

П. А. Гуричев, И. Ю. Белоусов, Н. А. Полякова, А. Н. Синюхина

## СРАВНИТЕЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ПОПУЛЯЦИЙ СИГА *COREGONUS LAVARETUS* L. БАССЕЙНА ГУБЫ ЧУПА БЕЛОГО МОРЯ

Изучение особенностей биологии и жизненного цикла особей из разных популяций необходимо для понимания закономерностей изменчивости и адаптации вида к условиям среды. Особый интерес представляют комплексные виды, которые при описании требуют выделения внутривидовых групп (подвид, экологическая раса, форма, морфа и т. д.). Именно они в первую очередь рассматриваются в качестве хорошего объекта для микроразово-дционных исследований. С этой точки зрения обыкновенный сиг *Coregonus lavaretus* L. представляет собой крайне интересную группу, поскольку характеризуется высокой морфо-экологической пластичностью и недостаточно изучен. Несмотря на отсутствие единого мнения относительно внутривидовой структуры сига, традиционно выделяют формы сегов, различающиеся по числу жаберных тычинок, а также по своей экологии. Так существуют малотычинковые, многотычинковые и среднетычинковые сего (16–30, 28–40, 38–60 жаберных тычинок соответственно). В свою очередь, эти формы могут обитать как в пресной (озерные и озерно-речные), так и в морской среде (проходные и полупроходные формы) [1, 4, 7, 9, 13, 16, 19, 20, 21, 22].

До сих пор данные по сигу для многих акваторий карельского побережья Белого моря носят отрывочный характер, для многих водоемов такие данные отсутствуют. Наиболее полной является сводка И. Ф. Правдина за 1954 г., где дано морфологическое описание сига из крупных озерно-речных систем Карелии [13]. Существуют также отдельные работы по биологии сига Белого моря [2, 4, 5, 6, 7, 11]. Без знаний особенностей биологии данного вида на всем его ареале невозможно решить ряд вопросов таксономии и филогении сига. В последние годы отмечено снижение запасов этого ценного промыслового вида [3, 16], что, несомненно, также требует проведения работ описательного характера. Исходя из вышесказанного, целью данной работы было изучить в сравнительном аспекте особенности популяционной структуры, образа жизни и морфологии сига, обитающего в прибрежных участках губы Кереть Белого моря, а также в ближайших озерах (Лоухское, Кереть, Верхнее Пулонгское). Для этого необходимо было выполнить следующие задачи:

- провести морфометрический анализ рыб;
- оценить размерно-возрастной состав и рост сегов;
- изучить особенности питания особей;
- оценить состояние воспроизводительной системы и плодовитость особей.

**Материал и методы исследования.** Объектом исследования явился сиг, который обитает в губе Кереть Белого моря, а также в озерах Кереть, Лоухское и Верхнее Пулонгское. Данные водоемы находятся в северной части карельского побережья Белого моря и относятся к бассейну Кандалакшского залива. Р. Кереть берет начало в оз. Кереть и протекает вдоль южного побережья губы Чула. В районе Керетского архипелага она впадает в море, образуя губу. Озеро Лоухское связано с р. Кереть речкой Луока. Озеро Верхнее Пулонгское находится на северном побережье губы Чула и связано с морем р. Пулонга. Отлов сига производили ставными сетями с ячеей 27, 30, 33, 36, 40, 45 мм.

Учитывая возможную внутривидовую неоднородность, материал дифференцировали по местам обитания (озерные и проходные) и оценивали число жаберных тычинок, как основной признак, широко используемый для дифференциации внутривидовых групп у сегов (мало-, много- и среднетычинковые сего) [13, 16, 19].

В губе Кереть Белого моря сига отлавливали на протяжении 8 лет (с 1997 по 2004 г.). Всего проанализировано 890 шт. Данный сиг имеет 21–29 (в среднем 25,8) жаберных тычинок. В оз. Кереть взяты 2 выборки – 1 июня и 10 сентября 2004 г (всего 18 шт.). У этого сига насчитывается от 19 до 23 (20,5) жаберных тычинок. В оз. Верхнее Пулонгское 19–20 июня было поймано 24 особи с числом жаберных тычинок от 18 до 28 (22,2). В оз. Лоухском отлов производили 30 мая, 23 августа 2003 г. и 4 июля и 30 августа 2004 г. Обнаружено, что здесь симпатрически сосуществуют мало- и многотычинковые сиги. Малотычинковые сиги (27 шт.) имеют от 18 до 31 (24), а многотычинковые (12 шт.) – от 38 до 43 (41,5) жаберных тычинок. Таким образом, всего можно выделить 5 популяций сига в исследуемом регионе.

Морфометрический анализ проводили для всех особей из оз. Кереть, для 15 особей из губы Кереть Белого моря, для 20 особей из оз. Верхнее Пулонгское, для 24 малотычинковых и 10 многотычинковых сигов из оз. Лоухское. Пластические и меристические признаки оценивались согласно стандартной методике [14]. Для анализа было использовано 28 пластических и 6 меристических признаков, все измерения проводились на свежем материале с помощью штангель-циркуля одним оператором. Данные по пластическим признакам были обработаны с помощью дисперсионного факторного и кластерного анализов.

Для характеристики размерно-возрастной структуры измеряли длину тела рыб (по Смуту), возраст определяли по чешуе. Анализ роста рыб проводили по структуре чешуи. Измерения ширины приростов производили под бинокляром с помощью окуляр-микрометра. Построение кривых роста и оценка расстояний между ними для разовых выборок производили на основе методики предложенной Н. В. Максимовичем [12].

Состав питания сигов Белого моря (1999–2003 г.) и оз. Лоухского (2003 г.) оценивали в полевых условиях. В 2004 г. желудки особей фиксировали в 4%-ном формалине, их состав изучали под бинокляром.

Пол и стадии зрелости гонад определяли визуально [17]. Индивидуальную плодовитость самок, отловленных в конце августа и сентябре в озерах Кереть и Лоухское, оценивали путем подсчета икринок в навеске с последующим пересчетом на общую массу.

**Результаты исследований и их обсуждение. Морфометрический анализ.** Во всех районах встречаются малотычинковые сиги (18–31 жаберная тычинка), однако вместе с малотычинковым сигом в оз. Лоухском совместно обитают многотычинковые сиги. Термин «многотычинковый» мы используем условно, т. е. не относим данного сига к подвиду *Coregonus lavaretus pallasi* (Val.) [16].

Некоторые авторы в качестве дополнительных меристических признаков используют число чешуй в боковой линии, а также число лучей в плавниках [13, 20, 21]. Анализ средних значений данных признаков не выявил значительных различий. Сиги губы Кереть Белого моря характеризуются несколько меньшим количеством чешуй в боковой линии (87,86 чешуй, тогда как в остальных выборках от 90,22 до 91,90). Сиги оз. Верхнее Пулонгское имеют меньше лучей в Р (грудной) и V (брюшной) плавниках относительно сигов из других выборок.

Факторный анализ 28 пластических признаков показал, что фактор 1 объясняет 88,3% всей изменчивости, фактор 2–2,3%, 3–1,5%, 4–1,3%, 5–1,06%. Остальные факторы объясняют менее 1% общей изменчивости каждый. Факторные нагрузки всех признаков по фактору 1 велики и положительны, поэтому мы его интерпретируем как общий размер. Остальные факторы описывают форму, которая представляет для нас наибольший интерес, поскольку пластические промеры тела особей широко использовались для выделения форм сигов [13]. Максимальные нагрузки по фактору 2 отмечены для таких признаков как диаметр глаза (–0,43), длина хвоста (0,21), высота спинного и анального плавников (–0,2 и –0,23), высота и ширина рыльной площадки (0,28 и 0,38). По фактору 3 наблюдаются максимальные нагрузки по длине хвоста (–0,3), ширине верхней челюсти (0,25) и ширине рыльной площадки (0,22). По фактору 4 – по диаметру глаза и высоте рыла (–0,45 и –0,2). Последующий однофакторный дисперсионный анализ, проводимый по индивидуальным значениям факторов, выявил достоверные различия между выборками по факторам 2–5 и 8. По фактору 2 и 3

вероятность того, что нет различий между исследуемыми выборками, минимальна ( $p = 2 \cdot 10^{-10}$  и  $p = 3 \cdot 10^{-10}$ ). По фактору 2 многотычинковые сига заметно отличаются от сегов Белого моря и сегов оз. Верхнее Пулонгское. Сига оз. Кереть, малотычинковые и многотычинковые сига оз. Лоухского достаточно близки. По фактору 3 выборка рыб из Белого моря несколько схожа с выборкой из оз. Кереть и отлична от остальных озерных выборок. Сига оз. Кереть везде занимают промежуточное положение по значению данных факторов.

Результаты кластерного анализа по средним значениям факторов для каждой выборки представлены в виде дендрограммы (рис. 1). Результаты анализа позволяют выделить 3 группы сегов – озерные сига системы р. Кереть, проходные сига Белого моря и сига оз. Верхнее Пулонгское. Различия между ними могут быть связаны или с адаптацией к различным условиям среды или с разным происхождением. Несмотря на достоверные различия по числу жаберных тычинок, много- и малотычинковые сига оз. Лоухского оказались наиболее близки по пластическим признакам. Интерпретировать данный факт с точки зрения генетической близости затруднительно, поскольку было показано, что число жаберных тычинок из всех морфологических признаков является наиболее жестко закрепленным генетически, тогда как пластические признаки могут довольно сильно подвергаться изменчивости, например, при акклиматизации особей в новых условиях [20, 21]. Скорее всего, сходство объясняется сходными условиями существования. Обособленность сегов Белого моря может быть объяснена, с одной стороны, их происхождением от ледовитоморской группы сегов пьжъянов [13], а с другой – особенностями их образа жизни, связанными, в частности, с нерестовыми миграциями в р. Кереть. Положение сегов оз. Верхнее Пулонгское объяснить сложно. Очевидно, что на основании анализа только морфологических признаков невозможно однозначно говорить о характере изменчивости (экологической, генетической) внутри вида. Для выяснения филогенетических взаимоотношений между популяциями необходимы молекулярно-генетические исследования.

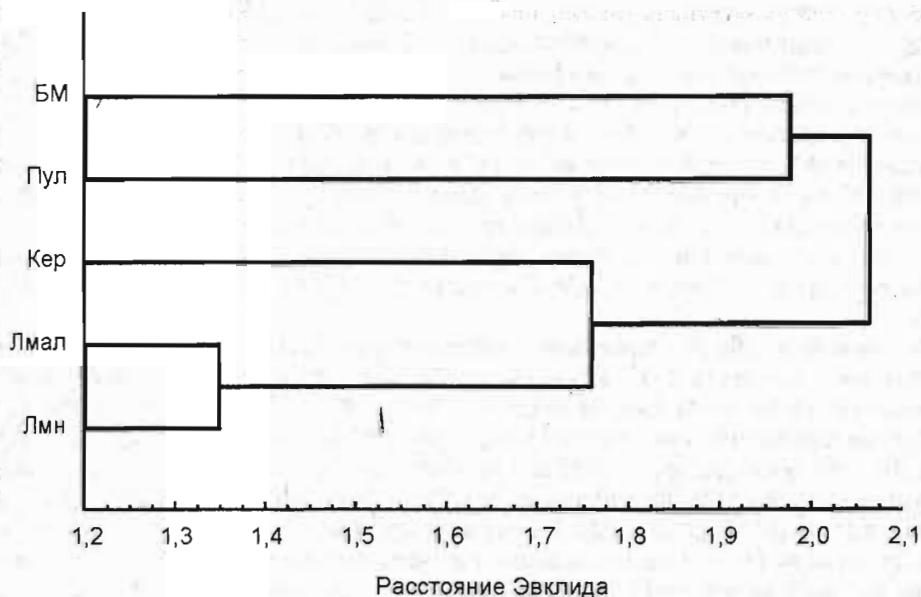


Рис. 1. Дендрограмма сходства выборок сига по пластическим признакам.

БМ – губа Кереть Белого моря; Кер – оз. Кереть; Пул – оз. Верхнее Пулонгское; Лмал – оз. Лоухское, малотычинковые; Лмн – оз. Лоухское, многотычинковые.

**Размерно-возрастная структура.** Размерно-возрастной состав выборок представлен в табл. 1 и характеризуется неоднородностью как внутри выборок, так и между ними. Наблюдается довольно существенный разброс длины тела для определенного возраста. При этом можно отметить некоторые различия между выборками. Так, наиболее крупными оказались многотычинковые сига оз. Лоухского: к 3 годам они могут достигать длины тела до 30 см и более, а средний размер особей 5 лет составляет более 40 см. Их масса может достигать 1,5 кг. Средние размеры озерных малотычинковых сегов таких же возрастов значительно меньше. Малотычинковые сига губы Кереть Белого моря по данному показателю занимают промежуточное положение.

Таблица 1. Размерно-возрастная структура выборок сига из различных популяций

Возраст	Оз. Кереть		Оз. Лоухское малотыч.		Оз. Лоухское многотыч.		В.-Пулунгское оз.		Белое море	
	Шт.	Среднее Мин.-макс.	Шт.	Среднее Мин.-макс.	Шт.	Среднее Мин.-макс.	Шт.	Среднее Мин.-макс.	Шт.	Среднее Мин.-макс.
1	-	-	-	-	-	-	-	-	1	195
2	-	-	-	-	-	-	-	-	95	<u>252,1</u> 212-310
3	1	224	2	<u>246,5</u> 233-260	3	<u>285</u> 242-353	-	-	275	<u>278,4</u> 200-378
4	7	<u>254,7</u> 235-278	9	<u>240</u> 222-275	6	<u>325,5</u> 255-379	5	<u>254</u> 232-270	232	<u>305,8</u> 225-412
5	5	<u>265,2</u> 237-297	6	<u>253,5</u> 243-260	3	<u>402,3</u> 340-472	6	<u>266</u> 240-286	148	<u>327,3</u> 229-420
6	3	<u>278,5</u> 257-300	7	<u>252,1</u> 232-292	-	-	4	<u>290,7</u> 270-305	69	<u>356,3</u> 260-445
7	-	-	2	<u>236,5</u> 231-242	-	-	4	<u>302,5</u> 282-318	29	<u>384,2</u> 321-436
8	1	300	-	-	-	-	2	<u>321,5</u> 310-333	14	<u>390,3</u> 345-441
9	-	-	-	-	-	-	1	360	5	<u>432,6</u> 406-455
10	1	300	-	-	-	-	1	357	1	438
13	-	-	-	-	-	-	1	385	-	-

**Характер группового роста сига.** Межвыборочная неоднородность размерно-возрастного состава является следствием различий в темпе роста особей из различных популяций. На основании измерений ширины зон годовых приростов были построены модельные кривые роста чешуи на основе уравнения Бергаланфи (рис. 2). После проведения пошаговой кластеризации получены достоверные различия в темпе роста между малотычинковыми озерными ситами, проходными малотычинковыми ситами губы Кереть Белого моря и многотычинковыми ситами оз. Лоухского (уровень кластеризации выше значения  $F/F_{кр} = 1$ ). Таким образом, наиболее быстрорастущими оказались многотычинковые озерные сига, второе место по росту занимают сига губы Кереть, озерные малотычинковые сига наиболее тугорослы.

**Характеристика питания.** Несомненно, что биологические показатели особей напрямую зависят от питания и кормовых условий водоема. Состав пищевых комков сегов из различных выборок представлен в табл. 2. Очевидно, что наблюдается четкая дифференциация

ция: на особей с планктонным питанием (многотычинковые сиги оз. Лоухского) и бентосным (малотычинковые сиги). Спектр питания озерных малотычинковых сегов характеризуется большим разнообразием. В районе большинства особей представлены нехарактерные для типичных бентофагов объекты (насекомые). Также известно, что рыбы характеризуются высокой избирательностью по отношению к моллюскам, как к наименее эффективному корму [8]. В нашем случае моллюски широко представлены в питании малотычинковых сегов. Данный факт, по-видимому, указывает на бедность состава предпочитаемых бентосных организмов в озерах, что и отражается на их относительно медленном росте.

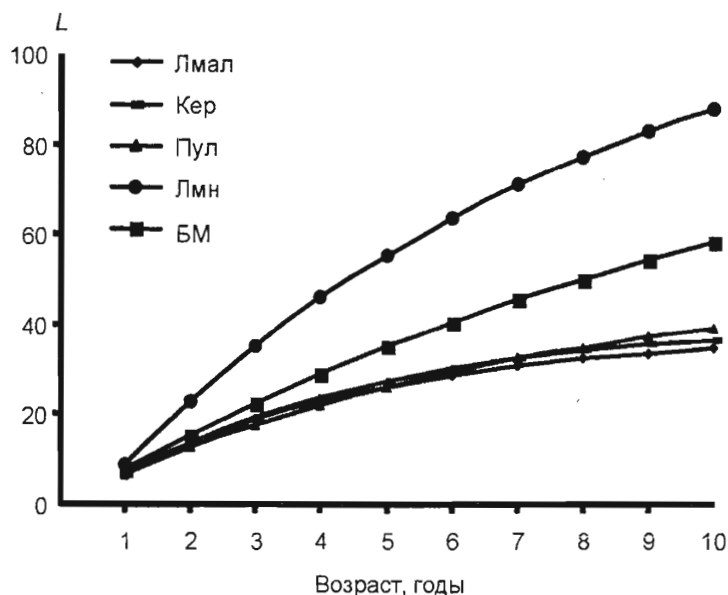


Рис. 2. Модельные кривые роста чешуи для 5 популяций сига. По оси ординат ширина годовых приростов в делениях окуляр-микрометра.

Таблица 2. Состав рациона сегов различных популяций

Ареал	Пищевые объекты
Губа Кереть Белого моря малотычинковые	Polychaeta ( <i>Nereis pelagica</i> ) Mollusca ( <i>Mytilus edulus</i> , <i>Hydrobia ulvae</i> ) Crustacea (Gammaridae, <i>Mysis oculata</i> , <i>Calanus</i> sp.)
Оз. Кереть малотычинковые	Mollusca (( <i>Bivalvia</i> (Sphaeridae), <i>Gastropoda</i> (Planorbidae, <i>Physa</i> sp.)) Личинки Insecta (Chironomidae, Dystiscidae), взрослые Coleoptera (Hidrophilidae) Crustacea (Gammaridae)
Оз. Верхнее Пулонгское малотычинковые	Mollusca (Sphaeridae) личинки Insecta (Chironomidae, <i>Sialis</i> sp.) детрит
Оз. Лоухское малотычинковые	взрослые Insecta (Diptera, Coleoptera) Crustacea (Gammaridae)
Оз. Лоухское многотычинковые	<i>Daphnia</i> sp.

Питание сига губы Кереть в июне характеризуется преобладанием различных ракообразных (криль, гаммариды). В этот период примерно 50% особей имели пустые желудки. В июле большинство особей переходит на питание нерейсом, а число рыб с пустыми желудками становится незначительным. По-видимому, наличие в рационе большого числа ракообразных и полихет определяет высокие продукционные характеристики (темп роста) малотычинкового проходного сига.

Почти все особи, заходящие в р. Кереть, а также сига из осенних выборок, у которых стадия зрелости гонад была близкой к IV, имели пустые желудки.

**Состояние воспроизводительной системы особей и плодовитость.** Гонады всех особей летом (июнь – август) находились в III стадии зрелости. Сиги губы Кереть Белого моря созревают в основном в 4–6 лет при длине тела 30–32 см [2]. Сиги оз. Кереть 5–8 лет (24–30 см) в июне имели гонады в III стадии зрелости, а особи 3–4 лет (24–26 см) во II и II–III стадии. В сентябре самцы и самки в возрасте от 4 до 10 лет (26–30 см) имели гонады близкие к IV стадии зрелости. По-видимому, созревание этого сига также происходит в 4–6 лет, но при длине тела около 26 см. Плодовитость невелика – 3010–6110 икринок. Малотычинковые сига Лоухского озера в июне также имели гонады в III стадии зрелости, а в конце августа гонады подавляющего большинства особей были близки к IV стадии. Их возраст составлял от 4 до 6 лет, а длина тела от 22,2 до 29,2 см. Плодовитость самок оказалась меньше, чем у Керетских сегов – 2226–4650 икринок. В июньской выборке сегов Пулонгского озера были представлены 2 неполовозрелые особи (I стадия зрелости) 4 и 5 лет длиной тела 24 и 26 см, 4 особи с гонадами во II стадии возрастом 4–6 лет длиной тела 23–27 см. Остальные сига 4–13 лет и длиной тела 27–38,5 см имели развитые половые продукты в III стадии зрелости. Очевидно, что созревание сегов данной выборки происходит в основном при достижении ими длины свыше 27 см с четырехлетнего возраста. Все многотычинковые сига Лоухского озера возрастом 3+–5+ длиной тела 30–47 см в июле, очевидно, были готовы к ближайшему нересту (III стадия зрелости, относительно крупные икринки, находящиеся в фазе активного накопления желтка). В конце августа были пойманы 2 неполовозрелые особи многотычинкового сига 24–26 см 3-летнего возраста и 2 особи 3–4 лет длиной тела 30,5 и 35 см с гонадами близкой к IV стадии зрелости. Данные результаты указывают на то, что, созревание особей в большей степени зависит не от возраста, а от размеров рыбы, что было отмечено ранее [15, 16]. Однако с другой стороны, это справедливо лишь для конкретной популяции, а не для всего вида, поскольку, сига из разных популяций достигают половозрелости при разных размерах тела. Данное обстоятельство необходимо учитывать при установлении минимальной промысловой длины.

**Заключение.** Анализ основных морфологических и биологических показателей сегов из различных популяций выявляет морфо-экологическую дифференциацию данного вида в исследуемом регионе. По числу жаберных тычинок на первой дужке, как основному систематическому признаку для сеговых, мы выделяем мало- и многотычинковых сегов, которые явно отличаются по ряду биологических характеристик. В связи со строением жаберного аппарата многотычинковые сига способны питаться планктоном путем фильтрации воды. Очевидно, что планктонное питание наиболее эффективно, поскольку способствует высокому темпу роста, вследствие чего данные сига достигают половозрелости в более раннем возрасте. Среди малотычинковых сегов можно выделить озерную и проходную формы. Озерная форма, вследствие бедности озер бентосом, характеризуется самым медленным ростом и низкой плодовитостью. Вероятнее всего, адаптация озерных малотычинковых сегов к бедной кормовой базе привела к снижению размеров тела, при которых происходит первое половое созревание. Таким образом, можно выделить мелкую озерную форму сегов бентофагов. Благодаря определенным кормовым объектам (криль, полихеты) прибрежных участков моря, проходные сига Белого моря превосходят озерных малотычин-

ковых бентофагов по продукционным характеристикам, однако уступают многотычинковым сигам. По данным других авторов, многотычинковые сиги, как правило, крупнее малотычинковых, однако есть и мелкие формы (например, многотычинковый сиг Сямозера) [13, 18, 21, 22, 23]. Одна из основных проблем заключается в выяснении филогении этих форм. На основании одного морфологического анализа нельзя однозначно прийти к заключению о генетической близости тех или иных популяций, так как сходная изменчивость пластических признаков наблюдается у особей, обитающих в одинаковых условиях (сиги Лоухского озера), хотя эти особи относятся к разным формам, выделенным на основании числа жаберных тычинок. Поэтому для оценки вклада генетической и средовой компоненты в изменчивость различных показателей необходимо использование молекулярно-генетических методик. Только с помощью этих подходов можно будет определенно судить о путях эволюции сига, что, несомненно, будет иметь важное значение для систематики данного вида.

Авторы особо благодарят Д. Л. Лайуса за методическую помощь при работе с морфометрическими данными.

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта Федерального агентства по образованию за 2004 г.

*Статья рекомендована проф. Л. С. Краюшкиной.*

## Summary

*Gurichev P. A., Belousov I. Yu., Poljakova N. A., Sinyukhina A. N.* The comparative characteristics of whitefish *Coregonus lavaretus* L. population in the Chupa bay of the White sea.

The comparative characteristics of whitefish populations of the pool in the Chupa gulf of the White Sea are presented. The results of the comparative analysis of 5 whitefish population from the Keret gulf of the White sea and the lakes Keret, Loukhskoe, Verkhnee Pulongskoe are given. The distinctions between them by morphological and biological attributes are shown. In the researched region low gill-rakered lake and sea whitefish with benthic feeding live. The rate of growth of sea whitefish is higher, than of lake forms. In the Loukhskoe lake high gill-rakered planktonic feeding whitefish characterized by the highest rate of growth also sympatrically live.

## Литература

1. Берг Л. С. Рыбы пресных вод и сопредельных стран. Т. 1. М.; Л., 1948.
2. Гуричев П. А., Белоусов И. Ю. Изменение структуры прибрежных стад сига Керетской губы Белого моря // Вестн. С.-Петерб. ун-та. Сер. 3. 2002. Вып. 4 (№ 27). С. 96–100.
3. Гуричев П. А., Анацкий С. Ю., Белоусов И. Ю. Нагульное стадо сига Керетской губы Белого моря // Материалы IV Научной сессии МБС СПбГУ: Тез. докл. СПб., 2003. С. 27–28.
4. Дурин Д. К., Тарасова В. А., Мурина И. В. О биологии и промысле беломорского сига *Coregonus lavaretus pidschian natio pidschianoides* Pravdin // Исследования популяционной биологии и экологии лососевых рыб водоемов Севера. Л., 1985. С. 120–134.
5. Ершов П. Н. О различиях роста проходных сегов популяции р. Кереть // Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря: Тез. докл. III регион. Конференции. Кандалакша, 1987. С. 298–300.
6. Ершов П. Н. Некоторые черты экологии проходного сига-пыжьяна *Coregonus lavaretus pidschian* в период нагула в Кандалакшском заливе Белого моря // Вопросы ихтиологии. 1989. Т. 29. Вып. 3. С. 406–415.
7. Ершов П. Н., Дурин Д. К. Сиг // Биологические ресурсы и проблемы их рационального использования. Ч. 2 (Белое море). СПб., 1995. С. 88–103.
8. Иелев В. С. Экспериментальная экология питания рыб. М., 1955.
9. Кумаев С. П. Морфоэкологическая структура вида *Coregonus lavaretus* (L.) // Отчетная сессия ученого совета СевНИОРХ по итогам работ 1973–1974 гг. Петрозаводск, 1975. С. 78–80.
10. Кумаев С. П. К систематике *Coregonus lavaretus* complex Евразии // Лососевые (*Salmonidae*) Карелии. Петрозаводск, 1983. С. 18–42.
11. Кудерский Л. А., Эрастова В. М. Материалы по питанию беломорского сига (*Coregonus lavaretus pidschian* и *pidschianoides* Pravdin) // Вопросы ихтиологии. 1962. Т. 2. Вып. 3. С. 506–510.
12. Максимова Н. В. Статистическая оценка различий между возрастными рядами // Сб. науч. трудов ГосНИ-



ОРХ. 1990. Вып. 316. С. 59–67. 13. Правдин И. Ф. Сиги водоемов Карельской АССР. М.; Л., 1954. 14. Правдин И. Ф. Руководство по изучению рыб. М., 1966. 15. Решетников Ю. С. Особенности роста и созревания сигов в водоемах севера // Закономерности динамики численности рыб Белого моря и его бассейна. М., 1966. С. 93–155. 16. Решетников Ю. С. Экология и систематика сиговых рыб. М., 1980. 17. Сақун О. Ф., Буцкая Н. А. Определение стадий зрелости и изучение половых циклов рыб. Мурманск, 1968. 18. Lehtonen H., Peltonen H., Haikinheimo O., Saarjarvi E., Saulamo K., Vinni M., Nurmio T. Application of coded microtags to study growth rates of stocked sympatric whitefish (*Coregonus lavaretus* (L.)) forms. Helsinki, 1998. 19. Svärdsön G. Some general aspects of the problem // The coregonid problem I. Lund, 1949. P. 89–101. 20. Svärdsön G. Morphology of two coregonid species in different environments // The coregonid problem II: Ann. rep. of inst. of Freshw. Res. Lund, 1950. P. 151–162. 21. Svärdsön G. Sympatric whitefish species of the lakes Idsjön, Storsjön and Hornavan // The coregonid problem V: Ann. rep. of inst. of Freshw. Res. Lund. 1953. P. 141–166. 22. Svärdsön G. Speciation of Scandinavian *Coregonus* // Rep. Inst. Freshw. Res. Drottningholm, 1979. 23. Trzebiatowski R., Heese T., Wiszniewski J. Forms of whitefish, *Coregonus lavaretus* (L.) in Lake Miedwie // Acta Ichthyol. Piscat. 1988. Vol. 18(1). P. 3–16.

Статья поступила в редакцию 5 мая 2005 г.