

УДК 597.553.2.591.5

## ОСОБЕННОСТИ РАННЕГО ОНТОГЕНЕЗА БЕЛОГО ГОЛЬЦА *SALVELINUS MALMA* COMPLEX (SALMONIDAE) КРОНОЦКОГО ОЗЕРА (ВОСТОЧНАЯ КАМЧАТКА)

© 2018 г. М. Ю. Пичугин<sup>1, \*</sup>, Г. Н. Маркевич<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Московский государственный университет, Москва, Россия

<sup>2</sup>Дальневосточный морской заповедник – филиал ННЦМБ ДВО РАН, Владивосток, Россия

\*E-mail: mp\_icht@mail.ru

Поступила в редакцию 20.06.2017 г.

Исследованы рост, последовательность закладки и особенности транзитивных состояний элементов скелета (костей черепа и сериальных структур – зубов, жаберных тычинок, плавниковых лучей и птеригофоров, тел позвонков, предорсалий, чешуй) у предличинок, личинок и мальков озёрно-речной формы белого гольца *Salvelinus malma* complex оз. Кроноцкое (Восточная Камчатка), выращенных в лаборатории при постоянной температуре и собранных в р. Узон, на нерестилище и ниже по течению. Проведён сравнительный анализ особенностей остеогенеза белого гольца и исходной формы – северной мальмы *S. malma malma*. Отмечена высокая изменчивость темпа роста и развития белого гольца. Выявлены задержка кальцификации скелета у предличинок и поздние закладки чешуи (в конце 2-го–начале 3-го года жизни) и 1-го годового кольца (на 3-й год жизни) на отолитах. Результаты свидетельствуют в пользу высокой специализации раннего онтогенеза белого гольца – эндемика Кроноцкого озера.

**Ключевые слова:** белый голец *Salvelinus malma* complex, развитие, остеогенез, гетерохронии, предличинка, личинка, температурный режим нерестилища, Кроноцкое озеро, Восточная Камчатка.

**DOI:** 10.1134/S0042875218050193

Исследование индивидуального развития особенно актуально в свете представлений об эпигенетическом характере преобразований морфологии рыб на начальных этапах дивергенции (Мина, 1986; Adams et al., 2003) и значительном вкладе регулируемых гетерохроний (Матвеев, 1968; Северцов, 1985) в морфогенез гольцов рода *Salvelinus* (Пичугин, 2002). Широкое разнообразие гидрологических характеристик нерестилищ и нагульных биотопов, а также наличие альтернативных объектов питания отражаются на морфологии ранней молоди гольцов рода *Salvelinus* (например, числе зубов на челюстных и язычной костях, возрасте появления и скорости закладки жаберных тычинок, очерёдности закладки тел позвонков и т.д.), что было впервые продемонстрировано на примере симпатрических форм альпиноидных гольцов исландского оз. Тингвалаватн и ряде других озёрных симпатрических группировок (Skulason et al., 1989; Пичугин, 2009). В Кроноцком озере обитают симпатрично несколько (по разным оценкам, три, пять и семь) морфологически различных форм гольцов (Викторовский, 1978; Павлов и др., 2013; Маркевич и др., 2014, 2017; Салтыкова, 2016; Бусарова и др., 2017), предком которых была северная мальма *S. malma malma* (Сенчукова

и др., 2012). Белый голец, имеющий в озере высокую численность, своеобразную окраску, высокие предельные размер ( $FL$  900 мм) и возраст (18 лет) (Павлов и др., 2013), однозначно выделяется всеми авторами. Эта форма по комплексу остеологических признаков была отнесена к виду *Salvelinus albus* Glubokovsky, описанному из бассейна р. Камчатка (Глубоковский, 1977). Полученный к настоящему времени уровень генетических различий *S. albus* с северной мальмой не подтвердил правомерность выделения этого вида (Омельченко, 2005), однако между популяциями северной мальмы и белого гольца из бассейна оз. Кроноцкое на основе анализа девяти микросателлитных локусов выявлена небольшая, но статистически значимая генетическая дифференциация по аллельным частотам ( $F_{ST} = 0.063$ ) (Салменкова и др., 2009). Механизм происхождения кроноцких форм дискутируется (Викторовский, 1978; Савваитова, 1989; Пичугин, 2012; Бусарова и др., 2017; Маркевич и др., 2017). Полагая, что исследование условий разноможения и особенностей раннего развития представителей всех форм кроноцких гольцов позволит получить новые данные к пониманию и обсуждению этих механизмов, на нерестилище белого гольца впервые

собрали живую икру и изучили эмбрионально-личиночное развитие при постоянной температуре. Первые результаты эксперимента показали, что личинки белого гольца хорошо отличаются от таковых длинноголового, малоротого и носатых кроноцких гольцов по окраске и размерно-возрастным характеристикам (Pichugin, Markevich, 2015). Для оценки роли температурного фактора сравнили особенности роста и остеогенеза выращенной молоди белого гольца с одноразмерной дикой молодью этой формы, собранной в нерестовом водоёме, а также с молодью северной мальмы, собранной в реках Западной Камчатки и выращенной в лаборатории из икры, собранной в р. Быстрая (Западная Камчатка) (Пичугин, 2002, 2015).

Цель настоящей работы — описать особенности роста и остеогенеза белого гольца в интервале онтогенеза от вылупления до окончания личиночного периода.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Половые продукты получили 08.09.2014 г. от созревших крупных производителей на нерестилище, расположенном в верховьях р. Узон. Икру осеменили “сухим” способом и в течение 71 сут. инкубировали в мелкочейном садке в ключевом притоке при постоянной температуре 3.5°C, затем в течение 2 сут. транспортировали в Москву в изотермическом контейнере с талым льдом. Последующую инкубацию и подращивание молоди проводили при постоянной температуре 5.5°C. Икру и свободных зародышей после вылупления содержали в плавучих сетчатых садках в аквариумах объёмом 20 л с аэрацией, помещённых в холодильную установку “Ариада R700MS”. Ежедневно заменяли 1/4–1/3 объёма воды. Через 1 мес. предличинок пересадили в аквариумы объёмом 10 и 20 л с плотностью 2.5–3.0 экз/л. В течение 2 мес. молодь развивалась в темноте, а позднее — при естественном фотопериоде. Личинок кормили живыми личинками хирономид. Подращивание с периодическим отбором проб продолжали в течение 2 лет.

Дикую молодь белого гольца отлавливали в августе–сентябре 2013–2015 гг. на нерестилище, в среднем (в 15 км от устья) и нижнем течении р. Узон мелкочейным сачком и сетью Киналёва.

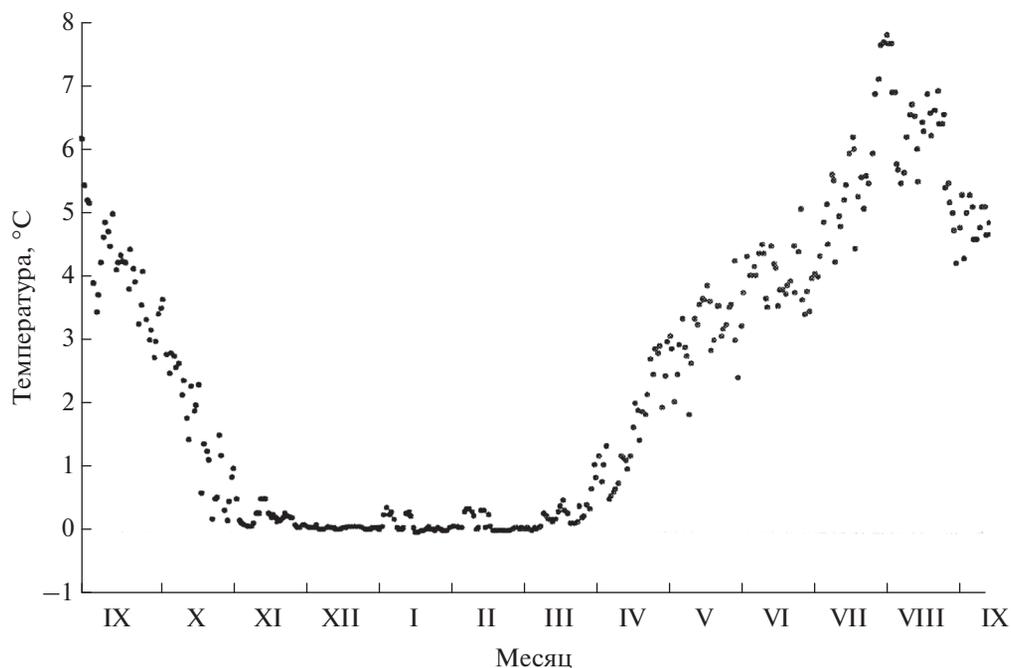
Температуру воды в верховьях р. Узон (на нерестилище белого гольца) и в среднем её течении регистрировали 06.09.2014–26.09.2015 г. при помощи температурных самописцев Star-odd1 Star-top mini, помещённых в грунт на глубину гнезда (24 измерения в течение суток с точностью  $\pm 0.01^\circ\text{C}$ ). Скорость течения на нерестилище измеряли ручным измерителем Idranaut mechanical flowmeter (model 2030).

Изготовление ализариновых препаратов и оценку степени дифференцировки костей черепа, осевого скелета и скелета плавников у экспериментальной и дикой молоди белого гольца трёх размерных групп проводили по описанным ранее методам (Пичугин, 2009, 2015). Изучен рост 118 экз., выращенных в эксперименте, из них развитие скелета — у 48 экз. Кроме этого исследовано развитие скелета 52 экз. диких предличинок и личинок. Для сравнительного анализа использовали ализариновые препараты молоди проходной северной мальмы: 77 экз. дикой молоди, собранной в 2005–2007 гг. в бассейнах рек Западной Камчатки, и 57 экз. молоди, выращенной в искусственных условиях из икры, собранной в бассейне р. Быстрая (Западная Камчатка) (Пичугин, 2002, 2015).

## РЕЗУЛЬТАТЫ

*Особенности размножения в р. Узон.* Нерест белого гольца в 2014 г. проходил со II декады сентября на горных участках верховьев р. Узон со скоростью течения 2.5–3.0 (2.8) м/с. Нерестилища белых гольцов отделены от ниже расположенных нерестилищ другой кроноцкой формы — носатого гольца (N1 — по классификации Маркевича с соавторами (2017)) — высокой скоростью потока, не преодолимой относительно мелкими производителями последней. Производители белого гольца строили гнёзда диаметром до 1.5 м и глубиной около 0.2 м перед гребнями перекатов на аллювиальных линзах со средним размером грунтовой фракции 44.9 мм; более 40% отложенных имели диаметр более 40 мм. Самые крупные зашедшие из озера производители занимали стрежень русла. На каждом из нерестовых участков площадью около 300 м<sup>2</sup> насчитывали 15–20 гнёзд. Нерест происходил при снижении температуры воды до 4°C (рис. 1). В течение октября температура придонного слоя снижалась до 1°C, а в ноябре–марте составляла 0°C, варьируя между слабо положительными и слабо отрицательными значениями. Среднемесячная температура в декабре и марте составила 0.03°C, в январе и феврале — 0.06°C. Только в I декаде апреля началось повышение температуры до 1°C, а в III декаде — до 2°C. В I декаде июля температура превысила 5°C, максимальные значения (7.6–7.8°C) отмечены 27–31 июля.

*Развитие молоди.* Диаметр оплодотворённой икры составил 5.3–6.0 (5.64) мм. Окраска яиц жёлто–оранжевая. Вылупление эмбрионов наблюдали с 20 декабря 2014 г. до 11 января 2015 г. Большинство эмбрионов вылупилось до 31 декабря. Яйца имели тонкую оболочку, от которой эмбрионы легко освобождались. Длина по Смитту (*FL*) свободных эмбрионов после вылупления составила 18.2–20.3 (19.57) мм. Наблюдали отри-



**Рис. 1.** Температура придонного слоя воды на нерестилище белого гольца *Salvelinus malma complex* в р. Узон, 06.09.2014–26.09.2015 г. Каждая точка – среднее 24 измерений.

цательный фототаксис и низкую подвижность. Отличительной от остеогенеза предличинки северной мальмы (Пичугин, 2015) особенностью первого месяца после вылупления стало отсутствие кальцификации первых зачатков элементов скелета, которые не окрашивались ализарином<sup>1</sup>.

В возрасте 45–50 сут. после вылупления у предличинки сохранялось около 1/2 объёма желточного мешка и начала формироваться окраска: появились 10–13 сгущений чёрного пигмента на боках и хвостовом стебле вдоль середины тела, тёмные пятна на спине, чёрный пигмент в переднем и верхнем краях спинного плавника, в середине жирового плавника, в основании и по краям хвостового плавника. Плавниковая кайма и тело равномерно покрыты мелкими зёрнами жёлто-оранжевого пигмента. Ткани тела остались прозрачными, с хорошо различимыми крупными кровеносными сосудами. Двигательная активность значительно увеличилась.

В возрасте 59 сут. предличинки достигли *FL* 21–22 мм, единичные – 23–25 мм. В черепе окрашены ализарином *dentale*, *anguloarticulare*, *praemaxillare*, *maxillare*, *palatinum*, *frontale*, *operculum*, *praoperculum*, *parasphenoideum*, парный зачаток

или единая пластинка *glossohyale* с парой приросших зубов и шесть–восемь пар жаберных лучей (табл. 1). У самой крупной особи в этой пробе (*FL* 23.5 мм) имелся слабый парный зачаток сошника, парные невральные и гемальные остистые отростки и зачатки тел нескольких передних и одного последнего уростилярного позвонка. На костной пластинке *dentale* приросло два зуба, на *maxillare* – один зуб. *Praemaxillare* не имело приросших зубов. Вокруг каждой из челюстных костей заложилось до девяти зачатков зубов в два ряда, внутренний ряд развивался с задержкой относительно наружного, зубы этого ряда были направлены внутрь пасти. *Frontale* представлено узкой сетчатой пластинкой над орбитой глаза. Игольчатое *parasphenoideum* расширено каудально, у самой крупной особи имеет тонкие боковые отростки. В хвостовом плавнике лучи верхней и нижней лопастей начиная с 4-го членика растут быстрее средних лучей за счёт закладки большего (на один–два) числа члеников, что создаёт выемчатый край плавника. Скорость роста и остеогенеза предличинки значительно варьировала. В возрасте 62–64 сут. несколько особей, достигших *FL* около 25–26 мм, начали активно питаться и плавать в толще воды, появился воздух в плавательном пузыре. У большей части особей переход на этап смешанного питания и появление воздуха в плавательном пузыре наблюдали позже, в возрасте 80–90 сут., при меньшей длине тела, но более развитом скелете. В это же время (около 90 сут.) появилась серебристая окраска на боко-

<sup>1</sup> Ализарин окрашивает соли неорганического кальция (Лилли, 1969), который поступает в костную ткань по мере её развития. Этот процесс хорошо наблюдать при закладке зубов, когда ализарин окрашивает функционально важное острие недавно сформированного зуба, но не окрашивает место прикрепления зуба к костной пластинке.

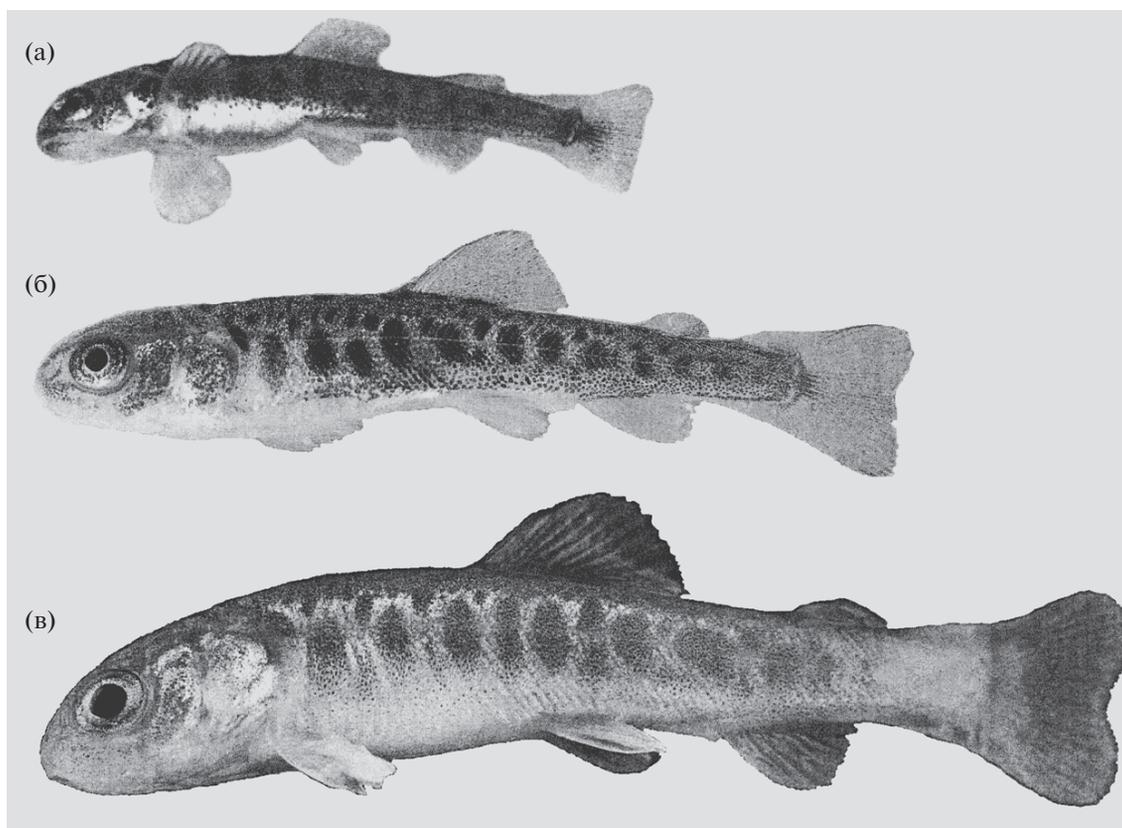


Рис. 2. Окраска личинок белого гольца *Salvelinus malma* complex в эксперименте: а – *FL* 24 мм, возраст 106 сут.; б – *FL* 35 мм, возраст 249 сут.; в – *FL* 45 мм, возраст 360 сут.

вой поверхности желточного мешка и жаберных крышках (рис. 2а). После перехода на смешанное питание ускорения соматического роста не было, и в течение длительного времени (более 240 сут.) сохранялся желток.

Личинки в возрасте 121 сут. *FL* 24.5–25.0 мм имели зачатки *interoperculum*, *suboperculum*, окостеневшее *hyomandibulare*, булавоподобные боковые отростки *parasphenoideum*, по три окостеневшие жаберные тычинки и *ceratobranchiale* в нисходящей ветви 1-й жаберной дуги. На *anguloarticulare* сформирован нижний отросток. Хорошо развито широкое *glossohyale* с зубной формулой крупных приросших зубов 2 + 2 и 3 + 3. Сошник представлен цельной треугольной пластинкой без зачатков зубов. Число жаберных лучей достигло 12 пар, завершена закладка лучей в плавниках, окостенели птеригофоры *D* и *A* (табл. 1).

В течение следующих 3 мес. рост и развитие по-прежнему были медленными. Наблюдали частую гибель личинок, прекративших питание. Небольшая часть личинок развивалась быстрее остальных. Они проявляли высокую агрессивность к отстающим в росте, кусая их и отпугивая от пищевых объектов при избытке корма. Отмечен каннибализм – откусывание лопастей груд-

ных и хвостового плавников у мелких особей и пожирание мягких тканей у погибших. В возрасте 222 сут. различия в длине личинок достигли 13 мм. Степень развития скелета у самых мелких особей (*FL* 24–25 мм) отличалась от таковой в возрасте 121 сут. более развитой костной защитой каналов сейсмоденситивной системы на вентральной стороне *dentale* и появлением нитевидного *supramaxillare*. У крупных личинок (*FL* 32–37 мм) появились головка супраэтноида, зачатки глазничных костей под орбитой, замкнутые задние отверстия *parasphenoideum*; защита каналов сейсмоденситивной системы на *anguloarticulare*, *frontale* и *praeloperculum*; *epibranchiale*, *hypobranchiale* и до 12 жаберных тычинок на восходящей (три–четыре) и нисходящей (восемь–девять) ветвях 1-й жаберной дуги; тела всех позвонков (66–67) и 9–14 *predorsalia*. У сошника выделились головка и рукоятка и сформировались два–четыре крупных зуба (табл. 1). В окраске боков тела личинок появился второй ряд мелких контрастных пятен выше боковой линии (рис. 2б).

В дальнейшем различия в длине личинок увеличились и в возрасте 360 сут. достигли 25 мм. У мелких годовиков отсутствовала закладка супраэтноида, в осевом скелете завершилась закладка

**Таблица 1.** Оценки роста и транзитивных фенетических состояний элементов скелета у особей белого гольца *Salvelinus malma* complex Кроноцкого озера (Восточная Камчатка) в экспериментальных условиях (5.5°C)

Признак	Возраст, сут. после вылупления (число особей, экз.)								
	59 (4)	121 (2)	222 (6)	234 (8)	360 (5)	395 (2)	490 (2)	620 (2)	629 (1)
<i>FL</i> , мм	21.0–23.5	24.5–25.0	24.0–37.0 (28.0)	24.0–26.0 (24.9)	28.0–53.0 (44.3)	37.0–40.0	46.0–47.0	51.0–52.5	65.0
<i>P</i>	9–12 (11.3)	14	14–15 (14.3)	13–15 (13.9)	9–15 (13.6)	10–15	14	14	15
<i>D</i>	14–15 (14.5)	16–17	14–16 (15.5)	15–16 (15.5)	12–16 (15.2)	13–16	15–16	16	16
<i>A</i>	10–13 (11.0)	12–13	11–14 (12.8)	11–13 (12.4)	7–14 (12.2)	9–13	14	14	14
<i>V</i>	6–7 (6.3)	9	9	9	9	9	9	9	9
<i>Dn</i>	2	2–3	3–6 (4.0)	3–4 (3.3)	3–5 (4.0)	5	7–8	8	10
<i>Pn</i>	1	2	2–4 (2.5)	2	1–4 (3.2)	3–4	5–6	7–8	9
<i>An</i>	1–2 (1.5)	2–3	3–6 (4.0)	2–4 (3.0)	3–5 (4.0)	4–5	7–8	8	10
<i>Vn</i>	1	2	2–5 (3.2)	2–3 (2.1)	1–4 (3.0)	4	6	7–8	9
<i>Cn</i>	2–4 (3.3)	4–5	5–8 (6.0)	5	4–8 (6.6)	8	8–10	10–12	14
<i>sp.br.</i>	0	3	2–12 (6.7)	2–7	8–12 (9.6)	5–8	19–20	11–18	19
<i>os.br.</i>	0	1	1–3 (1.7)	1–3 (1.3)	1–3 (2.6)	3	3	3	3
<i>r.br.</i>	6–8 (7.0)	12	12–13 (12.2)	11–12 (11.6)	11–13 (12.4)	13	12–13	11–13	13
<i>mx</i>	8–11 (9.0)	11–12	11–19 (14.3)	10–17 (13.5)	11–14 (12.8)	11–12	17–22	11–13	18
<i>pmx</i>	5–7 (5.5)	6–9	8–13 (9.7)	8–12 (9.9)	7–8 (7.6)	5–6	8	8–10	7
<i>dent</i>	3	3	5	5	5–6 (5.2)	5	6	6	6
<i>ang</i>	1	2	2–4 (2.7)	1–2 (1.9)	3–4 (3.8)	4	4	2–3	4
<i>op</i>	1	1	2–3	2	3	3	3	3	3
<i>pop</i>	1	2	2–3 (2.2)	1–2 (1.8)	2–3 (2.4)	2	3	3	3
<i>psph</i>	1–2 (1.3)	3	3–4 (3.3)	3–4 (3.1)	3–5 (4.2)	5	5	5	5
<i>v</i>	0–1 (0.3)	2	1–3 (1.8)	1–2 (1.9)	2–3 (2.4)	3	3	2–3	3
<i>seth</i>	0	0	0–2 (1.2)	0–1 (0.5)	0–2 (1.4)	0	2	2	2
<i>fr</i>	1	2	2–3 (2.7)	1–3 (2.3)	1–4 (3.0)	4	4	4	4
<i>gl</i>	1–3 (2.5)	5–7	5–9 (7.3)	5–9 (7.3)	8–12 (9.8)	7–10	12	7–10	13
<i>vert.</i>	0–2 (0.5)	2	2–3 (2.3)	2	3–4 (3.2)	4	4	4	4
<i>pred</i>	0	0	0–14 (3.8)	0	0–6 (1.2)	0	16–17	18	19
<i>Dpt</i>	0	11–12	11–12 (11.7)	10–12 (11.4)	8–13 (11.6)	10–11	12–13	13	14
<i>Apt</i>	0	9–10	9–11 (9.7)	9–10 (9.3)	7–10 (9.0)	8	10–11	11	11

Примечание. За скобками – пределы варьирования признака, в скобках – среднее значение; обозначения признаков здесь и в табл. 2: *FL* – длина по Смитту; *P*, *D*, *V*, *A* – число заложившихся лучей соответственно в грудных, спинных, брюшных, анальном плавниках; *Dn*, *Pn*, *Vn*, *An* – максимальное число члеников в одном луче плавника; *Cn* – максимальное число члеников в луче верхней лопасти хвостового плавника; *sp.br.* – число окостеневших жаберных тычинок; *os.br.* – число окостеневших элементов в 1-й жаберной дуге; *r.br.* – число пар жаберных лучей; *mx* и *pmx* – maxillare и praemaxillare (0 – здесь и далее: отсутствие костной закладки данного элемента скелета, 1 – игловидный зачаток, >1 –  $n + 1$  – пластинка с  $n$  приросших зубов); *dent* – dentale (1 – игловидный зачаток, 2 – расширенная каудально пластинка, 3 – есть приросшие зубы, 4 – замкнулись отверстия вдоль нижнего края кости, 5 – есть стенки гиомандибулярного канала боковой линии, 6 – канал замкнут в трубку); *ang* – anguloarticulare (1 – зачаток, 2 – есть нижний отросток, 3 – есть верхний отросток, 4 – есть канал сейсмо сенсорной системы боковой линии, замкнутый в трубку); *op* – operculum (1 – треугольный зачаток с верхней выемкой, 2 – округлая форма с верхней выемкой, 3 – выемки нет); *pop* – praepoperculum (1 – зачаток без отверстий, 2 – есть отверстия сейсмо сенсорного канала боковой линии, 3 – есть парные стенки канала, 4 – канал находится в трубке); *psph* – parasphenoideum (1 – игловидный зачаток, 2 – есть тонкие боковые отростки, 3 – булавовидная форма боковых отростков, 4 – замкнулись задние отверстия, 5 – замкнулись передние отверстия); *v* – vomer (1 – парный зачаток, 2 – единая пластинка, 3 – головка и рукоятка кости разделены, 4 – есть ряд зубов на головке кости); *seth* – supraethmoideum (1 – есть головка кости, 2 – есть задний отросток); *fr* – frontale (1 – зачаток орбитального отдела, 2 – есть жёлоб сейсмо сенсорного канала боковой линии с отверстиями, 3 – есть боковые выступы защиты канала, 4 – канал заключён в трубку, 5 – правая и левая frontale сомкнуты вдоль продольной оси тела); *gl* – glossohyale (1 – парная закладка, 2 – единая пластинка, >2 –  $n + 1$  – пластинка с  $n$  приросших зубов); *vert.* – позвонки (1 – есть 1-й зачаток тела позвонка, 2 – есть закладки тел позвонков в передней части туловища, 3 – закладка всех тел позвонков, 4 – замыкание всех закладок тел позвонков в кольца); *pred* – predorsalia (общее число костей); *Dpt* и *Apt* – число окостеневших птеригофоров спинного и анального плавников.

тел позвонков (табл. 1). У крупных личинок изменилась окраска тела: пятна утратили контрастность, общий тон стал светло-серым (рис. 2в). По развитию скелета они отличались от крупных особей возраста 222 сут. только более высокой степенью дифференцировки парасфеноида и полным замыканием в кольцо всех тел позвонков. У всех особей отсутствовали зачатки чешуи.

Относительно мелкие личинки *FL* 37–40 мм даже в возрасте 395 сут. не имели зачатков супраэптоида и предорсалий (табл. 1). У личинок *FL* 46–47 мм в возрасте 490 сут. число жаберных тычинок на 1-й дуге приблизилось к максимальному значению – 19–26 (Павлов и др., 2013), значительно увеличилось число члеников в плавниках, а также заложилось все, кроме первого элемента серии, предорсалии. У этих личинок впервые появились окостенения в боковой линии и несколько рядов чешуй выше и ниже боковой линии. У более крупных особей в возрасте 620 сут. чешуя покрывала бока тела и участки около парных плавников, но отсутствовала на дорсальной и вентральной сторонах тела, а у особи *FL* 65 мм в возрасте 629 сут. чешуя покрывала тело полностью, т.е. начался мальковый период (Павлов, 2007).

*Сравнительный анализ развития скелета выращенной и дикой молоди белого гольца.* В размерных группах *FL* 23.5–24.0 и 26.0–30.0 мм дикие личинки отличались (по  $t_{st}$ ,  $p < 0.05$ ) от экспериментальных завершённой закладкой всех лучей в *P*, *D*, *A* и *V*, большим числом члеников в лучах этих и хвостового плавников, лучшим окостенением жаберных дуг и птеригофоров *D* и *A*, более дифференцированными *anguloarticulare*, *praeoperculum*, *parasphenoideum* и *frontale*, большим числом зубов на сошнике, но меньшими числом зубов на *maxillare* и *praemaxillare* и заложившихся жаберных лучей (табл. 2). В размерных группах *FL* 31–36 и 46–54 мм наблюдается выравнивание фенетических состояний большинства остеологических признаков. У выращенных особей при меньшей длине заканчивается закладка жаберных лучей, жаберных тычинок, лучей в *D* и предорсалий, но при достижении большей длины достигается сходный уровень дифференцировки *frontale*, *dentale* и *anguloarticulare*. Сохраняются различия в числе зубов на сошнике ( $t_{st}$  3.4). У диких особей крупные зубы на сошнике формируются раньше появления рукоятки кости. Отметим также, что закладка окостенений в боковой линии и первых чешуй у дикой молоди происходит при длине, сходной с таковой выращенных особей в возрасте 490 сут. (*FL* 46–47 мм). Однако более крупные (*FL* 50 и 53 мм) особи в возрасте 360 сут. зачатков чешуи не имели. У диких особей при *FL* 51–53 мм имеются закладки отдельных овальных чешуй выше и ниже боковой линии. Таким образом, по-

явление чешуи определяется не только достижением особью определённой длины, но и её возрастом. Близкое к дефинитивному число жаберных тычинок на 1-й жаберной дуге закладывается у части выращенных личинок при *FL* 46–47 мм, а у диких – после вступления в мальковый период при *FL* 69–71 мм.

*Аномалии скелета.* У выращенных и диких личинок белого гольца выявлено значительное число аномалий скелета. К ним относятся: срастание тел двух соседних позвонков, различная ширина зачатков тел позвонков, отсутствие или недоразвитие закладки одного из элементов пары невральных дуг, отсутствие одного из двух гемитрихий, образующих один из ветвистых лучей (чаще первый) анального и/или спинного плавников; срастание соседних жаберных лучей, сходное с описанным ранее у озёрных форм *S. apinus* (Пичугин, 2009). Очевидно, к числу аномалий можно отнести преждевременные окостенения отдельных элементов скелета у части выращиваемых предличинок, вызванные сравнительно высокой температурой подращивания (регулируемая гетерохрония). Так, у одной особи в возрасте 6 сут. после вылупления ализарином окрасились закладки нескольких центральных лучей хвостового плавника и три закладки лучей анального плавника, у другой предличинки – два членика лучей хвостового плавника, когда в других плавниках окрашенные закладки отсутствовали.

*Особенности развития скелета личинок белого гольца и проходной формы северной мальмы.* При вылуплении в экспериментальных условиях свободные эмбрионы белого гольца были крупнее таковых северной мальмы: *FL* 18.2–20.3 (19.57) против *FL* 16.6–18.2 (17.40) мм (Пичугин, 2015). При сопоставлении средних значений признаков диких личинок белого гольца и северной мальмы в четырёх размерных группах (табл. 2) получили следующий результат. В размерной группе 26–30 мм личинки мальмы отстают по скорости окостенения жаберной дуги ( $t_{st}$  2.2,  $p < 0.05$ ), скорости дифференцировки *dentale*, *anguloarticulare* и *praeoperculum* (соответственно 2.2, 4.6 и 2.2), в размерной группе 31–36 мм – по скорости дифференцировки *dentale*, *praeoperculum* и *frontale* (2.1, 2.2 и 2.4), но в размерной группе 46–54 мм личинки северной мальмы уже опережают личинок белого гольца по степени дифференцировки *anguloarticulare* и *praeoperculum* ( $t_{st}$  3.4 и 2.9).

При сопоставлении особенностей раннего развития у выращенных в лаборатории личинок белого гольца и северной мальмы выявляются различия в возрасте наступления сходных онтогенетических стадий и закладке некоторых окостенений (табл. 3). Обращают на себя внимание более поздние закладки у белого гольца жаберных тычинок, сошника, супраэптоида, тел позвонков

**Таблица 2.** Сопоставление средних значений признаков у диких (1) и выращенных (2) личинок белого гольца *Salvelinus malma* complex и личинок северной мальмы *S. malma malma* (3) в разных размерных группах

Признак	Размерная группа, мм (число особей, экз.)											
	23.5–24.0			26.0–30.0			31.0–36.0			46.0–54.0		
	1 (1)	2 (6)	3 (3)	1 (8)	2 (6)	3 (20)	1 (8)	2 (5)	3 (37)	1 (4)	2 (6)	3 (17)
<i>FL</i> , мм	23.6	23.8	23.7	28.1	27.8	28.2	33.4	34.0	33.3	49.0	50.3	49.4
<i>P</i>	14	13.2	11.3	<b>14.3</b>	<b>10.3</b>	13.9	14.5	14.4	14.3	14.3	14.2	14.5
<i>D</i>	14	15.5	14.7	15	14	15.8	<b>15.4</b>	<b>16.2</b>	15.6	16.0	16.2	15.6
<i>A</i>	12	12.3	12.3	<b>13.8</b>	<b>9.3</b>	13.6	13.5	13.6	13.6	14.0	13.5	13.6
<i>V</i>	9	8.7	7.3	9	7.7	8.8	9.1	9	9	9.2	9	9.1
<i>Dn</i>	3	2.7	2.3	3.3	2.7	3.4	4.6	4.6	4.4	6.5	7.4	6.6
<i>Pn</i>	2	1.7	1	2.1	1.8	2.1	3.6	2.8	3.3	6	6	6
<i>An</i>	3	2.3	2.3	3.3	2.3	3.4	4.5	4.6	4.3	7	7.2	6.9
<i>Vn</i>	3	1.7	1.7	2.6	2	2.3	3.7	3.4	3.3	6	6.5	6
<i>Cn</i>	5	4.3	4.3	5	4.5	5.2	6.6	6.6	6.5	9.3	9.7	9.1
<i>sp.br.</i>	7	3	4.7	6.9	6.2	6.5	8.6	10	8.3	14.5	15.8	14.1
<i>os.br.</i>	<b>2</b>	<b>0.8</b>	1.3	<b>2.6</b>	<b>1.7</b>	2	3	2.6	2.6	3	3	3
<i>r.br.</i>	10	11.3	9.3	<b>10.8</b>	<b>12.0</b>	10.6	<b>11.0</b>	<b>12.8</b>	11.3	12.8	12.7	12.5
<i>mx</i>	8	13.3	8	<b>9.0</b>	<b>14.7</b>	8.4	<b>9.7</b>	<b>15.2</b>	8.5	12.0	15.3	11.0
<i>pmx</i>	5	9.7	3.7	<b>5.6</b>	<b>9.5</b>	5.2	<b>5.7</b>	<b>11.0</b>	5.7	7.3	9.2	7.1
<i>dent</i>	5	4.7	4.3	5.3	4.8	4.6	5.8	5.2	5	6.0	5.8	5.6
<i>ang</i>	<b>4</b>	<b>1.7</b>	1.7	<b>3.8</b>	<b>2.5</b>	2.7	3.4	3.4	3.4	2.8	4.0	3.9
<i>pop</i>	3	1.7	1.7	<b>2.8</b>	<b>2</b>	2.2	2.9	2.6	2.4	2.3	3	3
<i>psph</i>	3	2.8	3	<b>4.3</b>	<b>3.2</b>	4.1	4.8	4.2	4.8	5	5	5
<i>v</i>	1	1.7	1	2	1.8	1.9	2.1	2.6	2.1	3	3	3
<i>THv</i>	<b>2</b>	<b>0</b>	1	<b>2.5</b>	<b>0.2</b>	1.9	4.2	2.8	3.5	<b>5.8</b>	<b>2.2</b>	6.2
<i>seth</i>	1	0.5	1	1	0.8	0.7	2	2	1.7	2	2	2
<i>fr</i>	<b>3</b>	<b>1.8</b>	2	<b>3.4</b>	<b>2.3</b>	2.9	<b>4.0</b>	<b>3.4</b>	3.2	4	3.8	4
<i>gl</i>	8	6	6	9.0	8.2	8.8	9.7	9.2	9.5	10.2	10.4	9.7
<i>vert.</i>	2	2	2	2.9	2.7	2.6	3.1	3.2	3.1	4	4	4
<i>pred</i>	0	0	0	0	0	0	<b>3.3</b>	<b>8.4</b>	2.1	17.0	16.9	13.5
<i>Dpt</i>	9	9.8	6.7	11.3	9.5	11.2	11.9	12.6	12.0	12.3	12.9	12.4
<i>Apt</i>	9	6	5.3	<b>10.1</b>	<b>6.3</b>	9	10.1	10	10	10.1	10.4	10.1

Примечание. *THv* – число зубов на сошнике, остальные обозначения см. в табл. 1; полужирным шрифтом выделены пары средних значений признаков диких и выращенных в эксперименте личинок белого гольца, имеющие достоверные (по  $t_{51}$ ) различия ( $p < 0.05$ ).

и чешуй, которые формируются при достижении большей длины тела. Появление воздуха в плавательном пузыре – единственный признак, включающийся у личинок белого гольца раньше, чем у северной мальмы, и при сходной длине тела. При этом индивидуальная изменчивость в возрасте наступления сходных онтогенетических стадий и степени развития элементов скелета в пробах мальмы была незначительна (Пичугин, 2015), а у белого гольца – очень велика.

## ОБСУЖДЕНИЕ

Гольцы рода *Salvelinus*, наиболее холодноводные в семействе Salmonidae (Wallace, 1986), в процессе эволюции приобрели комплекс адаптаций к развитию эмбрионов и личинок при низкой положительной температуре (Balon, 1980; Пичугин, Чеботарёва, 2011). В их числе медленный рост, максимально экономное расходование желтка, значительная растянутость морфогенеза и относительная автономность развития разных морфо-

**Таблица 3.** Возраст и длина выращенных особей белого гольца *Salvelinus malma* complex и проходной формы северной мальмы *S. malma malma* при наступлении сходных онтогенетических стадий и закладке некоторых остеоцитов

Стадия	Белый голец (наши данные)		Северная мальма (Пичугин, 2015)	
	Возраст, сут.	FL, мм	Возраст, сут.	FL, мм
Вылупление	0	18.2–20.3	0	16.6–18.2
Появление воздуха в плавательном пузыре	62–64*	25.0–26.0*	93	24.0–26.0
	80–90	24.0–25.0		
Начало этапа смешанного питания	62–64*	25.0–26.0*	51	19.8–24.0
	80–90	24.0–25.0		
Закладка:				
– первых жаберных тычинок	121	24.5–25.0	58	21.7–22.6
– всех тел позвонков	206*	29.5*	85	25.4–26.0
	360	28.0–31.0		
– сошника	121	24.5–25.0	51	19.8–24.0
– супраэктоида	206*	29.5*	85	25.4–26.0
– чешуи	490*	46.0–47.0*	232*	43.0–44.0*

Примечание. \*Самые быстрорастущие особи.

логических структур, задержка остеогенеза в пользу соматического роста, замедление и/или сдвиг кальцификации скелета, продолжительные по времени закладка сериальных элементов (плавниковых и жаберных лучей, птеригофоров, предорсалий, жаберных тычинок, тел позвонков) и дифференцировка костей черепа, особенно несущих каналы сейсмодатчиков системы.

Скорость роста и развития личинок северной мальмы — одна из самых низких среди представителей рода *Salvelinus* и сравнима с таковой карликовых форм *S. alpinus* complex (Пичугин, 2002). Относительно высокая температура подращивания личинок северной мальмы в эксперименте не привела к ускорению соматического роста<sup>2</sup> и развитию аномалий скелета, но ускорила остеогенез и вызвала частные регулируемые гетерохронии закладки и темпа развития функционально наиболее важных костных структур (Пичугин, 2015). Мы объяснили эти результаты отсутствием узкой специализации личиночного развития северной мальмы к определённому температурному режиму из-за растянутого на 4–5 мес. нереста и пребывания личинок разных сроков вылупления в среде с разной температурной динамикой. По-видимому, именно отсутствие такой специализации позволило предличинкам и личинкам кроноцкой формы северной мальмы — белого гольца — выживать в ещё более холодной среде. Развивающа-

яся в гнёздах относительно крупная икра (диаметр оплодотворённой икры других кроноцких форм — носатого и малоротого гольцов — составляет 4.8–5.3 (5.03) и 4.1–5.3 (4.80) мм (Пичугин, Маркевич, 2015)) переносит задержку или остановку развития (диапаузу) продолжительностью около 4 мес. (II декада ноября — III декада марта) при среднемесячной температуре 0.03–0.06°C, сдвигающую сроки вылупления. Известно, что у проходной северной мальмы из южнокотской р. Курупка, нерестующей в августе–сентябре, вылупление происходит с середины апреля до начала июня (Radtke et al., 1996). У более холодноводного белого гольца, по-видимому, вылупление приходится на июль–август, а переход на этап смешанного питания (если он наступает в текущем году) — через 2–3 мес., на начало осеннего похолодания вод. Отметим, что сеголетки более тепловодных (придонная температура на нерестилищах никогда не опускается ниже 1°C) носатых гольцов Кроноцкого озера переходят на внешнее питание только в конце лета, а в середине сентября сохраняют часть желточного мешка (Маркевич и др., 2017). Если наше предположение о сроке вылупления белого гольца верно, температура подращивания предличинки (5.5°C) и скорость их роста и остеогенеза в лаборатории соответствовали таковым на нерестилище в верховьях р. Узон в июле–сентябре. Однако в дальнейшем предличинки и личинки белого гольца в гнёздах на нерестилище снова переживают 4-месячный период низкой температуры, близкой к 0°C. По-видимому, по этой причине их рост и остеогенез очень медленные, и активное экзогенное питание начинается в следующем году. Часть

<sup>2</sup> За 8 мес. подращивания личинки северной мальмы достигли FL 34.5–44.0 мм, а годовалые личинки из притоков Безымянный и Мысмонт (р. Утхолок, Северо-Западная Камчатка) в июне следующего года — соответственно 38–49 и 36–43 мм (Пичугин, 2015).

личинок, как показывают наши сборы, проводят в гнёздах и вблизи нерестилищ несколько лет до наступления малькового периода (*FL* 51–62 мм). Другая часть личинок разного возраста с недоразвитым скелетом сносится потоком и распределяется по руслу до устья р. Узон. По-видимому, как и предличинки, и личинки северной мальмы, эти особи проникают в галечники среднего и нижнего течения, где придонная температура в зимнее время, по данным температурного самописца, всегда превышает 1°C, т.е. близка к таковой на нерестилищах северной мальмы. Эти личинки имеют отличную от остающихся на нерестилище траекторию роста и остеогенеза, что и обеспечивает разнообразие темпа роста и морфотипов белого гольца (Павлов и др., 2013).

Обнаруженный нами медленный рост личинок белого гольца противоречит результатам изучения отолитов дикой молоди, указывающим на более высокий, чем у северной мальмы, рост на первом году жизни (Krzhhevitskaia, Markevich, 2015). Мы предположили, что первое годовое кольцо на отолите закладывается только на 3-й год после вылупления одновременно с закладкой чешуи, а медленный рост первых двух лет представлен широкой монотонной зоной (Пичугин и др., 2016). Это более вероятно в том случае, если первую зимовку особи переносят до перехода на экзогенное питание, т.е. в состоянии предличинки. Тогда дикие личинки *FL* 23.6–30.0 мм (табл. 2) имеют возраст 1+ и, возможно, поэтому более продвинутое развитие скелета, чем у экспериментальных особей в возрасте 0+ того же размерного диапазона. Относительно медленный рост молоди белого гольца в реке и у скатившихся в озёрное побережье рыб продолжается около 4 (Павлов и др., 2013), а с нашей поправкой – 5 лет. Отметим, что подобная реакция на экстремально низкую температуру среды была обнаружена у ранней молоди проходной северной мальмы, скатившейся в галечники литорали Курильского озера из холодного притока Золотой ключ (Пичугин, 2015). Они большей частью не перешли на экзогенное питание (предличинки) и имели слаборазвитый парасфеноид простой игловидной, расширенной каудально формы без боковых отростков и отверстий и ранние закладки тела уростилярного позвонка и 3-го членика в лучах хвостового плавника. По-видимому, эти особи северной мальмы также имели не зарегистрированную нами задержку кальцификации элементов скелета (отсутствие ализаринового окрашивания костей или их частей) как следствие остеогенеза при низкой температуре среды (Balon, 1980).

Повышенная температура подращивания личинок белого гольца в эксперименте привела к регулируемым гетерохрониям в изменении числа зубов на челюстных костях и ускорению остеогенеза, а также к многочисленным нарушениям

кальцификации элементов скелета, высокой смертности и выделению небольшой доли быстрорастущей молоди, часто погибающей на разных этапах онтогенеза, по-видимому, вследствие нарушений из-за ускоренного развития.

Таким образом, описывая ранний онтогенез белого гольца, мы выявили ряд особенностей, свидетельствующих о значительной дивергенции этой формы от проходной северной мальмы, связанной с экстремально низкой для эмбриогенеза и развития личинок температурой среды. К ним относятся: увеличение размеров икры и свободных эмбрионов, 4-месячная пауза при 0°C в эмбриогенезе и, возможно, ежегодно в личиночном развитии, задержка кальцификации скелета и растягивание личиночного периода на год дольше, чем у северной мальмы (годовое кольцо на отолитах и чешуя закладываются к концу 2-го – началу 3-го года после вылупления). Наступление сходных онтогенетических стадий и закладка некоторых окостенений проходит при большей, чем у северной мальмы, длине тела.

## БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы признательны Т.И. Шпиленку и Д.М. Паничевой за неоценимую техническую поддержку при организации работ на территории Кроноцкого заповедника; выражаем особую благодарность нашим волонтерам А.Ю. Серову, А.В. Иванову, И.В. Шарикову, а также Л.А. Анисимовой и Е.В. Есину (ВНИРО), оказавшим помощь в отлове производителей, транспортировке и проведении начальных этапов инкубации икры белого гольца. Благодарим С.С. Алексеева (ИБР РАН) за обсуждение рукописи.

Работа проведена при частичной поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 16–04–01687).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бусарова О.Ю., Маркевич Г.Н., Кнудсен Р., Есин Е.В. 2017. Трофическая дифференциация носатого гольца (*Salvelinus*, Salmonidae) озера Кроноцкого (Камчатка) // Биология моря. Т. 43. № 1. С. 47–53.
- Викторовский Р.М. 1978. Механизмы видообразования у гольцов. М.: Наука, 110 с.
- Глубоковский М.К. 1977. *Salvelinus albus* sp. n. из бассейна р. Камчатки // Биология моря. № 4. С. 49–56.
- Лилли Р. 1969. Патогистологическая техника и практическая гистохимия. М.: Мир, 646 с.
- Маркевич Г.Н., Анисимова Л.А., Салтыкова Е.А. и др. 2014. Разнообразие и особенности биологии эндемичных форм гольца *Salvelinus malma* из бассейна оз. Кроноцкого // Матер. XV Междунар. науч. конф. “Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей”. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 325–330.

- Маркевич Г.Н., Есин Е.В., Бусарова О.Ю. и др. 2017. Разнообразие носатых гольцов *Salvelinus malma* (Salmonidae) Кроноцкого озера (Камчатка) // Вопр. ихтиологии. Т. 57. № 5. С. 521–533.
- Матвеев Б.С. 1968. Сравнительный метод исследования и его значение в изучении причин изменения темпов развития в эволюции онтогенезов // Темп индивидуального развития животных и его изменения в ходе эволюции. М.: Наука. С. 22–37.
- Мина М. В. 1986. Микроэволюция рыб. М.: Наука, 208 с.
- Омельченко В.Т. 2005. Гольцы рода *Salvelinus* Richardson (Salmoniformes, Salmonidae): генетическая дивергенция популяций северо-востока и Дальнего Востока России // Чт. памяти В.Я. Леванидова. Вып. 3. С. 492–509.
- Павлов Д.А. 2007. Морфологическая изменчивость в раннем онтогенезе костистых рыб. М.: Геос, 264 с.
- Павлов С.Д., Кузищин К.В., Груздева М.А. и др. 2013. Фенетическое разнообразие и пространственная структура гольцов (*Salvelinus*) озерно-речной системы Кроноцкая (восточная Камчатка) // Вопр. ихтиологии. Т. 53. № 6. С. 645–670.
- Пичугин М.Ю. 2002. Закладка и развитие элементов скелета в раннем онтогенезе у гольцов *Salvelinus alpinus* – *S. malma* complex: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: МГУ, 24 с.
- Пичугин М.Ю. 2009. Развитие элементов скелета в эмбрионально-личиночный период у карликовой и мелкой симпатрических форм *Salvelinus alpinus* complex из оз. Даватчан (Забайкалье) // Вопр. ихтиологии. Т. 49. № 6. С. 763–780.
- Пичугин М.Ю. 2012. Особенности развития скелета у личинок *Salvelinus malma* complex с речных и озёрного нерестилищ озера Кроноцкое (восточная Камчатка) // Матер. XIII Междунар. науч. конф. “Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей”. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 272–275.
- Пичугин М.Ю. 2015. Особенности роста и развития скелета ранней молоди северной мальмы *Salvelinus malma malma* из рек западной Камчатки в связи с температурным режимом нерестилищ // Вопр. ихтиологии. Т. 55. № 4. С. 435–452.
- Пичугин М.Ю., Маркевич Г.Н. 2015. Исследование ранних стадий онтогенеза симпатрических форм гольцов *Salvelinus* Кроноцкого озера, выращенных в эксперименте // Матер. XVI Междунар. науч. конф. “Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей”. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 328–331.
- Пичугин М.Ю., Чеботарева Ю.В. 2011. Особенности личиночного периода развития холодноводной озёрно-речной формы гольца Дрягина (род *Salvelinus*) из озера Лама (п-ов Таймыр) // Вопр. ихтиологии. Т. 51. № 2. С. 260–274.
- Пичугин М.Ю., Маркевич Г.Н., Есин Е.В. 2016. О развитии скелета двухлеток (1+) белого и длинноголового гольцов *Salvelinus* Кроноцкого озера, пойманных на нерестилищах // Матер. XVII Междунар. науч. конф. “Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей”. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 320–323.
- Савваитова К.А. 1989. Арктические гольцы (структура популяционных систем, перспективы хозяйственного использования). М.: Агропромиздат, 223 с.
- Салменкова Е.А., Омельченко В.Т., Афанасьев К.И. и др. 2009. Генетическая дивергенция популяций белого гольца *Salvelinus albus*, северной и южной форм мальмы *S. malma* (Salmonidae) по микросателлитным локусам ДНК // Вопр. ихтиологии. Т. 49. № 6. С. 752–762.
- Салтыкова Е.А. 2016. Морфологическое разнообразие и дивергенция гольцов рода *Salvelinus* озера Кроноцкое (Восточная Камчатка): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: МГУ, 25 с.
- Северцов А.С. 1985. Происхождение и эволюционное значение гетерохроний // Вопросы эволюции онтогенеза. М.: Наука. С. 61–67.
- Сенчукова А.Л., Павлов С.Д., Мельникова М.Н., Мюге Н.С. 2012. Генетическая дифференциация гольцов (род *Salvelinus*) из озера Кроноцкое на основе анализа митохондриальной ДНК // Вопр. ихтиологии. Т. 52. № 4. С. 489–499.
- Adams C.E., Woltering C., Alexander G. 2003. Epigenetic regulation of trophic morphology through feeding behaviour in Arctic charr, *Salvelinus alpinus* // Biol. J. Linnean Soc. V. 78. № 1. P. 43–49.
- Balon E.K. 1980. Comparative ontogeny of charrs // Charrs / Ed. Balon E. Hague: Junk Publ. P. 703–720.
- Krzhevitskaia A.A., Markevich G.N. 2015. The age and growth of sympatric morphs of Dolly Varden in Lake Kronotskoe // Abstr. 8-th Int. Charr Symp. Tromsø, Norway. P. 57.
- Pichugin M.Yu., Markevich G.N. 2015. Some features of morphology diversification of Dolly Varden morphs from Lake Kronotskoe in early stages of development // Ibid. P. 113.
- Radtke R.L., Fey D.P., DeCicco A.F., Montgomery A. 1996. Otolith microstructure in young-of-the-year Dolly Varden, *Salvelinus malma*, from American and Asian populations: resolution of comparative life history characteristics // Arctic. V. 49. № 2. P. 162–169.
- Skulason S., Noakes D., Snorrason S.S. 1989. Ontogeny of trophic morphology in four sympatric morphs of Arctic charr *Salvelinus alpinus* in Thingvallavatn, Iceland // Biol. J. Linnean Soc. V. 38. P. 281–301.
- Wallace J. 1986. Developmental rates of salmon and charr at low temperatures // Rept. Inst. Freshwater Res. № 63. P. 1–104.