрастом переходят от бентофагии к хищничеству (Пичугин, 2002, 2009). Форма, аналогичная гольцу Дрягина, нерестится в озере вместе с двумя глубоководными группами пучеглазки: крупной хищной и карликовой всеядной (Заделёнов и др., 2015). В целом описанные формы в разном сочетании встречаются во всех озёрах региона. Ключевые особенности биологии форм значительным образом варьируют от озера к озеру, что может свидетельствовать об их независимом происхождении в каждом водоёме (Савваитова, 1989; Осин, 2002). Взаимоотношение форм и структура популяций в отдельных водоёмах не изучены.

Кроме приведённых примеров, по всей российской Голарктике мозаично описаны случаи сосуществования двух форм озёрных гольцов. Так, в оз. Азаба́чье на Камчатке мальма разделяется

на хищную форму, которая питается трёхиглой колюшкой и молодью нерки *Oncorhynchus nerka*, и бентосоядную форму, которая потребляет двустворчатых моллюсков. Группы представлены в озере в соотношении 4 : 1; внешние морфологические различия между ними проявляются только у старших особей (Савваитова, 1970; Савваитова, Кохменко, 1971). Прибрежная (или пелагическая) и профундальная формы гольцов обнаружены в оз. Большое Щучье на Полярном Урале. Гольцы различаются окраской, диаметром глаза, длиной верхней челюсти (Амстиславский, 1976). В оз. Лабанкыр в Якутии три формы (мелкая, крупная и самая крупная — так называемая топь) различаются формой головы, длиной верхней челюсти, темпом роста; обнаружены некоторые различия по срокам нереста. Питание всех трёх форм смешанное, однако у 20% рыб мелкой формы в желудках присутствовал зоопланктон, а рыбная пища отсутствовала. Напротив, 25% крупных рыб питаются исключительно рыбой, питание самой крупной формы детально не проанализировано, однако, по-видимому, оно сходно с таковым крупной формы. Интенсивность заражения дифиллоботриумом последовательно снижалась от мелкой формы к крупной (Кириллов, 1972; Савваитова, 1991). Топь в уловах встречалась единично и её, вероятно, стоит рассматривать как дериват крупной формы, возникший в результате горизонтальной трансформации. В оз. Хадды (бассейн р. Колыма) описаны две формы: мелкая питается зоопланктоном и бентосом, крупная — хищник (Гудков и др., 2003).

В озёрах бассейнов рек Охота и Амгуэма выделяются нормальная бентосоядная форма и карликовая форма-планктонофаг (Волобуев, 1977; Черешнев, 2008). В оз. Форелевое (дельта Лены, Хараулахский хребет) обнаружены две группировки арктических гольцов, различающихся по линейному и весовому росту, однако, судя по наличию в популяции особей с промежуточным фенотипом и значительному перекрытию сроков нереста, группы являются эпигенетическими (Савваитова, Максимов, 1980).

В крупных озёрах Карелии и Кольского п-ова (Ладожское, Онежское, Сегозеро, Куйто, Большой Колгиавр, Умбозеро и другие) описаны специализированные группировки гольцов, называемых здесь паляями; в некоторых из перечисленных водоёмов они представлены двумя формами (Смирнов, 1933, 1964). Наиболее полно пелагическая (лудная) и профундальная (ямная) формы изучены в Ладожском и Онежском озёрах. Их нерест происходит в одних и тех же местах на мелководьях у островов, но ямная паляя нерестится позже. Лудная паляя имеет тёмную окраску с рядом красных пятен на боках, ямная отличается

светло-серым брюхом, пятна розовые и плохо заметные. Голова ямной палии значительно короче, чем у лудной (Мельянцев, 1958). По темпу весового роста ямная палия значительно отстаёт от лудной, при этом максимальные зарегистрированные размеры профундальной формы составляют 74 см и 3.4 кг, пелагической формы — 74 см и 4.2 кг. Также существуют отрывочные сведения о питании лудной палии в оз. Большой Колгиявр, где в желудках рыб встречали рыбную пищу и организмы бентоса (Смирнов, 1968). Сведений о питании ямной палии в литературе нет, однако можно предположить, что по аналогии с кристивоме-рами Северной Америки данная форма, вероятно, питается реликтовыми эпибентическими ракообразными морского происхождения — мизидами. Кроме Ладожского и Онежского озёр палии известны и в оз. Сегозеро. Помимо лудной палии, здесь обитает глубоководная черноротая форма, отличающаяся небольшими размерами и чёрной окраской; данную форму ассоциируют с ямной палией Ладожского и Онежского озёр (Смирнов, 1956). Обе формы, по крайней мере в зимний период, питаются ряпушкой, при этом ямная палия растёт значительно медленнее, чем лудная. В озёрах Топозеро и Пяозеро местные рыбаки различали несколько форм палий, однако более поздние исследования показали, что они принадлежат одной популяции (Мельянцев, 1958). Сведения о современном состоянии популяций гольцов озёр Карелии и Кольского п-ова отсутствуют.

Наибольшее внимание исследователей проблем симпатрического формообразования у арктических гольцов занимают четыре региона мира. Региональная фауна в этих областях изучена хорошо, и в данном случае можно говорить о действительном масштабе явления. Три из четырёх таких точек находятся в Северной Атлантике: в Исландии — не менее семи озёр, в Скандинавии — около 12, в Шотландии — четыре (Jonsson, Jonsson, 2001; Wilson et al., 2004; Klemetsen, 2010). Четвёртая находится в Забайкалье — не менее 10 озёр (Gordeeva et al., 2015). Во всех перечисленных случаях существуют данные, подтверждающие ту или иную степень генетической изоляции симпатрических форм. Ниже рассмотрены наиболее показательные и изученные случаи формообразования у гольцов. Одним из явных примеров симпатрической диверсификации считается образование двух форм гольцов в исландском оз. Галтабол (Bolnick, Fitzpatrick, 2007). Озеро представляет собой небольшой бессточный водоём ледникового происхождения (площадь 1.2 км², максимальная глубина 10 м), ихтиофауна состоит из арктического гольца и трёхиглой колюшки. Оба вида представлены парами симпатрических форм (Jonsson, 2002). Две формы арктического гольца (хищная и бентосоядная)

отличаются друг от друга окраской и внешней морфологией; несмотря на малые размеры водоёма, они демонстрируют чёткую репродуктивную изоляцию (Gíslason et al., 1999). В целом образование пар симпатрических форм характерно для многих водоёмов Исландии. Согласно сводке Вильсона с соавторами (Wilson et al., 2004), генетическая сегрегация форм отмечена для шести из 18 местных озёр.

В Северной Британии (Шотландии) и Ирландии по материалам конца XIX — начала XX вв. были описаны 15 видов озёрных гольцов (Adams, Maitland, 2007). Ревизия этого разнообразия (Alexander, Adams, 2000) включает описание популяций из 24 озёр, в некоторых из них отмечено наличие нескольких симпатрических форм. Наиболее изучены симпатрические формы гольцов озёр Лох-Раннох (три формы), Лох-Мари, Лох-Стак и Лох-О (по две формы). Полиморфизм гольцов в этих водоёмах подтверждён молекулярно-генетическими исследованиями (Adams et al., 2007, 2008). В оз. Лох-Тэй также описаны две формы арктического гольца, но их образование связывают с двумя последовательными вселениями (Garduno-Paz et al., 2012). В оз. Лох-Раннох обитают крупная пелагическая хищная и близкие по размерам планктоноядная и бентосоядная формы (Adams et al., 1998, 2003). Помимо внешней морфологии формы различаются характерной для каждого типа питания паразитофауной (Dogucu et al., 1995). Планктоноядная форма также выделяется яркой нерестовой окраской с выраженным половым диморфизмом, в то время как бентосоядная и хищная формы имеют блеклый брачный наряд, половой диморфизм не выражен. Важной особенностью, выделяющей данный пучок из ряда прочих примеров, является нерест бентосоядной формы не в озере, а в устье втекающей в озеро реки (Adams et al., 1998). Морфологические различия между формами проявляются в мальковом возрасте, что подтверждает генетическую основу их специализации (Adams, Huntingford, 2002). Происхождение форм остаётся предметом дискуссий, в ряде работ доказано аллопатрическое происхождение планктофагов и бентофагов в результате нескольких инвазий (Hartley et al., 1992a, 1992b; Wilson et al., 2004; Verspoor et al., 2010). Все остальные случаи, описанные для Шотландии, показывают типичное расхождение, связанное с неравновесным использованием формами ресурсов пелагиали и бентали.

В Скандинавии наиболее изучены на данный момент две формы, обитающие в оз. Фьелсфросватн (Северная Норвегия). Диверсификация прошла с образованием крупной эпилимнической и мелкой профундальной формы (Klemetsen et al., 1997). Они значительно различаются по характеру питания и составу паразитов-индикаторов.

Эпилимническая форма в основном питается гаммарусами, гастроподами, личинками и имаго насекомых, планктонными ракообразными. Профундальная форма имеет более узкую пищевую нишу, основными объектами её питания являются хирономиды, двустворчатые моллюски и демерсальные циклопы (Knudsen et al., 1997; Klemetsen et al., 2006). Формы репродуктивно изолированы: крупные рыбы нерестятся на мелководьях в сентябре, мелкие — в профундали в феврале (Klemetsen et al., 1997). Изоляция подтверждена микросателлитными маркерами (Westgaard et al., 2004). Ещё одним объектом исследования являются гольцы оз. Скогсфьордватн. Здесь описаны три формы: литоральная всеядная, профундальная хищная и профундальная бентосоядная. Формы отличаются друг от друга темпом роста, возрастом созревания, локализацией нерестилищ (Smålås et al., 2013). Отличительная особенность данного пучка — наличие двух форм в профундали (Knudsen et al., 2015; Saltykova et al., 2015; Simonsen et al., 2015). Один из наиболее ярких случаев специализации гольцов в связи с освоением глубоководных экосистем описан из оз. Тиннсён (Южная Норвегия) с предельными глубинами 460 м. В озере выделены четыре формы гольца, причём три из них бентофаги, осваивающие различные участки бентали, четвёртая — пелагический хищник. Форма, живущая на максимальных глубинах, демонстрирует пределы морфологической специализации, доступные гольцам (Østbye et al., 2015; Præbel et al., 2015).

Один из самых ярких примеров параллельной радиации у арктических гольцов — образование серии симпатричных форм в озёрах Забайкалья (верховья бассейна р. Лена и бассейн оз. Байкал). Как и в подавляющем большинстве случаев, современные горные озёра региона были заселены гольцами сразу после окончания последнего ледникового периода 9—12 тыс. лет назад. По современным данным, по два—три морфотипа гольцов встречаются, как минимум, в 12—14 озёрах, т.е. в половине озёр Забайкалья, населённых гольцами (Алексеев и др., 2000; Alekseyev et al., 2002). В 10 из них расхождение форм подтверждено молекулярно-генетическими исследованиями (Gordeeva et al., 2015). Показано, что степень генетической дивергенции внутриозёрных форм в первую очередь коррелирует с глубиной водоёма и не связана с его возрастом. В регионе существуют все возможные переходы от эпигенетических вариантов (Alekseyev et al., 1999, 2009) до хорошо дивергировавших форм (Алексеев, Пичугин, 1998; Алексеев и др., 2014; Gordeeva et al., 2015). В разных озёрах трофические взаимоотношения форм могут варьировать. Встречаются случаи симпатрии планктофагов и хищников, бентофагов и хищников, бентофагов и полифагов, двух планктофагов (Самусенок, 2000; Alekseyev et

al., 2002). При этом во всех исследованных озёрах крупная форма занимает нишу хищника, а мелкая и карликовая — либо планктофага, либо бентофага (Alekseyev et al., 2002). Наиболее выраженная трофическая специализация наблюдается в озёрах Даватчан и Камканда. Для обоих озёр описаны по три формы: крупная — хищная, мелкая — планктофаг, и карликовая, которая в оз. Камканда является бентофагом, а в оз. Даватчан летом питается преимущественно планктоном, а осенью — бентосом и обитает на глубине (Алексеев и др., 2014). При этом в ряде других водоёмов с тремя симпатричными формами пищевая специализация мелких и карликовых экотипов выражена в заметно меньшей степени.

В ряду примеров симпатрической диверсификации гольцов совершенно отдельное место занимает озёрная форель — кристивомер *S. namaycush*. Данный вид преадаптирован к жизни в крупных озёрах Северной Америки. Наряду с простыми случаями с образованием двух форм, неравномерно использующих ресурсы пелагиали и бентали, описанных для озёр Мистасини, Раш и, возможно, Атлис (Zimmerman et al., 2007; Northrup et al., 2010; Muir et al., 2015), для кристивомеров известны примеры формирования нескольких глубоководных форм и один случай образования нескольких прибрежных форм (Muir et al., 2015). Наибольшее разнообразие кристивомеров отмечено в Великих американских озёрах. По-видимому, в недавнем прошлом оно было значительно шире, однако в результате нерегулируемого промышленного вылова и массовых интродукций чужеродных видов многие представители нативной фауны были уничтожены (Goodier, 1981; Muir et al., 2012). В начале XX в. в Великих американских озёрах насчитывали от семи до десяти экологических групп, различающихся по характеру нереста, питанию, предпочитаемым глубинам (Thomson, 1883; Goodier, 1981). На данный момент естественная популяция кристивомеров сохранилась только в одном из них — в оз. Верхнее. По современным сведениям (Eshenroder, 2008; Muir et al., 2014), разнообразие представлено четырьмя формами: хищной прибрежной (лин), двумя хищными глубоководными (сисковет и рэдфин) и одной бентосоядной глубоководной (хампер). Лин перешёл на питание вселённой в озеро зубатой корюшкой *Osmerus dentex*, держится на мелководьях (Muir et al., 2015). Основной пищей обоих глубоководных хищников являются сига, при этом сисковет совершает суточные вертикальные миграции вслед за планктоноядными сигадами, а рэдфин, вероятно, держится у дна (Hrabik et al., 2006; Ray et al., 2007). Хампер питается мизидой *Mysis diluviana*, мелкими глубоководными бычками и личинками хирономид (Peck, 1975; Muir et al., 2015). Пелагический

хищник имеет прогонистое тело, короткие парные плавники, длинный и узкий хвостовой стебель. Глубоководные хищники характеризуются длинными плавниками, широким и коротким хвостовым стеблем. Бентофаг отличается небольшими парными плавниками, коротким узким хвостовым стеблем (Muir et al., 2014). Освоение обширной гипolimнической зоны крупных американских озёр также привело к формированию ряда уникальных морфологических и физиологических адаптаций, свойственных исключительно кристивомерам. В частности, формы различаются размером и положением глаз: у хамперов и сисковетов глаза крупные и сдвинуты в верхнюю часть головы, что, вероятно, упрощает поиск пищи в условиях недостаточной освещённости (Bond, 1996). Также обнаружены различия в липидном обмене и жиронакоплении, что обуславливается различной экспрессией генов *mstn 1b* и *mstn 2a* (Goetz et al., 2010, 2013). Способность накапливать липиды последовательно увеличивается в ряду лин→хампер→сисковет (Eschmeyer, Phillips, 1965). Жирность коррелирует с глубинами обитания и обеспечивает требуемый уровень плавучести, позволяющий осуществлять вертикальные перемещения (Muir et al., 2014). В Большом Невольничьем озере описаны три формы кристивомеров: одна из них по морфологии и экологии близка к лин-форме из оз. Верхнее, две другие аналогичны сисковетам (Zimmerman et al., 2006). Хампер в озере отсутствует, однако встречаются отдельные особи с характерным для данной формы питанием (Zimmerman et al., 2009). Среди случаев симпатрической диверсификации у кристивомеров особое место занимает пучок форм из оз. Большое Медвежье. Здесь описаны сразу четыре формы из прибрежных экосистем (глубины менее 30 м). Показано, что в отличие от вышеописанных вариантов данные формы в первую очередь различаются длиной жаберных тычинок, формой головы и плавников, а не формой тела (Chavarie et al., 2013). Несмотря на сезонные вариации и перекрывание спектров питания, все четыре формы можно разделить по характеру пищевой специализации. Две из них (с короткими тычинками) питаются в пелагической зоне, основой питания одной является рыба, другой — крупные мизиды. Форма с длинными тычинками специализируется на потреблении бентосных организмов, а форма с тычинками средней длины является эврифагом (Chavarie et al., 2016). Выявлены генетические различия между формами; при этом оказалось, что генетически они ближе друг другу, чем к кристивомерам из соседних озёр. Последнее доказывает их симпатрическое происхождение внутри экосистемы Большого Медвежьего озера (Harris et al., 2015).

Суммируя известную информацию о симпатричных формах кристивомеров, следует отметить, что специфичность их эволюции обусловлена несколькими особенностями экосистем Великих американских озёр. Во-первых, в озёрах имеется специализированное сообщество глубоководных сигов, совершающих суточные вертикальные миграции (Eshenroder et al., 1999; Muir et al., 2013). Именно специализация сигов могла индуцировать эволюцию гольцов и привести к независимому образованию хищных глубоководных форм с их своеобразной морфологией и биологией. Второй важной особенностью экосистем Великих озёр является наличие крупных мизид, которыми питается ряд форм бентосоядных кристивомеров. Более того, показано, что последовательное вселение в оз. Фледхед сначала лин-формы кристивомера, а затем мизиды привело к разделению кристивомера на две формы. Новообразовавшиеся формы стали обитать на разных глубинах, они отличаются друг от друга морфологией и темпом роста (Stafford et al., 2014). Отсутствие глубоководных форм кристивомеров в Большом Медвежьем озере, вероятно, обусловлено термическим режимом водоема: в нём не формируется эпилимнион (монимиктический водоём), что приводит к чрезвычайно низкой продуктивности зоны глубже границ освещённости (около 30 м); афотическая зона водоёма, по сути, представляет собой безжизненную пустыню (Johnson, 1975, 1976).

Целесообразно более подробно остановиться на трёх водоёмах, где по разным причинам наблюдаются исключительные случаи симпатрического формообразования у гольцов. Первый из них — оз. Эльгыгытгын (Чукотка). В отличие от многих арктических озёр, имеющих ледниковый генезис, образовалось в метеоритном кратере около 2.8 млн лет назад (Layer, 2000). Водоём находится в чрезвычайно суровых климатических условиях, относится к монимиктическому типу и полностью освобождается ото льда всего на 1.5–2.5 мес. в году (Nolan et al., 2003; Nolan, Brigham-Grette, 2007). Ихтиофауна представлена фактически только гольцами, изредка в озере встречаются хариус *Thymallus arcticus* и слизистый подкаменщик *Cottus cognatus*, отмечены единичные поимки кеты *Oncorhynchus keta* и валька *Prosopium cylindraceum* (Черешнев, Скопец, 1992а, 1993). Набор симпатричных форм гольцов представлен хищником (боганидская паляя), планктонофагом (малоротая паляя) и глубоководным планктофагом (паляя Световидова, или длиннопёртая паляя). Специфика данного пучка кроется в чрезвычайно глубокой степени дивергенции форм. В частности, из-за особенностей морфологии глубоководная паляя Световидова была описана как отдельный род — *Salvethymus* (Черешнев, Скопец, 1990). Паляя

Световидова имеет чрезвычайно большое число длинных, густо посаженных жаберных тычинок, длинные парные плавники, специфическое строение хондрокраниума, обитает на глубинах более 50 м, заселяет склон и котловину озера, питается зоопланктоном (очень редко также гаммарусами) в придонном слое воды, мечет икру, вероятно, на илистый субстрат (Черешнев, Скопец, 1992б). Вторая форма — малоротая палия — также характеризуется большим числом жаберных тычинок, но прочие морфологические характеристики не выходят за пределы, типичные для рода *Salvelinus* (Викторовский и др., 1981; Черешнев, Скопец, 1992б). Эта форма обитает в пелагиали, днём держится на больших глубинах, а ночью подходит к берегу, совершая, таким образом, значительные вертикальные миграции. Боганидская палия представлена типичным хищным морфотипом, описанным из многих озёр Голарктики. Мелкая боганидская палия (длиной до 40 см) питается молодью малоротой палии, рыбы длиной 40–60 см — взрослой малоротой и длиннопёрой палиями, в желудках рыб длиной >60 см преобладает длиннопёрая палия (Черешнев, Скопец, 1992б). Темп роста боганидской палии значительно варьирует, и в возрасте 16+–20+ её размеры могут различаться более чем в два раза. В популяции можно выделить быстро и медленно растущие группировки, однако карлики отсутствуют (Черешнев, Скопец, 1993). Несмотря на то что все три формы принадлежат к пелагической пищевой цепочке, между ними обнаружены некоторые различия по заражённости паразитами (Атрашкевич, Орлова, 1993).

По данным кариологического анализа, кариотип длиннопёрой палии значительно отличается от такового малоротой и боганидской палий. Последние схожи между собой и близки к проходному гольцу Таранца (Глубоковский, Фролов, 1993). Современные молекулярно-генетические исследования показали, что палия Световидова по последовательностям регионов *Cyt b–D-loop* мтДНК отстоит от двух других форм в семь раз дальше (45 мутаций), чем они отстоят друг от друга (четыре–девять мутаций). Анализ микросателлитных локусов показал полную репродуктивную изоляцию между формами (Сенчукова, 2014; Osinov et al., 2015). Таким образом, в озере сосуществуют два планктофага, занимающих две разные ниши. Один из них питается пелагическим планктоном, второй — демерсальным, при этом в данном гольцовом сообществе нет формы, специализирующейся на питании бентосом. Такой тип диверсификации не описан ни для одного другого озера. Также гольцы фактически являются единственными представителями ихтиофауны. Во всех других известных случаях в условиях моновидового сообщества гольцы не образуют

глубоко специализированных форм. Как правило, образуются стабильно существующие эпигенетические группировки, переход между которыми осуществляется за счёт задержек и спуртов роста. В оз. Эльгыгытгын глубина специализации морфотипов, напротив, достигла высокого уровня, не известного из других гольцовых водоёмов. Третий аспект проблемы, вызывающий недоумение, связан с историей самого озера. Даже в условиях современного относительно тёплого климата оз. Эльгыгытгын полностью освобождается ото льда не каждый год. Соответственно, в более холодные климатические периоды плейстоцена, в частности во времена Висконсинских экстремумов, озеро, хотя и не закрывалось ледником, должно было быть покрыто льдом круглый год в течение многих (возможно, сотен) лет. Наличие таких периодов подтверждается современными палеоклиматическими исследованиями (Melles et al., 2007, 2012). Маловероятно, чтобы фауна рыб могла сохраняться в таких условиях. Соответственно, гольцовое сообщество не может быть чрезвычайно древним. Единственный способ объяснить феномен пучка форм в оз. Эльгыгытгын — предположить, что фауна гольцов сформировалась в результате нескольких последовательных вселений. Каждая последующая волна, попадая в суровые условия экосистемы оз. Эльгыгытгын, проходила ряд «бутылочных горлышек», что способствовало быстрой эволюции вселенцев и обеспечивало их репродуктивную изоляцию. По мнению ряда авторов, вселение малоротой и боганидской палии в озеро происходило из разных рефугиумов (Osinov et al., 2015).

Второй водоём, который следует рассмотреть отдельно, — это оз. Тингвалаватн, находящееся в юго-западной части Исландии. Именно пример диверсификации арктических гольцов из этого озера стал хрестоматийным и одним из наиболее изученных в мире. Водоём возник около 10 тыс. лет назад в результате запруживания долины лавовым потоком (Jonasson, 1992). Гольцы озера представлены четырьмя морфотипами: крупным бентофагом, мелким бентофагом, планктофагом и хищником (Jonsson et al., 1988; Sandlund et al., 1992). По сути, как и во многих других озёрах, при диверсификации гольцов в оз. Тингвалаватн происходит разделение ресурсов пелагиали и бентали, однако в данном случае этот процесс привёл к образованию не одной, а двух форм в каждой станции. Различия в питании между двумя ресурсными группами морфотипов начинают проявляться с возраста 1 год. В пелагиали мелкая форма питается преимущественно зоопланктоном, крупная — трёхиглой колюшкой (Malmquist et al., 1992). По-видимому, пелагические формы имеют эпигенетическое происхождение — при достижении длины 23 см рыбы могут менять характер

питания с последующим спуртом роста (Snoggrason et al., 1994). Особенностью данного пучка является то, что бентические формы обитают совместно на одних и тех же участках литорали. Различия между крупной и мелкой формой выражаются в разных способах освоения биотопа и, соответственно, пищевых ресурсов: крупная форма занимает эпибентическую стацию, а мелкая живет в пространствах между камнями (Sandlund et al., 1987, 1992). В отличие от многих случаев симпатрической диверсификации арктических гольцов в данной экосистеме отсутствует профундальный бентофаг. Мелкая и крупная бентические формы имеют очень близкие спектры питания, основной кормовой объект — гастропода *Lymnaea peregra* (Snoggrason et al., 1994). По трофопаразитарным маркерам между бентофагами показаны значимые различия. Мелкая бентосоядная форма в значительной степени инфицирована трематодами *Diplostomum* spp., крупная — преимущественно нематодой *Cystidicola farionis* (Frandsen et al., 1989). Морфологический анализ показал, что бентические морфотипы характеризуются укороченной нижней челюстью и большими грудными плавниками; пелагические морфы, напротив, имеют длинную нижнюю челюсть и небольшие грудные плавники (Snoggrason et al., 1994). Пелагические формы нерестятся в августе—сентябре, в то время как крупная бентическая — в июле—августе, а мелкая — с июля по октябрь. Разный температурный режим во время эмбриогенеза приводит к более раннему переходу крупной бентической формы на внешнее питание (Skúlason et al., 1989a, 1989b). Ряд морфологических особенностей, связанных с дальнейшей пищевой специализацией, проявляется уже у ранних личинок. В серии экспериментов показаны достоверные различия между пелагической, крупной и мелкой бентической формами по строению головы (Skúlason et al., 1989a; Kapralova et al., 2015). Результаты молекулярно-генетических исследований дискуссионны и не дают однозначного ответа на вопрос об изоляции форм. В частности, полиморфизм по шести микросателлитных локусам не показал ассортативности скрещивания (Wilson et al., 2004). Впоследствии генетическая подразделённость, свидетельствующая о пониженном потоке генов, была обнаружена при сравнении мелкой бентической и пелагической форм (Kapralova et al., 2011). Также для лимнической и бентической линий гольцов выявлены различия по уровню экспрессии генов, отвечающих за развитие краниофациального комплекса признаков во время эмбриогенеза (Ahi et al., 2014). Анализ четырёх генов, кодирующих иммунологические маркеры, показал, что можно с уверенностью говорить о существовании трёх форм в оз. Тингвалатн (Kapralova et al., 2013).

Третий водоём, выходящий за рамки общих тенденций, — оз. Кроноцкое на Камчатке. Водоём

возник около 12 тыс. лет назад в результате перекрытия долины реки вулканическим материалом. Сформировавшееся озеро из-за системы порогов в верхнем течении оказалось недостижимым для проходных рыб, населяющих реки Восточной Камчатки. Современная ихтиофауна состоит из двух видов: жилой формы нерки (кокани) и северной мальмы. По нашим данным, в озере обитают, по меньшей мере, пять—семь симпатричных форм северной мальмы, что делает этот пучок самым разнообразным среди всех образованных представителями рода *Salvelinus*. Высокий уровень адаптивной радиации, вероятно, связан с особенностями биологии мальмы, которая в отличие от арктических гольцов и кристивомеров лучше преадаптирована к жизни в реках и может осваивать не только озёрные, но и речные нерестилища в широком диапазоне условий.

Первые сведения об ихтиофауне и, в частности, о гольцах были получены в самом начале XX в. полевым отрядом Камчатской экспедиции Рябушинского под руководством Шмидта (Шмидт, 1916). В коллекции ЗИН РАН (Санкт-Петербург) по сей день хранятся несколько образцов наиболее типичных морфотипов гольцов оз. Кроноцкое. Детальное изучение фауны гольцов проведено во второй половине 1970-х гг. Были выделены три специализированные группировки, занимающие ниши прибрежного бентофага, эврифага (бентофага, переходящего по мере роста на хищничество) и специализированного хищника. На основе морфологического анализа некоторым группам был присвоен таксономический статус. В соответствии с бытовавшей тогда концепцией географического видообразования образование эндемичной фауны было представлено как ряд отдельных вселений (Викторовский, 1978). Современные генетические исследования говорят о частичной изоляции форм; особенности полиморфизма мтДНК поддерживают гипотезу о внутриозёрном происхождении форм (Сенчукова и др., 2012). В последние годы в профундали озера обнаружены две специализированные формы, занимающие ниши глубоководного бентофага и эврифага (Маркевич и др., 2017a). Среди прибрежных бентофагов выделены три морфологические группировки, питающиеся почти исключительно гаммарусами, которые различаются по строению головы и нерестятся в разных притоках озера (Маркевич и др., 2017b).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Рассмотренные примеры позволяют выделить общие закономерности и направления симпатрической специализации у рыб, по крайней мере, в водоёмах северных широт. Магистральным направлением специализации можно признать

диверсификацию с неравновесным освоением ресурсов пелагиали и бентали. Данный механизм, приводящий к возникновению прибрежного/глубоководного бентофага и планктофага/хищника, многократно встречается у всех рассмотренных групп рыб. Вторым важным направлением является специализация по градиенту глубин. В результате происходит образование двух или более форм-бентофагов, осваивающих ресурсы литорали, свала и профундали. Специализация вдоль градиента глубин довольно частое явление у сига и гольцов. Третий механизм специализации — это образование нескольких форм в прибрежных экосистемах без видимого разделения пищевых ресурсов. Данное явление в единичных вариантах отмечено у широколобок, форелей и гольцов.

Важным фактором, способствующим реализации симпатрической диверсификации по отличию от магистрального пути, является склонность отдельных групп к речному нересту. В оз. Лох-Мелвин разделение трёх форм форелей поддерживается именно благодаря нересту на разных участках гидросети озёрных притоков. В оз. Севан своеобразие пучка форм форелей также достигалось не в последнюю очередь за счёт речного нереста. В оз. Лох-Раннох, населённом тремя симпатрическими формами арктических гольцов, отмечен не свойственный виду речной нерест одной из форм. Мальма — вид, обычно нерестящийся в реках, сохраняет данную особенность биологии в оз. Кроноцкое. Именно здесь образовался самый разнообразный внутриозёрный пучок форм гольцов.

Не последнюю роль в реализации сложных вариантов специализации играют специфические особенности самих водоёмов. Так, в мономиктических озёрах Большое Медвежье и Эльгыгитын комплексы гольцов отличаются уникальными структурными особенностями. В оз. Тингвалаватн в прибрежье обитают две формы бентофагов — эпибентическая и живущая в пространствах между камней. Данный путь специализации становится возможным благодаря наличию крупных лавовых глыб, создающих подводные каверны.

Третий фактор реализации сложных вариантов симпатрии — сопутствующая диверсификация кормовых объектов. Например, специализация рыб оз. Байкал была бы невозможна без появления пучка видов гаммарид. В древних озёрах о-ва Сулавеси наряду с пучками у рыб описаны пучки форм гастропод, креветок и крабов. Чрезвычайно разнообразные пучки форм цихлид Великих африканских озёр и карпозубых оз. Титикака существуют вместе с не менее разнообразными и глубоко диверсифицированными группами беспозвоночных. Кристивомеры Великих американских озёр эволюционировали благодаря наличию

в экосистемах реликтовых мизид и глубоко специализированных сига.

Несмотря на наличие своеобразных черт во многих симпатрических пучках, следует констатировать стабильность общих направлений специализации у рыб внутри озёрных экосистем. Занимаемые пищевые ниши, особенности морфологии тела и ротового аппарата, механизмы репродуктивной изоляции с завидным постоянством сохраняются в самых разных, иногда эволюционно далёких друг от друга группах. Наблюдаемый параллелизм, на наш взгляд, однозначно свидетельствует о наличии общих универсальных механизмов инициации, развития и поддержания симпатрического формообразования. Многократная повторяемость процессов наталкивает на мысль о важности не столько самого вида, подверженного отбору, сколько комплекса факторов среды, сходным образом индуцирующих симпатрическую эволюцию в озёрах. Ключом для понимания общих механизмов симпатрической диверсификации становится изучение устойчиво повторяющихся процессов, влияющих на формирования циклов продуктивности в водоёмах. Именно такие повторяющиеся из года в год циклы способны создавать условия для специализации и поддерживать её у рыб в течение многих поколений.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы чрезвычайно признательны С.С. Алексееву и М.В. Мине (ИБР РАН), взявшим на себя труд откорректировать текст статьи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алексеев С.С., Пичугин М.Ю. 1998. Новая форма гольца *Salvelinus alpinus* (Salmonidae) из озера Даватчан в Забайкалье и ее морфологические отличия от симпатрических форм // *Вопр. ихтиологии*. Т. 38. № 3. С. 328—337.
- Алексеев С.С., Пичугин М.Ю., Самусенок В.П. 2000. Разнообразие гольцов Забайкалья по меристическим признакам, их положение в комплексе *Salvelinus alpinus* и проблемы происхождения симпатрических форм // *Там же*. Т. 40. № 3. С. 293—311.
- Алексеев С.С., Гордеева Н.В., Матвеев А.Н. и др. 2014. Три симпатрические формы арктического гольца *Salvelinus alpinus* complex (Salmoniformis, Salmonidae) из озера Камканда, северное Забайкалье // *Там же*. Т. 54. № 4. С. 387—412.
- Амстиславский А.З. 1976. О двух формах гольца рода *Salvelinus* из озера Большое Щучье (Полярный Урал) // *Экология*. № 2. С. 86—89.
- Атрашкевич Г.И., Орлова О.М. 1993. Паразитические черви озера Эльгыгитын // *Природа впадины оз. Эльгыгитын*. Магадан: Изд-во СВКНИИ ДВО РАН. С. 128—148.

- Викторовский Р.М. 1978. Механизмы видообразования у гольцов Кроноцкого озера. М.: Наука, 110 с.
- Викторовский Р.М., Глубоковский М.К., Ермоленко Л.Н., Скопец М.Б. 1981. Гольцы рода *Salvelinus* из озера Эльгыгытхын (центральная Чукотка) // Рыбы в экосистемах лососевых рек Дальнего Востока. Владивосток: Изд-во ДВО АН СССР. С. 67–78.
- Владимиров В.И. 1948. Ручьевая форель Армении и ее отношение к другим представителям рода *Salmo* // Тр. Севан. гидробиол. станции. Т. 10. С. 87–178.
- Волобуев В.В. 1977. О карликовой форме нейвы *Salvelinus neiva* (Salmoniformis, Salmonidae) из озера Корраль (бассейн р. Охоты) // Зоол. журн. Т. 56. № 3. С. 405–411.
- Глубоковский М.К., Фролов С.В. 1993. Филогенетические связи и систематика гольцов оз. Эльгыгытхын // Природа впадины оз. Эльгыгытхын. Магадан: Изд-во СВКНИИ ДВО РАН. С. 149–177.
- Голубцов А.С. 2010. «Пучки видов» рыб в реках и озёрах: симпатрическая дивергенция в фаунистически обеднённых рыбных сообществах как особый модус эволюции // Актуальные проблемы современной ихтиологии (к 100-летию Г.В. Никольского). М.: Т-во науч. изд. КМК. С. 96–123.
- Гудков П.К., Алексеев С.С., Кириллов А.Ф. 2003. Морфоэкологические особенности жилых гольцов рода *Salvelinus* некоторых озёр Охото-Колымского региона // Вопр. ихтиологии. Т. 43. № 5. С. 639–646.
- Дадилян М.Г. 1955. Питание севанских форелей // Тр. Севан. гидробиол. станции. Т. 14. С. 5–76.
- Дадилян М.Г. 1969. О причинах бедности видового состава ихтиофауны озера Севан // Биол. журн. Армении. Т. 22. № 11. С. 58–62.
- Заделёнов В.А., Шадрин Е.Н., Матасов В.В., Романов В.И. 2015. Голец-пучеглазка оз. Собачьего (Норильские озера) // Рыбоводство и рыб. хоз-во. № 4. С. 11–15.
- Кириллов Ф.Н. 1972. Рыбы Якутии. М.: Наука, 360 с.
- Лещинская А.С. 1950. О биологии размножения форелей оз. Севан // Тр. Севан. гидробиол. станции. Т. 11. С. 93–175.
- Маркевич Г.Н., Есин Е.В., Салтыкова Е.А. и др. 2017а. Новые эндемичные формы глубоководных гольцов рода *Salvelinus* (Salmonidae, Salmoniformes) из озера Кроноцкое, Камчатка // Биология моря. Т. 43. № 3. С. 188–194.
- Маркевич Г.Н., Есин Е.В., Бусарова О.Ю. и др. 2017б. Разнообразие носатых гольцов *Salvelinus malma* (Salmonidae) Кроноцкого озера (Камчатка) // Вопр. ихтиологии. Т. 57. № 5. С. 521–533.
- Маркосян А.Г. 1968. К вопросу о естественном размножении севанских форелей расы боджак (*Salmo ischchan* Danilowskii) в озере Севан // Биол. журн. Армении. Т. 21. № 7. С. 107–108.
- Мельянцева В.Г. 1958. Палии озера Карелии. Петрозаводск: Карелгосиздат, 67 с.
- Осинов А.Г. 1983. О генетическом сходстве севанских форелей *Salmo ischchan* Kessler и беломорской кумжи *Salmo trutta* L. // Морфология, структура популяций и проблема рационального использования лососевых рыб. Л.: Наука. С. 150–152.
- Осинов А.Г. 2002. Арктический голец *Salvelinus alpinus* Забайкалья и Таймыра: генетическая дифференциация и происхождение // Вопр. ихтиологии. Т. 42. № 2. С. 149–160.
- Пичугин М.Ю. 2002. Закладка и развитие элементов скелета в раннем онтогенезе у гольцов *Salvelinus alpinus* complex: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: МГУ, 25 с.
- Пичугин М.Ю. 2009. Развитие искусственного гибрида и выявление элементов репродуктивной изоляции между симпатрическими формами гольцов Дрягина и пучеглазки *Salvelinus alpinus* complex (Salmonidae) из горного озера Собачьего (Таймыр) // Вопр. ихтиологии. Т. 49. № 2. С. 240–253.
- Пичугин М.Ю., Чеботарева Ю.В. 2011. Особенности личиночного периода развития холодноводной озерно-речной формы гольца Дрягина (род *Salvelinus*) из озера Лама (п-ов Таймыр) // Там же. Т. 51. № 2. С. 260–274.
- Разнообразие рыб Таймыра. 1999. М.: Наука, 207 с.
- Романов В.И. 1983. Экологическая структура гольцов (р. *Salvelinus*) Хантайского озера // Вопр. географии Сибири. Вып. 14. С. 73–88.
- Романов В.И. 2006. Сравнительный анализ краниологических признаков симпатричных гольцов (род *Salvelinus*) озера Лама // Изучение и охрана животных сообществ плато Путорана. М.: Т-во науч. изд. КМК. С. 228–238.
- Рыбы Курильских островов. 2012. М.: Изд-во ВНИРО, 384 с.
- Савваитова К.А. 1970. Морфологические особенности и изменчивость локальных популяций озерно-речной формы арктического гольца *Salvelinus alpinus* (L.) из водоемов бассейна реки Камчатка // Вопр. ихтиологии. Т. 10. Вып. 2 (11). С. 300–318.
- Савваитова К.А. 1989. Арктические гольцы (структура популяционных систем, перспективы хозяйственного использования). М.: Агрпромииздат, 224 с.
- Савваитова К.А. 1991. К проблеме симпатрических форм у гольцов рода *Salvelinus* (Salmonidae) из водоемов Восточной Сибири // Биология гольцов Дальнего Востока. Владивосток: Изд-во ДВО РАН. С. 5–20.
- Савваитова К.А., Кохменко Л.В. 1971. Некоторые особенности биологии симпатрических гольцов (*Salvelinus alpinus* L.) из бассейна озера Азабачье // Вестн. МГУ. № 3. С. 37–42.
- Савваитова К.А., Максимов В.А. 1980. Формообразование у гольцов рода *Salvelinus* (Salmoniformes, Salmonidae) из озера дельты Лены // Зоол. журн. Т. 59. Вып. 12. С. 1820–1830.
- Савваитова К.А., Максимов В.А. 1991. О симпатрических формах гольцов рода *Salvelinus* (Salmonidae) из Пертымельских озёр Чукотки // Биология гольцов Дальнего Востока. Владивосток: Изд-во ДВО РАН. С. 37–56.
- Савваитова К.А., Максимов В.А., Нестеров В.Д. 1980. К систематике и экологии гольцов рода *Salvelinus* (сем.

- Salmonidae) водоемов полуострова Таймыр // Вопр. ихтиологии. Т. 20. Вып. 2(121). С. 195–210.
- Савваитова К.А., Дорофеева Е.А., Маркарян В.Г., Смолей А.И. 1989. Форели озера Севан. Оценка состояния по результатам морфоэкологического мониторинга, перспективы сохранения и использования // Тр. ЗИН АН СССР. Т. 204, 178 с.
- 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.
- Самусенок В.П. 2000. Экология арктического гольца *Salvelinus alpinus* (L.) высокогорных водоемов Северного Забайкалья: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Иркутск: ИГУ, 18 с.
- Сенчукова А.Л. 2014. Генетическая дифференциация гольцов (род *Salvelinus*) озерно-речной системы Кроноцкая (Камчатка): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: МГУ, 24 с.
- Сенчукова А.Л., Павлов С.Д., Мельникова М.Н., Мюге Н.С. 2012. Генетическая дифференциация гольцов (род *Salvelinus*) из озера Кроноцкое на основе анализа митохондриальной ДНК // Вопр. ихтиологии. Т. 52. № 4. С. 489–499.
- Смирнов А.Ф. 1933. Палия Онежского озера биология, промысел и разведение // Рыб. хоз-во Карелии. Вып. 2. С. 110–127.
- Смирнов А.Ф. 1956. Палии Сегозера // Тр. Карел. филиала АН СССР. Вып. 5. Вопросы ихтиологии внутренних водоемов. С. 119–130.
- Смирнов А.Ф. 1964. Морфологические и биологические характеристики лудной и ямной палий Ладожского озера // Рыб. хоз-во Карелии. Вып. 8. С. 130–140.
- Смирнов А.Ф. 1968. Лудная палия озер Канентъявр и Большой Колгиявр // Докл. Географ. о-ва СССР. Вып. 9. С. 110–126.
- Толмачева Ю.П. 2007. Сравнительная характеристика питания керчаковых рыб (Cottoidei) литорали Байкала: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Иркутск: ЛИ СО РАН, 24 с.
- Фортунатов М.А. 1927. Форели Севанского озера // Тр. Севан. озерн. станции. Т. 1. Вып. 2. С. 1–135.
- Фортунатова К.Р. 1933. Форели озера Эйзенан // Там же. Т. 3. Вып. 2. С. 71–92.
- Черешнев И.А. 2008. Пресноводные рыбы Чукотки. Магадан: Изд-во СВНЦ ДВО РАН, 324 с.
- Черешнев И.А., Скопец М.Б. 1990. *Salvethymus svetovidovi* gen. et sp. nova – новая эндемичная рыба из подсемейства лососевых (Salmonidae) из озера Эльгыгытгын (центральная Чукотка) // Вопр. ихтиологии. Т. 30. Вып. 2. С. 201–213.
- Черешнев И.А., Скопец М.Б. 1992а. Гольцовые рыбы (Salmonidae, Salvelini) озера Эльгыгытгын (центральная Чукотка). I. Морфология и эволюция // Сб. науч. тр. ГОСНИОРХ. № 304. С. 239–254.
- Черешнев И.А., Скопец М.Б. 1992б. Гольцовые рыбы (Salmonidae, Salvelini) озера Эльгыгытгын (центральная Чукотка). II. Особенности биологии // Там же. № 304. С. 255–270.
- Черешнев И.А., Скопец М.Б. 1993. Биология гольцов оз. Эльгыгытгын // Природа впадины оз. Эльгыгытгын. Магадан: Изд-во СВКНИИ ДВО РАН. С. 105–127.
- Черешнев И.А., Волобуев В.В., Шестаков А.В., Фролов С.В. 2002. Лососевидные рыбы Северо-Востока России. Владивосток: Дальнаука, 496 с.
- Шмидт П.Ю. 1916. Работы Зоологического отдела на Камчатке в 1908–1909 гг. М.: Тип. т-ва Рябушинских, 434 с.
- Экология озера Севан в период повышения его уровня. Результаты исследования Российско-армянской биологической экспедиции по гидроэкологическому обследованию озера Севан (Армения) (2005–2009 гг.). 2010. Махачкала: Наука ДНЦ, 375 с.
- Adams C.E. 1999. Does the underlying nature of polymorphism in the Arctic charr differ across the species? // Int. Soc. Arctic Charr Fanatics Inform. Ser. V. 7. P. 61–67.
- Adams C.E., Huntingford F.A. 2002. Inherited differences in head allometry in polymorphic arctic charr from Loch Rannoch, Scotland // J. Fish. Biol. V. 60. P. 515–520.
- Adams C.E., Maitland P.S. 2007. Arctic charr in Britain and Ireland – 15 species or one? // Ecol. Freshwat. Fish. V. 16. P. 20–28.
- Adams C.E., Fraser D., Huntingford F.A. et al. 1998. Trophic polymorphism in the Arctic charr from Loch Rannoch, Scotland // J. Fish Biol. V. 52. P. 1259–1272.
- Adams C.E., Fraser D., McCarthy I. et al. 2003. Stable isotope analysis reveals ecological segregation in a bimodal size polymorphism in Arctic charr from Loch Tay, Scotland // J. Fish Biol. V. 62. P. 474–481.
- Adams C.E., Wilson A.J., Fraser D. et al. 2007. Patterns of phenotypic and genetic variability show hidden diversity in Scottish Arctic charr // Ecol. Freshwat. Fish. V. 16. P. 78–86.
- Adams C.E., Wilson A.J., Ferguson M.M. 2008. Parallel divergence of sympatric genetic and body size forms of Arctic charr, *Salvelinus alpinus*, from two Scottish lakes // Biol. J. Linn. Soc. V. 95. P. 748–757.
- Ahi E.P., Kapralova K.H., Pálsson A. et al. 2014. Transcriptional dynamics of a conserved gene expression network associated with craniofacial divergence in Arctic charr // EvoDevo. V. 5. № 40. P. 1–19.
- Alekseyev S.S., Pichugin M. Yu., Samusenok V.P. 1999. Studies of charrs *Salvelinus alpinus* complex from Transbaikalia (distribution, diversity and the problem of sympatric forms) // Proc. 8-th and 9-th ISACF workshops on Arctic char, 1996 and 1998. ISACF Inform. Ser. № 7. P. 71–86.
- Alekseyev S.S., Samusenok V.P., Matveev A.N., Pichugin M. Yu. 2002. Diversification, sympatric speciation and trophic polymorphism of Arctic charr, *Salvelinus alpinus* complex in Transbaikalia // Environ. Biol. Fish. V. 64. P. 97–114.
- 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 // Ibid. V. 86. P. 487–505.
- Alexander G., Adams C.E. 2000. Phenotypic variation in Arctic charr from Scotland and Ireland // Aqua. J. Ichthyol. Aquat. Biol. V. 4. P. 77–88.
- Allendorf F.W., Ryman N., Stennek A., Staid G. 1976. Genetic variation in Scandinavian brown trout (*Salmo trutta* L.): evidence of distinct sympatric populations // Hereditas. V. 83. P. 73–82.
- Amundsen P.-A., Knudsen R., Klemetsen A., Kristoffersen R. 2004. Resource competition and interactive segregation between sympatric whitefish morphs // Ann. Zool. Fennici. V. 41. P. 301–307.
- Arbour J.H., Hardie D.C., Hutchings J.A. 2011. Morphometric and genetic analyses of two sympatric morphs of Arctic char (*Salvelinus alpinus*) in the Canadian High Arctic // Can. J. Zool. V. 89. P. 19–30.
- Barlow G.W., Munsey J.W. 1976. The red devil-Midas-arrow cichlid species complex in Nicaragua // Investigations of the ichthyology of Nicaraguan Lakes. Lincoln: Univ. Nebraska Press. P. 359–369.
- Barluenga M., Stolting K.N., Salzburger W. et al. 2006. Sympatric speciation in Nicaraguan Crater Lake cichlid fish // Nature. V. 439. P. 719–723.
- Behnke R.J. 1972. The systematics of salmonid fishes of recently glaciated lakes // J. Fish. Res. Board Can. V. 29. P. 639–671.
- Behnke R.J. 1980. A systematic review of the genus *Salvelinus* // Charrs: salmonid fishes of the genus *Salvelinus* / Ed. Balon E.K. The Hague: Dr. W. Junk Publ. P. 441–480.
- Bell M.A. 1981. Lateral plate polymorphism and ontogeny of the complete plate morph of threespine sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus*) // Evolution. V. 35. P. 67–74.
- Bell M.A., Foster S.A. 1994. The evolutionary biology of the threespine stickleback. N.Y.: Oxford Univ. Press, 571 p.
- Bernatchez L. 2004. Ecological theory of adaptive radiation. An empirical assessment from Coregonine fishes (Salmoniformes) // Evolution illuminated, salmon and their relatives. N.Y.: Oxford Univ. Press. P. 175–207.
- Bodaly R.A. 1979. Morphological and ecological divergence within the lake whitefish (*Coregonus clupeaformis*) species complex in Yukon Territory // J. Fish. Res. Board Can. V. 36. P. 1214–1222.
- Bolnick D.I., Fitzpatrick D.M. 2007. Sympatric speciation: models and empirical evidence // Ann. Rev. Ecol. Evol. Systematics. V. 38. P. 459–487.
- Bond C.E. 1996. Biology of fishes. Texas: Saunders College Publ., 514 p.
- Brenner T. 1980. The Arctic charr, *Salvelinus alpinus alpinus*, in the prealpine Attersee, Austria // Salmonid fishes of the genus *Salvelinus* / Ed. Balon E.K. The Hague: Dr. W. Junk Publ. P. 765–772.
- Bush G.L. 1994. Sympatric speciation in animals: new wine in old bottles // Trends Ecol. Evol. V. 9. № 8. P. 285–288.
- Cawdery S.A.H., Ferguson A. 1988. Origins and differentiation of three sympatric species of trout (*Salmo trutta* L.) in Lough Melvin // Polish. Arch. Hydrobiol. V. 35. P. 267–277.
- Chavarie L., Howland K.L., Tonn W.M. 2013. Sympatric polymorphism in lake trout: the coexistence of multiple shallow-water morphotypes in Great Bear Lake // Trans. Amer. Fish. Soc. V. 142. P. 814–823.
- Chavarie L., Howland K., Gallagher C., Tonn W.M. 2016. Fatty acid signatures and stomach contents of four sympatric lake trout: assessment of trophic patterns among morphotypes in Great Bear Lake // Ecol. Freshwat. Fish. V. 25. P. 109–124.
- Colosimo P.F., Peichel C.L., Nereng K. et al. 2004. The genetic architecture of parallel armor plate reduction in threespine sticklebacks // PLoS. Biol. V. 2. Iss. № 5. P. e109.
- Crawford G.I., Harrison K., Lincoln R.J., Boxshall G.A. 1993. An introduction to the species flock of amphipods (Crustacea) of Lake Titicaca // Abstracts workshop “Speciation in Ancient Lakes. Evolution, Biodiversity, Conservation”. Belgium, Mont-Rigi, Robertsville. P. 18.
- Crozier W.W. 1985. Observations on the food of two sympatric populations of brown trout (*Salmo trutta*) in Lough Neagh, Northern Ireland // Proc. Roy. Irish Acad. V. 85. P. 57–71.
- D’Ancona U., Merlo S. 1958–1959. La speciazione nelle trote italiane ed in particolare quelle del lago di Garda // Atti Istituto Venetodi Sci. Lettere Arti. V. 117. P. 19–26.
- Darwin C. 1859. On the origin of species by means of natural selection. London: Murray, 504 p.
- Deagle B.E., Jones F.C., Chan Y.F. et al. 2011. Population genomics of parallel phenotypic evolution in stickleback across stream-lake ecological transitions // Proc. Roy. Soc. Biol. Sci. V. 279. P. 1277–1286.
- Dimmick W.W., Berendzen P.B., Golubtsov A.S. 2001. Genetic comparison of three *Barbus* (Cyprinidae) morphotypes from the Genale River, Ethiopia // Copeia. № 4. P. 1123–1129.
- Dorucu M., Adams C.E., Huntingford F.A., Crompton D.W.T. 1995. How fish-helminth associations arise: an example from Arctic charr in Loch Rannoch // J. Fish Biol. V. 47. P. 1038–1043.
- Dörfel H.-J. 1974. Untersuchungen zur Problematik der Saiblingspopulationen (*Salvelinus alpinus* L.) im Über unger See (Bodensee) // Arch. Hydrobiol. Suppl. 47. P. 80–105.
- Dunham J., Baxter C., Fausch K. et al. 2008. Evolution, ecology, and conservation of Dolly Varden, white-spotted char, and bull trout // Fisheries. V. 33. P. 537–550.
- Dynes J., Magnan P., Bernatchez L., Rodriguez M.A. 1999. Genetic and morphological variations between two forms of lacustrine brook charr // J. Fish Biol. V. 54. P. 955–972.
- Elmer K.R., Fan S., Gunter H.M. et al. 2010. Rapid evolution and selection inferred from the transcriptomes of sympatric Crater Lake cichlid fishes // Mol. Ecol. V. 19. P. 197–211.
- Eshenroder R.L. 2008. Differentiation of deep-water lake charr *Salvelinus namaycush* in North American lakes // Environ. Biol. Fish. V. 83. P. 77–90.
- Eshenroder R.L., Sideleva V.G., Todd T.N. 1999. Functional convergence among pelagic sculpins of Lake Baikal and

- deepwater ciscoes of the Great Lakes // J. Great Lakes Res. V. 25. P. 847–855.
- Eschmeyer P.H., Phillips A.M.* 1965. Fat content of the flesh of siscowets and lake trout from Lake Superior // Trans. Amer. Fish. Soc. V. 94. № 1. P. 62–74.
- Ferguson A.* 1986. Lough Melvin – a unique fish community // Roy. Dublin Soc. V. 1. P. 1–17.
- Ferguson A., Mason F.M.* 1981. Allozyme evidence for reproductively isolated sympatric populations of brown trout (*Salmo trutta* L.) in Lough Melvin // Ireland. J. Fish Biol. V. 18. P. 629–642.
- Ferguson A., Taggart J.B.* 1991. Genetic differentiation among the sympatric brown trout (*Salmo trutta*) populations of Lough Melvin, Ireland // Biol. J. Linn. Soc. V. 43. P. 221–237.
- Feulner P.G.D., Kirschbaum F., Tiedemann R.* 2008. Adaptive radiation in the Congo River: an ecological speciation scenario for African weakly electric fish (Teleostei; Mormyridae; *Campylomormyrus*) // J. Physiol. Paris. V. 102. P. 340–346.
- Filteau M., Pavey S.A., St-Cyr J., Bernatchez L.* 2013. Gene coexpression networks reveal key drivers of phenotypic divergence in lake whitefish // Mol. Biol. Evol. V. 30. P. 1384–1396.
- Frandsen F., Malmquist H.J., Snorrason S.S.* 1989. Ecological parasitology of polymorphic Arctic charr, *Salvelinus alpinus* (L.) in Thingvallavatn, Iceland // J. Fish Biol. V. 34. P. 281–297.
- Fryer G.* 1991. Comparative aspects of adaptive radiation and speciation in Lake Baikal and the great rift lakes of Africa // Hydrobiologia. V. 211. P. 137–146.
- Garduno-Paz M.V., Adams C.E., Verspoor E. et al.* 2012. Convergent evolutionary processes driven by foraging opportunity in two sympatric morph pairs of Arctic charr with contrasting post-glacial origins // Biol. J. Linn. Soc. V. 106. P. 794–806.
- Gíslason D., Ferguson M.M., Skúlason S., Snorrason S.S.* 1999. Rapid and coupled phenotypic and genetic divergence in Icelandic Arctic charr (*Salvelinus alpinus*) // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 56. P. 2229–2234.
- Goetz F.W., Rosauer D., Sitar S. et al.* 2010. A genetic basis for the phenotypic differentiation between siscowet and lean lake trout (*Salvelinus namaycush*) // Mol. Ecol. V. 19. P. 176–196.
- Goetz F., Jasonowicz A., Johnson R. et al.* 2013. Physiological differences between lean and siscowet lake trout morphotypes: Are these metabolotypes? // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 71. P. 427–435.
- Golubtsov A.S., Mina M.V.* 2003. Fish species diversity in the main drainage systems of Ethiopia: current state of knowledge and research perspectives // Ethiop. J. Natur. Resour. V. 5. P. 281–318.
- Golubtsov A.S., Cherenkov S.E., Tefera F.* 2012. High morphological diversity of the genus *Garra* in the Sore River (the White Nile Basin, Ethiopia): one more cyprinid species flock? // J. Ichthyol. V. 52. № 11. P. 817–820.
- Gomez-Uchida D., Dunphy K.P., O'Connell M.F., Ruzzante D.E.* 2008. Genetic divergence between sympatric Arctic charr *Salvelinus alpinus* morphs in Gander Lake, Newfoundland: roles of migration, mutation and unequal effective population sizes // J. Fish Biol. V. 73. P. 2040–2057.
- Goodier J.L.* 1981. Native lake trout (*Salvelinus namaycush*) stocks in the Canadian waters of Lake Superior prior to 1955 // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 38. P. 1724–1737.
- Gordeeva N.V., Alekseyev S.S., Matveev A.N., Samusenok V.P.* 2015. Parallel evolutionary divergence in Arctic char *Salvelinus alpinus* complex from Transbaikalia: variation in differentiation degree and segregation of genetic diversity among sympatric forms // Ibid. V. 72. P. 96–115.
- Gratton P., Allegrucci G., Gandolfi A., Sbordoni V.* 2013. Genetic differentiation and hybridization in two naturally occurring sympatric trout *Salmo* spp. forms from a small karstic lake // J. Fish Biol. V. 82. P. 637–657.
- Gratton P., Allegrucci G., Sbordoni V., Gandolfi A.* 2014. The evolutionary jigsaw puzzle of the surviving trout (*Salmo trutta* L. complex) diversity in the Italian region: a multilocus Bayesian approach // Mol. Phylogen. Evol. V. 79. P. 292–304.
- Greenwood P.H.* 1984. What is a species flock? // Evolution of fish species flocks / Eds. Echelle A.A., Kornfield I. Orono: Univ. Maine Press. P. 13–19.
- Gudbrandsson J., Ahi E.P., Franzdottir S.R. et al.* 2015. The developmental transcriptome of contrasting Arctic charr (*Salvelinus alpinus*) morphs // F1000Research. V. 4. № 136. P. 1–28. DOI: 10.12688/f1000research.6402.1
- Guiguer K.R.R.A., Reist J.D., Power M., Babaluk J.A.* 2002. Using stable isotopes to confirm the trophic ecology of Arctic charr morphotypes from Lake Hazen, Nunavut Canada // J. Fish Biol. V. 60. № 2. P. 348–362.
- Haas F.* 1975. Eine neue endemische Schnecke aus dem Titicacasee // Arch. Mol. V. 86. № 4/6. P. 137–139.
- Harris L.N., Chavarie L., Bajno R. et al.* 2015. Evolution and origin of sympatric shallow-water morphotypes of Lake trout, *Salvelinus namaycush*, in Canada's Great Bear Lake // Heredity. V. 114. P. 94–106.
- Hartley S.E., Bartlett S.E., Davidson W.S.* 1992a. Mitochondrial DNA analysis of Scottish populations of Arctic charr, *Salvelinus alpinus* (L.) // J. Fish Biol. V. 40. № 2. P. 219–224.
- Hartley S.E., McGowan C., Greek R.B., Walker A.F.* 1992b. The genetics of sympatric Arctic charr [*Salvelinus alpinus* (L.)] populations from Loch Rannoch, Scotland // Ibid. V. 41. № 6. P. 1021–1031.
- Herre A.W.* 1933. The fishes of Lake Lanao: a problem in evolution // Amer. Naturalist. V. 68. P. 154–162.
- Hindar K., Jonsson B.* 1993. Ecological polymorphism in Arctic charr // Biol. J. Linn. Soc. V. 48. P. 63–47.
- Hrabik T.R., Jensen O.P., Martell S.J.D. et al.* 2006. Diel vertical migration in then Lake Superior pelagic community. I. Changes in vertical migration of coregonids in response to varying predation risk // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 63. P. 2286–2295.

- Ismail G.B., Sampson D.B., Noakes L.G. 2014 The status of Lake Lanao endemic cyprinids (*Puntius* species) and their conservation // Environ. Biol. Fish. V. 97. № 4. P. 425–434.
- Johnson L. 1975. Distribution of fish species in Great Bear Lake, Northwest Territories, with reference to zooplankton, benthic invertebrates, and environmental conditions // J. Fish. Res. Board Can. V. 32. P. 1989–2004.
- Johnson L. 1976. Ecology of arctic populations of the lake trout, *Salvelinus namaycush*, lake whitefish, *Coregonus clupeaformis*, Arctic charr, *S. alpinus*, and associated species in unexploited lakes of the Canadian Northwest Territories // Ibid. V. 33 P. 2459–2488.
- Johnson L. 1980. The Arctic charr, *Salvelinus alpinus* // Charrs: salmonid fishes of the genus *Salvelinus* / Ed. Balon E.K. The Hague: Dr. W. Junk Publ. P. 19–98.
- Jonasson P.M. 1992. The ecosystem of Thingvallavatn: a synthesis // Oikos. V. 64. P. 405–434.
- Jonsson B. 2002. Parallel sympatric segregation in arctic charr and threespined stickleback in Lake Galtabol, Iceland // Fish. Sci. V. 68. P. 459–460.
- Jonsson B., Jonsson N. 2001. Polymorphism and speciation in Arctic charr // J. Fish Biol. V. 58. P. 605–638.
- Jonsson B., Skúlason S., Snorrason S.S. et al. 1988. Life history variation of polymorphic Arctic charr in Lake Thingvallavatn, Iceland // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 45. P. 1537–1547.
- Kahilainen K., Østbye K. 2006. Morphological differentiation and resource polymorphism in three sympatric whitefish *Coregonus lavaretus* (L.) forms in a subarctic lake // J. Fish Biol. V. 68. P. 63–79.
- Kahilainen K.K., Patterson W.P., Sonninen E. et al. 2014. Adaptive radiation along a thermal gradient: preliminary results of habitat use and respiration rate divergence among whitefish morphs // PLoS ONE. V. 9 № 11. P. e112085. DOI:10.1371/journal.pone.0112085
- Kamaltynov R.M. 1999. On the evolution of Lake Baikal amphipods // Crustaceana. V. 72. P. 921–931.
- Kapralova K.H., Morrissey M.B., Kristjánsson B.K. et al. 2011. Evolution of adaptive diversity and genetic connectivity in Arctic charr (*Salvelinus alpinus*) in Iceland // Heredity. V. 106. P. 472–487.
- Kapralova K.H., Gudbrandsson J., Reynisdóttir S. et al. 2013. Differentiation at the *MHCIIa* and *Cath2* loci in sympatric *Salvelinus alpinus* resource morphs in Lake Thingvallavatn // PLoS ONE. V. 8. № 7. P. e69402. DOI:10.1371/journal.pone.0069402
- Kapralova K.H., Jónsson Z.O., Palsson A. et al. 2015. Bones in motion: ontogeny of craniofacial development in sympatric Arctic charr morphs // Devel. Dynamics. V. 244. № 9. P. 1168–1178.
- Klemetsen A. 2010. The char problem revisited: exceptional phenotypic plasticity promotes ecological speciation in postglacial lakes // Freshwat. Rev. V. 3. P. 49–74.
- Klemetsen A. 2013. The most variable vertebrate on Earth // J. Ichthyol. V. 53. № 10. P. 781–791.
- Klemetsen A., Amundsen P.-A., Knudsen R., Hermansen B. 1997. A profundal, winter-spawning morph of Arctic charr *Salvelinus alpinus* (L.) in Lake Fjellfrøvatn, northern Norway // Nord. J. Freshwat. Res. V. 73. P. 13–23.
- Klemetsen A., Knudsen R., Primicerio R., Amundsen P.-A. 2006. Divergent, genetically based feeding behaviour of two sympatric Arctic charr, *Salvelinus alpinus* (L.), morphs // Ecol. Freshwat. Fish. V. 15. P. 350–355.
- Knudsen R., Kristoffersen R., Amundsen P.-A. 1997. Parasite communities in two sympatric morphs of Arctic charr *Salvelinus alpinus* (L.) in northern Norway // Can. J. Zool. V. 75. P. 2003–2009.
- Knudsen R., Siwertsson A., Eloranta A. et al. 2015. Evolutionary and ecosystem consequences of a piscivore profundal morph of Arctic charr // Proc. 8-th Int. Charr Symp. Tromsø, Norway. P. 8.
- Kondrashov A.S., Mina M.V. 1986. Sympatric speciation: when is it possible? // Biol. J. Linn. Soc. V. 27. P. 201–223.
- Kontula T., Kirilchik S.V., Väinölä R. 2003. Endemic diversification of the monophyletic cottoid fish species flock in Lake Baikal explored with mtDNA sequencing // Mol. Phylogen. Evol. V. 27. P. 143–155.
- Kottelat M., Freyhof J. 2007. Handbook of European freshwater fishes. Berlin: Kottelat, Cornol and Freyhof, 646 p.
- Kozhova O.M., Izmesteva L.R. 1998. Lake Baikal. Evolution and biodiversity. Leiden: Backhuys Publ., 218 p.
- Lack D. 1945. The Galapagos finches (Geospizinae), a study in variation // Calif. Acad. Sci. V. 21. P. 1–152.
- Landry L., Bernatchez L. 2010. Role of epibenthic resource opportunities in the parallel evolution of lake whitefish species pairs (*Coregonus* sp.) // J. Evol. Biol. V. 23. P. 2602–2613.
- Landry L., Vincent W., Bernatchez L. 2007. Parallel evolution of lake whitefish dwarf ecotypes in association with limnological features of their adaptive landscape // Ibid. V. 20. P. 971–984.
- Larson G.A. 1976. Social behaviour and feeding ability of two phenotypes of *Gasterosteus aculeatus* in relation to their spatial and trophic segregation in a temperate lake // Can. J. Zool. V. 54. P. 107–121.
- Lauzanne L. 1992. Native species. The *Orestias* // Lake Titicaca. A synthesis of limnological knowledge / Eds. Dejoux C., Iltis A. V. 68. Monographiae Biologicae. Netherlands: Kluwer Acad. Publ. P. 405–420.
- Layer P.W. 2000. Argon-40/argon-39 age of the El'gygytgyn impact event, Chukotka, Russia // Meteoritics Planetary Sci. V. 35. № 3. P. 591–599.
- Leloup E. 1953. Gasteropods // Explor. hydrobiol. Lac Tanganika (1946–1947). Inst. Roy. Sci. Nat. V. 3. P. 1–273.
- Lindsey C.C. 1963. Sympatric occurrence of two species of humpback whitefish in Squanga Lake, Yukon Territory // J. Fish. Res. Board Can. V. 20. P. 749–767.
- Loubens G., Sarmiento J. 1985. Observations sur les poissons de la partie bolivienne du lac Titicaca. II. *Orestias agassii*, Valenciennes, 1846 (Pisces, Cyprinodontidae) // Rev. Hydrobiol. Trop. V. 18. № 2. P. 159–171.
- Lu G., Bernatchez L. 1999. Correlated trophic specialisation and genetic divergence in sympatric lake whitefish ecotypes

- (*Coregonus clupeaformis*): support for the ecological speciation hypothesis // *Evolution*. V. 53. P. 1491–1505.
- Maldonado E.M., Ubert N.H., Sagnes P., De Merona B. 2009. Morphology–diet relationships in four killifishes (Teleostei, Cyprinodontidae, *Orestias*) from Lake Titicaca // *J. Fish Biol.* V. 74. P. 502–520.
- Malmquist H.J., Snorrason S.S., Skúlason S. et al. 1992. Diet differentiation in polymorphic Arctic charr in Thingvallavatn // *Iceland J. Anim. Ecol.* V. 61. P. 21–35.
- Marchinko K.B., Schluter D. 2007. Parallel evolution by correlated response: lateral plate reduction in threespine stickleback // *Evolution*. V. 61. P. 1084–1090.
- Mayr E. 1942. Systematics and the origin of species. N.Y.: Columbia Univ. Press, 216 p.
- Mayr E. 1947. Ecological factors in speciation // *Evolution*. V. 1. № 4. P. 263–288.
- May-McNally S.L., Quinn T.P., Woods P.J., Taylor E.B. 2014. Evidence for genetic distinction among sympatric ecotypes of Arctic char (*Salvelinus alpinus*) in south-western Alaskan lakes // *Ecol. Freshwat. Fish.* V. 24. № 4. P. 562–574.
- McGee M.D., Wainwright P.C. 2013. Convergent evolution as a generator of diversity in threespine stickleback // *Evolution*. V. 67. P. 1204–1208.
- McGee M.D., Schluter D., Wainwright P.C. 2013. Functional basis of ecological divergence in sympatric stickleback // *BMC Evol. Biol.* V. 13. № 1. P. 277–287. DOI:10.1186/1471-2148-13-277
- McPhail J.D. 1984. Ecology and evolution of sympatric stickleback (*Gasterosteus*): morphological and genetic evidence for a species pair in Enos Lake, British Columbia // *Can. J. Zool.* V. 62. P. 1402–1408.
- McPhail J.D. 1992. Ecology and evolution of sympatric sticklebacks (*Gasterosteus*): evidence for a species-pair in Paxton Lake, Texada Island, British Columbia // *Ibid.* V. 70. P. 361–369.
- Melles M., Brigham-Grette J., Glushkova O.Y. et al. 2007. Sedimentary geochemistry of a pilot core from El'gygytyn Lake – a sensitive record of climate variability in the East Siberian Arctic during the past three glacial-interglacial cycles // *J. Paleolimnol.* V. 37. P. 89–104.
- Melles M., Brigham-Grette J., Minyuk P.S. et al. 2012. 2.8 million years of Arctic climate change from Lake El'gygytyn, NE Russia // *Science*. V. 337. P. 315–320.
- Melotto S.G., Alessio G. 1990. Biology of carpione, *Salmo carpio* L., an endemic species of Lake Garda (Italy) // *J. Fish Biol.* V. 37. P. 687–698.
- Merlo S. 1956. Accrescimento e ciclo vitale della trota lacustre (*Salmo lacustris* L.) del Garda // *Boll. Zool.* V. 23. № 2. P. 349–357.
- Mina M.V., Mironovsky A.N., Golubtsov A.S., Dgebuadze Yu. Yu. 1998. 'Barbus' intermedium species flock in Lake Tana (Ethiopia). II. Morphological diversity of "large barbs" from Lake Tana and Neighboring Areas: homoplasies or synapomorphies? // *Ital. J. Zool.* V. 65. P. 9–14.
- Moore S.A., Bronte C.R. 2001. Delineation of sympatric morphotypes of Lake Trout in Lake Superior // *Trans. Amer. Fish. Soc.* V. 130. P. 1233–1240.
- Muir A.M., Krueger C.C., Hansen M.J. 2012. Re-establishing lake trout in the Laurentian Great Lakes: past, present, and future // *Great Lakes fisheries policy and management: a binational perspective*. East Lansing: Michigan Univ. Press. P. 533–588.
- Muir A.M., Vecsei P., Power M. et al. 2013. Morphology and life history of the Great Slave Lake ciscoes (Salmoniformes: Coregonidae) // *Ecol. Freshwat. Fish.* V. 23. P. 453–469.
- Muir A.M., Bronte C.R., Zimmerman M.S. et al. 2014. Ecomorphological diversity of Lake Charr *Salvelinus namaycush* at Isle Royale, Lake Superior // *Trans. Amer. Fish. Soc.* V. 143. P. 972–987.
- Muir A.M., Hansen M.J., Bronte C.R., Krueger C.C. 2015. If Arctic charr *Salvelinus alpinus* is 'the most diverse vertebrate', what is the lake charr *Salvelinus namaycush*? // *Fish and Fisheries*. V. 17. № 4. P. 1194–1207.
- Myers G.S. 1960. The endemic fish fauna of Lake Lanao, and the evolution of higher taxonomic categories // *Evolution*. V. 14. № 3. P. 323–333.
- Nagelkerke L.A.J., Sibbing F.A. 2000. The large barbs (*Barbus* spp., Cyprinidae, Teleostei) of Lake Tana (Ethiopia), with a description of a new species, *Barbus osseensis* // *Netherl. J. Zool.* V. 50. P. 179–214.
- Nagelkerke L.A.J., Sibbing F.A., van der Boogaart J.G.M. et al. 1994. The barbs (*Barbus* spp.) of Lake Tana: a forgotten species flock? // *Environ. Biol. Fish.* V. 39. P. 1–21.
- Nolan M., Brigham-Grette J. 2007. Basic hydrology, limnology, and meteorology of modern Lake El'gygytyn, Siberia // *J. Paleolimnol.* V. 37. P. 17–35.
- Nolan M., Liston G., Prokein P. et al. 2003. Analysis of lake ice dynamics and morphology on Lake El'gygytyn, Siberia, using synthetic aperture radar (SAR) and Landsat // *J. Geophys. Res.* V. 108. № D2. 12 p. DOI:10.1029/2001JD000934
- Northrup S., Connor M., Taylor E.B. 2010. Population structure of lake trout (*Salvelinus namaycush*) in a large glacial-fed lake inferred from microsatellite DNA and morphological analysis // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* V. 67. P. 1171–1186.
- Nümann W. 1947. Artbildungs-vorgänge bei Forellen (*Salmo lacustris* and *S. carpio*) // *Biol. Zentralbl.* Bd. 66. S. 77–81.
- Ohlberger J., Brännström Å., Dieckmann U. 2013. Adaptive phenotypic diversification along a temperature-depth gradient // *Amer. Naturalist*. V. 182. P. 359–373.
- Ormond C.I., Rosenfeld J.S., Taylor E.B. 2011. Environmental determinants of threespine stickleback species pair evolution and persistence // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* V. 68. № 11. P. 1983–1997.
- Osinov A.G., Senchukova A.L., Mugue N.S. et al. 2015. Speciation and genetic divergence of three species of charr from ancient Lake El'gygytyn (Chukotka) and their phylogenetic relationships with other representatives of the genus *Salvelinus* // *Biol. J. Linn. Soc.* V. 116. № 1. P. 63–85.

- Østbye K., Naesje T.F., Bernatchez L. 2005. Morphological divergence and origin of sympatric populations of European whitefish (*Coregonus lavaretus* L.) in Lake Femund, Norway // J. Evol. Biol. V. 18. P. 683–702.
- Østbye K., Amundsen P.-A., Bernatchez L. et al. 2006. Parallel evolution of ecomorphological traits in the European whitefish *Coregonus lavaretus* (L.) species complex during postglacial times // Mol. Ecol. V. 15. P. 3983–4001.
- Østbye K., Præbel K., Hassve M., Hagenlund M. 2015. Into the Abyss I: genetic structure and life history variation in the four sympatric arctic char morphs in the deep lake Tinnsjøen // Proc. 8-th Int. Charr Symp. Tromsø, Norway. P. 16.
- Parsons K.J., Albertson R.C. 2009. Roles for Bmp4 and CaM1 in shaping the jaw: evo-devo and beyond // Ann. Rev. Gen. V. 43. P. 369–388.
- Parsons K.J., Trent Taylor A., Powder K.E., Albertson R.C. 2014. Wnt signaling underlies the evolution of new phenotypes and craniofacial variability in Lake Malawi cichlids // Nat. Commun. V. 5. DOI:10.1038/ncomms4629.
- Peck J.W. 1975. Brief life history accounts of five commercial salmonid fishes in Lake Superior (Fish. Res. Rept. 1821). Michigan: Dept. Natur. Resour., 128 p.
- Pialek L., Rican O., Casciotta J. et al. 2011. Multilocus phylogeny of *Crenicichla* (Teleostei: Cichlidae), with biogeography of the *C. lacustris* group: species flocks as a model for sympatric speciation in rivers // Mol. Phylogen. Evol. V. 62. P. 46–61.
- Pigeon D., Chouinard A., Bernatchez L. 1997. Multiple modes of speciation involved in the parallel evolution of sympatric morphotypes of lake whitefish (*Coregonus clupeaformis*) // Evolution. V. 53. P. 196–205.
- Powder K.E., Albertson R.C. 2015. Cichlid fishes as a model to understand normal and clinical craniofacial variation // Devel. Biol. V. 415. P. 338–346.
- Powder K.E., Cousin H., McLinden G.P., Craig Albertson R. 2014. A nonsynonymous mutation in the transcriptional regulator *lhb* is associated with cichlid craniofacial adaptation and neural crest cell development // Mol. Biol. Evol. V. 31. P. 3113–3124.
- Power M., Power G., Reist J.D., Bajno R. 2009. Ecological and genetic differentiation among the Arctic charr of Lake Aigueau, Northern Quebec // Ecol. Freshwat. Fish. V. 18. P. 445–460.
- Præbel K., Knudsen R., Siwertsson A. et al. 2013. Ecological speciation in postglacial European whitefish: rapid adaptive radiations into the littoral, pelagic, and profundal lake habitats // Ecol. Evol. V. 3. P. 4970–4986.
- Præbel K., Østbye K., Hassve M., Hagenlund M. 2015. Into the Abyss II: evolutionary origin and temporal separation of the four sympatric Arctic char morphs in the deep Lake Tinnsjøen // Proc. 8-th Int. Charr Symp. Tromsø, Norway. P. 17.
- Ray B.A., Hrabik T.R., Ebener M.P. et al. 2007. Diet and prey selection by Lake Superior lake trout during spring 1986–2001 // J. Great Lakes Res. V. 33. P. 104–113.
- Reimchen T.E. 1980. Spine deficiency and polymorphism in a population of *Gasterosteus aculeatus*: an adaptation to predators? // Can. J. Zool. V. 58. P. 1232–1244.
- Reisinger E. 1953. Zum Saiblingsproblem // Carinthia II. Bd. 143. S. 74–102.
- Reist J.D., Gyselman E., Babaluk J.A. et al. 1995. Evidence for two morphotypes of Arctic char (*Salvelinus alpinus* (L.)) from Lake Hazen, Ellesmere Island, Northwest Territories // Nord. J. Freshwat. Res. V. 71. P. 396–410.
- Reist J.D., Power M., Dempson B. 2013. Arctic charr (*Salvelinus alpinus*): a case study of the importance of understanding biodiversity and taxonomic issues in northern fishes // Biodiversity. V. 14. P. 45–56.
- Rice W.R., Salt G. 1990. The evolution of reproductive isolation as a correlated character under sympatric conditions: experimental evidence // Evolution. V. 44. P. 1140–1152.
- Riget F.F., Nygaard K.H., Christensen B. 1986. Population structure, ecological segregation, and reproduction in a population of Arctic charr (*Salvelinus alpinus*) from Lake Tasersuaq, Greenland // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 43. P. 985–992.
- Robinson B.W., Parsons K.J. 2002. Changing times, spaces, and faces: tests and implications of adaptive morphological plasticity in the fishes of northern postglacial lakes // Ibid. V. 59. P. 1819–1833.
- Robinson B.W., Wilson D.S. 1994. Character release and displacement in fishes: a neglected literature // Amer. Naturalist. V. 144. P. 596–627.
- Ryman N., Allendorf E.W., Stahl G. 1979. Reproductive isolation with little genetic divergence in sympatric populations of brown trout (*Salmo trutta*) // Genetics. V. 92. P. 247–262.
- Saltykova E., Simonsen M., Knudsen R. 2015. Parallel evolution of skull-bone structure of Arctic charr morphs in two subarctic lakes // Proc. 8-th Int. Charr Symp. Tromsø, Norway. P. 11.
- Sandlund O.T., Jonsson B., Malmquist H.J. et al. 1987. Habitat use of arctic charr *Salvelinus alpinus* in Thingvallavatn, Iceland // Environ. Biol. Fish. V. 20. P. 263–274.
- Sandlund O.T., Gunnarson K., Jonasson P.M. et al. 1992. The Arctic charr *Salvelinus alpinus* in Thingvallavatn // Oikos. V. 64. P. 305–351.
- Schliwen U.K., Tautz D., Paabo S. 1994. Sympatric speciation suggested by monophyly of Crater Lake cichlids // Nature. V. 368. P. 629–632.
- Schliwen U., Rassmann K., Markmann M. et al. 2001. Genetic and ecological divergence of a monophyletic cichlid species pair under fully sympatric conditions in Lake Ejagham, Cameroon // Mol. Ecol. V. 10. P. 1471–1488.
- Schluter D. 1996. Ecological speciation in postglacial fishes // Philos. Trans. Roy. Soc. London. Ser. B. V. 351. P. 807–814.
- Schön I., Martens K. 2004. Adaptive, pre-adaptive and non-adaptive components of radiations in ancient lakes: a review // Organisms Diversity Evolution. V. 4. P. 137–156.
- Schwarzer J., Misof B., Ifuta S.N., Schliwen U.K. 2011. Time and origin of cichlid colonization of the lower Congo

- rapids // PLoS One. V. 6. № 7. P. e22380. DOI:10.1371/journal.pone.0022380
- Seehausen O. 2000. Explosive speciation rates and unusual species richness in haplochromine cichlid fishes: effects of sexual selection // Adv. Ecol. Res. V. 31. P. 237–274.
- Seehausen O., Catherine E., Wagner C.E. 2014. Speciation in freshwater fishes // Ann. Rev. Ecol. Evol. Syst. V. 45. P. 621–651.
- Sideleva V.G. 1994. Speciation of endemic Cottoidei in Lake Baikal // Speciation in Ancient Lakes / Eds. Martens K., Goddeeris B., Coulter G. Adv. Limnol. V. 44. P. 441–450.
- Sideleva V.G. 2001. List of fishes from Lake Baikal with descriptions of new taxa of cottoid fishes // Proc. Zool. Inst. V. 287. New Contribution to Freshwater fish research. P. 45–79.
- Simonsen M., Adams C.E., Siwertsson A. et al. 2015. Ontogenetic trajectories of body and head morphology in three sympatric Arctic charr (*Salvelinus alpinus*) morphs // Proc. 8-th Int. Charr Symp. Tromsø, Norway. P. 12.
- Siwertsson A., Knudsen R., Adams C. et al. 2013. Parallel and non-parallel morphological divergence among foraging specialists in European whitefish (*Coregonus lavaretus*) // Ecol. Evol. V. 3. P. 1590–1602.
- Skreslet S. 1973. Group segregation in landlocked arctic charr, *Salvelinus alpinus*, of Jan Mayen Island in relation to the charr problem // Astarte. V. 6. P. 55–58.
- Skúlason S., Noakes D.L.G., Snorrason S.S. 1989a. Ontogeny of trophic morphology in four sympatric morphs of Arctic charr *Salvelinus alpinus* in Thingvallavatn, Iceland // Biol. J. Linn. Soc. V. 38 P. 281–301.
- Skúlason S., Snorrason S.S., Noakes D.L.G. et al. 1989b. Segregation in spawning and early life history among polymorphic Arctic charr, *Salvelinus alpinus*, in Thingvallavatn, Iceland // J. Fish Biol. V. 35. P. 225–232.
- Smalås A., Amundsen P.-A., Knudsen R. 2013. Contrasting life history strategies between sympatric Arctic charr morphs, *Salvelinus alpinus* // J. Ichtyol. V. 53. № 10. P. 856–866.
- Smith J.M. 1966. Sympatric speciation // Amer. Naturalist. V. 100. № 916. P. 637–650.
- Snorrason S.S., Skúlason S., Jonsson B. et al. 1994. Trophic specialisation in Arctic charr *Salvelinus alpinus* (Pisces: Salmonidae): morphological divergence and ontogenetic niche shifts // Biol. J. Linn. Soc. V. 52. P. 1–18.
- Sparholt H. 1985. The population, survival, growth, reproduction and food of arctic charr, *Salvelinus alpinus* (L.), in four unexploited lakes in Greenland // J. Fish Biol. V. 26 P. 313–330.
- Stafford C.P., McPhee M.V., Eby L.A., Allendorf F.W. 2014. Introduced lake trout exhibit life history and morphological divergence with depth // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 71. P. 10–20.
- Stauffer J.R. Jr., McCrary J.K., Black K.E. 2008. Three new species of cichlid fish (Teleostei: Cichlidae) in Lake Apoyo, Nicaragua // Proc. Biol. Soc. Wash. V. 121. P. 117–129.
- Svardson G. 1979. Speciation of Scandinavian *Coregonus* // Rept. Inst. Freshwat. Res. V. 57. P. 1–95.
- Takhteev V.V. 2000. Trends in the evolution of Baikal amphipods and evolutionary parallels with some marine malacostracan faunas // Adv. Ecol. Res. V. 31. P. 197–220.
- Taylor E.B., McPhail J.D. 1999. Evolutionary history of an adaptive radiation in species pairs of threespine sticklebacks (*Gasterosteus*): insights from mitochondrial DNA // Biol. J. Linn. Soc. V. 66. P. 271–291.
- Thomson J. 1883. A trout trip to St. Ignace Island // Fishing with the fly: sketches by lovers of the art with illustrations of standard flies / Eds. Orvis C.F., Cheney A.N. Manchester, Vermont: C.F. Orvis. P. 97–117.
- Trewavas E., Green J., Corbet S.A. 1972. Ecological studies on crater lakes in West Cameroon fishes of Barombi Mbo // J. Zool. V. 167. № 1. P. 41–95.
- Vaillant J.J., Haffner G.D., Cristecu M.E. 2011. The ancient lakes of Indonesia: towards integrated research on speciation // Integr. Comp. Biol. V. 51. P. 634–643.
- Verspoor E., Knox D., Greer R., Hammar J. 2010. Mitochondrial DNA variation in Arctic charr (*Salvelinus alpinus* (L.)) morphs from Loch Rannoch, Scotland: evidence for allopatric and peripatric divergence // Hydrobiologia. V. 650. № 1. P. 117–131.
- Via S. 2001. Sympatric speciation in animals: the ugly duckling grows up // Trends Ecol. Evol. V. 16. № 7. P. 381–390.
- Von Rintelen T., von Rintelen K., Glaubrecht M. et al. 2012. Aquatic biodiversity hotspots in Wallacea // Biotic evolution and environmental change in Southeast Asia / Eds. Gower D. et al. Cambridge: Cambridge Univ. Press. P. 290–315. DOI:10.1017/CBO9780511735882.014
- Westgaard J.I., Klemetsen A., Knudsen R. 2004. Genetic differences between two sympatric morphs of Arctic charr *Salvelinus alpinus* (L.) confirmed by microsatellite DNA // J. Fish Biol. V. 65. P. 1185–1191.
- Wilson A.J., Gislason D., Skúlason S. et al. 2004. Population genetic structure of Arctic charr, *Salvelinus alpinus* from northwest Europe on large and small spatial scales // Mol. Ecol. V. 13. P. 1129–1142.
- Woods P.J., Young D., Skúlason S. et al. 2013. Resource polymorphism and diversity of Arctic charr *Salvelinus alpinus* in a series of isolated lakes // J. Fish Biol. V. 82. P. 569–587.
- Zimmerman M.S., Krueger C.C., Eshenroder R.L. 2006. Phenotypic diversity of lake trout in Great Slave Lake: differences in morphology, buoyancy, and habitat depth // Trans. Amer. Fish. Soc. V. 135. P. 1056–1067.
- Zimmerman M.S., Krueger C.C., Eshenroder R.L. 2007. Morphological and ecological differences between shallow- and deep-water lake trout in Lake Mistassini, Quebec // J. Great Lakes Res. V. 33. P. 156–169.
- Zimmerman M.S., Schmidt S.N., Krueger C.C. et al. 2009. Ontogenetic niche shifts and resource partitioning of lake trout morphotypes // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 66. P. 1007–1018.