

## ТРОФИЧЕСКАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ НОСАТОГО ГОЛЬЦА *SALVELINUS SCHMIDTI* VIKTOROVSKY, 1978 ОЗЕРА КРОНОЦКОЕ (КАМЧАТКА)\*

© 2017 г. О. Ю. Бусарова<sup>1</sup>, Г. Н. Маркевич<sup>2</sup>, Р. Кнудсен<sup>3</sup>, Е. В. Есин<sup>2,4</sup>

<sup>1</sup>Дальневосточный государственный технический рыбохозяйственный университет, Владивосток 690087;

<sup>2</sup>Кроноцкий государственный природный биосферный заповедник, Елизово 684000;

<sup>3</sup>Университет Тромсё, Норвегия N-9022;

<sup>4</sup>Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии (ВНИРО), Москва 107140  
e-mail: olesyabusarova@mail.ru

Статья принята к печати 19.05.2016 г.

Носатый голец *Salvelinus schmidti*, обитающий на литорали оз. Кроноцкое, по объектам питания и зараженности паразитами разделяется на две группы. Рыбы первой группы (G) специализируются на питании гаммарусами и характеризуются высоким заражением гельминтами *Cystidicola farionis*, *Cyathocephalus truncatus* и *Crepidostomum* spp. Рыбы второй группы (A) гаммарусами не питаются, они предпочитают личинок и куколок хирономид, а также моллюсков; для этих рыб характерно более высокое заражение *Phyllodistomum umblae* и *Proteocephalus longicollis*. Достоверное различие по зараженности *C. farionis*, живущей в рыбе не менее двух лет, свидетельствует о долговременной устойчивой пищевой диверсификации групп. Рыбы группы G растут достоверно быстрее, они отличаются более крупными размерами тела и большей продолжительностью жизни. Тип питания гольцов не изменяется в течение жизни, не зависит от пола и места обитания в пределах озёрной литорали.

**Ключевые слова:** питание, паразиты-индикаторы, литораль, экологические группы рыб, специализация.

**Trophic differentiation of the nosed charr *Salvelinus schmidti* Viktorovsky, 1978 in Lake Kronotskoe (Kamchatka).** O. Yu. Busarova<sup>1</sup>, G. N. Markevich<sup>2</sup>, R. Knudsen<sup>3</sup>, E. V. Esin<sup>2,4</sup> (<sup>1</sup>Far Eastern State Technical Fisheries University, Vladivostok 690087; <sup>2</sup>Kronotsky State Nature Biosphere Reserve, Elizovo 684000; <sup>3</sup>University of Tromsø, Tromsø, Norway N-9022; <sup>4</sup>Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography, Moscow 107140)

The nosed charr *Salvelinus schmidti* inhabiting the littoral zone of Lake Kronotskoe is divided into two groups according to food preferences and parasite fauna. Fish of the first group (G) predominantly feed on gammarids and are characterized by a high infestation with *Cystidicola farionis*, *Cyathocephalus truncatus*, and *Crepidostomum* spp. Fish of the second group (A) do not consume gammarids but feed mostly on chironomid larvae and pupae and on mollusks; the predominant parasites are *Phyllodistomum umblae* and *Proteocephalus longicollis*. The significant difference in the abundance of *C. farionis*, which stays in fish at least for two years, is indicative of a long-term and persistent trophic diversification between the charr groups. Moreover, significantly higher growth rates, a larger body size, and a longer lifespan were observed for fish of group G. The feeding strategy of nosed charr is maintained throughout the life and does not depend on the sex and distribution of fish within the littoral zone of the lake. (Biologiya Morya, 2017, vol. 43, no. 1, pp. 47–53).

**Keywords:** feeding, indicator parasites, littoral, ecological groups of fish, trophic specialization.

Для озёрных гольцов рода *Salvelinus* Richardson, 1836 характерно разделение на симпатрические группировки с дискретными фенотипами. Диверсификация обычно связана с адаптацией к использованию разных пищевых ресурсов и выражается в появлении бентофагов и потребителей других ресурсов (хищников, планктофагов) (Jonsson, Jonsson, 2001; Adams, Maitland, 2007; Reist et al., 2013). В ряде озёр также описано разделение бентосоядных гольцов на несколько форм. Наиболее часто такое разделение связано с освоением разных глубин (Robinson, Parsons, 2002; Muir et al., 2015), но известны случаи, когда пары литоральных группировок бентофагов обитают совместно. Так, в исландском оз. Тингвадлаватн бентофаги со сходным составом питания занимают эпибентический биотоп и пространство между лавовы-

ми глыбами (Sandlund et al., 1987; Frandsen et al., 1989). В норвежском оз. Ферлфростватн гольцы разделены на две группировки, различающиеся некоторыми морфологическими чертами и специализирующиеся на питании гаммарусами либо другими организмами бентоса (Knudsen et al., 2011).

В прибрежной зоне оз. Кроноцкое обитают специализированные бентосоядные гольцы (Викторовский, 1978; Черешнев и др., 2002; Буторина и др., 2008; Павлов и др., 2013). Некоторые авторы выделяют их в самостоятельный вид – носатый голец *Salvelinus schmidti* Viktorovsky, 1978 (Викторовский, 1978; Черешнев и др., 2002), другие рассматривают как специализированную форму мальмы *S. malma* (Walbaum, 1792) (Савваитова, 1989; Атлас..., 2003). Морфологическая особенность носатого гольца заключа-

\* Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ № 16-04-01687 А.

ется в выраженном нижнем положении рта и характерном нависании верхней челюсти, что отражает его пищевую специализацию (Викторовский, 1978). Имеются данные о неоднородности популяции носатого гольца по питанию (Введенская, 1981; Павлов и др., 2013) и местам обитания (Викторовский, 1978; Черешнев и др., 2002).

Одним из методов, позволяющих выделить экологические группировки у гольцов, является одновременный анализ состава пищи и паразитофауны (Grandsen et al., 1989; Knudsen et al., 1997, 2008). Анализ зараженности паразитами позволяет оценить характер питания рыб на протяжении от нескольких месяцев до нескольких лет (Коновалов, 1971; Буторина, Шедько, 1989; Curtis et al., 1995; Knudsen et al., 2004; Буторина и др., 2008, 2011; Бусарова и др., 2016а, б). Цель настоящей работы состояла в описании особенностей питания и паразитофауны носатого гольца оз. Кроноцкое и в проверке гипотезы о наличии в составе его популяции разных устойчивых трофических групп.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Оз. Кроноцкое – крупнейший пресный водоём п-ва Камчатка, расположенный на высоте 370 м над уровнем моря в 40 км от восточного побережья. Площадь озера составляет 246 км<sup>2</sup>, средняя глубина – 58 м, максимальная – 136 м (Агарков и др., 1975; Аракелянец, Ткаченко, 2012). Постоянных притоков около 20, из них шесть рек длиной более 10 км. В водоёме обитают две формы жилой нерки-кокани *Oncorhynchus nerka* Walbaum, 1792 и несколько жилых форм гольцов, филогенетически близких к *S. malma* (Куренков, 1977; Викторовский, 1978; Маркевич и др., 2014).

Рыб отлавливали в июле–ноябре 2014 г. при помощи жаберных сетей (шаг ячеи 20, 25, 30, 35, 45 мм). Идентификация носатого гольца в смешанных уловах сложности не вызывала; для анализа были отобраны 200 рыб с хорошо выраженными характеристиками формы из разных частей озера. При анализе состава пищи учитывали содержание в желудках рыб гаммарусов, моллюсков (роды *Pisidium*, *Anisus*, *Lymnaea*), олигохет, амфибиотических насекомых (личинки и куколки хирономид, личинки ручейников, поденок и веснянок), имаго амфибиотических насекомых и планктонных ракообразных. Для выделенных групп пищевых объектов рассчитывали массу в составе пищевого комка ( $\pm 0.001$  г) и среднее число, приходящееся на одну рыбу в выборке (Методическое..., 1974). Отдельно учитывали массу непищевых компонентов (растительные остатки, песчинки, мелкий гравий).

На зараженность паразитами рыб обследовали методом неполного паразитологического вскрытия (Быховская-Павловская, 1985). Видовую принадлежность паразитов устанавливали по "Определителю паразитов пресноводных рыб фауны СССР" (1987). Оценивали зараженность рыб гельминтами и копеподами рода *Salmincola*. Гельминтов родов *Diphyllbothrium*, *Diplostomum* и *Crepidostomum* до вида не определяли и считали вместе как *Diphyllbothrium* spp., *Diplostomum* spp. и *Crepidostomum* spp. В фауне оз. Кроноцкое присутствует два вида рода *Crepidostomum* – *C. farionis* (Muller, 1874) и *C. metoecus* (Braun, 1900), два вида рода *Diphyllbothrium* – *D. dendriticum* (Nitzsch, 1824) и *D. ditremum* (Greplin, 1825) и, как минимум, два вида рода *Diplostomum* (Бусарова и др., 2016б). Паразитических простейших, микроспоридий и моногеней не учитывали. В ка-

честве показателей зараженности использовали экстенсивность инвазии (ЭИ) – долю зараженных рыб в исследуемой выборке, %; индекс обилия (ИО) – среднее число особей паразитов, приходящееся на одну рыбу в выборке. Доверительный интервал встречаемости (d) приведен в соответствии с рекомендациями Ройтмана, Лобанова (1985). Условную биомассу паразитов рассчитывали в соответствии с рекомендациями Доровских, Степанова (2009).

Биологический анализ включал измерение длины (мм) и определение массы (г) тела, пола и возраста (по отолитам) у каждой рыбы. На отолитах 44 рыб были измерены годовые приросты. Фотографии отшлифованных до примордиев отоликов получены на установке Leica DMLS, оснащенной камерой DC-100. Измерения параметров выполнены с помощью программных пакетов tps. Для стандартизации измерений на отолике выбирали линию, расположенную под углом 60° к центральной оси отолика; годовым кольцом считали край опаковой зоны. Обратный расчёт темпов роста выполнен по формуле Эйнара Леа (Брюзгин, 1969).

Для оценки статистической достоверности размерно-весовых различий между группами рыб после проверки нормальности распределений характеристик (тест Колмогорова–Смирнова) применяли тест Стьюдента, для оценки различий в питании и инвазии паразитами – критерий Манна–Уитни (Гублер, Генкин, 1973). Сравнение спектров питания проводили по количеству пищевых объектов в желудке каждой рыбы в выборке; сравнение зараженности паразитами – по значениям интенсивности инвазии паразитами каждой рыбы. Математическую обработку данных проводили в программном пакете Statsoft Statistica 13.0.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

В пищевом комке исследованных рыб обнаружено 11 пищевых объектов (табл. 1). По спектрам питания носатого гольца можно разделить на две группы: рыб, питающихся преимущественно гаммарусами (далее группа G), и рыб, потребляющих в основном личинок и куколок хирономид, а также моллюсков, но не питающихся гаммарусами (далее группа A). Различия по встречаемости и массе этих организмов в пищевом комке рыб двух групп были достоверными ( $p \leq 0.01$ ). Наполненность пищей желудков гольцов группы G в среднем была в 2.3 раза выше, чем желудков гольцов группы A. При этом масса непищевых объектов в желудках последних была на порядок выше.

Гольцы группы G характеризовались достоверно более высокой ( $p \leq 0.01$ ) инвазией цестодой *Cyathocephalus truncatus* (Pallas, 1781), нематодой *Cystidicola farionis* Fisher, 1798 и трематодами рода *Crepidostomum* (Braun, 1900) (табл. 2). Гольцы группы A характеризовались более высокой ( $p \leq 0.01$ ) инвазией трематодой *Phyllodistomum umblae* (Fabricius, 1780), цестодами *Proteocephalus longicollis* (Zeder, 1800) и *Eubothrium salvelini* (Schrank, 1790), скребнем *Neoechinorhynchus salmonis* Ching, 1984 и нематодой *Cucullanus truttae* (Fabricius, 1794) (табл. 2). На уровне  $p \leq 0.05$  эти рыбы были сильнее заражены трематодами рода *Diplostomum* spp. Nordmann, 1832 и слабее *Ichthyocotylurus erraticus* (Rudolphi, 1809). Кроме указанных видов, являющихся статистически значимыми

Таблица 1. Встречаемость (экз./рыбу)/масса (г) пищевых объектов в желудках носатого гольца оз. Кроноцкое

Пищевые компоненты	Группа А	Группа G	U	p
<i>Gammarus lacustris</i>	0.42 (12.0)	40.19 (300.0)	188.5	0.0000
Личинки хирономид	0.014 (0.207)	1.079 (9.122)	135.5	0.0000
Куколки хирономид	33.49 (367.0)	0.68 (8.0)	1578.0	0.0001
<i>Pisidium</i> sp.	0.096 (0.386)	0.002 (0.108)	1273.0	0.0001
<i>Anisus</i> sp.	12.68 (100.0)	0.49 (9.0)	2690.0	0.0001
<i>Limnaea</i> sp.	0.025 (0.153)	0.001 (0.013)	3092.0	0.0001
Олигохеты	1.57 (20.0)	0.23 (5.0)	3753.5	0.0001
Личинки ручейников	0.005 (0.02)	0.001 (0.045)	3705.0	0.0001
Личинки поденок и веснянок	0.58 (52.0)	0.19 (1.0)	4858.0	0.380
Имаго амфибиотических насекомых	0.010 (0.767)	0.003 (0.474)	4796.5	0.188
Пелагические копеподы	0.01 (1.0)	0.24 (9.0)	4899.0	0.491
Масса содержимого желудков, мг	0.007 (0.006)	0.004 (0.492)	4836.7	0.290
Масса непищевых объектов (камни, растительные остатки), мг	0.36 (24.0)	0.03 (1.0)	4796.0	0.143
	0.002 (0.09)	0.0001 (0.004)	4899.0	0.404
	0.02 (1.0)	0.03 (1.0)	4950.0	0.562
	0.001 (0.026)	0.001 (0.022)	4901.5	0.321
	0.02 (1.0)	0.02 (1.0)	4852.0	0.181
	0.001 (0.046)	0.002 (0.047)	4803.5	0.279
	1.49 (50.0)	1.40 (19.0)	4583.5	0.193
	0.024 (0.135)	0.013 (0.253)	4314.5	0.01
	0.40 (6.0)	0.01 (1.0)	4891.0	0.363
Масса содержимого желудков, мг	0.492 (3.985)	1.15 (6.679)	2194.0	0.0000
Масса непищевых объектов (камни, растительные остатки), мг	0.307 (2.320)	0.044 (0.448)	1906.0	0.0000

Примечание. Приведены средние и максимальные (в скобках) значения. Для планктонных пелагических копепод массу не рассчитывали. Здесь и в табл. 2: U – критическое значение критерия Манна-Уитни, p – уровень значимости.

Таблица 2. Паразиты носатого гольца оз. Кроноцкое

Промежуточные хозяева, через которых происходит заражение рыб паразитами	Вид паразита	Группа А			Группа G			U	p
		ЭИ	d	ИО	ЭИ	d	ИО		
Гаммарусы	<i>Cystidicola farionis</i>	10.0	4–8–16.8	0.2	100.0	97.0–100.0	169.0	0.0	0.0000
	<i>Cyathocephalus truncatus</i>	17.0	10.2–25.1	0.4	100.0	97.0–100.0	179.9	11.5	0.0000
	<i>Crepidostomum</i> spp.	80.0	71.7–87.3	12.5	100.0	97.0–100.0	3461.3	0.0	0.0000
Моллюски	<i>Phyllodistomum umblae</i>	90.0	83.2–95.2	27.3	31.0	22.2–40.6	1.9	1099.0	0.0001
	<i>Diplostomum</i> spp.	99.0	96.0–100.0	62.9	99.0	96.0–100.0	43.7	4122.0	0.032
	<i>Ichthyocotylurus erraticus</i>	12.0	6.3–19.2	0.3	27.0	18.6–36.3	0.5	4306.0	0.014
Личинки амфибиотических насекомых	<i>Sterliadochona ephemeridarum</i>	12.0	6.3–19.2	0.2	11.0	5.6–18.0	0.2	4973.0	0.907
Пелагические копеподы	<i>Eubothrium salvelini</i>	81.0	72.6–88.2	2.5	11.0	5.6–18.0	0.4	1517.0	0.0001
	<i>Diphyllobothrium</i> spp.	3.0	0.5–7.3	0.03	5.0	1.4–9.3	0.2	4897.0	0.459
	<i>Proteocephalus longicollis</i>	63.0	53.1–72.3	3.5	2.0	0.02–5.7	0.02	1911.0	0.0001
	<i>Philonema oncorhynchi</i>	76.0	67.0–84.0	2.9	62.0	52.1–71.4	1.9	9366.5	0.088
	<i>Neoechinorhynchus salmonis</i>	45.0	35.2–55.0	1.2	7.0	2.8–12.9	0.4	3109.0	0.0001
Жизненный цикл без участия промежуточных хозяев	<i>Cucullanus truttae</i>	50.0	40.1–59.9	1.3	11.0	5.6–18.0	0.2	3002.5	0.0001
	<i>Salmincola edwardsii</i>	7.0	2.8–12.9	0.1	13.0	7.1–20.4	0.2	4704.0	0.165
	<i>Salmincola carpionis</i>	12.0	6.3–9.2	0.2	20.0	12.7–28.5	0.4	4590.0	0.116
Среднее число особей паразитов, экз./рыбу (пределы варьирования)		116.0 (14.0–434.0)			3860.0 (875.0–28788.0)		0.0	0.0000	
Средняя условная биомасса паразитов, мг/рыбу (пределы варьирования)		107.0 (85.9–512.5)			9753.0 (234.7–65219.3)		0.0	0.0000	

Примечание. ЭИ – доля зараженных рыб в выборке, %; ИО – среднее число особей паразитов, приходящееся на одну рыбу в выборке; d – доверительный интервал встречаемости.

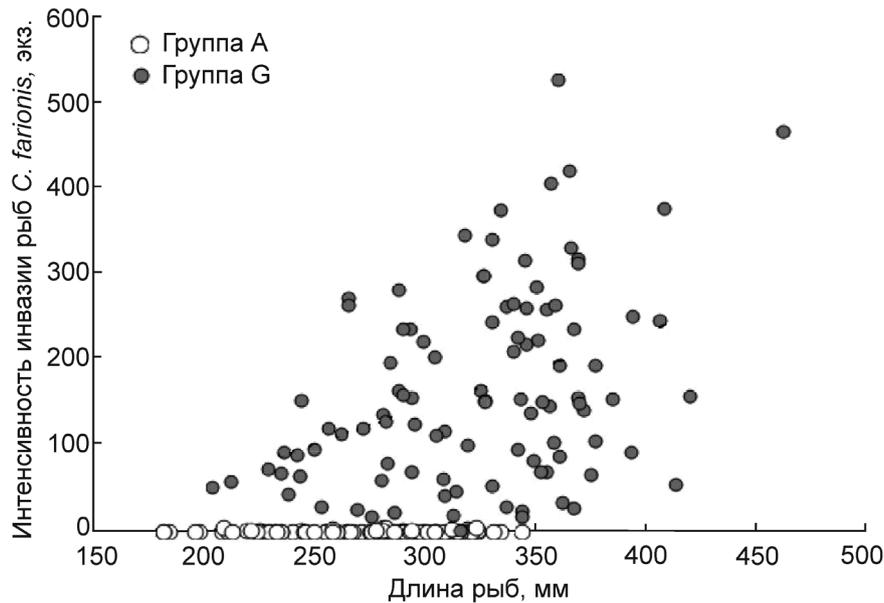


Рис. 1. Интенсивность инвазии носатого гольца групп А и G *Cystidicola farionis* в оз. Кроноцкое.

для дифференциации двух трофических групп носатого гольца, у этих рыб были обнаружены и другие паразиты – цестоды рода *Diphyllbothrium* Cobbold, 1858, нематоды *Sterliadochona ephemeridarum* (Linstow, 1872) и *Philonema oncorhynchi* Kuitunen-Ekbaum, 1933, copeподы *Salmincola carpionis* (Kroyer, 1837) и *S. edwardsii* Olsson, 1869 (табл. 2). Степень заражения гольцов обеих групп этими видами была незначительной: индексы обилия колебались от 0.03 до 2.9.

По средней численности и условной биомассе паразитов гольцы групп А и G различались на порядок (табл. 2). Так, численность паразитов у рыб группы G в среднем была в 33 раза, а условная биомасса в 91 раз выше, чем у рыб группы А. В самом маленьком гольце из группы G с длиной тела 17.1 см обнаружено 4311 экз. паразитов с условной биомассой 7170 мг. При этом в самом крупном гольце из группы А с длиной тела 36.6 см обнаружено 202 экз. паразитов с условной биомассой 444.5 мг. Явной линейной связи между размерами рыб и интенсивностью их инвазии гельминтами не наблюдалось, в частности, для *C. farionis* у рыб группы G коэффициент корреляции не превышал 0.15 (рис. 1). Межполовые различия по типу инвазии в обеих группах рыб не выявлены ( $p > 0.05$ ).

Гольцы группы G по сравнению с гольцами группы А имели достоверно большие размеры и массу тела

(табл. 3), а также большую продолжительность жизни. Предельный возраст гольцов группы G составил 14+, а группы А – 10+. Начиная с четвертого года жизни, различия по ширине годовых приростов отолитов между двумя группами гольцов становились достоверными ( $p < 0.05$ ) (рис. 2). Соотношение полов у гольцов групп G и А было близко 1 : 1. В наших сборах 1.5% рыб имели переходный тип питания: у части рыб в желудках были обнаружены гаммарусы и при этом почти не встречалась нематода *C. farionis*, либо же этот паразит присутствовал в изобилии, но в желудках содержались личинки и куколки хирономид и моллюски. По нашим данным, рыбы с разным типом питания в безледовый период пространственно не были разделены, их ловили на одних и тех же участках литорали по всему периметру озера. Вариации по составу пищи и зараженности паразитами внутри групп рыб из разных частей озера не обнаружены. По экстерьерным признакам гольцы двух трофических групп визуально не различались.

#### ОБСУЖДЕНИЕ

К настоящему времени в оз. Кроноцкое описано 5–7 форм гольцов, различающихся морфологически, экологически и генетически; в частности, в литоральной зоне обитает специализированный бентосоядный носатый гольец, размножение которого проходит в притоках озера

Таблица 3. Биологические показатели носатого гольца оз. Кроноцкое

Показатель	Группа А		Группа G		t	p
	среднее	пределы варьирования	среднее	пределы варьирования		
Длина, мм	279.1	182–366	327.8	171–450	7.7	0.000
Масса, г	204.5	45–420	343.5	32–680	9.8	0.000
Соотношение полов	1 : 1		1 : 1		1.1	0.258

Примечание. t – критерий Стьюдента, p – уровень значимости.

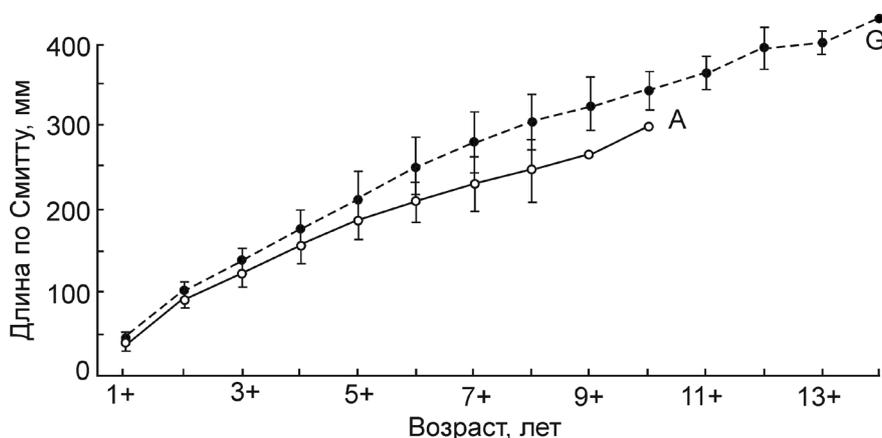


Рис. 2. Рост носатого гольца групп А и G в оз. Кроноцкое.

(Викторовский, 1978; Буторина и др., 2008; Павлов и др., 2013; Маркевич и др., 2014). Наши данные показывают, что на озёрном этапе жизни носатый голец дифференцируется на две группы, специализирующиеся на питании разными объектами в одних и тех же биотопах. Рыбы, питающиеся гаммарусами (группа G), с четырехлетнего возраста достоверно отличаются от потребителей хирономид и моллюсков (группа А) более высокими средними темпами роста и живут на несколько лет дольше.

Гольцы группы G имеют высокую инвазию гельминтами *C. truncatus*, *C. farionis* и *Crepidostomum* spp., заражение которыми происходит при потреблении гаммарид (Vik, 1958; Awachie, 1973; Smith, Lankester, 1979; Knudsen et al., 2004; Соколов, Гордеев, 2014). Наличие у рыб этих паразитов свидетельствует о длительном и систематическом питании гаммарусами (Knudsen et al., 2004), поскольку *C. truncatus* живет в рыбе в течение 20–55 дней (Vik, 1958), трематоды рода *Crepidostomum* – около года (Awachie, 1968), а *C. farionis* – не менее двух лет (Awachie, 1973; Black, Lankester, 1980). Гольцы группы А практически не питаются гаммарусами, поэтому данные паразиты-индикаторы у них отсутствуют или встречаются в фоновом количестве. При питании мелкими двустворчатыми моллюсками семейств Sphaeriidae и Euglesidae рыбы этой группы заражаются трематодой *P. umblae* (Прозорова, Шедько, 2003). Более плотно контактируя с легочными моллюсками рода *Lymnaea*, гольцы группы А сильнее заражаются трематодами *Diplostomum* spp. (Размашкин, 1990; Прозорова, Шедько, 2003). У рыб группы А наблюдается также относительно высокое заражение *P. longicollis*, *E. salvelini* и *N. salmonis*, промежуточные хозяева которых – пелагические циклопы и остракоды (Vik, 1963; Анисеева и др., 1983; Михайлова, 2015). Все остальные паразиты отмечены у носатого гольца обеих групп в незначительном количестве. Вероятно, приобретение рыбами более половины видов паразитов (9 из 17) носит случайный характер. Данные виды являются фоновыми для экосистемы бассейна оз. Кроноцкое и встречаются у всех местных рыб (Атрашкевич и др., 2005; Буторина и др., 2008; Бусарова и др., 2015, 2016а, б).

Тип питания носатого гольца в оз. Кроноцкое не определяется размерами рыб и не изменяется на поздних стадиях онтогенеза, т.е. не происходит смены или постепенного замещения предпочитаемых пищевых объектов с более мелких личинок и куколок хирономид на гаммарусов. При длине тела 15–17 см у носатого гольца начинают отчетливо проявляться характерные морфологические черты (Викторовский, 1978) и рыбам уже свойственен тот или иной тип питания, сохраняющийся в течение всей жизни. Качественная зараженность паразитами носатого гольца оз. Кроноцкое не определяется и половой принадлежностью: группы А и G состоят из особей обоих полов в равном соотношении. Рыбы разных полов внутри единой популяции могут иметь различную степень зараженности паразитами (Коновалов, 1980; Nagasava, 1985; Skarstein et al., 2005), что обусловлено прежде всего разными затратами энергии и иммунными реакциями при созревании половых продуктов (Liljedas et al., 1999). Однако в популяции носатого гольца этого не наблюдается – межполовые различия внутри групп достоверно ниже, чем между группами. Таким образом, проведенное исследование позволяет говорить о существовании устойчивой длительной специализации по питанию у литоральных гольцов оз. Кроноцкое без явного пространственного разделения и морфологической специализации групп.

Вероятно, пищевая специализация у носатого гольца возникает *de novo* в каждом поколении и связана с разнокачественностью молоди ещё на речном этапе жизни. Разделение на пелагическую и придонную группировки с разной скоростью роста известно для молоди лососей в условиях высокой пищевой конкуренции (Thorpe, 1977; Metcalfe et al., 1989; Павлов и др., 2010). Быстро растущая агрессивная молодь носатого гольца после миграции в озеро, очевидно, переходит на питание гаммарусами, а медленно растущая молодь остается потребителем более мелких бентосных организмов. Возможно, в момент миграции представители второй группы не достигают размеров, при которых способны заглатывать гаммарусов. Экологическую диверсификацию педалирует кон-

куренция за ресурсы с молодью гольцов других форм, которая до достижения определенных размеров также питается бентосом. Нельзя исключать вариант, при котором уход от питания гаммарусами развивается у части гольцов как экологический способ избежать гиперинвазии патогенными видами гельминтов (Михеев и др., 2013).

Обнаруженный механизм освоения пищевых ресурсов отличается от магистральных путей симпатрической диверсификации в озёрах Голарктики по ресурсным осям и глубинам (Robinson, Parsons, 2002). Тем не менее он может быть "катализатором" нового витка симпатрической диверсификации гольцов в озере. Поведенческая специализация в выборе добычи у рыб тесно связана с возможностью использования того или иного ресурса (Adams et al., 2003). Первоначально морфологические изменения у разделившейся по питанию молодежи возникают в пределах нормы реакции (Garduno-Paz, Adams, 2010). Позднее такие изменения могут быть подхвачены отбором, например, через дивергенцию по уровню метаболизма и гормональному статусу (Мина и др., 2010; Shkil et al., 2015).

Авторы благодарны д.б.н. проф. Т.Е. Буториной (Дальрыбвтуз), к.б.н. В.А. Паренскому (Институт биологии моря им. А.В. Жирмунского ДВО РАН) и к.б.н. М.Ю. Пичугину (МГУ им. М.В. Ломоносова) за ценные рекомендации при подготовке статьи, А.А. Кржевицкой (МГУ им. М.В. Ломоносова) за помощь в определении возраста и темпов роста рыб, Л.А. Анисимовой (ВНИРО) за помощь при сборе материала.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Азарков А.Ю., Дмитриева Л.Я., Догановский А.М. Некоторые черты гидрологии Кроноцкого озера на Камчатке // Изв. Всесоюз. геогр. о-ва. Л.: Наука. 1975. Т. 107, вып. 4. С. 352–357.
- Аникиева Л.В., Малахова Р.П., Иешко Е.П. Экологический анализ паразитов сиговых рыб. Л.: Наука. 1983. 167 с.
- Аракельянц А.Д., Ткаченко О.В. Гидрологические характеристики Кроноцкого озера в начале XXI века // Вестн. МГУ. Сер. 5. География. 2012. № 6. С. 77–83.
- Атлас пресноводных рыб России. Т. 1. М.: Наука. 2003. 379 с.
- Атрашкевич Г.И., Орловская О.М., Михайлова Е.И. и др. Гельминты лососевых рыб Кроноцкого озера (Камчатка) // Паразитологические исследования в Сибири и на Дальнем Востоке: Материалы II Межрегион. науч. конф. Новосибирск: Арт-Авеню. 2005. С. 8–10.
- Брюзгин В.Л. Методы изучения рыб по чешуе, костям и отолитам. Киев: Наукова думка. 1969. 188 с.
- Бусарова О.Ю., Буторина Т.Е., Маркевич Г.Н., Анисимова Л.А. Паразитофауна кокани *Oncorhynchus nerka* озера Кроноцкое (Камчатка) // Паразитология. 2016а. Т. 50, вып. 3. С. 212–224.
- Бусарова О.Ю., Кнудсен Р., Маркевич Г.Н. Паразитофауна гольцов (*Salvelinus*) озера Кроноцкое, Камчатка // Паразитология. 2016б. Т. 50, вып. 6. С. 409–425.
- Бусарова О.Ю., Торлина А.А., Маркевич Г.Н. Паразиты молодежи кижуча *Oncorhynchus kisutch* (Walbaum, 1792) реки Кроноцкая (восточная Камчатка) // Биол. моря. 2015. Т. 41, № 5. С. 374–376.
- Буторина Т.Е., Бусарова О.Ю., Ермоленко А.В. Паразиты гольцов (*Salmonidae: Salvelinus*) Голарктики. Владивосток: Дальнаука. 2011. 281 с.
- Буторина Т.Е., Шедько М.Б. Об использовании паразитов-индикаторов для дифференциации молодежи нерки в озере Азабачье (Камчатка) // Паразитология. 1989. Т. 23, вып. 4. С. 302–308.
- Буторина Т.Е., Шедько М.Б., Горювая О.Ю. Особенности экологии гольцов рода *Salvelinus* (*Salmonidae*) бассейна озера Кроноцкое (Камчатка) по паразитологическим данным // Вопр. ихтиологии. 2008. Т. 48, № 5. С. 652–667.
- Быховская-Павловская И.Е. Паразиты рыб. Руководство по изучению. Л.: Наука. 1985. 121 с.
- Введенская Т.Л. Питание белого и носатого гольцов в оз. Кроноцком // Отчет о НИР КоТИНРО. Петропавловск-Камчатский. 1981. 33 с.
- Викторовский Р.М. Механизмы видообразования у гольцов Кроноцкого озера. М.: Наука. 1978. 106 с.
- Гублер Е.В., Генкин А.А. Применение непараметрических критериев в медико-биологических исследованиях. Л.: Медицина. 1973. 142 с.
- Доровских Г.Н., Степанов В.Г. Методы сбора и обработки ихтиопаразитологических материалов. Сыктывкар: Изд-во Сыктывкарского гос. ун-та. 2009. 132 с.
- Коновалов С.М. Дифференциация локальных стад нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum). Л.: Наука. 1971. 229 с.
- Коновалов С.М. Популяционная биология тихоокеанских лососей. Л.: Наука. 1980. 238 с.
- Куренков С.И. Две репродуктивно изолированные группы жилой нерки *Onchorhynchus nerka kenerlyi* (Suckley) Кроноцкого озера // Вопр. ихтиологии. 1977. Т. 17, № 4. С. 597–606.
- Маркевич Г.Н., Анисимова Л.А., Саттыкова Е.А. и др. Разнообразие и особенности биологии эндемичных форм гольца *Salvelinus malma* из бассейна оз. Кроноцкое // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: Материалы XV Международ. науч. конф. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. 2014. С. 325–330.
- Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях. М.: Наука. 1974. 254 с.
- Мина М.В., Шкиль Ф.Н., Абдисса Б. Индивидуальные онтогенетические траектории и онтогенетические каналы трёх форм крупных африканских усачей комплекса *Barbus intermedius*. Анализ экспериментальных данных // Вопр. ихтиологии. 2010. Т. 50, № 4. С. 471–479.
- Михайлова Е.И. Скребни рода *Neoechinorhynchus* (Acanthocephales: Neoechinorhynchidae) северо-восточной Азии (таксономия, зоогеография, экология): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб. 2015. 22 с.
- Михеев В.Н., Жохов А.Е., Сливко М.Е. Может ли риск заражения паразитами служить причиной экологической дифференциации в популяции плотвы *Rutilus rutilus* (Cyprinidae)? // Вопр. ихтиологии. 2013. Т. 53, № 5. С. 613–620.
- Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР. Т. 3: Паразитические многоклеточные (вторая часть). Л.: Наука. 1987. 583 с.
- Павлов Д.С., Костин В.В., Пономарева В.Ю. Поведенческая дифференциация сеголеток черноморской кумжи *Salmo trutta labrax*: реореакция в год, предшествующий смолтификации // Вопр. ихтиологии. 2010. Т. 50, № 2. С. 251–261.
- Павлов С.Д., Кузицин К.В., Груздева М.А. и др. Фенетическое разнообразие и пространственная структура гольцов (*Salvelinus*) озерно-речной системы Кроноцкая (восточная Камчатка) // Вопр. ихтиологии. 2013. Т. 53, № 6. С. 645–670.

- Прозорова Л.А., Шедько М.Б. Моллюски озера Азабачье (Камчатка) и их биоценологическое значение // Тр. Камчатск. фил. ТИГ ДВО РАН. 2003. Вып. 4. С. 120–151.
- Размашкин Д.А. Типы проникновения в рыб метацеркарий трематод рода *Diplostomum* // IX Всесоюз. совещ. по паразитам и болезням рыб. Л.: ЗИН АН СССР. 1990. С. 110–111.
- Ройтман В.А., Лобанов А.Л. Метод оценки численности гемипопуляций паразитов в популяции хозяина // Тр. ГеЛАН. Т. 23. 1985. С. 102–123.
- Савваитова К.А. Арктические гольцы (структура популяционных систем, перспективы хозяйственного использования). М.: Агропромиздат. 1989. 223 с.
- Соколов С.Г., Гордеев И.И. Зараженность озерного бокоплава *Gammarus lacustris* Sars, 1863 (Amphipoda: Gammaridae) гельминтами в оз. Кроноцкое (Камчатка) // Паразитология. 2014. Т. 48, вып. 4. С. 325–332.
- Черешнев И.А., Волобуев В.В., Шестаков А.В., Фролов С.В. Лососевидные рыбы Северо-Востока России. Владивосток: Дальнаука. 2002. 496 с.
- Adams C.E., Maitland P.S. Arctic charr in Britain and Ireland – 15 species or one? // Ecol. Freshwater Fish. 2007. Vol. 16. P. 20–28.
- Adams C.E., Woltering C., Alexander G.D. Epigenetic regulation of trophic morphology through feeding behaviour in Arctic charr, *Salvelinus alpinus* // Biol. J. Linn. Soc. 2003. Vol. 78. P. 43–49.
- Awachie J.B.E. On the bionomics of *Crepidostomum metoecus* (Braun, 1900) and *Crepidostomum farionis* (Müller, 1784) (Trematoda, Allocreadiidae) // Parasitology. 1968. Vol. 58, no. 2. P. 307–325.
- Awachie J.B.E. Ecological observations on *Metabronema truttae* Baylis, 1935, and *Cystidicola farionis* Fisher v. Waldheim, 1798 (Nematoda, Spiruroidea) in their intermediate and definitive hosts, in Afon Terrig // Acta Parasitol. Polon. 1973. Vol. 21. P. 661–670.
- Black G.A., Lankester M.W. Migration and development of swim-bladder nematodes, *Cystidicola* spp. (Habronematoidea), in their definitive hosts // Can. J. Zool. 1980. Vol. 58, no. 11. P. 1997–2005.
- Curtis M.A., Berube M., Stenzel A. Parasitological evidence for specialized foraging behavior in lake-resident Arctic char (*Salvelinus alpinus*) // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1995. Vol. 52. P. 186–194.
- Frandsen F., Malmquist H.J., Snorrason S.S. Ecological parasitology of polymorphic Arctic charr, *Salvelinus alpinus*, in Lake Thingvallavatn, Iceland // J. Fish Biol. 1989. Vol. 34. P. 281–297.
- Garduno-Paz M.V., Adams C.E. Discrete prey availability promotes foraging segregation and early divergence in Arctic charr, *Salvelinus alpinus* // Hydrobiologia. 2010. Vol. 650. P. 15–26.
- Jonsson B., Jonsson N. Polymorphism and speciation in Arctic charr // J. Fish Biol. 2001. Vol. 58. P. 605–638.
- Knudsen R., Amundsen P.-A., Nilsen R. et al. Food borne parasites as indicators of trophic segregation between Arctic charr and brown trout // Environ. Biol. Fish. 2008. Vol. 83. P. 107–116.
- Knudsen R., Amundsen P.-A., Rikardsen A.H. Individual feeding specialisation of a naïve vs. veteran predators // Ecol. Freshwater Fish. 2011. Vol. 20. P. 522–528.
- Knudsen R., Curtis M.A., Kristoffersen R. Aggregation of helminths: the role of feeding behaviour of fish hosts // J. Parasitol. 2004. Vol. 90. P. 1–7.
- Knudsen R., Kristoffersen R., Amundsen P.-A. Parasite communities in two sympatric morphs of Arctic charr, *Salvelinus alpinus* (L.), in northern Norway // Can. J. Zool. 1997. Vol. 75. P. 2003–2009.
- Liljedal S., Edal S., Folstad I., Skarstein F. Secondary sex traits, parasites, immunity and ejaculate quality in the Arctic charr // Proc. Roy. Soc. London. 1999. Vol. 266. P. 1893–1898.
- Metcalfe N.B., Huntingford F.A., Graham W.D., Thorpe J.E. Early social status and the development of life-history strategies in Atlantic salmon // Proc. Roy. Soc. London. B. 1989. Vol. 236. P. 7–19.
- Muir A.M., Hansen M.J., Bronte C.R., Krueger C.C. If Arctic charr *Salvelinus alpinus* is ‘the most diverse vertebrate’, what is the lake charr *Salvelinus namaycush*? // Fish Fish. 2015. doi: 10.1111/faf.12114
- Nagasava K. Prevalence of visceral adhesions in sockeye salmon, *Oncorhynchus nerka*, in the central North Pacific Ocean // Fish Pathol. 1985. Vol. 20. P. 313–321.
- Reist J.D., Power M., Dempson B. Arctic charr (*Salvelinus alpinus*): a case study of the importance of understanding biodiversity and taxonomic issues in northern fishes // Biodiversity. 2013. Vol. 14. P. 45–56.
- Robinson B.W., Parsons K.J. Changing times, spaces, and faces: tests and implications of adaptive morphological plasticity in the fishes of northern postglacial lakes // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 2002. Vol. 59. P. 1819–1833.
- Sandlund O.T., Jonsson B., Malmquist H.J. et al. Habitat use of arctic charr *Salvelinus alpinus* in Thingvallavatn, Iceland // Environ. Biol. Fish. 1987. Vol. 20. P. 263–274.
- Shkil F.N., Lazebnyi O.E., Kapitanova D.V. et al. Ontogenetic mechanisms of explosive morphological divergence in the Lake Tana (Ethiopia) species flock of large African barbs (*Labeobarbus*; Cyprinidae; Teleostei) // Russ. J. Develop. Biol. 2015. Vol. 46, no. 5. P. 294–306.
- Skarstein F., Folstad I., Ronning H.P. Spawning colouration, parasites and habitat selection in *Salvelinus alpinus*: initiating speciation by sexual selection? // J. Fish Biol. 2005. Vol. 67. P. 969–980.
- Smith J.D., Lankester M.W. Development of swim bladder nematodes (*Cystidicola* spp.) in their intermediate hosts // Can. J. Zool. 1979. Vol. 57, no. 9. P. 1736–1744.
- Thorpe J.E. Bimodal distribution of length of juvenile Atlantic salmon under artificial rearing conditions // J. Fish Biol. 1977. Vol. 11. P. 175–184.
- Vik R. Studies of the helminth fauna of Norway. II. Distribution and life cycle of *Cyathocephalus truncatus* (Pallas, 1781) (Cestoda) // Nytt Mag. Zool. 1958. Vol. 6. P. 97–110.
- Vik R. Studies of the helminth fauna of Norway. IV. Occurrence and distribution of *Eubothrium crassum* (Bloch, 1779) and *E. salvelini* (Schränk, 1790) (Cestoda) in Norway with notes of their life cycles // Nytt Mag. Zool. 1963. Vol. 11. P. 47–73.