

УДК 597.553.2.575.825.2

РАЗНООБРАЗИЕ НОСАТЫХ ГОЛЬЦОВ *SALVELINUS MALMA* (SALMONIDAE) КРОНОЦКОГО ОЗЕРА (КАМЧАТКА)

© 2017 г. Г. Н. Маркевич¹*, Е. В. Есин^{1,4}, О. Ю. Бусарова², Р. Кнудсен³, Л. А. Анисимова⁴

¹Кроноцкий государственный природный биосферный заповедник, Елизово

²Дальневосточный государственный технический рыбохозяйственный университет – Дальрыбвтуз, Владивосток

³Отделение арктической и морской биологии университета г. Тромсё, Норвегия

⁴Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии – ВНИРО, Москва

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

Поступила в редакцию 24.02.2016 г.

Литоральные гольцы-бентофаги *Salvelinus malma* с полунижним ртом из бассейна Кроноцкого озера разделяются на три самостоятельные формы, которые достоверно различаются пропорциями головы и длиной челюстей, строением черепа и степенью редукции жаберных тычинок. Нерест трёх форм проходит в разных притоках озера на нерестилищах разного типа, места совместного размножения не обнаружены. Различия во внешней морфологии и скорости роста начинают проявляться ещё на речном этапе жизни. Взрослые озёрные гольцы населяют одни и те же участки литорали. Между формами отсутствуют выраженные различия по питанию: за исключением немногочисленных потребителей личинок хирономид носатые гольцы питаются почти исключительно гаммаридами.

Ключевые слова: носатые гольцы *Salvelinus malma*, симпатрическая диверсификация, микроэволюция, озёрные формы, морфология.

DOI: 10.7868/S0042875217050125

Симпатрическая диверсификация рыб описана в десятках водоёмов по всему миру (Robinson, Wilson, 1994; Schluter, 2000). В подавляющем числе случаев специализация групп связана с освоением различных пищевых ресурсов (Seehausen, Wagner, 2014). Симпатрические формы (морфы, виды) по сравнению с предковой группой характеризуются более узкой пищевой специализацией и глубокими морфологическими адаптациями в строении ротового аппарата (Bolnick, Fitzpatrick, 2007; Голубцов, 2010). Существуют два типичных пути специализации озёрных рыб: 1) освоение ресурсов пелагиали и бентали, 2) разделение по градиенту глубин. Первый тип свойствен арктическим гольцам *Salvelinus alpinus*, сигам *Coregonus lavaretus sensu lato*, колюшкам рода *Gasterosteus* (Adams et al., 1998; McGee, Wainwright, 2013; Siwertsson et al., 2013); второй встречается у арктических гольцов, представителей семейства *Comphoridae* в пелагиали Байкала, карпозубых *Orestias* spp. в бентали оз. Титикака (Sideleva, 1994; Maldonado et al., 2009; Præbel et al., 2015). Значительно реже диверсификация у рыб возникает на литорали северных озёр. Широко известны четыре случая симпатрии прибрежных бентофагов, два из которых реализованы гольцами: две схожие по питанию прибрежные формы (крупную и мелкую) образует арктический голец в оз. Тинг-

валлатн (Sandlund et al., 1987; Snorrason et al., 1994). В оз. Большое Медвежье описан «пучок» из четырёх различающихся по морфологии и питанию прибрежных форм кривогомера *Salvelinus namaycush* (Harris et al., 2015). В оз. Севан описаны четыре формы эндемичных форелей *Salmo ischchan*, питающихся почти исключительно гаммаридами и различающихся морфологически, сроками и местами нереста (Фортунатов, 1927). Наконец, в оз. Байкал в литоральных экосистемах описаны три близкородственных вида широколобок – *Paracottus knerii*, *Leocottus kesslerii*, *Batrachocottus baicalensis*, питающихся эпибентическими амфиподами, но обладающих специфической морфологией (Толмачева, 2007).

Чрезвычайно высоким разнообразием симпатрических форм гольцов, произошедших от *Salvelinus malma*, отличается оз. Кроноцкое на Восточной Камчатке (Салменкова и др., 2005; Ostberg et al., 2009; Сенчукова и др., 2012). По современным оценкам, в озере обитают не менее пяти форм (Павлов и др., 2013; Маркевич и др., 2017). Все описанные формы различаются морфологией головы и по характеру питания (Салтыкова и др., 2015). Одной из наиболее многочисленных кроноцких форм является носатый голец – прибрежный бентофаг, питающийся гаммарусами и личинками амфибиотических насекомых (Бусарова

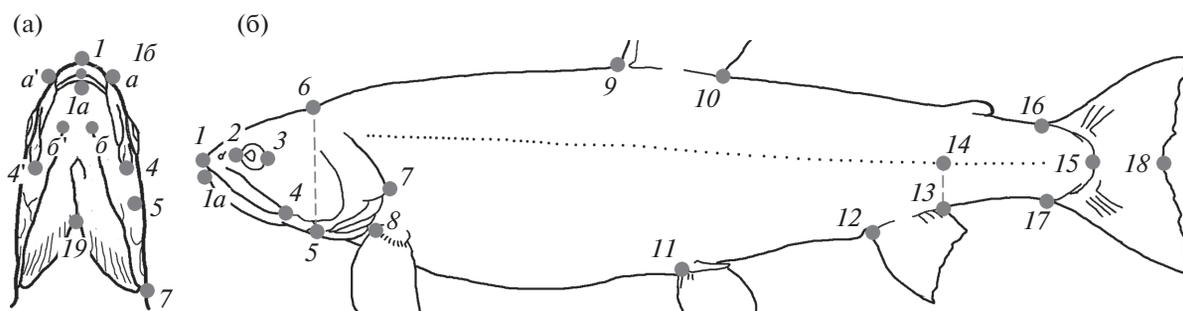


Рис. 1. Схема морфометрических промеров (кратчайшие расстояния между метками) нижней стороны головы (а) и тела сбоку (б): длина головы (*c*) – 1–7, длина рыла (*ao*) – 1–2, диаметр глаза (*o*) – 2–3, длина заглазничной области головы (*po*) – 3–7, длина верхней челюсти (*lmx*) – 1–4, длина нижней челюсти (*lmd*) – 1a–5, высота головы (*ch*) – 5–6, длина рыла снизу (*ao1*) – 1–1a, ширина оголённого нёба (*np*) – 1a–1б, ширина рыла снизу (*sw1*) – a–a', ширина между первыми порами нижнечелюстных каналов (*sw2*) – б–б', ширина между концами верхних челюстей (*sw3*) – 4–4', расстояние между концом верхней челюсти и 1-й порой нижнечелюстного канала (*lmf*) – б–4, расстояние между концом верхней челюсти и местом соприкосновения жаберных крышек (*lmo*) – 4–19; длина по Смитту (*FL*) – 1–18, стандартная длина (*SL*) – 1–15, высота хвостового стебля (*h*) – 16–17, длина хвостового стебля (*lpc*) – 14–15, длина основания спинного плавника (*ID*) – 9–10, то же анального (*IA*) – 12–13; расстояния: антедорсальное (*aD*) – 1–9, постдорсальное (*pD*) – 10–15, антевентральное (*aV*) – 1–11, поствентральное (*pV*) – 11–15, антеанальное (*aA*) – 1–12, пектроевентральное (*P–V*) – 8–11, вентроанальное (*V–A*) – 11–12.

и др., 2015, 2017). В первоописании данной группы Викторовский (1978) отметил её чрезвычайно высокий морфологический полиморфизм и высказал предположение о том, что литоральные носатые гольцы могут быть подразделены на несколько группировок, различающихся сроками нереста. Другие исследователи озера также отмечают необычный полиморфизм носатых гольцов (Паренский и др., 2004; Павлов и др., 2013), в том числе по генетическим маркерам (Сенчукова и др., 2012). В результате наших исследований накопились данные о дискретной неоднородности носатых гольцов оз. Кроноцкое.

Цель работы – изучить фенетическое разнообразие, выявить природу полиморфизма и описать новые формы носатых гольцов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Обловы литорали до глубины 15 м проводили жаберными сетями с ячейей 25–40 мм в июле–ноябре 2012–2014 гг. по всему периметру оз. Кроноцкое. В притоках озера рыб отлавливали во время нереста с конца августа по начало октября 2013–2014 гг. удебными снастями и сачками. Параллельно с отловом производителей в районе каждого нерестилища сачками облавливали молодь гольцов. Из совокупности выловленных рыб в соответствии с предложенными ранее критериями (Викторовский, 1978) отбирали только носатых гольцов. Далее носатых гольцов по форме головы разделяли на несколько групп. Для этого использовали такие признаки, как форма рыла (скруглённое/заострённое), наличие соединительнотканых обкладок на челюстях (развиты/не раз-

виты), длина нижней челюсти (нормальной длины/челюсть укорочена, нёбо остаётся открытым).

У взрослых носатых гольцов с гонадами III – ранней IV стадии зрелости без нерестовых изменений (140 экз.), а также речной молоди (120 экз.) измеряли длину тела по Смитту (*FL*), определяли пол, возраст по отолитам и содержимое желудков. В пищевом комке идентифицировали гаммарид, моллюсков, личинок и куколок хирономид, личинок и имаго прочих насекомых. Тех же рыб (всех взрослых гольцов и 80 экз. молоди *FL* 6–10 см) подвергали морфометрическому анализу. Предпочтение было отдано технике линейных промеров, поскольку рыбы из уловов различались позой окоченения. Сравнение групп проводили по стандартной схеме (Правдин, 1966), включающей 13 промеров тела и шесть промеров головы (рис. 1б). Дополнительно у взрослых носатых гольцов по оригинальной схеме выполняли семь измерений головы снизу (рис. 1а).

Сравнение выборок проводили общепринятыми методами статистического анализа, доступными в программных пакетах Statsoft. Распределения признаков в выборках статистически не отличались от нормального (тест Колмогорова–Смирнова, $p \leq 0.05$). Использовали средства *post-hoc* ANOVA и метод главных компонент (собственные векторы корреляционных матриц нормировали на квадратный корень собственных значений). Влияние аллометрического роста на результаты анализа морфометрических данных минимизировали преобразованием Рейста (Reist, 1985; Алексеев и др., 2014).

Дополнительно по стандартной методике (Васильева, 1980; Глубоковский, 1995) на выборках по 15 взрослых рыб изучали качественную измен-

чивость хондрокраниев и четырёх несущих зубы костей. По рентгеновским изображениям черепов также оценивали взаимную проекцию озубленных костей спланхнокраниума. Использовали микрофокусную рентгенографию с прямым увеличением в 1.6 раза (аппарат Пардус-150, режимы съёмки 35–45 кВ, время экспонирования – 3 с, приёмник изображения – фосфорная пластина).

На нерестилищах носатых гольцов при помощи механического счётчика оборотов (Dig. Flowmeter, General Oceanics) в 20 см над поверхностью бугров измеряли скорость течения воды (по 25 измерений на каждом нерестилище).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Типизация полиморфизма носатых гольцов (рис. 2). По комплексу признаков, описывающих пропорции головы, носатые гольцы хорошо отличаются от доминирующей на литорали формы генералиста – белого гольца (рис. 2г) – и разделяются на три дискретные группы. Рыбы первой группы (морфотип N1) отличаются скруглённым широким рылом, развитыми (в крайних вариантах гипертрофированными) соединительнотканными накладками на верхней и нижней челюстях; нижняя челюсть всегда закрывает нёбо целиком (рис. 2а). Гольцы морфотипа N2 характеризуются узким заострённым рылом, полным отсутствием соединительнотканых накладок на челюстях (верхняя челюсть тонкая); нижняя челюсть укорочена и не закрывает часть нёба (рис. 2б). Гольцов N3 отличает характерное шишковидное расширение на рыле; соединительнотканые наклейки развиваются только на переднем конце челюстей; нижняя челюсть укороченная, с валиком по краю; нёбо всегда остаётся частично открытым (рис. 2в). Рыбы N2 и N3 отличаются от N1 более короткими жаберными тычинками, часто редуцированными или искривлёнными с краёв дужек. Сложностей с разделением носатых гольцов не возникало, промежуточные морфотипы в озере не встречались.

Морфометрические различия выделенных групп. Значения промеров головы и тела носатых гольцов представлены в таблице. Средние размеры взрослых рыб в выборках были близки и составляли 31–33 см. При сравнении выделенных групп носатых гольцов по 13 промерам головы дисперсионный тест Тьюки (ANOVA) показал достоверное выделение рыб морфотипа N1 по минимальной длине рыла (*ao*) и верхней челюсти (*lmx*) ($p = 0.0001$). Гольцы N2 отличаются от N1 и N3 максимальной длиной рыла снизу (*ao1*), широким участком оголённого нёба (*np*) и максимальным расстоянием между концом верхней челюсти и первой порой нижнечелюстного канала (*lmf*) ($p = 0.0001$). Гольцы N3 выделяются минимальными значениями диаметра глаза (*o*), длины нижней челюсти (*lmd*)

($p = 0.0001$) и расстояния между концом верхней челюсти и местом соприкосновения жаберных крышек (*lmo*) (0.00009). По ширине головы снизу (*cw1*, *cw2* и *cw3*) все выборки достоверно различаются между собой ($p = 0.02$). В пространстве главных компонент (ГК) области трёх морфотипов носатых гольцов имеют минимальную трансгрессию, при этом области морфотипов N1 и N3 не перекрываются (рис. 3а). В дискриминации выборок по ГК1 ключевую роль играют такие признаки, как *np*, *ao1*, *lmf* и *cw2*; по ГК2, отделяющей главным образом область N1, максимальные нагрузки имеют признаки *ao*, *lmx*, *cH* и *po*; по ГК3 (9.8% дискриминации) – *cH*, *o*, *lmd* и *po*.

По 13 промерам, характеризующим форму тела и положение плавников, достоверные различия между тремя морфотипами выявлены по пекто-вентральному ($P-V$) и вентроанальному ($V-A$) расстояниям (тест Тьюки, $p = 0.0002$), длине спинного плавника (*ID*) и хвостового стебля (*lpc*) (0.008), стандартной длине (*SL*) и длине головы (*c*) (0.02). Выборка гольцов N1 также выделяется по антедорсальному (*aD*) расстоянию ($p = 0.005$); N2 – по антевентральному (*aV*) расстоянию (0.007); N3 – по антеанальному (*aA*) расстоянию (0.0004). Различия не наблюдаются по длине анального плавника (*IA*) и поствентральному (*pV*) расстоянию. В пространстве ГК наглядно проявляются сравнительно слабые различия морфотипов по форме тела: выборки сформировали трансгрессирующие области (рис. 3б). Судя по нагрузкам на первые компоненты (таблица), морфотип N2 несколько отличается от N1 и N3 по *aV*, *SL*, $V-A$ и *ID*. ГК2 обеспечивает максимальные нагрузки на *c*, *pD*, *lpc* и *aD*; ГК3 (7.9% дискриминации) – на *aA*, высоту хвостового стебля (*h*) и $P-V$.

Применение дисперсионного теста для анализа морфометрии головы и тела молодежи модальной размерной группы 6–10 см показало, что достоверные различия между морфотипами проявляются по 17 из 19 промеров; выборки не разделились лишь по *o*, *IA*, *aV* и *lpc*. Пестрятки всех трёх морфотипов различаются между собой по *c*, *pD* ($p = 0.0002$), *h* и *SL* (0.006), а также по высоте головы (*cH*), *pV* и *aA* (0.04). Молодь морфотипов N2 и N3 отличается от N1 смещённым к голове спинным плавником и отставленными назад брюшными ($p = 0.01$), более короткой нижней челюстью и крупной жаберной крышкой (0.03); N2 отличается от N3 более длинной и низкой головой, крупным рылом и челюстями (0.005) (таблица). В пространстве ГК по выбранному набору промеров в наибольшей степени обособлена область N2, в то время как N1 и N3 слабо перекрываются (рис. 3в). В дискриминации выборок по ГК1 ключевую роль играют *lmd*, $P-V$, $V-A$, *h* и *SL*; ГК2 разделяет выборки по *lmx*, *cH*, *c* и *ao*; ГК3 (9.5% дискриминации) – по *aV*, *pV*, *po* и $P-V$.

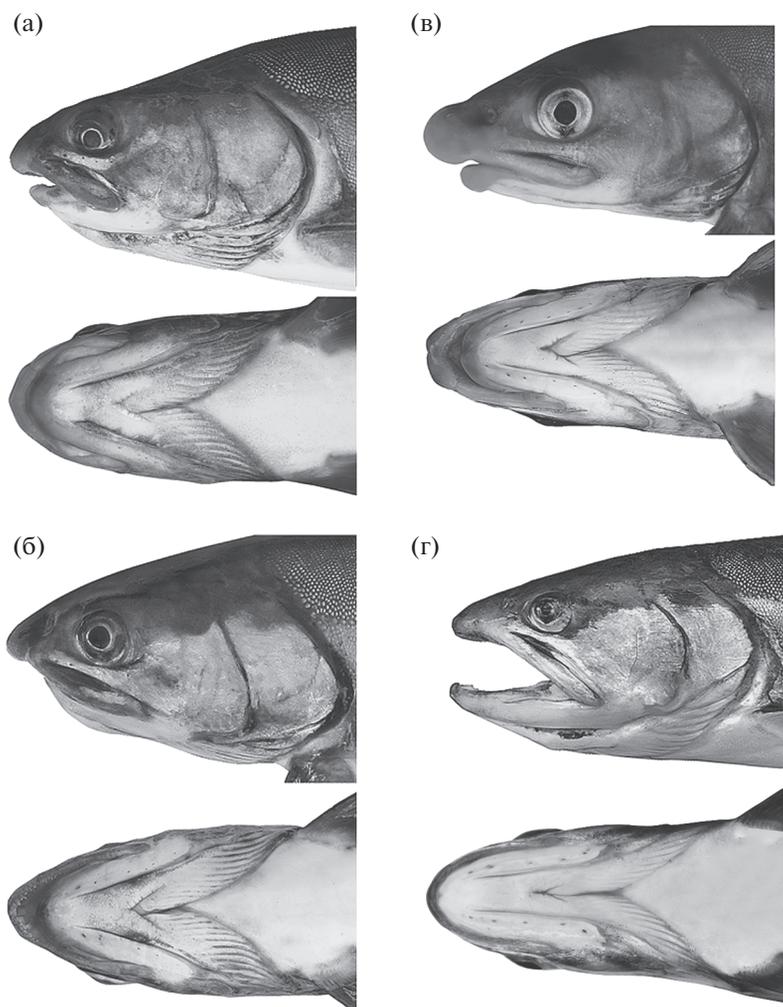


Рис. 2. Форма головы носатых гольцов *Salvelinus malma* Кроноцкого озера: а–в – морфотипы соответственно N1–N3, г – всеядная форма-генералист.

Таким образом, взрослые особи носатых гольцов различаются главным образом пропорциями головы и в меньшей степени пропорциями тела и положением плавников. Для разделения морфотипов с высокой достоверностью достаточно анализа относительной длины рыла, челюстей, диаметра глаза, длины роstralной части головы снизу, ширины оголённой части нёба и ширины головы. Молодь, пойманная непосредственно на нерестилищах трёх морфотипов, обладает всеми характерными морфологическими чертами крупных озёрно-речных особей и легко узнаваема.

Краниологические различия выделенных групп. У взрослых особей N1 роstrум хрящевого черепа в 1.4–1.6 раза уже моста, длина роstrума составляет <20% этмоидного отдела. Supraoccipitale не достигает (70% рыб) или достигает краёв фонтанелей (4а). Дорсальный профиль этмоидного отдела с изломом – роstrум начинается низко. У голь-

цов N2 роstrум в 1.9–2.0 раза уже моста, в длину 25–32% этмоидного отдела (рис. 4б); у гольцов N3 роstrум равен по ширине мосту, в длину >46% этмоидного отдела (рис. 4в). Supraoccipitale у гольцов N2 и N3 достигает (50%) или выходит за края фонтанелей, задняя сторона черепа хрящевая. Дорсальный профиль хондрокраниума у этих морфотипов прямой, без излома.

Для несущих зубы костей спланхнокраниума выявлена морфологическая изменчивость, которую удаётся свести к нескольким типичным вариантам (рис. 4). У гольцов N1 praemaxillare с отстоящим назад восходящим отростком; maxillare прямое широкое (90%) или узкое; vomer с прямым рядом мелких зубов (60%), реже с V-образным рядом; dentale с глубокой вырезкой и скошенным передним концом. У гольцов N2 praemaxillare с вертикальным восходящим отростком (80%); maxillare всегда узкое и изогнутое; vomer с

массивной головкой, гроздью крупных зубов (80%) или V-образным рядом; профиль *dentale* прямой укороченный, в передней части гроздь крупных зубов. У гольцов N3 встречается прае-*maxillare* обоих вариантов (1 : 1); *maxillare* прямое узкое; *vomere* массивный, с гроздью крупных зубов (80%) или V-образным рядом; профиль *dentale* вытянутый, в передней части кости гроздь крупных зубов. У гольцов N2 и N3 зубы на *glossohyale* смещены вперёд. Таким образом, все три морфотипа носатых гольцов различаются по комплексу краниологических признаков.

Специфические особенности строения рта исследуемых морфотипов связаны с различным положением зон смыкания и сжатия костей, несущих зубы. У морфотипа N1 смыкание нижней и верхней челюстей происходит по всему краю челюстной дуги; нижняя челюсть своим концом примыкает к углу сочленовного отростка *maxillare*; проекции зубов на *vomere* и *glossohyale* накладываются (рис. 5а). У гольцов N2 и N3 в связи с укорочением нижней челюсти смыкание челюстной дуги по переднему краю не происходит, при этом проекции *vomere* и *glossohyale* разнесены (рис. 5б, 5в).

Размерно-возрастные различия выделенных групп. Предельный возраст гольцов N1 в нашей выборке 16 лет, гольцов N2 и N3 — 14 лет; причём рыбы всех морфотипов старше 12 лет встречаются единично. Большинство носатых гольцов проводят в нерестовых притоках не более трёх лет, скат в озере сопровождается скачком роста (рис. 6). Начиная с 4-го года жизни гольцы N1 в среднем растут медленнее, чем N2 и N3; в возрастных группах 3+–11+ отставание по длине тела достоверно (тест Тьюки, $p = 0.01$). Гольцы N2 и N3 между собой размерами тела достоверно не различаются, при этом рыбы N2 растут несколько быстрее.

Половозрелые гольцы N1 в наших уловах имели среднюю длину 32.6 ± 2.72 (20–41) см; гольцы N2 — 33.8 ± 5.68 (21–42) см; гольцы N3 — 33.6 ± 15.30 (19–46) см.

Особенности биологии и нерест выделенных групп. Среднее течение всех нерестовых водотоков населяет молодь носатых гольцов возраста 0+–2+. Сеголетки переходят на внешнее питание только в конце лета, а в середине сентября ещё имеют остатки желточного мешка. В озере носатые гольцы населяют побережье до глубин 15–20 м, предпочитают участки с жёсткими грунтами — галечниками или крупнокаменистыми лавовыми навалками. Основные скопления отмечены около островов, вдоль скальных берегов заливов Унана, Узон и Крашенинникова, а также в районе истока р. Кривошанка — в биотопах, сформированных лавовыми потоками вулканов Крашенинникова и Кривошанская сопка. Морфотипы N1, N2 и N3 были обнаружены в одинаковых станциях

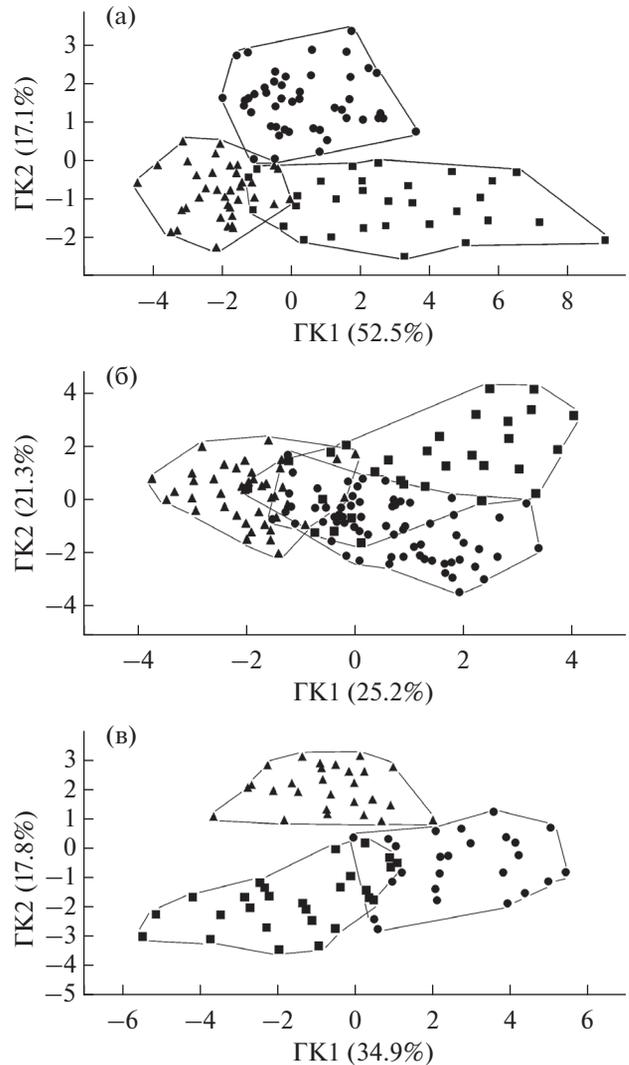


Рис. 3. Морфометрические отношения трёх групп носатых гольцов *Salvelinus malma* в пространстве главных компонент (ГК): а — рыбы из озера FL 21–45 см по 13 промерам головы, б — они же по 13 промерам тела, в — речная молодь FL 6–10 см по 19 промерам головы и тела; обозначения морфотипов: (●) — N1, (▲) — N2, (■) — N3.

на одних и тех же глубинах, они встречались в близких соотношениях (70 : 20 : 10%) по всему периметру озера. Все три морфотипа достигают половой зрелости при FL 20–35 см в возрасте 4+–6+. Линейный рост после созревания не прекращается. Соотношение полов у морфотипов равное.

Вся речная молодь в августе–сентябре питается личинками амфибиотических насекомых и имаго насекомых. На литорали озера все носатые гольцы питаются макрозообентосом. Для гольцов N1 выявлена устойчивая пищевая дифференциация: около 1/3 рыб после ската в озеро специализируются на потреблении личинок и куколок хи-

Пластические признаки взрослых особей из Кроноцкого озера и речной молоди носатых голец *Salvelinus malma* и парциальные нагрузки признаков на главные компоненты при сравнении выделенных морфотипов

Признак	Морфотип N1			Морфотип N2			Морфотип N3			Нагрузки		
	взрослые (67 экз.)	молодь (26 экз.)	взрослые (42 экз.)	молодь (27 экз.)	взрослые (31 экз.)	молодь (27 экз.)	взрослые (27 экз.)	молодь (27 экз.)	ГК1	ГК2	ГК3	
<i>FL</i> , см	31.1 ± 4.77 21–41	7.09 ± 0.154 6.1–9.1	32.6 ± 6.90 22–43	8.45 ± 0.159 7.2–10.0	31.4 ± 10.54 21–45	8.85 ± 0.159 7.7–10.1	B % c					
<i>ao</i>	18.0 ± 0.26 14.0 ± 22.9	19.7 ± 0.57 15.6 ± 26.1	22.2 ± 0.35 18.3 ± 27.3	19.2 ± 0.20 17.2 ± 21.4	25.0 ± 0.48 20.0 ± 29.4	17.3 ± 0.31 14.6 ± 20.9	B % c			$-0.287/-0.508$	$-0.840/0.583$	$-0.249/-0.109$
<i>o</i>	24.2 ± 0.23 20.5 ± 29.6	25.2 ± 0.35 21.6 ± 27.6	23.5 ± 0.23 20.8 ± 27.3	24.3 ± 0.52 19.2 ± 29.5	20.0 ± 0.36 16.0 ± 24.4	23.8 ± 0.35 21.0 ± 28.3	B % c			$-0.529/-0.082$	$0.321/0.509$	$0.500/0.053$
<i>po</i>	59.4 ± 0.32 53.6 ± 66.2	59.2 ± 0.83 52.7 ± 69.4	58.9 ± 0.29 53.6 ± 62.5	56.7 ± 0.70 49.4 ± 63.9	54.4 ± 0.66 44.5 ± 59.4	61.3 ± 0.57 52.0 ± 66.5	B % c			$-0.511/-0.613$	$-0.448/-0.091$	$0.438/0.496$
<i>lmx</i>	43.0 ± 0.39 35.4 ± 51.9	40.3 ± 0.68 33.7 ± 47.5	50.4 ± 0.47 46.0 ± 56.2	39.9 ± 0.38 36.1 ± 45.3	51.0 ± 0.55 44.9 ± 58.1	34.6 ± 0.44 30.9 ± 40.4	B % c			$-0.386/-0.293$	$-0.840/0.822$	$-0.078/0.144$
<i>lmd</i>	58.4 ± 0.50 51.1 ± 67.0	49.4 ± 0.81 43.0 ± 56.7	52.0 ± 0.50 46.1 ± 58.3	45.8 ± 0.74 38.7 ± 56.6	48.5 ± 1.08 35.1 ± 56.4	44.6 ± 0.50 39.7 ± 49.8	B % c			$-0.669/-0.857$	$0.052/0.376$	$0.453/0.100$
<i>сН</i>	79.0 ± 0.54 70.8 ± 87.5	74.1 ± 0.98 64.7 ± 83.3	75.1 ± 0.62 67.3 ± 87.8	70.0 ± 1.03 60.3 ± 80.9	73.1 ± 0.84 67.8 ± 83.3	76.8 ± 0.64 71.1 ± 83.5	B % FL			$0.198/-0.670$	$-0.498/-0.660$	$0.538/0.242$
<i>ao1</i>	8.7 ± 0.34 4.2 ± 11.9	–	11.5 ± 0.5 15.6 ± 18.5	–	9.7 ± 0.53 5.4 ± 16.2	–	B % FL			$-0.908/-$	$-0.096/-$	$-0.308/-$
<i>np</i>	3.1 ± 0.21 0.8 ± 7.5	–	6.5 ± 0.41 2.6 ± 10.8	–	4.0 ± 0.32 1.1 ± 7.7	–	B % FL			$-0.959/-$	$-0.034/-$	$-0.226/-$
<i>cw1</i>	31.3 ± 0.49 25.6 ± 38.4	–	27.8 ± 0.56 21.1 ± 34.3	–	28.4 ± 0.60 22.1 ± 35.6	–	B % FL			$-0.843/-$	$0.185/-$	$-0.070/-$
<i>cw2</i>	14.9 ± 0.40 10.1 ± 20.9	–	14.4 ± 0.37 9.8 ± 18.0	–	13.4 ± 0.34 10.2 ± 16.2	–	B % FL			$-0.887/-$	$0.163/-$	$-0.048/-$
<i>cw3</i>	52.0 ± 1.01 38.0 ± 66.3	–	53.7 ± 1.33 41.0 ± 70.8	–	44.2 ± 1.09 33.8 ± 55.0	–	B % FL			$-0.776/-$	$-0.122/-$	$0.028/-$
<i>lmf</i>	33.3 ± 0.54 25.8 ± 42.8	–	37.5 ± 0.91 22.4 ± 47.7	–	32.5 ± 0.61 27.4 ± 39.5	–	B % FL			$-0.899/-$	$-0.033/-$	$-0.018/-$
<i>lmo</i>	35.8 ± 0.43 29.1 ± 44.4	–	32.3 ± 0.43 26.7 ± 36.9	–	31.3 ± 0.46 27.1 ± 35.9	–	B % FL			$-0.877/-$	$-0.226/-$	$-0.640/-$
<i>c</i>	17.7 ± 0.09 16.0 ± 18.9	20.0 ± 0.17 18.4 ± 22.2	18.8 ± 0.12 17.2 ± 20.2	21.2 ± 0.14 19.3 ± 22.4	19.5 ± 0.22 17.4 ± 21.7	20.3 ± 0.17 18.4 ± 22.2	B % FL			$-0.062/-0.695$	$-0.838/0.625$	$-0.166/0.282$

Окончание

Признак	Морфотип N1		Морфотип N2		Морфотип N3		Нагрузки		
	взрослые (67 экз.)	молодь (26 экз.)	взрослые (42 экз.)	молодь (27 экз.)	взрослые (31 экз.)	молодь (27 экз.)	ГК1	ГК2	ГК3
<i>SL</i>	89.4 ± 0.11 89.2–91.9	89.9 ± 0.11 89.0–90.9	89.5 ± 0.12 89.2–92.0	89.6 ± 0.14 88.5–90.9	89.5 ± 0.12 89.1–91.4	90.6 ± 0.9 90.0–91.8	0.827/–0.591	0.335/0.397	0.028/–0.082
<i>h</i>	10.4 ± 0.04 9.6–11.0	8.0 ± 0.07 7.3–8.7	10.0 ± 0.06 9.3–11.1	7.9 ± 0.07 7.3–8.7	10.2 ± 0.10 9.2–11.4	8.5 ± 0.07 7.7–9.0	0.333/–0.764	–0.060/–0.358	0.465/–0.112
<i>ID</i>	11.8 ± 0.06 10.6–12.6	11.5 ± 0.09 10.3–12.2	12.0 ± 0.07 11.0–12.8	11.6 ± 0.13 10.2–12.9	11.4 ± 0.08 10.4–12.0	11.7 ± 0.10 10.6–12.4	–0.619/–0.688	–0.141/–0.172	0.247/0.051
<i>IA</i>	8.3 ± 0.06 7.4–9.3	9.0 ± 0.11 8.2–10.4	7.9 ± 0.06 6.8–6.8	8.8 ± 0.08 8.0–9.4	8.6 ± 0.09 7.7–9.7	8.8 ± 0.10 8.0–10.1	–0.147/–0.112	–0.206/0.233	–0.134/–0.079
<i>aD</i>	42.2 ± 0.16 39.5–44.9	44.1 ± 0.13 43.1–45.3	42.9 ± 0.14 40.8–45.6	42.0 ± 0.15 40.7–43.7	43.1 ± 0.22 40.8–46.6	43.7 ± 0.15 42.1–45.5	–0.305/–0.732	0.659/0.292	0.365/–0.025
<i>pD</i>	40.9 ± 0.14 38.3–43.6	37.3 ± 0.15 34.8–38.4	40.2 ± 0.17 37.8–42.1	39.0 ± 0.22 37.0–40.9	40.0 ± 0.24 37.6–42.2	37.7 ± 0.16 35.5–39.2	0.116/–0.554	–0.814/–0.137	–0.330/–0.168
<i>aV</i>	45.4 ± 0.11 43.1–47.0	47.8 ± 0.17 46.5–49.9	48.2 ± 0.15 46.2–50.9	46.9 ± 0.19 45.3–48.9	45.8 ± 0.17 43.3–47.1	47.6 ± 0.14 46.0–49.2	–0.884/–0.248	0.040/–0.550	–0.208/0.650
<i>pV</i>	–	42.9 ± 0.16 41.3–44.2	–	43.2 ± 0.23 41.1–45.0	–	43.9 ± 0.19 42.0–45.5	–/–0.365	–/–0.059	–/–0.500
<i>aA</i>	68.1 ± 0.14 65.6–70.9	66.1 ± 0.14 64.8–67.7	67.8 ± 0.12 66.3–69.1	65.0 ± 0.19 63.2–67.3	67.4 ± 0.18 65.5–68.9	65.9 ± 0.16 64.9–68.0	–0.451/–0.430	–0.177/–0.562	0.641/0.092
<i>lpc</i>	18.2 ± 0.08 16.9–19.8	15.8 ± 0.12 14.6–16.7	17.6 ± 0.11 15.8–18.9	15.8 ± 0.16 14.2–17.1	17.3 ± 0.16 15.6–18.8	15.8 ± 0.10 14.8–16.6	0.091/–0.522	–0.762/–0.040	0.070/–0.385
<i>P–V</i>	26.8 ± 0.12 24.1–28.3	27.5 ± 0.20 26.0–29.4	29.0 ± 0.17 27.5–31.3	28.2 ± 0.19 27.0–30.6	28.9 ± 0.16 27.5–30.7	28.2 ± 0.19 25.9–29.9	–0.614/–0.838	0.354/–0.158	–0.412/0.302
<i>V–A</i>	22.1 ± 0.08 20.1–23.1	18.0 ± 0.12 17.0–19.3	23.1 ± 0.13 21.8–25.1	18.9 ± 0.15 17.5–20.3	21.1 ± 0.13 19.4–22.3	18.8 ± 0.17 17.1–20.4	–0.743/–0.798	–0.288/–0.141	0.081/–0.238

Примечание. *FL* – длина по Смитту, *ao* – длина рыла, *o* – диаметр глаза, *po* – длина зрительной области головы, *lmx* – длина верхней челюсти, *lmd* – длина нижней челюсти, *сН* – высота головы, *ao1* – длина рыла снизу, *np* – ширина оголенного неба, *сw1* – ширина рыла сверху, *сw2* – ширина между первыми порами нижнечелюстных каналов, *сw3* – ширина между концами верхних челюстей, *lmf* – расстояние между концами верхней челюсти и первой порой нижнечелюстного канала, *lmo* – расстояние между концом верхней челюсти и местом соприкосновения жаберных крышек, *с* – длина головы, *SL* – стандартная длина, *h* – высота хвостового стебля, *lpc* – длина хвостового стебля, *ID* и *IA* – длина основания спинного и анального плавников; расстояния: *aD* – антедорсальное, *pD* – постдорсальное, *aV* – антевентральное, *pV* – поствентральное, *aA* – антеанальное, *P–V* – пектроевентральное, *V–A* – вентроанальное; над чертой – среднее значение и его ошибка, под чертой – пределы варьирования; до черты – значение нагрузок для взрослых рыб, после черты – для молоди.

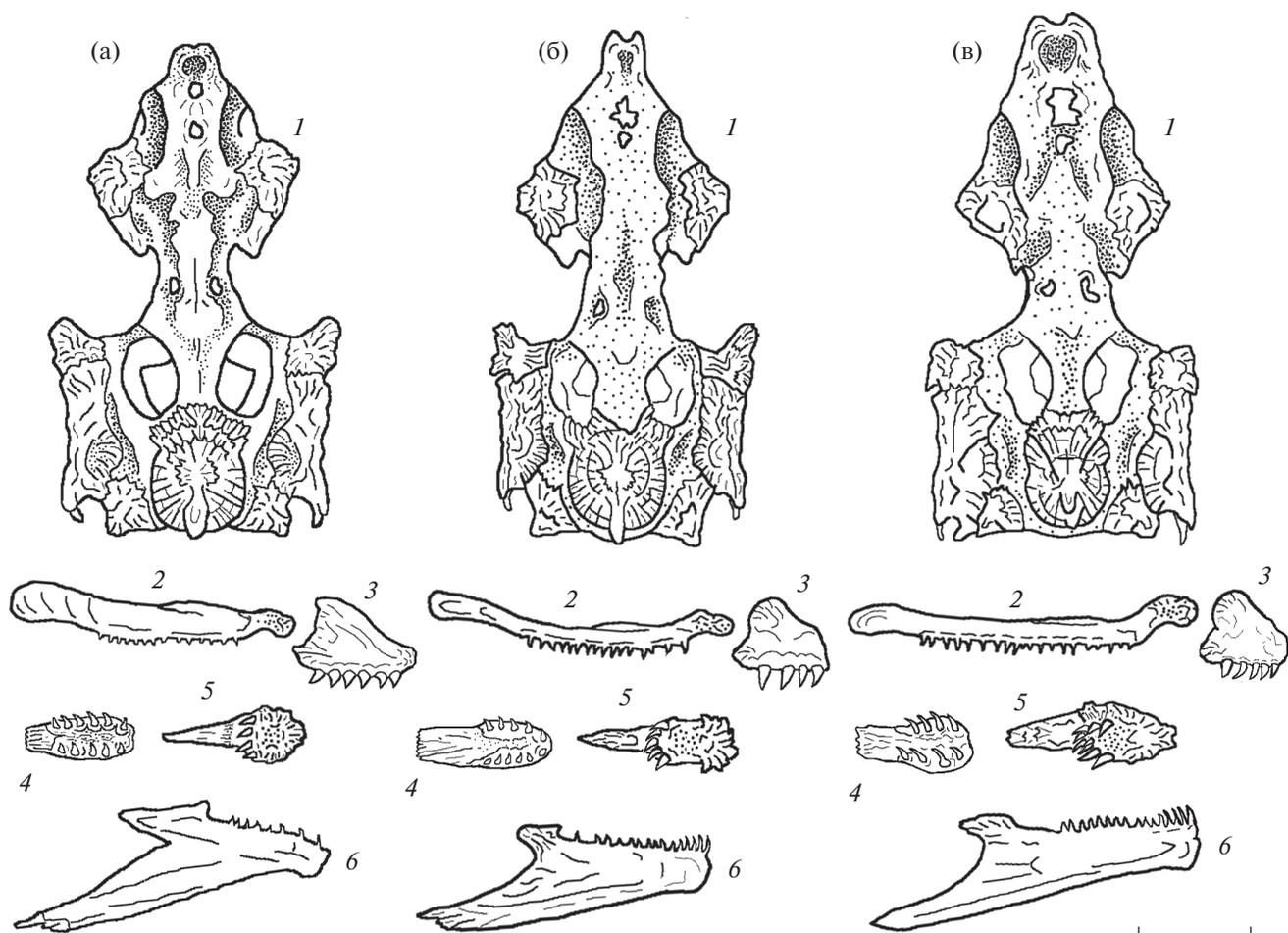


Рис. 4. Форма элементов черепа взрослых особей (FL 37–42 см) носатых гольцов *Salvelinus malma* морфотипов N1 (а), N2 (б) и N3 (в); 1 – хондрокраний, 2 – верхнечелюстная кость, 3 – предчелюстная кость, 4 – язычная кость, 5 – сошник, 6 – зубная кость. Масштаб здесь и на рис. 5: 1 см.

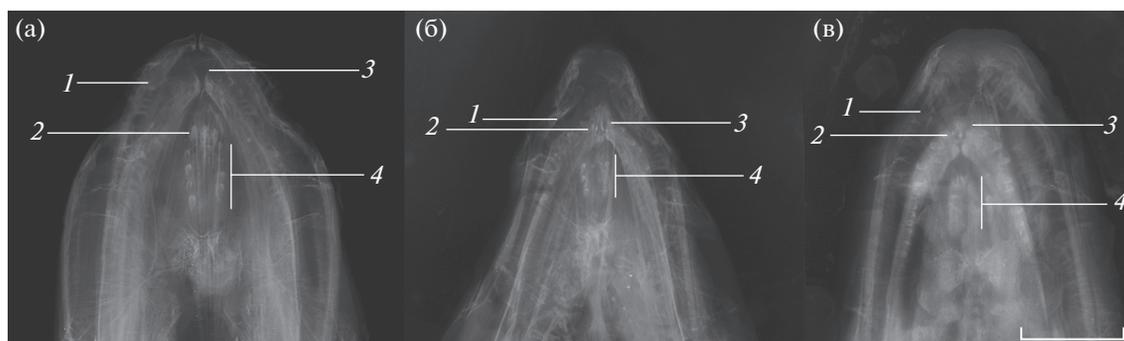


Рис. 5. Рентгенограммы передней части головы взрослых особей (FL 37–42 см) носатых гольцов *Salvelinus malma* морфотипов N1 (а), N2 (б) и N3 (в), представляющие проекцию положения некоторых озубленных костей: 1 – граница основной и сочленовной части верхнечелюстной кости, 2 – зубы на головке сошника, 3 – передний край зубной кости, 4 – зубы на язычной кости.

рономид (в желудках этих рыб также встречаются моллюски), остальные питаются только гаммарусами (Бусарова и др., 2015, 2017). У гольцов морфотипов N2 и N3 в желудках встречаются почти

исключительно гаммарусы. Разнородность рыб N1 по питанию определяет сравнительно более высокий диапазон варьирования длины тела (рис. 6).

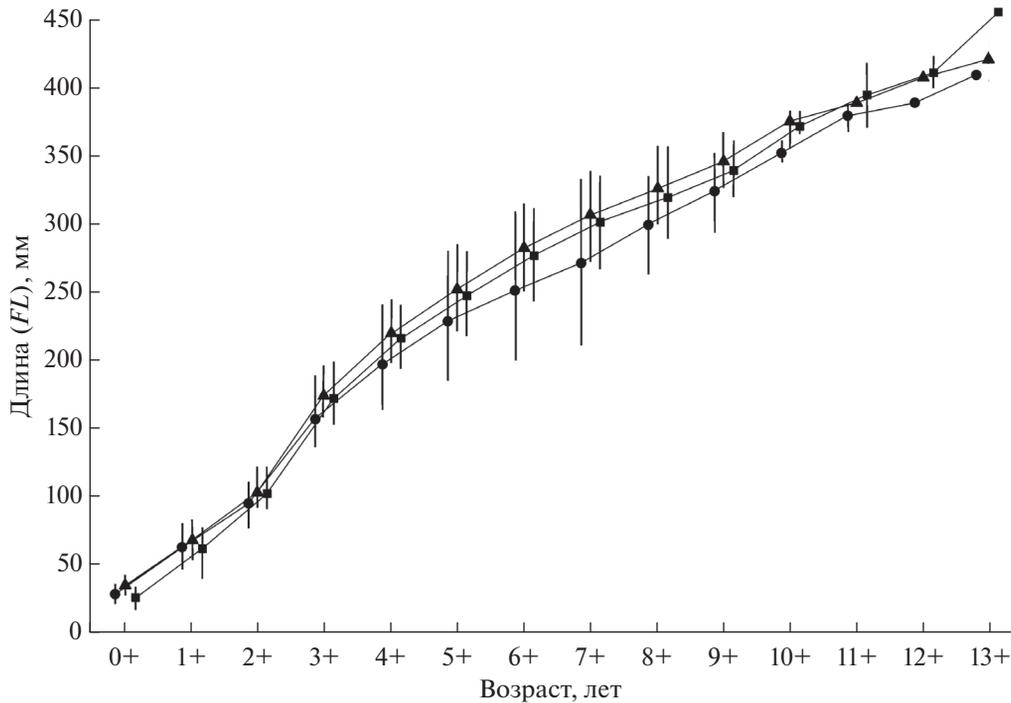


Рис. 6. Траектории линейного роста трёх морфотипов носатых гольцов *Salvelinus malma* до 14 лет (средние значения и пределы варьирования длины); обозначения морфотипов см. на рис. 3.

Обследование озёрной акватории и притоков показало, что нерест всех морфотипов происходит только в реках и ручьях в период с конца августа по начало октября. Нерест всегда проходит большими группами по всей ширине русла, рыбы строят гнёзда диаметром 30–40 см. В отличие от других озёрно-речных форм кроночских гольцов, которые поднимаются на нерест в горную зону рек, носатые гольцы освоили нерестовые участки в среднем течении рек и в небольших ручьях. Три морфотипа нерестятся в разных пространственно удалённых притоках (рис. 7), пик нереста приходится на разное время.

Наиболее многочисленная группа N1 размножается в конце августа–сентябре в среднем течении крупных рек Унана и Узон, а также в небольших ручьях Березовый и Тундровый. Вероятнее всего, нерестилища этого морфотипа также встречаются в ряде небольших необследованных водотоков (в частности, в реках Северная и Перевальная). Скорость течения в местах нереста составляет 0.3–0.9 (в среднем 0.5) м/с. Производители выбирают гравийно-галечный субстрат на отмелях участках вдоль намываемого берега, в боковых протоках, местах слияния рукавов и проток, в расширениях магистрального русла.

Носатые гольцы N2 размножаются в ручьях с мощным грунтовым питанием (так называемые лососёвые ключи) в бассейне р. Унана. Нерест проходит с середины августа до конца I декады

сентября, т.е. раньше, чем у гольцов N1. Производители строят гнёзда в центральной части русла между гравийными гребнями и куртинами растений на песчано-гравийном субстрате. Скорость течения в местах нереста составляет 0.6–0.7 (0.6) м/с.

Носатые гольцы N3 заходят на нерест только в р. Крашенинникова и размножаются в её среднем течении на участке равнинного меандрирующего русла. Нерест проходит в сентябре – начале октября, т.е. позже, чем у гольцов N1. Для размножения производители выбирают участки перед гребнями перекатов с галечно-гравийным субстратом. Скорость течения на нерестилищах составляет 0.4–0.6 (0.5) м/с.

Фактов захода производителей морфотипа N1 в реки Долинная и Крашенинникова не отмечено, равно как и на нерестилищах рыб N1 никогда не встречались гольцы морфотипов N2 и N3.

ОБСУЖДЕНИЕ

Первые сборы носатых гольцов были проведены П.Ю. Шмидтом в 1908 г. в рамках Камчатской экспедиции Ф.П. Рябушинского (Шмидт, 1916). Коллекция находится в Зоологическом музее Санкт-Петербурга. Типовой экземпляр с характерными соединительнотканым накладкам на челюстях относится к морфотипу N1. Детальное описание носатого гольца выполнено Викторовским (1978), который выделил группировку в само-

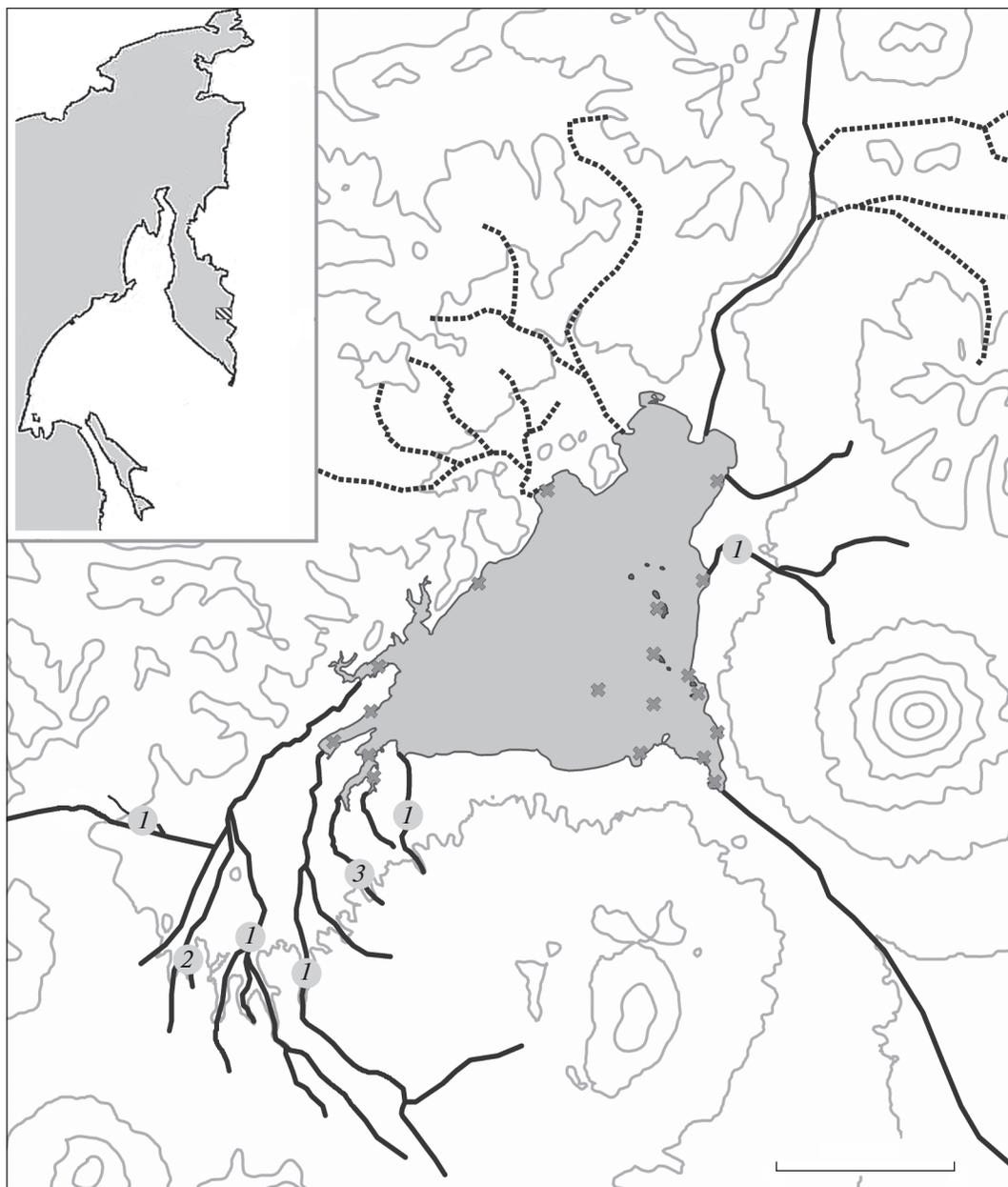


Рис. 7. Схема расположения нерестилищ (●) носатых гольцов *Salvelinus malma* морфотипов N1 (1), N2 (2) и N3 (3) в пределах обследованных участков озёрной литорали и водной сети бассейна Кроноцкого озера; (—) — обследованные, (---) — не обследованные водотоки; (×) — места постановки сетей. Масштаб: 10 км.

стоятельный вид *S. schmidtii* Viktorovsky, 1978. Другие специалисты рассматривают носатого гольца как форму в составе полиморфного вида *S. malma* (Савваитова, 1989; Сенчукова и др., 2012; Салтыкова и др., 2015). В работах всех авторов отмечается высокое разнообразие носатых гольцов, однако дискретные группы описаны не были.

По нашим данным, литораль оз. Кроноцкое населяют три самостоятельные группы носатых гольцов, нерестящиеся в разных притоках озера на нерестилищах разных типов и достоверно разли-

чающиеся формой головы и длиной челюстей, строением черепа, а также степенью редукции жаберных тычинок. Различия во внешней морфологии и скорости роста трёх групп проявляются ещё на речном этапе жизни. Между группами отсутствуют выраженные различия по питанию, подавляющее большинство особей потребляет исключительно гаммарусов. Описанная ситуация не вполне типична для известных случаев внутриозёрной диверсификации у гольцов, поскольку обычно образующиеся формы специализируются на различных пищевых ресурсах. Тем не менее

можно констатировать, что наряду с ранее известными формами (белым, длинноголовым, большеротым и малоротым гольцами) в оз. Кроноцкое обитает не одна, а три устойчивые формы носатых гольцов. Фауна озера включает семь симпатрических форм, что делает этот “пучок” самым разнообразным из всех известных для лососёвых.

Судя по специфике экстерьера, строению черепа и локализации нерестилищ, носатых гольцов N2 и N3 следует рассматривать как более специализированные формы по отношению к N1. Общий тренд специализации носатых гольцов связан с увеличением рострума и укорочением нижней челюсти. Гольцы N2 и N3 утратили способность к смыканию челюстной дуги по её переднему краю. При этом на костях ротовой полости, участвующих в сжатии, произошло увеличение размеров зубов и изменилось их положение. Гипертрофированный рострум может использоваться для переворачивания камней, под которыми прячутся гаммарусы, и нести тактильную функцию (косвенно подтверждается наблюдениями за поведением рыб на мелководьях). По нашему мнению, именно специализация ротового аппарата гольцов N2 и N3 привела к сужению их пищевой ниши и формированию избирательного характера питания. Эффективность такого способа питания подтверждается более высокими темпами роста гольцов N2 и N3. В отличие от них у формы N1 наряду с гаммарусами в пищевом комке встречаются другие организмы бентоса: личинки и куколки хирономид, моллюски. Появление особой формы рта у гольцов N2 и N3 изначально могло стать следствием выщепления уникальных признаков при прохождении “бутылочных горлышек” обособленными по местам нереста немногочисленными группировками. Для подтверждения филогенетических взаимоотношений между формами носатых гольцов требуются данные по их молекулярно-генетической изменчивости.

Для гольцов рода *Salvelinus* другие примеры симпатрической диверсификации по описанному пути не известны. Прибрежные формы кристивомера из оз. Большое Медвежье отличаются друг от друга по характеру питания. Этот водоём отличается чрезвычайно низкой продуктивностью пелагиали и профундали, что исключает возможность специализации по типичным для вида механизмам (Johnson, 1975). Различия в питании бентических форм арктического гольца из оз. Тингвалаватн не найдены, но они занимают разные микростации (Jonsson et al., 1988). При этом в оз. Тингвалаватн отсутствуют гаммариды (Frandsen et al., 1989), и ледовый покров формируется всего на три месяца в году (Jonasson, 1992).

По своему гидрологическому режиму, характеристикам трофности, особенностям строения

литоральных экосистем оз. Кроноцкое ближе к озёрам Байкал и Севан. В прибрежье Байкала обитают три вида эндемичных широколобок (*Cottoidei*), питающихся амфиподами. Так же, как и у носатых гольцов, более специализированные по питанию группы байкальских широколобок отличаются редуцией жаберных тычинок и увеличенными зубами, которые также развиваются на нетипичных участках костей. Все широколобки нерестятся в литорали озера, но в разное время. Снижение пищевой конкуренции между видами реализуется через избирательность питания – у разных видов в питании доминируют разные виды амфипод (Толмачева, 2007). Близкий механизм пищевой специализации был обнаружен у севанских форелей. В озере обитало четыре формы¹: гегаркуни, боджак, летний и зимний бахтак (Фортунатов, 1927). Все они питались гаммарусами, представленными в озере двумя видами (Маркосян, 1948; Дадибян, 1955). Так же, как и носатые гольцы, формы различались по длине нижней челюсти, ширине головы и диаметру глаза. Существовали различия и по характеру озубления сошника, длине и форме жаберных тычинок. Изоляция форелей оз. Севан поддерживалась за счёт различных сроков и мест нереста (Лещинская, 1950). К сожалению, пути снижения пищевой конкуренции между формами выявлены не были, работ с анализом видового состава гаммарусов в питании форелей найти не удалось. Тем не менее, вариант симпатрической специализации литоральных озёрных рыб Голарктики по способу питания сходными кормовыми объектами можно признать универсальным.

Открытым остаётся вопрос о механизмах, индуцировавших специализацию носатых гольцов в оз. Кроноцкое. Все три формы совместно обитают на одних и тех же участках литорали, и неясными остаются способы избегания прямой пищевой конкуренции между ними. Однако если предположить, что эволюционный процесс в озере развивается по той же схеме, что и в экосистемах Байкала и Севана, то специализация литоральных гольцов должна была проходить параллельно с диверсификацией их жертв-амфипод. Разнообразие кроноцких гаммарид на данный момент не типизировано, но работы в этом направлении ведутся.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарны Е.А. Салтыковой (ИПЭЭ РАН) за помощь в проведении экспедиционных работ и Н.Я. Березиной (Музей антропологии МГУ) за рентгеноскопию голов. Проведение работ было бы невозможным без поддержки адми-

¹ На данный момент этот симпатрический “пучок” уничтожен (Экология ..., 2010).

нистрации и сотрудников Кроноцкого государственного заповедника, его директора Т.И. Шпиленко и начальника научного отдела Д.М. Паничевой. За волонтерскую помощь в сборе полевых материалов в разные годы мы благодарны А.Ю. Серову, Г.А. Седашу, Е.Г. Рудневу, И.В. Шарикову, М.Н. Кожину, А.А. Кржевицкой. Отдельная благодарность Н.И. Виленской за помощь при подготовке текста статьи.

Работы выполнены при финансовой поддержке гранта РФФИ № 16-04-01687.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алексеев С.С., Гордеева Н.В., Матвеев А.Н. и др. 2014. Три симпатрические формы арктического гольца *Salvelinus alpinus* complex (Salmoniformes, Salmonidae) из озера Камканда, северное Забайкалье // Вопр. ихтиологии. Т. 54. № 4. С. 387–412.
- Бусарова О.Ю., Маркевич Г.Н., Кнудсен Р. 2015. Дифференциация носатого гольца (*Salvelinus schmidti*) озера Кроноцкого (Камчатка) по паразитологическим данным // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. Вып. 39. С. 85–93.
- Бусарова О.Ю., Маркевич Г.Н., Кнудсен Р., Есин Е.В. 2017. Трофическая дифференциация носатого гольца *Salvelinus schmidti* Viktorovsky, 1978 озера Кроноцкого (Камчатка) // Биология моря. Т. 43. № 1. С. 47–53.
- Васильева Е.Д. 1980. Опыт использования остеологических признаков в систематике гольцов рода *Salvelinus* (Salmoniformes, Salmonidae) // Зоол. журн. Т. 59. № 11. С. 1671–1682.
- Викторовский Р.М. 1978. Механизмы видообразования у гольцов. М.: Наука, 112 с.
- Глубоковский М.К. 1995. Эволюционная биология лососевых рыб. М.: Наука, 343 с.
- Голубцов А.С. 2010. “Пучки видов” рыб в реках и озёрах: симпатрическая дивергенция в фаунистически обеднённых рыбных сообществах как особый модус эволюции // Актуальные проблемы современной ихтиологии (к 100-летию Г.В. Никольского). М.: Т-во науч. изд. КМК. С. 96–123.
- Дадикян М.Г. 1955. Питание севанских форелей // Тр. Севан. гидробиол. станции. Т. 14. С. 5–76.
- Лецинская А.С. 1950. О биологии размножения форелей оз. Севан // Там же. Т. 11. С. 93–175.
- Маркевич Г.Н., Есин Е.В., Салтыкова Е.А. и др. 2017. Новые эндемичные формы глубоководных гольцов рода *Salvelinus* (Salmonidae, Salmoniformes) из озера Кроноцкого, Камчатка // Биология моря. Т. 43. № 3. С. 188–194.
- Маркосян А.К. 1948. Биология гаммарусов оз. Севан // Тр. Севан. гидробиол. станции. Т. 10. С. 40–74.
- Павлов Д.С., Кузицин К.В., Груздева М.А. и др. 2013. Фенетическое разнообразие и пространственная структура гольцов (*Salvelinus*) озёрно-речной системы Кроноцкая (восточная Камчатка) // Вопр. ихтиологии. Т. 53. № 6. С. 645–669.
- Паренский В.А., Романов Н.С., Фролов С.В. и др. 2004. Краниологический анализ гольцов (*Salvelinus*) озера Кроноцкого (Камчатка) // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей. Вып. 5. С. 280–283.
- Правдин И.Ф. 1966. Руководство по изучению рыб. М.: Пищепромиздат, 270 с.
- Савваитова К.А. 1989. Арктические гольцы (структура популяционных систем, перспективы хозяйственного использования). М.: Агропромиздат, 224 с.
- Салменкова Е.А., Омельченко В.Т., Радченко О.А. и др. 2005. Генетическая дивергенция гольцов рода *Salvelinus* Кроноцкого озера (полуостров Камчатка) // Генетика. Т. 41. № 8. С. 1096–1107.
- Салтыкова Е.А., Маркевич Г.Н., Есин Е.В., Кузицин К.В. 2015. К вопросу о структуре “пучка форм” у рыб: направления дивергенции спланхнокраниума в группе эндемичных гольцов бентофагов (род *Salvelinus*, Salmonidae, Teleostei) озера Кроноцкого, Камчатка // Журн. общ. биологии. Т. 464. № 1. С. 118–121.
- Сенчукова А.Л., Павлов С.Д., Мельникова М.Н., Мюге Н.С. 2012. Генетическая дифференциация гольцов (род *Salvelinus*) из озера Кроноцкого на основе анализа митохондриальной ДНК // Вопр. ихтиологии. Т. 52. № 4. С. 489–457.
- Толмачева Ю.П. 2007. Сравнительная характеристика питания керчаковых рыб (Cottoidei) литорали Байкала: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Иркутск: ЛИ СО РАН, 24 с.
- Фортунатов М.А. 1927. Форели Севанского озера // Тр. Севан. озер. станции. Т. 1. Вып. 2. С. 1–135.
- Шмидт П.Ю. 1916. Работы зоологического отдела на Камчатке в 1908–1909 годах. М.: Тип. т-ва Рябушинских, 434 с.
- Экология озера Севан в период повышения его уровня. Результаты исследования Российско-армянской биологической экспедиции по гидроэкологическому обследованию озера Севан (Армения) (2005–2009 гг.). 2010. М.: ДНЦ Наука, 348 с.
- Adams C.E., Fraser D., Huntingford F.A. et al. 1998. Trophic polymorphism in the Arctic charr from Loch Rannoch, Scotland // J. Fish Biol. V. 52. P. 1259–1272.
- Bolnick D.I., Fitzpatrick B.M. 2007. Sympatric speciation: models and empirical evidence // Ann. Rev. Ecol. Evol. Syst. V. 38. P. 459–487.
- Chavarie L., Howland K.L., Tonn W.M. 2013. Sympatric polymorphism in lake trout: the coexistence of multiple shallow-water morphotypes in Great Bear Lake // Trans. Amer. Fish. Soc. V. 142. P. 814–823.
- Frandsen F., Malmquist H.J., Snorrason S.S. 1989. Ecological parasitology of polymorphic Arctic charr, *Salvelinus alpinus* (L.) in Thingvallavatn, Iceland // J. Fish Biol. V. 34. P. 281–297.
- Harris L.N., Chavarie L., Bajno R. et al. 2015. Evolution and origin of sympatric shallow-water morphotypes of lake trout, *Salvelinus namaycush*, in Canada’s Great Bear Lake // Heredity. V. 114. P. 94–106.
- Johnson L. 1975. Distribution of fish species in Great Bear Lake, Northwest Territories, with reference to zooplankton, benthic invertebrates, and environmental conditions // J. Fish. Res. Board Can. V. 32. P. 1989–2004.
- Jonasson P.M. 1992. The ecosystem of Thingvallavatn: a synthesis // Ecology of oligotrophic, subarctic Thingvallavatn. Denmark: Oikos AiO Print. P. 405–435.

- Jonsson B., Skúlason S., Snorrason S.S. et al.* 1988. Life history variation of polymorphic Arctic charr in Lake Thingvallavatn, Iceland // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* V. 45. P. 1537–1547.
- Maldonado E.M., Ubert N.H., Sagnes P., DeMerona B.* 2009. Morphology–diet relationships in four killifishes (Teleostei, Cyprinodontidae, *Orestias*) from Lake Titicaca // *J. Fish Biol.* V. 74. P. 502–520.
- McGee M.D., Wainwright P.C.* 2013. Convergent evolution as a generator of diversity in threespine stickleback // *Evolution.* V. 67. P. 1204–1208.
- Ostberg C.O., Pavlov S.D., Hauser L.* 2009. Evolutionary relationships among sympatric life history forms of Dolly Varden inhabiting the landlocked Kronotskoe lake, Kamchatka, and a neighboring anadromous population // *Trans. Amer. Fish. Soc.* V. 138. P. 1–14.
- Præbel K., Østbye K., Hassve M., Hagenlund M.* 2015. Into the Abyss II: evolutionary origin and temporal separation of the four sympatric Arctic charr morphs in the deep lake Tinnsjøen // 8-th Int. charr symposium (book of abstracts). Tromsø, Norway. P. 17.
- Reist J.D.* 1985. An empirical evaluation of coefficient used in residual and allometric adjustment of size variation in morphometric data // *Can. J. Zool.* V. 63. P. 1429–1439.
- Robinson B.W., Wilson D.S.* 1994. Character release and displacement in fishes: a neglected literature // *Amer. Naturalist.* V. 144. P. 596–627.
- Sandlund O.T., Jonsson B., Malmquist H.J. et al.* 1987. Habitat use of Arctic charr *Salvelinus alpinus* in Thingvallavatn, Iceland // *Environ. Biol. Fish.* V. 20. P. 263–274.
- Schluter D.* 2000. The ecology of adaptive radiation. Oxford: Oxford Univ. Press, 300 p.
- Seehausen O., Wagner C.E.* 2014. Speciation in freshwater fishes // *Ann. Rev. Ecol. Syst. Evol.* V. 45. P. 621–651.
- Sideleva V.G.* 1994. Speciation of endemic Cottoidei in Lake Baikal // *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.* V. 44. P. 441–450.
- Siwertsson A., Knudsen R., Adams C. et al.* 2013. Parallel and non-parallel morphological divergence among foraging specialists in European whitefish (*Coregonus lavaretus*) // *Ecol. Evol.* V. 3. P. 1590–1602.
- Snorrason S.S., Skúlason S., Jonsson B. et al.* 1994. Trophic specialisation in Arctic charr *Salvelinus alpinus* (Pisces: Salmonidae): morphological divergence and ontogenetic niche shifts // *Biol. J. Linn. Soc.* V. 52. P. 1–18.