

УДК 597.553.2.574.522.576.895

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ ЖИЛОЙ МАЛЬМЫ *SALVELINUS MALMA* (SALMONIDAE) ОЗЕРА ДАЛЬНЕЕ, КАМЧАТКА

© 2017 г. О. Ю. Бусарова¹, *, Е. В. Есин², Т. Е. Буторина¹, А. В. Есипов³, Г. Н. Маркевич²

¹Дальневосточный государственный технический рыбохозяйственный университет — Дальрыбвтуз, Владивосток

²Кроноцкий государственный природный биосферный заповедник, Елизово, Камчатский край

³Тихоокеанский институт биоорганической химии Дальневосточного отделения РАН — ТИБОХ ДВО РАН, Владивосток

*E-mail: olesyabusarova@mail.ru

Поступила в редакцию 28.04.2016 г.

Жилая мальма *Salvelinus malma* оз. Дальнее (бассейн р. Паратунка) дифференцируется на две устойчивые трофические группы: одни рыбы питаются преимущественно бокоплавами, другие — брюхоногими моллюсками. Гаммарусоеды инвазированы *Syathocephalus truncatus* и *Crepidostomum metoecus*; моллюскоеды — *Crepidostomum farionis*, *Ichthyocotylurus erraticus* и *Diplostomum* spp. Рыбы первой группы растут быстрее и имеют более высокую жирность мышечной ткани; они накапливают в мышцах моноеновые кислоты, в то время как моллюскоеды отличаются повышенным содержанием в мышцах кислот омега-3 и омега-6. Питающиеся гаммарусами рыбы характеризуются более крупной головой с длинной верхней челюстью, сравнительно короткими плавниками. Аналогичная экологическая дифференциация отмечена для литоральных гольцов-бентофагов в оз. Кроноцкое, причём группа, специализирующаяся на питании гаммарусами, присутствует в обоих озёрах, а вторая группа выбирает наиболее массовый в озере малоподвижный бентос — моллюсков или личинок хирономид.

Ключевые слова: мальма *Salvelinus malma*, трофические группы, бентофаги, паразиты-индикаторы, жирные кислоты, рост рыб, оз. Дальнее, Камчатка.

DOI: 10.7868/S0042875217040026

Для гольцов рода *Salvelinus*, населяющих многочисленные озёра Голарктики, характерна специализация по типу питания, что часто приводит к образованию симпатрических форм с разной биологией (Behnke, 1980; Савваитова, 1989; Hindar, Jonsson, 1993; Klemetsen, 2013). Основным направлением дивергенции является расхождение по ресурсным нишам пелагиали и бентали: возникают питающиеся в толще воды планктофаги и хищники, а также придонные бентофаги (Jonsson, Jonsson, 2001; Adams et al., 2003; Wilson et al., 2004; Klemetsen, 2013). Другое распространённое направление — образование нескольких бентосоядных форм, питающихся на разных глубинах. Оба механизма создают современную мозаику внутриозёрного разнообразия гольцов, в частности, они реализованы в водоёмах Скандинавии, Исландии, Забайкалья, Камчатки (Skulason et al., 1989; Klemetsen et al., 1997; Gordeeva et al., 2015; Præbel et al., 2015; Saltykova et al., 2015).

В озёрах Ферлфростватн (Норвегия) и Кроноцкое (Камчатка) прибрежная бентосоядная форма гольцов дополнительно разделяется на две устойчивые группы (Бусарова и др., 2015, 2016б, 2017; Knudsen et al., 2010): одни рыбы питаются

амфиподами (Amphipoda), другие — малоподвижным бентосом (личинками хирономид (Chironomidae) и моллюсками), что результируется в разной скорости роста и упитанности. Опубликованных сведений о дифференциации подобного типа в других гольцовых озёрах нет, соответственно, не до конца ясными остаются механизмы разделения групп, их репродуктивные связи и масштаб распространения явления.

Механизмы экологической дифференциации жилых литоральных гольцов могут быть раскрыты путём анализа существующего полиморфизма одной таксономической группы (вида) в экосистемах разного типа. В частности, на Камчатке северная мальма *S. malma* населяет множество озёр с разнообразными условиями, при наличии или отсутствии в водоёмах других видов рыб. В случае обнаружения искомой специализации литоральной бентосоядной мальмы в экосистемах разного типа можно утверждать о существовании самостоятельного, универсального и пока ещё плохо описанного пути разделения озёрных гольцов. Данная работа посвящена экологической дифференциации жилой мальмы оз. Дальнее (бассейн р. Паратунка).

Цель работы — описание двух устойчивых литоральных групп жилой мальмы, различающихся по типу питания.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Озеро Дальнее площадью 1.4 км² расположено на правом берегу р. Паратунка, с которой соединяется меандрирующей протокой. Водоём не имеет нерестовых притоков, поперечный профиль корытообразный: южный и северный берега круто обрываются до плоского дна, в западной и восточной части развита литораль. Максимальная глубина 60 м, средняя — 31.5 м (Крогиус и др., 1987; Куренков, 2005). Ихтиофауна оз. Дальнее включает проходную нерку *Oncorhynchus nerka* и кижуча *O. kisutch*, жилых колюшек *Gasterosteus aculeatus* и *Pungitius pungitius*, проходную северную мальму *S. malma* и репродуктивно обособлённую от неё жилую мальму (Коновалов, 1971; Крогиус и др., 1987). До недавнего времени в озере также обитал эндемичный хищный голец, филогенетически близкий к *S. taranetzi* с Чукотки (Черешнев и др., 2002; Олейник, Скурихина, 2007). Вероятно, вид исчез в результате деятельности человека (Есин и др., 2015).

Проходная мальма нерестится в основном русле р. Паратунка, в её многочисленных притоках и, возможно, в протоке, вытекающей из озера. В сам водоём на нагул заходит молодь и созревающие особи проходной мальмы, но её размножение в озере не зафиксировано. В озёре нерестится обособленная жилая группировка.

Рыб отлавливали в августе 2014 г. жаберными сетями с ячейей 20–40 мм в разных частях озера на глубинах от 5 до 50 м, а также в основном русле р. Паратунка в 1 км ниже устья протоки, вытекающей из озера. Учитывали состав уловов в дневное и ночное время, в том числе на разных глубинах (литораль, склон, профундаль). Всего исследовано 100 экз. мальмы из озера и 25 экз. из реки. Из них у 60 экз. из озера и у всех рыб из реки на месте измерили длину по Смитту (*FL*) и массу тела, определили пол, качественный состав пищевого комка (наличие или отсутствие в нём гаммарусов и моллюсков) и визуально оценили наличие/отсутствие паразитов-индикаторов *Syatocephalus truncatus* и *Crepidostomum* spp. Оставшиеся 40 экз. из озера сфотографировали с учётом требований, предъявляемых для морфометрического анализа по изображениям (Rohlf, 2000; Мандрица, 2007), затем заморозили; их дальнейшее исследование проводили в лабораторных условиях.

Помимо измерений длины и массы тела у замороженных рыб определили стадию зрелости гонад и возраст (по отолитам). Для 20 экз. из озера и 15 экз. из реки также рассчитали ширину меж-

годовых приростов отолитов после их шлифовки до примордиев. Измерения провели в программном пакете tps (Rohlf, 2010) на фотоизображениях, полученных с использованием Leica DMLS (камера DC 100). Для стандартизации измерений на каждом отолите выбирали линию, расположенную под углом 60° к продольной оси, за годовое кольцо считали край опаковой зоны.

Количественный анализ содержимого желудков включал расчёт среднего числа пищевых объектов каждой группы, приходящегося на одну рыбу в выборке (*n*), и частоту встречаемости пищевых объектов (ЧВ, %) — отношение числа рыб с данным видом пищи к числу питавшихся рыб данной группы. Учитывали гаммарусов *Gammarus lacustris*, моллюсков затворок *Valvata (Cincinna)* sp. и прудовиков *Lymnaea* sp., личинок и куколок хирономид, личинок подёнок (Ephemeroptera) и ручейников (Trichoptera), имаго насекомых. Степень перекрытия пищевых ниш определили по индексу Хорна *C_h* (Horn, 1966).

Паразитологический анализ 40 озёрных рыб проводили методом полного паразитологического вскрытия по общепринятой методике (Быховская-Павловская, 1985) с установлением видовой принадлежности паразитов (Определитель ..., 1984, 1987). Показателями заражённости каждым видом паразитов служили: экстенсивность инвазии (ЭИ, %) — доля заражённых рыб в исследуемой выборке; доверительный интервал встречаемости (*d*) при уровне значимости *p* = 0.05 (Ройтман, Лобанов, 1985); индекс обилия паразитов (ИО, экз.) — число особей паразитов, приходящееся на одну рыбу в выборке. Среднюю условную биомассу гельминтов рассчитывали в соответствии с рекомендациями Доровских и Степанова (2009).

Пропорции тела 40 рыб из озера оценили по 15 линейным промерам на голове, теле и плавниках, выполненным по схеме Правдина (1966). Поскольку группы сравнения характеризовались узким диапазоном *FL* (20–31 см), использовали индексы промеров (в % *FL*), не учитывая аллометрическую компоненту изменчивости признаков. Межполовые экстерьерные различия выявлены не были, поэтому анализ выполнен на объединённых выборках самцов и самок.

Липиды 20 озёрных рыб экстрагировали по методу Блайя и Дайера (Bligh, Dayer, 1959). Анализ состава жирных кислот (ЖК) провели методом газожидкостной хроматографии после их метилирования (Carreau, Dubacq, 1978). Использовали хроматограф Shimadzu GC-2010 с пламенно-ионизационным детектором (капиллярная колонка Supelcowax-10 длиной 30 м, внутренний диаметр 0.25 мм, толщина фазы 0.25 мкм; температура инжектора 250°C). Предварительную очистку метиловых эфиров ЖК выполнили

Таблица 1. Состав пищи двух трофических групп мальмы *Salvelinus malma* оз. Дальнее, Камчатка в августе

Пищевые организмы	Группа А (23 экз.)		Группа G (17 экз.)		Тест Манна–Уитни	
	ЧВ, %	n, экз.	ЧВ, %	n, экз.	U	p
<i>Gammarus lacustris</i>	0	0	100	36.00 (130)	57.5	<0.001
<i>Valvata (Cincinna)</i> sp.	66.67	16.87 (228)	36.36	0.56 (4)	121.0	0.040
<i>Lymnaea</i> sp.	22.22	0.87 (15)	0	0	152.0	0.079
Chironomidae:						
– куколки	5.56	0.17 (4)	0	0	176.0	0.401
– личинки	11.11	0.09 (1)	0	0	168.0	0.233
Ephemeroptera (личинки)	5.56	0.57 (13)	0	0	176.0	0.400
Trichoptera (личинки)	5.56	0.78 (17)	9.09	0.13 (2)	179.5	0.779
Insecta (имаго)	11.11	0.09 (1)	0	0	168.0	0.231

Примечание. Трофические группы (здесь и в табл. 2–6): А – питание бентосом, за исключением гаммарусов, G – питание преимущественно гаммарусами; ЧВ – частота встречаемости пищевого объекта, n – число жертв; за скобками – среднее значение, в скобках – максимальное.

методом тонкослойной хроматографии в смеси бензола–гексана (5 : 3 по объёму) (Kates, 1972). ЖК идентифицировали по относительным временам удерживания и значениям эквивалентной длины цепи (Ackman, 1969; Stransky et al., 1997).

Для классификации рыб по типу питания использовали пошаговый дискриминантный анализ. Морфометрические различия между выделенными группами искали с использованием *t*-критерия Стьюдента. Распределения прочих признаков сравниваемых групп статистически отличались от нормального (тесты χ^2 -квadrat, $p \leq 0.05$), поэтому при поиске достоверности различий по размерно-возрастному составу, питанию, паразитофауне и липидному составу мышц использовали средства непараметрической статистики, доступные в программе Statsoft Statistica 13.0.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Питание и идентификация групп жилой мальмы. У мальмы оз. Дальнее в пищевом комке обнаружено восемь групп пищевых объектов. Все жертвы были схвачены на небольших глубинах. Олигохеты (*Oligochaeta*), шаровки рода *Pisidium*, планктонные ракообразные и рыбные остатки в желудках не обнаружены. Рыбы активно питались, особи с пустыми желудками составили менее 5% выборки.

По содержимому желудков рыбы разделялись на две группы (табл. 1). В желудках части особей находились в основном гаммарусы, незначительно также встречались моллюски-затворки и личинки ручейников; других бентосных организмов не отмечали. В желудках другой части рыб гаммарусы отсутствовали; эти рыбы питались затворками, личинками хирономид и имаго насекомых, также у них отмече-

ны прудовики, куколки хирономид, личинки подёнок и ручейников. Группы были представлены в выборке в численном соотношении 2 : 3. Классификация по численному соотношению компонентов питания средствами пошагового дискриминантного анализа (выборка 40 экз.) позволила подтвердить достоверность выделения двух групп с вероятностью 95% ($F_{1,25} = 39.05$, $p < 0.001$, толерантность = 0.001). Ошибка классификации связана с присутствием в составе пищи отдельных гаммарусоядных особей также незначительного числа моллюсков. Основная нагрузка классификации пришлась на два компонента: гаммарусов и моллюсков-затворок. Различия по другим объектам питания имели на порядок меньшую нагрузку в классификации. В желудках моллюскоядных рыб (у 25% особей) также присутствовали непищевые объекты (растительные остатки, детрит, песок), хотя их доля в составе пищевого комка была невысокой. У гаммарусоедов подобные компоненты в желудках не встречались. Индекс перекрытия пищевых ниш Хорна у двух групп жилой мальмы составил 0.0001.

У проходной мальмы, выловленной в р. Паратунка ниже устья протоки, желудки были пусты (90%) либо в них содержалось небольшое количество икры лососей и речного бентоса.

Таким образом, в уловах в оз. Дальнее обнаружены рыбы, которые по содержимому желудков могут быть отнесены к двум трофическим группам. По аналогии с трофическими группами литорального гольца-бентофага из оз. Кроноцкое (Бусарова и др., 2015, 2016б, 2017) они обозначены как G (рыбы, питающиеся гаммарусами) и А (рыбы, питающиеся другим бентосом кроме гаммарусов).

Распределение. Судя по сетным уловам, трофические группы озёрной мальмы в конце лета нагуливались в одних и тех же биотопах, но в разном

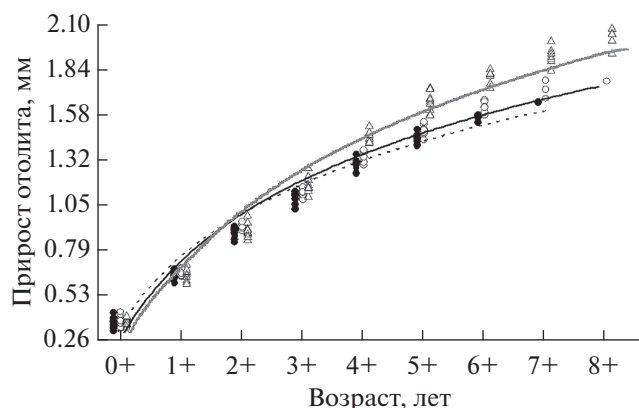
Таблица 2. Размерно-весовые показатели мальмы *Salvelinus malma* с гонадами III–IV стадии зрелости из оз. Дальнее и нижнего течения р. Паратунка в августе

Показатель	Озёрные		Проходные из реки (25 экз.)	Тест Краскола–Уоллиса	
	группа А (59 экз.)	группа Г (39 экз.)		<i>H</i>	<i>p</i>
Длина (<i>FL</i>), см	22.3 ± 0.52 19.8–30.7	23.3 ± 0.75 20.3–31.8	39.9 ± 0.79 27.4–53.0	16.5	0.363
Масса, г	103.1 ± 1.97 53–197	112.0 ± 2.33 99–226	643.8 ± 3.79 120.4–1280	11.0	0.150
Возраст, лет:					
– средний	6.9	7.2	7.5	14.5	0.285
– предельный	8	9	10		

Примечание. Здесь и в табл. 4: над чертой – среднее значение и его ошибка, под чертой – пределы варьирования показателя.

соотношении. На склонах котловины с южного и северного берега, как в районе границы фотической зоны (глубина 10–12 м, прозрачность по диску Секки 3.7 м), так и глубже рыбы группы Г составляли 60–70% уловов. В профундали на глубине 40–50 м мальма встречалась единично. В это же время на литорали на глубинах 5–12 м доля рыб группы А повышалась: до около 60% улова у восточного берега и 70% у западного в районе истока протоки. Необходимо отметить, что область численного доминирования моллюскоедов совпадала с зоной замутнения, возникающей вследствие бризового нагонного волнения.

Максимальный вылов голец (0.06–0.07 экз/м² сети в час) регистрировался на границе фотической зоны на крутых береговых склонах. Глубже 10–12 м уловистость сетей днём и ночью была близка. Средняя ночная уловистость сетей на литорали составляла 0.05 экз/м² ч, днём рыбы на мелководье ловились плохо.



Абсолютные постростральные годовые приросты отолитов мальмы *Salvelinus malma* из оз. Дальнее (.....●.....) – группа А, (—○—) – группа Г) и из нижнего течения р. Паратунка (—△—).

Размерно-возрастные характеристики. Жилая мальма, выловленная в оз. Дальнее, значительно уступала по размерам половозрелым особям проходной мальмы из р. Паратунка (табл. 2). Используемые в анализе озёрные особи группы А несколько уступали по длине рыбам группы Г (тест Манна–Уитни, $p = 0.06$) и имели достоверно более низкую массу ($p = 0.01$). Группы также различались средним и максимальным возрастом. В группе А преобладали самки, в группе Г и у проходной мальмы из реки соотношение полов было близким.

По величине приростов отолитов проходная мальма старше четырёх лет отличалась от жилых рыб (тест Краскола–Уоллиса $H = 18.55$, $p = 0.001$ по приростам 5-го года), что указывает на иной характер соматического роста этой группировки. Наиболее вероятно, что пойманные в реке экземпляры начали совершать миграции в море на 4-й–5-й год жизни. Среди озёрной мальмы особи группы Г в возрасте старше 4 лет, судя по ширине приростов отолитов, росли быстрее рыб группы А (тест Манна–Уитни, $p = 0.030$ по приростам 5-го года). Логарифмические тренды линейных приростов трёх группировок расходятся на 5-й год жизни (рисунок).

Состав паразитов. У жилой мальмы обнаружены 12 видов паразитов, при этом две трофические группы различались составом паразитов (табл. 3). Наиболее сильно рыбы групп А и Г различались заражённостью трематодами *Crepidostomum metoecus* (тест Манна–Уитни, $p < 0.001$) и *C. farionis* ($p < 0.001$), а также цестодой *Cyathocephalus truncatus* ($p < 0.001$). Мальма, питающаяся гаммарусами, характеризовалась высокой инвазией *C. metoecus* (ИО = 268.2) и *C. truncatus* (38.7). Рыбы группы А этих паразитов почти не имели, но были сильнее заражены *C. farionis* (54.2), а также имели несколько больше *Ichthyocotylurus erraticus* (30.4) и *Diplostomum* sp. 1 (6.2). Помимо названных паразитов у мальмы оз. Дальнее встречались *Myxidium*

Таблица 3. Паразиты двух трофических групп мальмы *Salvelinus malma* оз. Дальнее в августе

Вид паразита (локализация)	Группа А (23 экз.)			Группа Г (17 экз.)			Тест Манна–Уитни	
	ЭИ, %	<i>d</i>	ИО, экз.	ЭИ, %	<i>d</i>	ИО, экз.	<i>U</i>	<i>p</i>
<i>Myxidium salvelini</i>	43.5	20.7–57.9		37.5	15.8–62.2		173.0	0.710
<i>Myxobolus arcticus</i>	87.0	59.1–92.5		83.3	58.7–96.1		178.5	0.820
<i>Crepidostomum farionis</i>	95.6	83.5–100.0	54.2	68.8	44.2–88.7	3.2	42.0	<0.001
<i>C. metoecus</i>	<0.1	0–12.2	0.0	100	82.0–100.0	268.2	0	<0.001
<i>Diplostomum</i> sp. 1 (внутренняя среда глаза)	100	87.8–100.0	6.2	87.5	67.1–98.8	4.1	121.0	0.070
<i>Diplostomum</i> sp. 2 (хрусталик глаза)	13.0	2.6–29.0	0.2	<0.1	12.5	0.3	183.5	0.980
<i>Ichthyocotylurus erraticus</i>	100	87.8–100.0	30.4	93.8	81.9–100.0	18.9	136.5	0.180
<i>Cyathocephalus truncatus</i>	4.4	0–16.5	0.04	100	82.9–100.0	37.8	0	<0.001
<i>Proteocephalus longicollis</i>	21.7	7.5–40.9	0.8	25.0	7.3–48.8	1.8	173.0	0.670
<i>Cucullanus truttae</i>	17.4	4.8–35.5	0.4	12.5	1.2–32.9	0.1	172.0	0.590
Все виды			92.2 (10.0–273.0)			334.4 (88.0–689.0)	24.0	<0.001
Условная биомасса гель- минтов, мг		110.1 (12.6–422.5)			614.8 (137.0–1221.0)		12.0	<0.001

Примечание. ЭИ – экстенсивность инвазии, *d* – доверительный интервал встречаемости, ИО – индекс обилия; за скобками – среднее значение, в скобках – пределы варьирования показателя; для миксоспоридий ИО не рассчитывали.

salvelini, *Myxobolus arcticus*, *M. neurobius*, *Diplostomum* sp. 2, *Proteocephalus longicollis*, *Cucullanus truttae*, а также глохидии моллюска *Beringiana beringiana*. Значения инвазии рыб этими паразитами были невысоки и статистически не различимы у выделенных групп.

Мальма с двумя типами заражения достоверно различалась по общему числу особей всех видов паразитов ($p < 0.001$) и их условной биомассе ($p < 0.001$), приходящихся на одну рыбу (табл. 3). У рыб группы Г по сравнению с группой А средние значения этих показателей были выше соответственно в 3.6 и 5.6 раза.

Проживная мальма не имела озёрного паразита *C. truncatus*, но в полости её тела и на внутренних органах присутствовали личинки анизакидных нематод, что характерно для проходных гольцов Камчатки (Коновалов, 1971).

Морфология. Визуальные различия по экстерьеру и окраске между двумя группами жилой мальмы обнаружить не удалось. Статистический анализ значений индексов морфометрических признаков показал, что гаммарусоеды достоверно отличаются от рыб группы А более крупной головой с длинным рылом и верхней челюстью, меньшим диаметром глаза, короткими плавниками (табл. 4). По положению плавников, высоте головы, длине нижней и ширине верхней челюсти представители двух трофических групп не различаются.

Жирнокислотный состав мышечной ткани. Мальма группы Г отличается от группы А достоверно более высокой жирностью мышечной ткани (табл. 5). В составе мышечных липидов обеих экологических групп обнаружено 47 остатков разных жирных кислот. При этом рыбы группы Г характеризуются достоверно более высоким содержанием моноеновых кислот (за счёт коротких цепей) и более низким содержанием полиеновых кислот, главным образом за счёт группы омега-3 с короткими цепями, но также за счёт эссенциальных жирных кислот с 5–6 ненасыщенными связями, включая декозагексаеновую кислоту (22:6n-3). На фоне близкого содержания насыщенных жирных кислот в мышцах двух экологических групп мальмы у гаммарусоедов выше содержание наиболее коротких доде- и тетрадекановых кислот (тест Манна–Уитни $p = 0.001$), а также диеновых жирных кислот (табл. 5).

ОБСУЖДЕНИЕ

Жилая мальма оз. Дальнее разделяется на две экологические группы, одна из которых питается гаммарусами, а другая предпочитает моллюсков-затворок и в меньшей степени другой бентос, но не питается подвижными амфиподами. Пищевые ниши этих групп не перекрываются, о чём свидетельствует экстремально низкое значение индекса Хорна – 0.0001, в то время как для обозначения

Таблица 4. Пропорции тела в двух трофических групп мальмы *Salvelinus malma* оз. Дальнее, % FL

Признак	Группа А (26 экз.)	Группа Г (16 экз.)	Тест Стьюдента	
			<i>t</i>	<i>p</i>
Длина головы	18.8 ± 0.24 17.5–20.6	20.1 ± 0.20 18.7–22.0	–4.292	<0.001
Длина рыла	3.4 ± 0.11 2.9–4.4	4.1 ± 0.10 3.2–5.0	–4.239	<0.001
Диаметр глаза	4.1 ± 0.05 3.6–4.5	3.8 ± 0.04 3.4–4.2	3.914	<0.001
Длина верхней челюсти	8.7 ± 0.19 7.5–10.5	9.6 ± 0.14 8.4–11.3	–3.947	<0.001
Ширина верхней челюсти	1.6 ± 0.04 1.3–1.8	1.7 ± 0.04 1.4–2.1	–1.609	0.116
Длина нижней челюсти	11.1 ± 0.11 10.4–11.8	11.2 ± 0.12 10.0–12.2	–0.740	0.464
Высота головы у затылка	14.3 ± 0.14 13.5–15.3	14.3 ± 0.14 13.0–15.9	0.277	0.783
Длина плавника:				
– грудного	14.4 ± 0.19 13.1–15.7	14.0 ± 0.11 13.0–15.6	2.055	0.047
– брюшного	11.2 ± 0.21 10.2–13.0	10.7 ± 0.11 9.7–11.7	2.419	0.020
– спинного	13.2 ± 0.18 12.0–14.9	12.8 ± 0.15 11.9–14.7	2.069	0.045
Длина анального плавника	12.3 ± 0.13 11.0–13.5	12.0 ± 0.12 10.8–13.2	2.010	0.054
Расстояние:				
– пектровентральное	29.8 ± 0.28 28.3–31.9	29.3 ± 0.18 27.0–30.9	1.725	0.092
– антедорсальное	44.0 ± 0.20 42.5–45.3	43.7 ± 0.18 42.2–45.5	1.007	0.320
– антевентральное	49.5 ± 0.22 47.8–51.0	49.4 ± 0.20 47.5–51.2	0.291	0.772
– антеанальное	67.9 ± 0.20 66.6–69.7	67.9 ± 0.17 66.8–69.7	0.144	0.887

границы биологически значимого перекрытия пищевых ниш используется значение индекса, равное 0.6 (Wallace, 1981). Внутри групп выявлен однородный тип питания и состав паразитов.

Обе описываемые группы мальмы отличаются по размерам, скорости роста и паразитофауне от проходной мальмы из реки, которая в конце лета поднимается к озеру из моря. Отличительной особенностью жилой мальмы от недавно исчезнувшего из экосистемы хищного гольца также яв-

ляется полное отсутствие у неё плероцеркоидов дифиллоботриид (Коновалов, 1971; Горовая, Буторина, 2007), что подтверждает отсутствие в питании молоди лососёвых.

Жилая мальма двух трофических групп встречается по всей акватории в диапазоне глубин 5–50 м, при этом в распределении групп прослеживается определённая закономерность. На литорали с наветренной стороны, где мутность воды повышена из-за волнения, преобладают потребители мол-

Таблица 5. Жирнокислотный состав мышечной ткани двух трофических групп мальмы *Salvelinus malma* оз. Дальнее в августе, % суммы всех кислот

Жирные кислоты	Группа А (8 экз.)	Группа G (10 экз.)	Тест Манна–Уитни	
			<i>U</i>	<i>p</i>
Насыщенные, в том числе:	38.00 (30.4–48.0)	37.45 (32.7–46.8)	49.0	0.969
– С12–20 : 0	37.64 (30.1–47.7)	37.02 (32.2–46.3)	49.0	0.969
– С21–23 : 0	0.37 (0.2–0.6)	0.44 (0.2–1.0)	43.0	0.648
Моноеновые, в том числе:	24.29 (9.2–37.5)	35.63 (28.4–43.2)	10.0	0.003
– С14–20 : 1	22.05 (8.6–36.6)	33.79 (26.8–41.2)	11.0	0.005
– С22–24 : 1	1.54 (0.7–2.4)	1.84 (1.01–2.53)	34.0	0.369
Диеновые, в том числе:	10.52 (7.9–12.3)	10.65 (8.7–11.4)	48.0	0.909
– С20 : 2	1.43 (0.8–1.9)	1.50 (0.8–2.0)	28.0	0.111
Полиеновые, в том числе:	27.19 (13.2–55.2)	16.27 (8.0–26.3)	21.0	0.030
– С20–24 : 5–6	20.79 (9.3–49.4)	11.86 (5.4–20.3)	23.0	0.049
– омега-3, в том числе:	23.27 (10.9–51.0)	13.76 (6.2–22.0)	20.0	0.025
– С18–20	9.02 (4.1–12.3)	6.02 (2.3–9.4)	18.0	0.015
– С22–24	14.25 (5.7–39.1)	7.73 (3.4–13.6)	24.0	0.053
– омега-6	3.93 (1.9–8.3)	2.52 (1.5–4.3)	30.0	0.138
Общие липиды, % сухой массы	12.24 (8.6–18.8)	14.86 (10.1–20.9)	20.0	0.011

Примечание. За скобками – среднее значение, в скобках – пределы варьирования.

люсков, с подветренной стороны вдоль крутого берегового свала – гаммаруседы. Рыбы обеих групп эксплуатируют пищевые ресурсы фотической зоны.

Об устойчивости пищевой сегрегации рыб можно судить по заражению паразитами-индикаторами (Коновалов, 1971; Knudsen et al., 2004). В оз. Дальнее для группы G характерна высокая инвазия *C. truncatus* и *C. metoecus*, промежуточными хозяевами которых являются гаммарусы. *C. truncatus* живёт в рыбе в течение 20–55 сут., а *C. metoecus* – в течение года (Vik, 1958; Awachie, 1968). Мальма группы А этими гельминтами не заражена, но имеет живущего в рыбе около года *C. farionis*, вторые промежуточные хозяева которого – личинки подёнок (Crawford, 1943). Большая инвазия рыб группы А метацеркариями стрегиид *I. erraticus* и *Diplostomum* spp. обусловлена более тесным контактом рыб с первыми промежуточными хозяевами этих гельминтов – моллюсками-затворками и прудовиками (Прозорова, Шедько, 2003). Продолжительность жизни *I. erraticus* в рыбе составляет не менее 5 мес. и, вероятно, до нескольких лет (Olson, 1970), а *Diplostomum* spp. – не менее чем до 5–6 лет (Шигин, 1986). Паразитом-индикатором, позволяющим однозначно дифференцировать трофические группы мальмы в оз. Дальнее, можно назвать цестоду *C. truncatus*, которая обильна в пилорическом отделе кишечника рыб группы G (ИО = 37.8.) и отсутствует у рыб группы А. По крайней мере в размерном диапазоне FL 20–30 см тип питания гольцов не меняется.

Рыбы группы G испытывают значительно большую паразитарную нагрузку по сравнению с таковыми группы А, так как среднее число и биомасса паразитов у них выше в несколько раз. При этом гаммаруседы имеют большую массу тела и в старшем возрасте растут быстрее. Косвенно это свидетельствует о том, что высокая пищевая ценность гаммарусов компенсирует энергетические затраты на борьбу со стрессом от негативного воздействия паразитов. Калорийность амфипод в среднем составляет 10.49–23.03 КДж/г (2.5–5.5 Ккал/г) сухого вещества, в то время как калорийность моллюсков – 7.12–14.24 КДж/г (1.7–3.4 Ккал/г) (Грезе, 1977).

Вероятно, с разной скоростью соматического роста можно связать часть выявленных морфометрических различий между экологическими группами. Для гольцов известно относительное уменьшение длины плавников и диаметра глаза при ускорении роста (Савваитова, 1989), что характерно для рыб группы G. С другой стороны, удлинение головы, в частности рыла, а также удлинение верхней челюсти у гаммаруседов, вероятно, следует интерпретировать как изменение внешнего облика вследствие пищевой специализации.

Между трофическими группами также имеются функциональные различия в жирнокислотном составе мышечной ткани, поскольку выявленные различия по липидам связаны с их физико-химическими свойствами. На фоне повышенной жирности мышц рыб группы G соотношение ненасы-

Таблица 6. Некоторые показатели двух трофических групп литоральных гольцов-бентофагов *Salvelinus malma* озёр Дальнее и Кроноцкое

Показатель	Оз. Дальнее		Оз. Кроноцкое ¹	
	A	G	A	G
Средняя длина (FL), мм	223.0	233.0	285.0	344.0
Средняя масса, г	103.1	112.0	206.0	409.0
Предельный возраст, лет	8	9	11	15
Среднее число жертв в желудках, экз.:				
– <i>Gammarus lacustris</i>	0	36.0	1.5	37.0
– Chironomidae (личинки)	0.1	0	20.4	0.6
– <i>Lymnaea</i> sp.	0.9	0	0	<0.1
– <i>Valvata</i> sp.	16.9	0.6	0	0
– <i>Pisidium</i> sp.	0	0	1.0	0.2
Среднее число особей паразитов, экз.	92.2	334.4	115.6	4093.0
Средняя условная биомасса паразитов, мг	110.1	614.8	103.9	9751.6
Индекс обилия, экз.:				
– <i>Cyathocephalus truncatus</i>	<0.1	37.8	0.4	237.3
– <i>Crepidostomum metoecus</i>	0	268.2	11.8 ²	1082.3
– <i>Cystidicola farionis</i>	0	0	0.1	183.4

Примечание. ¹ По ранее опубликованным данным (Бусарова и др., 2015); ² в связи с огромной численностью трематод виды *C. metoecus* и *C. farionis* не дифференцировали и считали вместе как *Crepidostomum* spp.

щенных ЖК смещено от эссенциальных полиеновых к запасным моноеновым и диеновым цепям. Полиеновые кислоты определяют вязкость мембран, повышая их жидкость и модулируя активность мембраносвязанных ферментов (Сидоров, 1983; Богдан и др., 2001). Можно предположить, что у мальмы группы G обмен веществ смещён в сторону запасания биополимеров, в то время как мальме группы A для более эффективной ассимиляции низкокалорийной пищи требуется интенсификация обменных процессов. Ресурсов для запасания триацилглицеридов у этих рыб остаётся меньше.

Ранее аналогичная дифференциация литорального гольца-бентофага на две трофические группы была описана нами в камчатском оз. Кроноцкое (Бусарова и др., 2015, 2017; Busarova et al., 2015). При этом между литоральными гольцами сходных трофических групп из оз. Дальнее и оз. Кроноцкое выявляется ряд различий (табл. 6). В оз. Дальнее мальма группы A в основном питается моллюсками родов *Valvata* и *Lymnaea*, в оз. Кроноцкое литоральный гонец аналогичной трофической группы питается личинками и куколками хирономид, и в меньшей степени – моллюсками рода *Pisidium*. Соответственно, различается и паразитофауна этих рыб: в оз. Дальнее наблюдается высокая инвазия метацеркариями стрегиид *I. erraticus* и *Diplostomum* spp., которые передаются через затворок и прудовиков; в оз. Кроноцкое рыбы сильно инвазированы тре-

матодой мочеточников *Phyllodistomum umblae*, заражающей рыб при питании шаровками (Прозорова, Шедько, 2003). Отсутствие у мальмы оз. Дальнее *P. umblae* связано с тем, что этот вид не встречается в фауне озера (Коновалов, 1971). Общим для представителей аналогичных групп A из двух озёр является отсутствие в питании гаммарусов, а также паразитов, для которых гаммарусы выступают в качестве промежуточных хозяев. Несмотря на то что гольцы группы A в обоих водоёмах предпочитают различные объекты питания, у них остаётся неизменным принцип выбора пищи – рыбы используют наиболее массовый и доступный малоподвижный бентос. Различия в питании вполне согласуются с данными о составе бентосных сообществ литорали озёр. В оз. Кроноцкое на литорали преобладают личинки хирономид, а численность и биомасса моллюсков очень мала, наиболее распространённые среди них шаровки (Извекова, 2012). В оз. Дальнее основу биомассы бентоса на литорали составляют брюхоногие моллюски (Сорокин, Павельева, 1977; Крогиус и др., 1987).

Группы гаммарусоедов в двух озёрах заражаются гельминтами *C. truncatus* и *C. metoecus*. В оз. Кроноцкое в отличие от оз. Дальнее гольцы имеют *Cystidicola farionis*, которая сохраняется у них на протяжении как минимум двух лет (Black, Lankester, 1980). Эта нематода является надёжным индикатором систематического питания гаммаридами, однако в фауне оз. Дальнее она от-

сутствует (Коновалов, 1971; Горовая, Буторина, 2007). У мальмы группы G оз. Дальнее все паразиты-индикаторы имеют короткий жизненный цикл — от нескольких недель (*C. truncatus*) до одного года (трематода). Формально эти паразиты подтверждают пищевую специализацию лишь в течение одного года, однако совершенно очевидно, что трофическая ниша гольцов группы G в двух озёрах сходна.

Вероятно, гаммаруседы имеют специфическое пищевое поведение, отличающееся как от бентофагов-собирателей, так и от хищников и эврифагов. Жертвы-гаммарусы днём прячутся под камнями в прибрежье, в сумерках и в ночное время распределяются в придонных слоях воды (Wilhelm et al., 2000). В желудках рыб группы G практически не встречаются непищевые объекты и малоподвижный бентос, что неоспоримо свидетельствует об избирательном характере питания рыб. Вероятнее всего, гольцы схватывают гаммарусов, перемещающихся над дном, полагаясь на зрение.

Различия показателей паразитарной инвазии между трофическими группами гольцов в озёрах Дальнее и Кроноцкое выражены в разной степени (табл. 6). Число особей паразитов у группы G по сравнению с группой A в оз. Дальнее выше в 3.6 раза, в оз. Кроноцкое — в 35 раз; средняя условная биомасса паразитов в первом озере выше в 5.6 раза, во втором — в 93 раза. Группа G из оз. Кроноцкое отличается значительно более высокой (по сравнению с оз. Дальнее) интенсивностью инвазии *C. truncatus* (в 6 раз), и *C. metoecus* (в 4 раза). При этом рыбы оз. Кроноцкое сильно заражены нематодой плавательного пузыря *Cystidicola farionis*. Значительно более высокая инвазия паразитами рыб группы G в оз. Кроноцкое обусловлена двумя основными причинами: во-первых, рыбы имеют большие размеры тела, во-вторых, для экосистемы оз. Кроноцкое в целом характерны очень высокие показатели паразитарной инвазии (Буторина и др., 2008; Павлов и др., 2013; Бусарова и др., 2016а, 2016б).

Таким образом, у жилых литоральных гольцов-бентофагов из озёр Дальнее и Кроноцкое с разной структурой экосистем конвергентно сформировались экологические группы, специализирующиеся на питании разными жертвами. Часть гольцов питаются почти исключительно гаммарусами, другие потребляют массовые группы малоподвижных бентосных организмов. В обоих озёрах эволюция литоральных гольцов проходила в условиях симпатрии с близкородственными группами: хищной озёрной гольцом и всеядной проходной мальмой в оз. Дальнее (Савваитова, 1989), хищной и всеядной формами в оз. Кроноцкое (Викторовский, 1978). Конкурентами гольцов-бентофагов в обоих озёрах так-

же являются другие виды рыб: колюшки семейства Gasterosteidae (оз. Дальнее) и кокани *Oncorhynchus nerka* (оз. Кроноцкое). Такая природная ситуация могла способствовать экологической дифференциации литоральных бентосоядных гольцов.

Полученные данные указывают на возможность существования универсальной основы трофической диверсификации гольцов в прибрежных экосистемах олиготрофных озёр. Аналогичный тип разделения можно ожидать и в других водоёмах, населённых жилыми гольцами. Наиболее вероятно, что пищевая специализация прибрежных гольцов возникает *de novo* в каждом поколении и связана с разнокачественностью молоди. Разделение на пелагическую и придонную группировки с разной скоростью роста хорошо известно для молоди лососей в условиях высокой пищевой конкуренции (Thorpe, 1977; Metcalfe et al., 1989; Павлов и др., 2010). Быстро растущая агрессивная молодь, скорее всего, переходит на питание гаммарусами, медленно растущие рыбы остаются потребителями более мелких бентосных организмов. Экологической диверсификации способствует возникновение в летний период зон с мутной водой на мелководьях с подветренного берега (например, вследствие бризовых нагонных ветров). Рыбы группы A, вероятно, получают на литорали с наветренной стороны некоторые преимущества при питании, поскольку менее требовательны к хорошей видимости. Нельзя также исключать вариант, при котором уход от потребления гаммарусов развивается у части гольцов как экологический способ избегания паразитарной гиперинвазии (Михеев и др., 2013).

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы глубоко признательны Н.Г. Бусаровой (ТИБОХ ДВО РАН, Владивосток) и С.В. Рамусь (ПГСХА, Уссурийск) за помощь в обработке материала.

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта РФФИ № 16-04-01687.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Богдан В.В., Сидоров В.С., Зекина Л.М. 2001. Липиды рыб при адаптации к различным экологическим условиям // Экологические проблемы онтогенеза рыб: физиолого-биохимические аспекты. М.: Изд-во МГУ. С. 188–202.
- Бусарова О.Ю., Маркевич Г.Н., Кнудсен Р. 2015. Дифференциация носатого гольца (*Salvelinus schmidtii*) озера Кроноцкое (Камчатка) по паразитологическим данным // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. Вып. 39. С. 5–13.
- Бусарова О.Ю., Буторина Т.Е., Маркевич Г.Н., Анисимова Л.А. 2016а. Паразитофауна кокани *Oncorhynchus*

- nerka* озера Кроноцкое (Камчатка) // Паразитология. Вып. 50. № 3. С. 212–224.
- Бусарова О.Ю., Кнудсен Р., Маркевич Г.Н. 2016. Паразитофауна гольцов (*Salvelinus*) озера Кроноцкое, Камчатка // Там же. Вып. 50. № 6. С. 409–425.
- Бусарова О.Ю., Маркевич Г.Н., Кнудсен Р., Есин Е.В. 2017. Трофическая дифференциация носатого гольца *Salvelinus schmidtii* Viktorovsky, 1978 озера Кроноцкое (Камчатка) // Биология моря. Т. 43. № 1. С. 47–53.
- Буторина Т.Е., Шедько М.Б., Горовая О.Ю. 2008. Особенности экологии гольцов рода *Salvelinus* (Salmonidae) бассейна озера Кроноцкого (Камчатка) по паразитологическим данным // Вопр. ихтиологии. Т. 48. № 5. С. 652–667.
- Быховская-Павловская И.Е. 1985. Паразиты рыб. Руководство по изучению. Л.: Наука, 121 с.
- Викторовский Р.М. 1978. Механизмы видообразования у гольцов Кроноцкого озера. М.: Наука, 110 с.
- Горовая О.Ю., Буторина Т.Е. 2007. Паразитофауна озерно-речной мальмы (*Salvelinus malma*) озера Дальнее на Камчатке // Науч. тр. Дальрыбвтуза. Вып. 19. С. 174–181.
- Грезе И.И. 1977. Амфиподы Черного моря и их биология. Киев: Наук. думка, 156 с.
- Доровских Г.Н., Степанов В.Г. 2009. Методы сбора и обработки ихтиопаразитологических материалов. Сыктывкар: Изд-во СыктывкарГУ, 132 с.
- Есин Е.В., Маркевич Г.Н., Бочарова Е.С., Салтыкова Е.А. 2015. Жилые гольцы (*Salvelinus*, Salmonidae) ледниковых озер Камчатки: эндемичные реликтовые виды или формы арктического гольца? // Сб. докл. XV Междунар. конф. “Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей”. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 32–46.
- Извекова Э.И. 2012. Донное население Кроноцкого озера (лето 2010 г.) // Тр. Кроноцкого гос. природ. биосфер. заповедника. Вып. 2. С. 194–197.
- Коновалов С.М. 1971. Дифференциация локальных стад нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum). Л.: Наука, 229 с.
- Крогиус Ф.В., Крохин Е.М., Менишуткин В.В. 1987. Тихоокеанский лосось – нерка (красная) в экосистеме озера Дальнего (Камчатка). Л.: Наука, 198 с.
- Куренков И.И. 2005. Зоопланктон озер Камчатки. Петропавловск-Камчатский: Изд-во КамчатНИРО, 178 с.
- Мандрица С.А. 2007. К использованию геометрической морфометрии в ихтиологии // Вестн. ПермГУ. Вып. 5. № 10. С. 38–52.
- Михеев В.Н., Жохов А.Е., Сливко М.Е. 2013. Может ли риск заражения паразитами служить причиной экологической дифференциации в популяции плотвы *Rutilus rutilus* (Cyprinidae)? // Вопр. ихтиологии. Т. 53. № 5. С. 613–620.
- Олейник А.Г., Скурихина Л.А. 2007. Генетическая дивергенция симпатричных гольцов рода *Salvelinus* из озера Начикинское (Камчатка) // Генетика. Т. 43. № 8. С. 1097–1106.
- Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР. 1984. Т. 1. Паразитические простейшие. Л.: Наука, 428 с.
- Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР. 1987. Т. 3. Паразитические многоклеточные (часть 2). Л.: Наука, 583 с.
- Павлов Д.С., Костин В.В., Пономарева В.Ю. 2010. Поведенческая дифференциация сеголетов черноморской кумжи *Salmo trutta labrax*: реоакция в год, предшествующий смолтификации // Вопр. ихтиологии. Т. 50. № 2. С. 251–261.
- Павлов С.Д., Кузищин К.В., Груздева М.А. и др. 2013. Фенетическое разнообразие и пространственная структура гольцов (*Salvelinus*) озерно-речной системы Кроноцкая (восточная Камчатка) // Там же. Т. 53. № 6. С. 645–670.
- Правдин И.Ф. 1966. Руководство по изучению рыб. М.: Пищепромиздат, 270 с.
- Прозорова Л.А., Шедько М.Б. 2003. Моллюски озера Азачье (Камчатка) и их биоценотическое значение // Тр. Камчат. филиала ТИГ ДВО РАН. Вып. 4. С. 120–151.
- Ройтман В.А., Лобанов А.Л. 1985. Метод оценки численности гемипопуляций паразитов в популяции хозяина. Исследования по морфологии, таксономии и биологии гельминтов птиц // Тр. ГелАН. Вып. 23. С. 102–123.
- Савваитова К.А. 1989. Арктические гольцы (структура популяционных систем, перспективы хозяйственного использования). М.: Агропромиздат, 223 с.
- Сидоров В.С. 1983. Экологическая биохимия рыб. Липиды. Л.: Наука, 238 с.
- Сорокин Ю.Н., Павельева Е.Б. 1977. Энергетика экосистемы лососевого озера // Журн. общ. биологии. Т. 38. № 4. С. 512–527.
- Черешнев И.А., Волобуев В.В., Шестаков А.В., Фролов С.В. 2002. Лососевидные рыбы Северо-Востока России. Владивосток: Дальнаука, 496 с.
- Шугин А.А. 1986. Трематоды фауны СССР. Род *Diplostomum*. Метацеркарии. М.: Наука, 254 с.
- Ackman R.G. 1969. Gas-liquid chromatography of fatty acids and esters // Methods Enzymol. V. 14. P. 329–381.
- 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.
- Awachie J.B.E. 1968. On the bionomics of *Crepidostomum metoecus* (Braun, 1900) and *Crepidostomum farionis* (Müller, 1784) (Trematoda, Alloeocreadiidae) // J. Parasitol. V. 58. № 2. P. 307–324.
- Carreau J.P., Dubacq J.P. 1978. Adaptation of macro-scale method to the micro-scale for fatty acid methyl transesterification of biological lipid extracts // J. Chromatogr. V. 151. № 3. P. 384–390.
- Crawford W.W. 1943. Colorado trematodes studies. I. A further contribution to the life history of *Crepidostomum farionis* (Muller) // J. Parasitol. V. 29. № 6. P. 379–384.
- Behnke R.J. 1980. A systematic review of the genus *Salvelinus* // Charrs salmonid fishes of the genus *Salvelinus* / Ed. Balon E.K. The Hague: Junk. P. 441–480.
- Black G.A., Lankester M.W. 1980. Migration and development of swim-bladder nematodes, *Cystidicola* spp. (Habronematodea), in their definitive hosts // Can. J. Zool. V. 58. № 11. P. 1997–2005.

- Bligh E.G., Dyer W.J. 1959. A rapid method for total lipid extraction and purification // Can. J. Biochem. Physiol. V. 37. P. 911–917.
- Busarova O.Yu., Markevich G.N., Esin E.V. et al. 2015. Possible reasons for charr microspecialization in littoral zone of Lake Kronotskoe // Book abstr. 8-th Int. Charr Symp. Tromsø, Norway. P. 91.
- 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 // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 72. P. 96–115.
- Hindar K., Jonsson B. 1993. Ecological polymorphism in Arctic charr // Biol. J. Linn. Soc. V. 48. P. 63–47.
- Horn H.S. 1966. Measurement of “overlap” in comparative ecological studies // Amer. Naturalist. V. 100. P. 419–424.
- Jonsson B., Jonsson N. 2001. Polymorphism and speciation in Arctic charr // J. Fish Biol. V. 58 P. 605–638.
- Kates M. 1972. Techniques of lipidology: isolation, analysis and identification of lipids. Amsterdam; L.: North Holland Publ. Co., 342 p.
- 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 Fjellfrøsvatn, Northern Norway // Nord. J. Freshwat. Res. V. 73. P. 13–23.
- Knudsen R., Curtis M.A., Kristoffersen R. 2004. Aggregation of helminths: the role of feeding behavior of fish hosts // J. Parasitol. V. 90. P. 1–7.
- Knudsen R., Siwertsson A., Adams C. et al. 2010. Temporal stability of niche use exposes sympatric Arctic charr to alternative selection pressures // Evol. Ecol. V. 25. P. 589–604.
- Metcalfe N.B., Huntingford F.A., Graham W.D., Thorpe J.E. 1989. Early social status and the development of life-history strategies in Atlantic salmon // Proc. Roy. Soc. London. B. V. 236. P. 7–19.
- Olson R.E. 1970. The life cycle of *Cotylurus erraticus* (Rudolphi, 1809) Szidat, 1928 (Trematoda: Strigeidae) // J. Parasitol. V. 56. № 1. P. 55–63.
- 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 // Book abstr. 8-th Int. Charr Symp. Tromsø, Norway. P. 17.
- Rohlf F.J. 2000. On the use of shape spaces to compare morphometric methods // Hystrix. V. 11. P. 9–25.
- Rohlf F.J. 2010. TpsDig. Version. 2.16. (<http://life.bio.sunysb.edu/morph>)
- Saltykova E., Markevich G., Kuzishchin K. 2015. Divergent skull morphology between trophic separated lacustrine forms of Dolly Varden charr from Lake Kronotskoe, Kamchatka, Russia // Environ. Biol. Fish. V. 98. № 2. P. 559–570.
- Skulason S., Noakes D.L.G., Snorrason S.S. 1989. 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.
- Stransky K., Jursik T., Vitek A. 1997. Standard equivalent chain length values of monoenic and polyenic (methylene-interrupted) fatty acids // J. High Resol. Chromatogr. V. 20. № 3. P. 143–158.
- Thorpe J.E. 1977. Bimodal distribution of length of juvenile Atlantic salmon under artificial rearing conditions // J. Fish. Biol. V. 11. P. 175–184.
- Wallace R.K. 1981. An assessment of diet-overlap indexes // Trans. Amer. Fish. Soc. V. 110. P. 2–76.
- Wilhelm F.M., Schindler D.W., McNaught A.S. 2000. The influence of experimental scale on estimating the predation rate of *Gammarus lacustris* (Crustacea: Amphipoda) on *Daphnia* in an alpine lake // J. Plankt. Res. V. 22. № 9. P. 1719–1734.
- Wilson A.J., Gislason D., Skulason 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.
- Vik R. 1958. Studies of the helminth fauna of Norway. II. Distribution and life cycle of *Cyathocephalus truncatus* (Pallas, 1781) (Cestoda) // Nytt Mag. Zool. V. 6. P. 97–110.