

ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ
НАУКИ ИНСТИТУТ ПРОБЛЕМ ЭКОЛОГИИ И ЭВОЛЮЦИИ
ИМ. А.Н. СЕВЕРЦОВА РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК

На правах рукописи

МЕЛЬНИК НИКОЛАЙ ОЛЕГОВИЧ

**ЭНДЕМИЧНЫЕ ГОЛЬЦЫ (*SALVELINUS*, SALMONIDAE)
БАССЕЙНА РЕКИ КАМЧАТКА (МОРФОЛОГИЯ, ЭКОЛОГИЯ
И ПРОИСХОЖДЕНИЕ)**

1.5.13. – «ихтиология»

Диссертация на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Научный руководитель:
к.б.н., в.н.с. ИПЭЭ РАН
Есин Евгений Владиславович

Москва – 2021

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	3
ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ	15
1.1 Филогения гольцов рода <i>Salvelinus</i>	15
1.2 Адаптивная радиация гольцов рода <i>Salvelinus</i> в озёрах.....	18
1.3 Адаптивная радиация рыб в речных условиях	24
ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ	29
2.1 Характеристика района работ.....	29
2.2 Отлов и классификация гольцов.....	31
2.3 Биологический анализ гольцов.....	36
2.4 Анализ питания гольцов	36
2.5 Молекулярно-генетические исследования гольцов.....	39
2.5.1 Изменчивость последовательностей митохондриальной ДНК.....	39
2.5.2 Изменчивость микросателлитных локусов ядерной ДНК	41
2.6 Анализ морфологии гольцов	45
2.7 Анализ условий среды на нерестилищах гольцов	47
2.8 Анализ устойчивости молоди мальмы и каменного гольца к токсикозу ..	49
2.9 Общий объём использованного в работе материала	53
ГЛАВА 3. РЕЗУЛЬТАТЫ	54
3.1 Размеры и возраст мальмоидных гольцов бассейна р. Камчатка	54
3.2 Образ жизни мальмоидных гольцов бассейна р. Камчатка	57
3.2.1 Содержимое желудков	57
3.2.2 Соотношение стабильных изотопов азота в мышечной ткани	58
3.2.3 Паразитарная инвазия	58
3.2.4 Пространственное распределение	61

3.3 Филогения мальмоидных гольцов бассейна р. Камчатка по данным анализа изменчивости последовательностей митохондриальной ДНК	62
3.4 Генетическая дифференциация мальмоидных гольцов бассейна р. Камчатка по данным анализа изменчивости микросателлитных локусов ядерной ДНК	65
3.4.1 Сравнение мальмы верхней и нижней частей бассейна.....	65
3.4.2 Сравнение каменного гольца и мальмы верхней части бассейна.....	68
3.4.3 Сравнение белого гольца и мальмы нижней части бассейна.....	72
3.5 Морфологические различия мальмоидных гольцов бассейна р. Камчатка	78
3.5.1 Сравнение формы тела каменного гольца и мальмы	78
3.5.2 Сравнение формы тела белого гольца и мальмы.....	82
3.5.3 Сравнение формы головы каменного гольца, белого гольца и мальмы	86
3.5.4 Сравнение формы хрящевого черепа каменного гольца, белого гольца и мальмы.....	87
3.6 Сравнение условий среды на нерестилищах мальмоидных гольцов бассейна р. Камчатка.....	90
3.7 Экспериментальное сравнение устойчивости молоди каменного гольца и мальмы к токсификации нерестового субстрата	94
ГЛАВА 4. ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ	100
4.1 Структура популяций мальмы <i>Salvelinus malma</i> complex бассейна р. Камчатка	100
4.2 Каменный голец и вероятные причины его обособления.....	104
4.3 Белый голец и вероятные причины его обособления.....	113
ВЫВОДЫ.....	122
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ	123

ВВЕДЕНИЕ

Причины и механизмы адаптивной радиации остаются среди центральных проблем эволюционной биологии XXI века (Bernatchez, 2004; Givnish, 2015; Stroud, Losos, 2016; Wollebaek et al., 2018; Marques et al., 2019). Данный феномен известен у рыб (Ayala, Avise, 2009), других позвоночных (Smith, Skúlason, 1996; Price et al., 2008; Losos, 2011), разных групп беспозвоночных (Macdonald et al., 2005; Glaubrecht, von Rintelen, 2008) и растений (Gillespie et al., 2020). Адаптивная радиация – продукт дифференциации предковой группы на несколько новых видов (репродуктивно изолированных форм), которые различаются путями эксплуатации окружающей среды (Grant, Grant, 2011, p. 168). В широкий оборот термин ввёл палеонтолог Дж.Г. Симпсон (1948) в трактовке Г.Ф. Осборна (Osborn, 1902), понимавшего под «адаптивной радиацией» возникновение морфологического и экологического разнообразия в крупных таксонах животных (например, палеогеновый расцвет млекопитающих). Впоследствии стала очевидна ключевая роль адаптивной радиации в возникновении биологического разнообразия и формировании экологических специализаций за пределами нормы реакции в группах самого разного таксономического уровня (Schluter, 1996; Glor, 2010; Losos, 2010; Losos, Mahler, 2010; Givnish, 2015).

Большой вклад в понимание процессов адаптивной радиации внесло изучение симпатрично обитающих озёрных рыб (Мина, 1986; Соупе, 2007; Сиделева, 2010). Наибольшее разнообразие близкородственных видов обнаружено у цихловых (Cichlidae) трёх Великих Африканских озёр – Танганьики (Koblmüller et al., 2017), Виктории (Meier et al., 2017) и Ньяса (Малави) (Albertson, 2008). Количество возникших видов в этих озёрах исчисляется сотнями (Kocher, 2004; Joyce et al., 2011). Ключевыми факторами, обеспечившими возникновение уникального разнообразия цихловых, явились разделение трофических ниш, сложное брачное поведение, пониженная способность к расселению, связанная с вынашиванием икры и молоди во рту и высокой территориальностью

взрослых особей (Seehausen, 2000; Givnish, 2015), историческая гибридизация дивергирующих линий (Kocher, 2004; Irisarri et al., 2018).

Выдающиеся по сложности примеры адаптивной радиации также демонстрируют костистые рыбы других групп, например, тельматерины (Telmatherininae, Melanotaeniidae, Atheriniformes по Nelson et al., 2016), давшие более 20 видов в системе озёр Малили на острове Сулавеси (Herder et al., 2006; von Rintelen et al., 2012; Stelbrink et al., 2014); костнощёкие (Cottoidei) Байкала, давшие 33 вида трёх семейств (Sideleva, 2005; Сиделева, 2010; Goto et al., 2015); усачи (Torinae) озера Тана, образовавшие 16 форм (Nagelkerke et al., 1995; Mina et al., 1996; de Graaf et al., 2008).

Адаптивная радиация привлекалась для изучения видообразования по симпатрической модели (Kondrashov, Mina, 1986; Dieckmann, Doebeli, 1999), одним из важнейших условий которой является монофилия дивергирующих групп (Bolnick, Fitzpatrick, 2007). Для обозначения совокупностей симпатрично возникших видов монофилетического происхождения зачастую применялся термин «пучки» или «букеты» видов (species flocks) (Greenwood, 1984; Ribbink, 1984). В изолированных озёрах монофилия часто считалась априорной, однако с развитием геномных методов было показано, что гибридизация и привнесение нового генетического материала в периоды последовательных волн вселения играли важную роль в формировании итогового разнообразия многих симпатрических групп (Seehausen, 2004; Martin et al., 2015; Meier et al., 2017, 2019). В частности, гибридизация предковых линий сыграла значительную роль в возникновении разнообразия цикловых озёр «большой тройки» (Kocher, 2004; Irisarri et al., 2018) и других африканских водоёмов (Martin et al., 2015; Meier et al., 2017, 2019). Для того, чтобы избежать априорного признания монофилетичности рассматриваемых видов/форм, целесообразно использовать (для обозначения как эволюционного процесса, так и совокупности возникших в его результате групп, разошедшихся по морфологии и экологии) термин «адаптивная радиация», не требующий по определению строгой монофилии. Такое

использование термина широко распространено в современных работах (например, Schluter, 1996; Losos, Mahler, 2010; Givnish, 2015; Gillespie et al., 2020).

Описанные выше примеры сложных комплексных диверсификаций являются редкими исключениями в ряду множества случаев, когда число возникших адаптивных видов/форм не превышает числа вариантов трофической специализации в данном водоёме (Givnish, 2015; Salzburger, 2018). Чаще всего возникают 2–4 вида/формы, различающиеся по питанию и местам (времени) размножения. Такие совокупности видов/форм во множестве встречаются у озёрных сигов *Coregonus* spp. (Решетников, 1980; Lindsey, 1981; Bernatchez, 2004; Østbye et al., 2006; Doenz et al., 2018), колюшек *Gasterosteus* spp. (Пичугин и др., 2008; Schluter, McPhail, 1992; Taylor, McPhail 1999), гольцов *Salvelinus* spp. (Савваитова, 1989; Frost, 1965; Jonsson, Jonsson, 2001; Alekseyev et al., 2002, 2009; Klemetsen, 2013; Есин, Маркевич, 2018a; Jacobs et al., 2020), цихловых (Barluenga et al., 2006; Malinsky et al., 2015; Ford et al., 2016; Kautt et al., 2016; Lemoine et al., 2018), карповых Cyprinidae (Herre, 1933; Попов, 1968; Terashima, 1984; Савваитова и др., 1988; Dgebuadze, 1995; Chen, 1998; Komiya et al., 2011; Rieder et al., 2019; Дгебуадзе и др., 2020; Komarova et al., 2020). Ограниченное разнообразие ресурсов приводит к тому, что диверсификация в сходных условиях приводит к возникновению сходных наборов видов/форм. Параллельность формирования фенотипов показана для многих групп рыб (Schluter, McPhail, 1992; Østbye et al., 2006; Marchinko, Schluter, 2007; Adams et al., 2008; Levin et al., 2020).

Среди рыб северных широт высокой экологической пластичностью и склонностью к дивергентной эволюции выделяются лососеобразные (Salmoniformes) и прежде всего – гольцы рода *Salvelinus* (Jonsson, Jonsson, 2001; Hutchings, 2011; Klemetsen, 2013; Alekseyev et al., 2014). Именно среди гольцов встречаются многочисленные примеры адаптивной радиации в озёрных условиях, когда популяционная система разделяется на пары форм –

планктоноядную (или рыбоядную) и бентосоядную (Sorrason et al., 1994; Walker et al., 1988; Alekseyev et al., 2009). Реже наблюдается 3-4 формы (Павлов и др., 1999; Alekseyev et al., 2014; Gordeeva et al., 2015; Doenz et al., 2019; Østbye et al., 2020), а в исключительных случаях – до 7-8 форм (Markevich et al., 2018; Esin et al., 2020). Увеличение числа форм происходит при условии дробления ниш за счёт разделения по типу избираемых пищевых объектов и/или по местам обитания. Как и в случае цихловых, колюшек и сигов, адаптивная радиация гольцов в озёрных экосистемах обычно происходит благодаря освоению контрастных по своим характеристикам ресурсов пелагиали и бентали или по градиенту глубин (Есин, Маркевич, 2018а). При этом спектр морфологических и экологических адаптаций сходен с таковым у других групп рыб, что указывает на общность экологических факторов, запускающих радиацию рыб разных систематических групп.

Актуальность темы исследования. В реках изменения экологических факторов носят континуальный характер, среда менее стабильна, чем в озёрах (Vannote et al., 1980; Богатов, 1995; Stanford et al., 2005; Павлов, Савваитова, 2008). Тем не менее, среди речных рыб обнаружены примеры адаптивного видо- (формо-) образования (Голубцов, 2010). Наиболее известны радиации цихловых в реках Конго (Schwarzer et al., 2011a), Парана и Уругвай (Burrress et al., 2018a; Piálek et al., 2019a). Примеры адаптивной радиации в речных экосистемах также обнаружены у африканских усачей (Levin et al., 2019; 2020), клюворылов Mormyridae (Feulner et al., 2009). Как и в озёрах, в реках основным результатом диверсификации является формирование репродуктивно изолированных групп, занимающих разные трофические ниши (Burrress et al., 2018b; Piálek et al., 2012; Levin et al., 2019, 2020).

Экологические факторы и эволюционные пути, приводящие к диверсификации в реках, остаются ясными не до конца. В отличие от озёр, в которых экологические зоны и варианты адаптаций, судя по всему,

однотипны по всему миру, в реках диверсификация рыб проявляется в самых разных условиях. Она встречается в древних сверхглубоких каньонах, в горных реках с выраженными колебаниями уровня воды, в равнинных реках с блуждающими и меандрирующими руслами, в мутных химически загрязнённых и чистых реках. В некоторых случаях схожесть условий приводит к формированию похожих комплексов форм. Так, в реках Парана и Уругвай независимо образовались два крупных комплекса цихловых рыб со сходным набором фенотипических вариантов (Burrress et al., 2018). В реках Эфиопского нагорья обнаружено четыре параллельно возникших комплекса форм усачей рода *Labeobarbus*, сходных по характеру морфо-экологической дивергенции (Levin et al., 2019, 2020; Golubtsov et al., 2021).

Для гольцов *Salvelinus* ранее не были описаны примеры речной диверсификации с образованием близкородственных репродуктивно изолированных форм. Экологическая пластичность и способность к реализации разных жизненных стратегий позволяют гольцам освоить практически все трофические ниши и местообитания внутри единой популяции (Павлов, Савваитова, 2008; Klemetsen, 2013; Махров и др., 2019). Тем не менее, в р. Камчатка, одной из крупнейших рек северо-востока Азии, было обнаружено уникальное разнообразие речных гольцов, по всем признакам напоминающее речной комплекс симпатрических форм. Особый интерес представляют местные рыбоядные гольцы: наряду с «хорошим видом» кунджей *Salvelinus leucomaenis* (Pallas 1814), филогенетическая история которой не вызывает вопросов (Савваитова и др., 2007; Osinov et al., 2021), в бассейне также обитают эндемичные слабоизученные так называемые «каменный» и «белый» гольцы (Савваитова, 1989; Глубоковский, 1995; Токранов, 2004). Эти группы родственны широко распространённой в бассейне р. Камчатка мальме *S. malma* (Walbaum 1792) (Олейник и др., 2010a; Oleinik et al., 2019), схожи с ней по ряду пластических и меристических признаков, что относит их к группе «мальмоидных» в понимании К.А. Савваитовой (1989).

Каменный голец был описан А.Я. Таранцом (1933) из оз. Ушки как infraspecies *kuznetzovi* в составе *S. malma*. Биология каменного гольца была в общих чертах изучена К.А. Савvaitовой с соавторами (Савvaitова, Максимов, 1970; Pavlov, Savvaitova, 1991), название признано валидным с повышением статуса до видового *S. kuznetzovi* (Шейко, Федоров, 2000; Богуцкая, Насека, 2004).

Отдельные популяции белого гольца впервые были изучены К.А. Савvaitовой (1970) и трактовались ею как «хищный голец бассейна оз. Азабачье». Позднее М.К. Глубоковский (1977) описал всех рыбоядных гольцов нижнего течения р. Камчатка как единый вид *Salvelinus albus*. Современные исследователи (Богуцкая, Насека, 2004; Олейник и др., 2015; Parin, 2001; Dyldin et al., 2020) считают название валидным. Стоит отметить, что М.К. Глубоковский (1995) включал каменного гольца в состав вида *S. albus*, описывая его как «меланистическую форму», однако широкого признания эта концепция не получила.

Дополнительные исследования каменного и белого гольцов (Васильев, Савvaitова, 1972; Медведева-Васильева, 1978; Васильева, 1980; Глубоковский, 1995; Олейник и др., 2010a; Савvaitова, 1989; Oleinik et al., 2019; Balakirev et al., 2016a,b) оставили открытыми вопросы о степени их репродуктивной изоляции, механизмах возникновения, особенностях раннего развития и полного онтогенетического цикла, а также о местах нереста. В уточнении нуждаются данные по морфологическим различиям, питанию и распределению форм в пределах бассейна р. Камчатка.

Настоящая работа направлена на выявление экологических факторов, запустивших процесс дивергенции эндемичных форм гольцов р. Камчатка. Полученные результаты потенциально расширят представления о механизмах эволюции низших позвоночных в пресноводных экосистемах.

Цель и задачи исследования. Цель настоящей работы – определить возможные причины и пути дивергенции эндемичных рыбоядных гольцов бассейна р. Камчатка от их вероятного предка – мальмы *Salvelinus malma*, а

также выяснить современные взаимоотношения этих форм в составе популяционной системы бассейна. Для достижения этой цели были поставлены следующие задачи:

1. Оценить различия между каменным гольцом, белым гольцом и мальмой бассейна р. Камчатка по разнообразию контрольного региона митохондриальной ДНК, морфологии, особенностям роста, образу жизни и питанию.
2. Выяснить репродуктивные взаимоотношения мальмоидных гольцов бассейна р. Камчатка посредством анализа изменчивости микросателлитных локусов; изучить особенности их биологии размножения и уровень изоляции специализированных форм.
3. Определить особенности естественных условий раннего развития каменного гольца, белого гольца и мальмы; в экспериментах выявить возможный вклад условий среды раннего развития в формирование репродуктивной изоляции и специализации каменного гольца.
4. На основе полученных данных сформулировать представление об эволюционной истории комплекса мальмоидных гольцов бассейна р. Камчатка.

Научная новизна работы. Впервые для лососевых рыб подтверждена адаптивная радиация в речных условиях. Описана структура разнообразия *Salvelinus malma* complex бассейна р. Камчатка, включающая ряд проходных и жилых бентосоядных форм, а также две специализированные рыбоядные формы (или два вида). Выдвинуты и обоснованы гипотезы о происхождении рыбоядных эндемичных гольцов. При выявленной филогенетической близости мальмы и её дериватов показана репродуктивная изоляция между рыбоядными и бентосоядными гольцами. Обнаружены нерестилища каменного и белого гольцов, выяснены особенности их размножения и жизненного цикла.

Впервые проведено сравнение раннего развития мальмы и каменного гольца. Обнаружен ранее не описанный для лососевых рыб механизм

экологической диверсификации, основанный на физиологической адаптации к повышенному содержанию естественных токсинов на нерестилищах.

Теоретическая и практическая значимость работы. Полученные данные расширяют представления о процессах адаптивной радиации у лососевых, а также об адаптивной радиации в реках у рыб в целом. Эти результаты создают предпосылки для дальнейшего поиска случаев адаптивной радиации у лососевых в других речных бассейнах.

С практической точки зрения результаты могут быть интересны специалистам в области аквакультуры на фоне растущего роста интереса к товарному выращиванию гольцов. Каменный и белый гольцы – быстрорастущие крупные рыбы, которые могут иметь высокую товарную ценность. Каменный голец не восприимчив к загрязнению среды на ранних этапах развития. Полученные данные могут быть полезны при планировании развития аквакультуры в Камчатском крае, а также при разработке мер по возмещению экологического ущерба.

Полученные данные об уникальном случае адаптивной радиации гольцов рода *Salvelinus* в пределах одного речного бассейна могут служить примерами в учебных курсах по ихтиологии, экологии и эволюционной биологии.

Положения, выносимые на защиту:

- 1) Каменный и белый гольцы репродуктивно изолированы от предкового вида – мальмы, населяющей бассейн р. Камчатка; эти три группы гольцов нерестятся на разных нерестилищах, характеризующихся специфическими условиями раннего развития.
- 2) Обе специализированные группы рыбоядных гольцов являются дериватами мальмы, возникшими параллельно и независимо в разных частях бассейна не ранее конца плейстоцена.
- 3) Каменный голец, белый голец и мальма различаются между собой комплексом морфологических и экологических признаков, а также параметрами жизненного цикла. У каменного гольца выявлены

специфические особенности раннего развития, связанные с повышенным уровнем тиреоидных гормонов.

Степень достоверности и апробация результатов. Диссертационная работа выполнена с привлечением современных популяционно-генетических, морфологических, биохимических и экологических методов. Экспериментальный блок включает анализ раннего онтогенеза с поддержанием строгого контроля за условиями среды содержания. Разносторонние данные репрезентативного объема проанализированы статистическими методами. Качество анализа полученных материалов обеспечивает обоснованность результатов и сделанных выводов.

Результаты работы представлены на VII научно-практической конференции молодых ученых и специалистов с международным участием «Современные проблемы и перспективы развития рыбохозяйственного комплекса» (14-15 ноября 2019 г., Москва, ВНИРО), XXI международной научной конференции «Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей» (18-19 ноября 2020 г. Петропавловск-Камчатский), VIII научно-практической конференции молодых ученых с международным участием «Современные проблемы и перспективы развития рыбохозяйственного комплекса» (5-6 ноября 2020 г., Москва, ВНИРО).

Статьи, в которых опубликованы основные результаты, и положения, выносимые на защиту, прошли рецензию ведущих специалистов в области изучения адаптивной радиации.

Личный вклад соискателя. Соискатель участвовал в планировании работ, сборе и обработке материала, анализе данных на всех этапах исследования, подготовке публикаций. За время подготовки диссертации соискателем освоены разноплановые научные методы, получен опыт лабораторной работы и анализа массивов данных. В составе коллектива лаборатории экологии низших позвоночных ИПЭЭ РАН соискатель в течение двух лет принимал участие в экспериментальном выращивании гольцов. В диссертации использованы материалы, собранные автором как в

коллективе, так и лично в ходе экспедиций в разные сезоны 2015-2019 гг. в труднодоступные районы Камчатского края. Автор лично выполнял подготовку проб, участвовал в анализе молекулярно-генетических, морфологических данных, данных по экологии, темпам роста рыб и т.д.

Список работ, опубликованных по теме диссертации

Статьи, опубликованные в изданиях, рекомендованных Высшей аттестационной комиссией при Министерстве образования и науки Российской Федерации:

Есин Е.В., **Мельник Н.О.**, Зленко Д.В., Шкиль Ф.Н., Маркевич Г.Н. Симпатрическая диверсификация камчатской мальмы *Salvelinus malma* (Salmonidae) в экосистеме предельно малого размера // Вопросы ихтиологии. – 2019. – Т. 59. – № 6. – С. 733-736.

Мельник Н.О., Есин Е.В. О связи типа питания и строения черепа у симпатрических форм *Salvelinus malma* (Salmonidae) реки Камчатка // Доклады Российской академии наук. Науки о жизни. – 2020. – Т. 492. – № 1. – С. 221-225.

Есин Е.В., **Мельник Н.О.**, Бочарова Е.С., Маркевич Г.Н. Репродуктивные отношения белого гольца и мальмы *Salvelinus malma complex* (Salmonidae) // Вопросы ихтиологии. – 2021. – Т.61. - № 5 (принята в печать 27.11.2020).

Melnik N.O., Markevich G.N., Taylor E.B., Loktyushkin A.V., Esin E.V. Evidence for divergence between sympatric stone charr and Dolly Varden along unique environmental gradients in Kamchatka // Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research. – 2020. – V. 58. – № 4. – P. 1135-1150.

Esin E.V., Markevich G.N., **Melnik N.O.**, Kapitanova D.V., Shkil F.N. Natural toxic impact and thyroid signalling interplay orchestrates riverine adaptive divergence of salmonid fish // Journal of Animal Ecology. – 2021. – V. 90. - № 4. - P. 1004-1019.

Материалы и тезисы конференций:

Мельник Н.О., Маркевич Г.Н., Есин Е.В. Раннее расхождение в темпах роста и развития каменного гольца и мальмы в экспериментальных условиях.

Мат. VII науч.-практич. конф. молодых учёных с международным участием «Современные проблемы и перспективы развития рыбохозяйственного комплекса». Москва – 2019. – С. 314-317.

Мельник Н.О., Медведев Д.А., Маркевич Г.Н., Есин Е.В. Гаплотипическое разнообразие митохондриальной ДНК мальмы *Salvelinus malma* (Salmonidae) бассейна р. Камчатки. Мат. XXI международной науч. конф., посвященной 75-летию со дня рождения одного из организаторов современной гидробиологической науки на Камчатке, д.б.н. В.В. Ошуркова. «Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей». Петропавловск-Камчатский, 2020. – С. 98-101.

Мельник Н.О., Есин Е.В., Бочарова Е.С., Маркевич Г.Н. Репродуктивные отношения мальмы и белого гольца *Salvelinus* cf. *malma* низовий реки Камчатка. Мат. VIII науч.-практич. конф. молодых учёных с международным участием «Современные проблемы и перспективы развития рыбохозяйственного комплекса». Москва, 2020. – С. 108-111.

Благодарности. Я чрезвычайно благодарен Е.В. Есину за руководство, терпение и поддержку на всех этапах работы, а также А.С. Голубцову за критику моих научных представлений и советы во время написания текста. За помощь в организации экспедиций и создание рабочей атмосферы на Камчатке я очень признателен Д.М. Паничевой. Отдельная благодарность – Г.Н. Маркевичу за передачу мне практических, теоретических знаний и дружескую поддержку на всех этапах выполнения работы. Я благодарен Е.А. Шубиной, Н.С. Мюге, Е.С. Бочаровой, В.Э. Федосову, Д.А. Медведеву за помощь в освоении молекулярно-генетических методов, а также А.А. Махрову, С.С. Алексееву и Г.И. Рубану – за критические замечания по тексту диссертации. Огромное спасибо моим родным и близким, без их поддержки и заботы эта работа была бы невозможна.

Работа была поддержана грантами РНФ № 18-74-10085 и РФФИ № 18-04-00240, № 18-34-20075, а также ФГБНУ «Кроноцкий государственный природный биосферный заповедник». Большая часть материалов была обработана на базе лаборатории экологии низших позвоночных ИПЭЭ РАН им. А.Н. Северцова.

Глава 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

1.1 Филогения гольцов рода *Salvelinus*

Гольцы рода *Salvelinus* (сем. Salmonidae) – одни из самых экологически и фенотипически пластичных позвоночных животных (Савваитова, 1989; Klemetsen, 2013). Как самостоятельная группа, гольцы отделились от общей ветви лососевых рыб около 16-25 млн лет назад (Crête-Lafrenière et al., 2012; Shedko et al., 2013, Lecaudey et al., 2018); они являются сестринским родом по отношению к тихоокеанским лососям рода *Oncorhynchus* (Crespi, Fulton, 2004; Животовский, 2015). Современное разнообразие гольцов представляет из себя мозаичную структуру алло- и симпатричных групп разной иерархии (Alekseyev et al., 2009; Oleinik et al., 2013, 2019). Неоконченные процессы диверсификации, множественные волны вселений в одни и те же водоёмы, вымирания, интрогрессии и гибридизации привели к очень сложной и запутанной филогении и филогеографии рода. Помимо шести «хороших видов» (Osinov et al., 2021), в состав рода входит 3–4 эволюционно молодых комплекса, объединяющих десятки групп неясного происхождения, родства и возраста. Часть групп в настоящий момент находится на грани обособления в отдельные биологические виды, и их статус является предметом многочисленных дискуссий. Неоднозначность таксономического статуса таких групп приводит к тому, что в составе рода выделяют от 8 до 52 видов (Nelson et al., 2016; Osinov et al., 2021; Eschmeyer et al., 2021).

Предок гольцов населял околоберингийский сектор Азии и Северной Америки (Behnke, 1989; Grewe et al., 1990; Alexandrou et al., 2013). Окаменелости архаичного † *S. larsoni*, имеющие возраст 7-11 млн лет, были найдены в отложениях долины р. Снейк (Орегон, США) (Stearley, Smith, 2016). Процесс генетической дивергенции в роде начался около 10–15 млн лет назад (Oleinik et al., 2015; Osinov et al., 2015; Lecaudey et al., 2018). В это время от основной «берингийско-тихоокеанской» линии отделилась восточная «североамериканская». Она дала начало *S. fontinalis* и *S. namaycush* (Curry et al. 1994, Morbey et al. 2006). Эта дивергенция, вероятно, была

вызвана изоляцией систем популяций к востоку от Канадского Арктического архипелага (Behnke, 1980, 1989) за счёт расширения ледникового покрова (Zachos et al., 2001), изостатического подъёма севера Аляски и, предположительно, обнажения проливов между островами Арктического архипелага (Ivanov, 1994; Montgomery, 2000). Похолодание климата на границе миоцена и плиоцена также привело к регрессии уровня моря к югу от Берингии (Zachos et al., 2001; Kobayashi, Takano, 2002). На территории современной шельфовой зоны Японского и Охотского морей сформировались опреснённые, полужамкнутые водоёмы с развитыми озёрно-речными сетями (Линдберг, 1972; Kobayashi, Takano, 2002). Популяционные системы гольцов из этих водоёмов дали начало наиболее обособленным тихоокеанским видам рода: *S. levanidovi* (в северной части Охотского моря) и *S. leucomaenis* (в бассейне Японского моря).

Перечисленные четыре вида (*S. fontinalis*, *S. namaycush*, *S. levanidovi*, *S. leucomaenis*) всегда занимают базальное положение в составе рода (Crête-Lafrenière et al., 2012; Oleinik et al., 2015; Osinov et al., 2015; Lecaudey et al., 2018; Osinov et al., 2021). На основании интерпретации данных RAD-секвенирования (Restriction site associated DNA-marker sequencing) можно сделать вывод, что они разошлись примерно одновременно (Lecaudey et al., 2018).

Обособление новых видов по периферии ареала гольцов продолжилось в плиоцене – нижнем плейстоцене. На восточной границе ареала, в водотоках Британской Колумбии около 4 млн лет назад (по данным RAD-секвенирования) обособился *S. confluentus* (Lecaudey et al., 2018). Примерно в это же время в оз. Эльгыгытгын метеоритного происхождения заселился предок *S. svetovidovi* (Осинов, Волков, 2020; Osinov et al., 2015; Lecaudey et al., 2018). На юго-западной границе тихоокеанской части ареала гольцов обособилась линия южной мальмы *S. curilus*. Особенности морфологии сближают последний вид с молодыми северными группами гольцов, поэтому его долгое время рассматривали в ранге подвида северной

мальмы *S. malma curilus* (= *S. m. krashennikovii*) (Берг, 1948, Савваитова и др., 2004). При сравнении аллозимных локусов и анализе данных RAD-секвенирования было показано, что *S. curilus* обособился от северо-восточных систем популяций не менее 1 млн лет назад (Salmenkova et al., 2000; Osinov, 2001; Lecaudey et al., 2018), что также подтверждается наличием хиатуса в числе хромосом между *S. curilus* и *S. malma* (Frolov et al., 2000). При этом в филогенетической истории *S. curilus* прослеживаются следы гибридизации с северными гольцами, в некоторых местах этот процесс продолжается и сейчас (Шедько и др., 2007; Олейник и др., 2010б).

Нестабильная позиция оставшихся трёх групп гольцов на филогенетических деревьях рода косвенно указывает на их близкое родство и недавние сроки дивергенции. В связи со сложностью определения таксономического статуса отдельно взятых региональных форм/видов для групп была предложена концепция комплексного вида (Lindsey, 1956).

Во время одного из климатических оптимумов плейстоцена гольцы расселились на запад вдоль арктического побережья. Изоляция в период (пред)последнего ледникового периода привела к обособлению в континентальных водоёмах восточной Сибири нового вида – *S. alpinus sensu stricto*. После отступления ледников он расселился по Сибири, Северной Европе, североатлантическим островам и проник в Америку до залива Святого Лаврентия и острова Мэн (Brunner et al., 2001; Alekseyev et al., 2009; Gordeeva et al., 2018). Оставшиеся в берингийском секторе Арктики гольцы расселялись по озёрно-речной сети осушенного шельфа (Grantz et al., 1980; Киселев, 1986). В условиях изоляции от Пацифики «Берингийским мостом» эта группа дала начало *S. taranetzi sensu lato* (Osinov et al., 2017). По генетическим данным обособление данных комплексов происходило 150-300 тыс. лет назад (Taylor et al., 2008; May-McNally et al., 2015).

На последнем этапе из группы, удерживавшей центральную часть изначального ареала, сформировалась северная мальма *S. malma*. Центром её происхождения считается бассейн Берингова моря, включая такие

нерестовые реки как Камчатка, Анадырь и Юкон, где популяции сохранялись на протяжении последних оледенений (Brunner et al., 2001; Yamamoto et al., 2014). В настоящий момент ареал *S. malma* ограничен Удской губой и Алеутским архипелагом с юга; р. Колыма и р. Маккензи с севера (Есин, Маркевич, 2017). Юго-восточные популяции северной мальмы, населяющие южное побережье Аляски и водотоки Британской Колумбии, обособлены на уровне подвида – *S. malma lordi* (Kowalchuk et al. 2010), они многократно гибридизировали с *S. confluentus* (Taylor, May-McNally, 2015; Taylor, 2016; Osinov et al., 2021).

Как и в случае с арктическими гольцами, определение таксономического статуса и филогенетической истории региональных форм северной мальмы крайне затруднено, и некоторые авторы объединяют разнообразные системы популяций в комплексный вид *S. malma* complex, или *S. alpinus-malma* complex, включая арктические популяции (Осинов, 2001; Osinov et al., 2015). На основании сходств в морфологии в состав *S. alpinus-malma* complex включали множество локальных группировок, например, эндемичные формы бассейна р. Камчатка: каменного, белого и ушковского гольцов (Савваитова, 1989). При разной трактовке каждая из этих группировок могла иметь как собственный статус биологического вида, так и быть включенной в состав комплексного вида. На данный момент нет единого мнения о правильности той или иной позиции (Kowalchuk et al., 2010, Osinov et al., 2017).

1.2 Адаптивная радиация гольцов рода *Salvelinus* в озёрах

В основе адаптивной радиации лежат известные механизмы естественного отбора (Schluter, 1996). Формирование адаптивных признаков происходит благодаря процессам мутационной и модификационной изменчивости; под действием дизруптивного отбора возникшее разнообразие фиксируется в виде обособленных фенотипов, занимающих разные экологические ниши (Schön, Martens, 2004). Процесс экологической диверсификации происходит сходным образом в разных, в т.ч. филогенетически удаленных группах

животных. Фенотипы, занимающие похожие ниши, демонстрируют параллелизм в биологических признаках. Показано, что формы/виды в составе симпатрических комплексов разных таксонов часто эволюционируют по сходным механизмам (Greenwood, 1984; Givnish, 2015; Gillespie et al., 2020). Например, экспрессия генов *Bmp4* и *CaM1*, отвечающих за остеогенез и кальциевый обмен, определяет форму головы как у цихловых, так и у вьюрковых птиц (Parsons, Albertson, 2009). Ещё одним примером параллельности эволюции являются гетерохронии развития, вызванные изменением уровня тиреоидных гормонов. Ускорение или замедление метаболизма на разных стадиях развития приводит к фенотипическому разнообразию у карповых рыб (Шкиль и др., 2015) и сходным образом - у лягушек (Buchholz, Hayes, 2005).

Важной научной задачей остаётся поиск экологических факторов, запускающих адаптивную радиацию. В решении этой задачи большую роль играют исследования озёрных рыб, многократно диверсифицировавшихся в самых разнообразных условиях. Хрестоматийными являются примеры цихловых африканских озёр (Seehausen, 2000, 2006; Salzburger, 2018; McGee et al. 2020) и костнощёких оз. Байкал (Sideleva, 1994, 2001; Kontula et al., 2003), образовавших крупнейшее по числу изолированных видов/форм симпатрическое разнообразие.

Наибольшее же число случаев адаптивной радиации обнаружено среди гольцов рода *Salvelinus* (Jonsson, Jonsson, 2001; Alekseyev et al., 2009; Klemetsen, 2010, 2013). На данный момент известно более 70 озёр, где гольцы разделились на две и более форм (Есин, Маркевич, 2018a). Стоит отметить, что не для всех видов гольцов известны примеры разделения на формы. В частности, они не обнаружены у специализированных рыбоядных видов: *S. levanidovi*, *S. leucomaenis* и *S. confluentus* (Черешнев и др., 2002; Dunham et al., 2008). Также не обнаружены примеры экологической диверсификации для *S. malma lordi*. Единичные примеры обнаружены для *S. fontinalis* (Dynes et al., 1999) и *S. curilus* (Савваитова и др., 2000). Ряд симпатрических пар форм и

пучков известен для *S. namaycush* из крупнейших озёр Северной Америки (Moore, Bronte, 2001; Eshenroder, 2008; Chavarie et al., 2013; Muir et al., 2016) и мальмы *S. malma*, обитающей на Камчатке (Есин, Маркевич, 2017). Рекордсменами по числу форм являются гольцы Арктического региона. Представители сибирско-атлантической (*S. alpinus* complex) и аркто-беренгийской (*S. taranetzi* complex) линий ведут озёрный образ жизни и в десятках водоемов формируют эндемичные формы (Jonsson, Jonsson, 2001; Adams, Maitland, 2007; Reist et al., 2013).

Описаны случаи диверсификации гольцов в озёрах разного возраста, от шести до двадцати тысяч лет; как в открытых экосистемах, также населённых другими видами рыб, так и в изолированных водоемах без сопутствующих видов (Robinson, Parsons, 2002; Klemetsen, 2010; Есин, Маркевич 2018); в озёрах разного происхождения: от ледниковых до запрудных и старичных (Gordeeva et al., 2015). Несмотря на разнообразие экосистем, между большинством случаев адаптивной радиации гольцов прослеживается высокий уровень сходства (Alekseyev et al., 2002). Сходство адаптивных фенотипов разных групп гольцов из разных регионов мира свидетельствует о наличии универсальных экологических факторов, при сочетании которых запускаются процессы дизруптивного отбора. На основании анализа зарегистрированных в литературе случаев, помимо разделения на потребителей ресурсов озера и его притоков (Arostegui, Quinn, 2019), представляется целесообразным выделить три магистральных направления адаптивной радиации у гольцов в озёрах.

Основным направлением диверсификации многие учёные признают освоение ресурсов пелагиали или бентали (Schluter, 2000; Knudsen et al., 2010; Есин, Маркевич, 2018a). Данный механизм приводит к возникновению бентофагов и планктофагов/хищников. Одним из простейших примеров является популяционная система мальмы, населяющая оз. Ангре на Камчатке. Это, вероятно, наименьшее из известных озёр (всего 0.23 км²), где встречена дивергенция, приведшая к специализации в освоении ресурсов

пелагиали и бентали. Планктофаги – тугорослые, мелкие рыбы (длиной до 15 см), которые нерестятся в озере зимой; бентофаги – быстрорастущие, достигающие в длину 30 см рыбы, которые нерестятся осенью во впадающей в озеро реке (Есин и др., 2019). Аналогичные примеры диверсификации обнаружены у *S. alpinus* во множестве озёр Забайкалья (Alekseev et al., 2009). В некоторых случаях происходит дальнейшая трофическая диверсификация внутри ресурсной оси. Например, в оз. Тазимина (полуостров Кенай, Аляска) пелагическая форма разделилась на крупную рыбадную и мелкую планктоноядную (Woods et al., 2013). Эти формы отличаются по времени и местам нереста, при этом репродуктивная изоляция подтверждается генетическими различиями (May-McNally et al., 2015). В Исландии в оз. Тингвадлаватн встречается четыре формы гольцов: крупный и мелкий бентофаги, мелкий планктофаг и крупный хищник, специализирующийся на потреблении трёхиглой колюшки (Jonsson et al., 1988; Sandlund et al., 1992). Таким образом, в этом водоёме образовались пары пелагических и демерсальных форм (Malmquist et al., 1992, Guðbrandsson et al., 2018). Разделение по способам освоения ресурсов пелагиали и бентали отмечено у озёрной кумжи (Фортулатова, 1933; Ryman et al., 1979; Ferguson, Taggart, 1991) и цихловых (Burress, 2015), в частности в озёрах Малави (Hulseley et al., 2013) и Танганьика (Duftner et al., 2005),

Второй путь специализации подразумевает освоение ресурсов бентали (реже – пелагиали) на разной глубине. Вероятно, ярчайшим примером данного варианта можно считать арктических гольцов оз. Тинн (Klemetsen, 2010). Озеро глубиной 460 м населено четырьмя формами, каждая из них встречается в определённом горизонте глубин. Эпилимническая форма преобладает до глубины 20 м; на озёрном склоне встречается бентофаг, питающийся на твёрдом субстрате; ниже 150 м обитает глубоководная форма, питающаяся интерстициальным бентосом (Østbye et al., 2020). Наблюдаются глубокие различия между формами по морфологии и анатомии. Наиболее специализированы глубоководные бентофаги, у которых

происходит значительная редукция некоторых отделов мозга, изменяется форма головы, пропорции тела (Peris Tamayo et al., 2020). Подобный пример диверсификации недавно обнаружен в оз. Курильское (глубина 360 м), где озёрная мальма образует две всеядные придонные формы: крупная держится на глубинах 30-80 м, мелкая обитает глубже 100 м. Хотя в этом случае морфологические различия между формами выражены в меньшей степени, основные паттерны адаптаций аналогичны изменениям, произошедшим у гольцов в оз. Тинн (Есин, Маркевич, 2016). Также диверсификация по градиенту глубины обнаружена у гольца-крестивомера *S. namaycush* в оз. Большое Невольничье (глубина 614 м). Здесь образовалось две демерсальные формы: мелкая ловится ниже 50 м, крупная – выше (Zimmerman et al., 2006; Eshenroder, 2008). Похожая экологическая дифференциация видов/форм обнаружена в оз. Титикака (281 м) у карпозубых рыб рода *Orestias* (Lauzanne, 1992).

Третий вариант адаптивной радиации в озёрах связан с разделением ресурсов в литоральных экосистемах. В данном случае происходит узкая специализация по типу кормового ресурса и/или местам кормления в пределах одной экологической зоны. В озёрах на Камчатке (Азабачье, Дальнее) бентосоядная мальма разделяется на две морфологически близкие формы (Бусарова и др., 2015, 2017; Бусарова, 2020). Первая питается малоподвижным бентосом (моллюски, личинки двукрылых), в питании второй формы преобладают амфиподы (Markevich et al., 2017). Предположения об узости пищевых ниш подтверждаются данными по паразитарному составу, а также по соотношению стабильных изотопов углерода и азота в мышцах. Между подобными формами прослеживается ограничение потока генов (Esin et al., 2020). Другой пример специализации по типу субстрата, на котором происходит питание, обнаружен у арктических гольцов оз. Тингваллаватн, где помимо разделения по трофическим нишам пелагиали и бентали произошло формирование двух демерсальных форм. Крупный и мелкий бентофаги обитают совместно на

одних и тех же участках литорали, однако они по-разному осваивают ресурсы: крупная форма питается макрозообентосом с поверхности камней, мелкая питается в щелях между камнями (Sandlund et al., 1987, 1992). В оз. Большое Медвежье голец-кристивомер разделился на четыре мелководных формы (Harris et al., 2015). Две из них питаются у дна, однако одна потребляет беспозвоночных, а другая питается рыбой (Chavarie et al., 2016). Разделение по типу избираемого субстрата также отмечено у широколобок оз. Байкал (Толмачёва, 2008) и форелей оз. Севан (Дадибян, 1955).

Отдельно стоит остановиться на уникальном случае адаптивной радиации гольцов в оз. Кроноцкое на Камчатке. Одновременное вовлечение всех трёх перечисленных экологических градиентов в адаптивную радиацию местных гольцов привело к возникновению самого сложного из известных комплексов симпатрических форм у лососевых. Предки эндемичных кроноцких гольцов были изолированы в экосистеме около 12 тыс. лет назад в результате запруживания долины лавовым потоком (Braitseva et al., 1995). В настоящий момент в озере насчитывается восемь экологических форм (Esin et al., 2020): эпилимническая облигатно рыбоядная, демерсальная факультативно рыбоядная, глубоководная бентосоядная, гипolimническая всеядная, а также четыре формы прибрежных бентофагов (Markevich et al., 2018). Три формы прибрежных бентофагов питаются гаммарусами, но охотятся на жертв по-разному (Markevich et al., 2017); четвёртая прибрежная форма питается преимущественно личинками амфибиотических насекомых. Примечательно, что места нереста этих форм значительно удалены друг от друга.

В оз. Кроноцкое, помимо гольцов, экологическая диверсификация произошла и у нерки-кокани. В настоящий момент в озере описаны кокани-бентофаг и кокани-планктофаг (Бусарова и др., 2016). Присутствие нерки в озере в значительной степени повлияло на радиацию гольцов. Во-первых, наличие обильного и легкодоступного корма в виде многочисленной стайной

кокани-планктофага позволило сформироваться эпилимническому хищнику с угонным типом охоты (Esin et al., 2020). Существуют и другие примеры, когда диверсификация жертвы предшествует диверсификации хищника (Vaillant et al., 2011; von Rintelen et al., 2012). Во-вторых, наличие кокани-бентофага, занявшей склон озера, способствовало более чёткому разделению литоральных и глубоководных бентофагов. В-третьих, наличие кокани, более эффективно утилизирующей зоопланктон по сравнению с гольцами, не позволило последним образовать форму-планктофага.

1.3 Адаптивная радиация рыб в речных условиях

Идея о том, что адаптивная радиация у пресноводных рыб может происходить не только в озёрных условиях, но и в реках, была чётко сформулирована только в последнее десятилетие (Голубцов, 2010; Burress et al., 2018b), хотя описания симпатрических речных форм рыб появлялись и ранее (например, Boulenger 1906; Берг, 1914; Бурнашев, 1952). В разделе кратко рассмотрены основные экологические факторы, которые сопутствуют адаптивной радиации рыб в реках и могут являться причиной формирования симпатрических комплексов форм.

Одним из ключевых факторов запуска адаптивной радиации в реках можно считать наличие резкой границы условий среды, разделяющей речной континуум на «до» и «после», в том числе резкие различия в условиях среды между близкими притоками (или притоком и основным руслом). При этом дериваты, адаптированные к нетипичным условиям (темнота, химическое загрязнение), судя по всему, не выдерживают конкуренции с группами рыб, обитающими в «нормальных» условиях, тогда как последние избегают экстремальных для них условий. Таким образом, изоляция поддерживается невозможностью репродуктивного контакта особей, адаптированных к критически разным условиям. Так, например, адаптивная радиация может служить объяснением наличия обычных речных и слепых пещерных популяций рода *Astyanax* (Characidae) в Мексике (Wilkins, 1971; Dowling et

al., 2002; Ornelas-García et al., 2008), где пещерные популяции адаптированы к полной темноте и не встречаются за пределами пещер.

Существует ряд примеров, когда резкая смена условий вызвана загрязнением воды. Например, адаптивная дивергенция наблюдается между *Jenynsia sulfurica* (Cyprinodontiformes: Anablepidae), населяющей сероводородный источник в Аргентине, и близкородственными популяциями *J. alternimaculata* из соседних чистых участков водотока (Aguilera et al., 2019). Те же эволюционные процессы характерны, вероятно, и для шести других представителей отряда Cyprinodontiformes – *Cyprinodon bobmilleri* (Cyprinodontidae), *Aphanius ginaonis* (Aphaniidae), *Gambusia eurystoma*, *Limia sulphurophila*, *Poecilia sulphuraria* и *P. thermalis* (Poeciliidae) – эндемичных для сероводородных источников (Riesch et al., 2015).

Уникальным местом по количеству радиаций является слияние р. Амазонка и р. Рио-Негру. Здесь соединяется сеть водотоков двух типов, различающихся по гидрохимическим показателям: «черных» и «белых» (Cooke et al., 2012a,b, 2014). В таких условиях диверсифицировались рыба-топорик *Triportheus albus* (Characiformes: Triportheidae), рыба-нож *Steatogenys elegans* (Gymnotiformes: Rhamphichthyidae) и иглобрюх *Colomesus asellus* (Tetraodontiformes: Tetraodontidae) (Cooke et al., 2012a,b, 2014). Средовым отбором объясняют и генетическую дифференциацию между популяциями парусниковой тетры *Crenuchus spilurus* (Characiformes: Crenuchidae), населяющей «черные» воды и остальную часть Амазонии (Pires et al., 2018). Стоит отметить, что в последнем случае показана презиготическая изоляция, основанная, судя по всему, на изменении репродуктивного поведения.

Другим важным фактором, влияющим на адаптивную диверсификацию в речных условиях, является глубина русла. В глубоких каналах наиболее крупных речных систем – главным образом, Конго и Амазонки – во многих группах рыб возникли глубоководные формы. Так же как и пещерные рыбы, они имеют ряд морфологических и физиологических особенностей, в частности анатомическое упрощение, исчезновение окраски, редукция

зрения. Для некоторых из глубоководных форм (так же как и для пещерных рыб) найдены сестринские группы, не имеющие глубоководных адаптаций. Так, у глубоководной цихлиды *Lamprologus lethops* с редуцированными зрением и окраской ближайшим родственником является *L. tigris* с нормальным зрением и окраской; оба вида являются эндемиками порогов нижнего течения р. Конго (Schobert et al., 2012; Aardema et al., 2020). Стоит отметить, что в этих порогах присутствуют и другие группы цихловых рыб, возникшие в ходе адаптивной радиации (Schwarzer et al., 2011a,b, 2014; Alter et al., 2017). Более того, в этих же порогах произошла радиация ещё двух таксономически отдалённых от цихловых групп. Слепые хоботнорылы семейства Mastacembelidae образовали глубоководные формы, для которых обнаружены сестринские группы с нормальной морфологией (для *M. brichardi* – *M. brachyrhinus*, для *M. crassus* – *M. simbi*) (Alter et al., 2015). Ключевые рода *Campylomormyrus*, демонстрируют высокое видовое разнообразие, которое трактуется как продукт адаптивной радиации, по крайней мере, для некоторых пар близкородственных симпатрических видов (Feulner et al., 2007, 2008, 2009).

Глубоководная ихтиофауна большой Амазонии (бассейны рек Амазонки, Ориноко и ряд прилегающих бассейнов) древнее и распространена шире по сравнению с таковой нижнего течения р. Конго. Огромное количество видов, населяющих бассейн, и сложная геоморфологическая история затрудняют восстановление филогенетической истории многих групп, однако есть возможность предположить формирование в результате адаптивной радиации некоторых сомов (Siluriformes) и рыб-ножей (Gymnotiformes) (Stewart et al., 2002; Carvalho et al., 2007; Crampton, 2007; Lujan, Chamon, 2008; Beltrão et al., 2019; Dagosta, de Pinna, 2019). Обобщающие данные по сомам не обнаружены, а для рыб-ножей Крамpton (Crampton, 2007) перечисляет более 50 видов, населяющих глубоководные речные каналы. Часть из них судя по строению челюстного аппарата и молекулярно-генетическим данным, вероятно, возникла в

результате радиаций (Ivanyisky, Albert, 2014). Среди сомов имеются целые роды, включающие исключительно глубоководные формы – например, *Micromyzon* и *Xyliphius* (Aspredinidae) (Carvalho et al., 2007; Chuctaya et al., 2020), при этом, в семействе рыб-ножей Rhamphichthyidae 13 из 14 видов являются глубоководными (Crampton, 2007).

Примеры адаптивной радиации рыб описаны и для более типичных речных экосистем, когда не наблюдается столь резкой смены условий среды, приводящей к четкому пространственному расхождению дивергирующих форм, как в рассмотренных выше случаях дифференциации по освещённости, гидрохимическим характеристикам воды, глубине.

Судя по всему, формирование симпатрических форм может быть сопряжено с историческим разделением бассейна реки непреодолимыми для рыб физическими преградами (водопады, пороги, перехваты стока). Изолированные водопадами пучки форм у цихловых рыб обнаружены в р. Уругвай и р. Парана (Южная Америка). С использованием молекулярно-филогенетических методов в этой зоне симпатрии были описаны множественные независимые радиации (Piálek et al., 2019a,b). Симпатрические формы различаются морфологически и по питанию. Стоит отметить, что представители пучков, обнаруженных в верхнем течении р. Уругвай (Burgess et al., 2013, 2018b; Piálek et al., 2012, 2019a,b) проявляют значительное морфологическое сходство с представителями пучков из среднего течения р. Парана и её притоков (Piálek et al., 2012, 2015, 2019a). По аналогии с озёрами это означает, что ограниченный набор пищевых ниш обуславливает схожее фенотипическое разнообразие в разных местах.

Независимое и параллельное формирование сходных по составу симпатрических комплексов показано у крупных африканских усачей рода *Labeobarbus* (подсемейство Torinae). Было обнаружено четыре случая адаптивной радиации в изолированных речных бассейнах Эфиопского нагорья. Продемонстрированы морфологические и трофические различия между формами, проведены молекулярно-филогенетические реконструкции,

подтверждающие независимое происхождение фенотипических комплексов в разных локальностях (Golubtsov, 1993; Mina et al., 1998; Dimmick et al., 2001; Голубцов, 2010; Levin et al., 2013, 2019, 2020). Сходная изменчивость в строении рта форм из разных бассейнов позволяет предполагать, что сходная экологическая дивергенция происходила в речных популяциях усачей (род *Labeobarbus*) из других районов Африки, Передней (род *Arabibarbus*) и Юго-Восточной (роды *Neolissochilus*, *Poropuntius* и *Tor*) Азии (Roberts, 1998; Roberts, Khaironizam, 2008; Vreven et al., 2018).

Судя по тем двум группам рыб (цихловые и карповые), для которых имеется достаточная экологическая информация, число пищевых стратегий, доступных для дивергирующих форм, в речных экосистемах более ограничено, чем в озёрных. О высоком разнообразии пищевых стратегий, по крайней мере, в крупных озёрах можно судить по цихловым Великих Африканских озёр (Fryer, Iles, 1972) и усачам оз. Тана (Sibbing et al., 1998; Sibbing, Nagelkerke, 2000). В речных радиациях отмечены следующие пищевые стратегии: фитофаги (цихловые), бентофаги и всеядные (цихловые и карповые), бентофаги с гипертрофированными губами для извлечения пищевых объектов из малых полостей в твёрдом субстрате (цихловые и карповые), потребители моллюсков (цихловые), соскрёбыватели-перифитофаги (цихловые и карповые), хищники (цихловые и карповые) (Roberts, Kullander, 1994; Piálek et al., 2012; Burress et al., 2018; Levin et al., 2019, 2020; Pérez-Miranda et al., 2019). При этом хищники являются практически облигатным компонентом радирующих комплексов.

Стоит отметить, что примеры адаптивной радиации в реках чаще встречаются в группах, многократно радиировавших в озёрах (цихловые, усачи). Таким образом, логично предположить, что и у гольцов рода *Salvelinus*, многократно радиировавших в озёрах, возможно возникновение комплексов симпатрических адаптивных форм в реках.

Глава 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

2.1 Характеристика района работ

Полуостров Камчатка оформился в современных очертаниях примерно 2.5–3 млн лет назад в результате активизации вулканизма и поднятия меридиональных хребтов, до сих пор являющихся зоной активного горообразования (Uyeda et al., 2001). Долины крупнейших рек сформировались 200–450 тыс. лет назад во время Ярмутского климатического оптимума после таяния ледников среднеплейстоценового времени (Брайцева и др., 1968). Последующие оледенения конца плейстоцена мало затронули речную сеть, обеспечив возможность для сохранения разнообразия пресноводных рыб. Новейшее потепление началось в регионе около 10 тыс. лет назад (Klimaschewski et al., 2015), и с тех пор значительных изменений условий среды в масштабах полуострова не происходило.

В центральной части Камчатки между двумя крупнейшими водораздельными хребтами протекает самая большая река полуострова – Камчатка. Из-за особенностей геоморфологии, а также из-за размеров бассейна, условия существования рыб здесь крайне разнообразны. Общая протяжённость реки – 758 км, в месте впадения в Тихий океан она формирует обширный эстуарий; средний годовой расход в устье 1030 м³/с (Горин, 2012). Общий перепад высот между истоком и устьем – 1200 м. Всего в бассейне насчитывается 7707 притоков общей протяжённостью 30352 км, большинство из них короткие, не более 10 км; усреднённый коэффициент густоты речной сети – 0.54 км/км² (Васильковский, 1973). Основные притоки сверху вниз: Правая Камчатка, Кавыча, Андриановка, Кирганик, Вахвина Левая, Большая Кимитина, Китильгина, Щапина, Толбачик, Козыревка, Еловка, Большая Хапица, Радуга. В бассейне р. Камчатка находится 105 озёр общей площадью 1038 км² (Бугаев и др., 2007).

В верхнем течении основная река и притоки имеют горные русла, питание – преимущественно снеговое. После слияния рек Правая Камчатка и Озерная Камчатка русло р. Камчатка постепенно приобретает равнинный

характер, а в среднем и нижнем течении оно начинает сильно меандрировать и разбивается на множество протоков (Бугаев и др., 2007). Питание основного русла смешанное; половодье с поднятием уровня на 3–5 м происходит в конце июня – начале июля (Горин, 2012). Количество взвешенных частиц в низовьях р. Камчатка колеблется от 50 г/м³ до 170 г/м³ в зависимости от сезона (Куксина, Чалов, 2012). Ледяной покров на основном русле появляется в конце октября – начале ноября, сохраняется 150–170 дней. В притоках выше второго порядка зимой регулярно происходят шутоходы (собственные наблюдения), крупные притоки замерзают только в местах с низкой скоростью течения. Ледоход на основном русле короткий – 5–7 дней, в конце апреля – начале мая (Бонк, 2015).

Бассейн р. Камчатка находится в двух климатических зонах. Верхняя часть бассейна (до впадения р. Еловка) характеризуется континентальным климатом. Зима холодная, длится пять месяцев, наименьшая температура в феврале достигает -57 °С, средняя -20 °С. Лето теплое, средняя температура в июле около +15 °С, максимальная – до +37 °С. Общегоодовое количество осадков – 500 мм, основная часть выпадает в летние месяцы (Кацыка, 1966). В нижней части бассейна (ниже р. Еловка и до устья основной реки) климат морской, влажный. Зима длится шесть месяцев (с ноября по апрель), самый холодный месяц – январь, средняя температура достигает -16 °С (минимальная -42 °С). Общегоодовое количество осадков от 1200 мм, причём большая часть выпадает зимой. Средняя температура в июле +12 °С, максимальная – +30 °С (Базаркина, 2018).

Растительность долины в верхней и нижней части также различается (Нешатаева, 2011). Верховья бассейна покрыты преимущественно белоберезовыми (*Betula platyphylla*) лесами и разнотравными лугами. В среднем течении от р. Малая Кимитина до р. Еловка произрастает уникальный реликтовый елово-лиственничный лес (*Picea ajanensis* и *Larix cajanderi*), сохранившийся с плейстоценового времени (Dirksen et al., 2013; Klimaschewski et al., 2015). Выше зоны хвойного леса по речным долинам

тянутся леса из тополя (*Populus suaveolens*), чозении (*Chosenia arbutifolia*) и ив (*Salix udensis*, *S. schwerinii*). В нижней части бассейна преобладают заросли ольхового (*Alnus kamtshatica*) и кедрового (*Pinus pumila*) стлаников.

В последние годы было подтверждено ранее высказанное предположение (Куренков, 2005; Бугаев и др., 2007) о том, что в конце плейстоцена бассейн разделяло запрудное озеро у подножья вулкана Шивелуч. Его водосборный бассейн в настоящее время является верхним течением бассейна р. Камчатка. Устье реки, дренировавшей это озеро, находилось на 200 км севернее относительно нынешнего устья р. Камчатка. Часть бассейна, которая сейчас является нижним течением, представляла собой отдельную озёрно-речную систему (Ponomareva et al., 2021).

Общее разнообразие пресноводных рыб в бассейне р. Камчатка довольно низкое из-за значительной изоляции от речной сети материка. Основу фауны по разнообразию, численности и биомассе составляют представители отряда Salmoniformes, большинство – это тихоокеанские лососи рода *Oncorhynchus* (7 видов), также важную роль играют гольцы рода *Salvelinus* (3 видовых комплекса). К числу аборигенных видов относятся камчатский хариус *Thymallus mertensii*, трёхиглая колюшка *Gasterosteus aculeatus*, девятииглая колюшка *Pungitius pungitius*. В нижнем течении воспроизводится малоротая корюшка *Hipomesus olidus*. В середине XX века были интродуцированы серебряный карась *Carassius auratus*, обыкновенный сазан *Cyprinus carpio* и сибирский усатый голец *Barbatula toni*, которые на данный момент представлены самовоспроизводящимися популяциями (Бугаев и др., 2007).

2.2 Отлов и классификация гольцов

Сбор полевого материала проводился в течение пяти лет, начиная с 2015 по 2019 гг. В верхнем течении рыб отлавливали преимущественно спиннингами и поплавковыми снастями. В нижнем течении использовали сплавные сети (ячей 50 мм, длина 100 м). В оз. Азабачье были использованы ставные сети с переменным шагом ячеей (от 10 до 50 мм). В верховьях притоков отлов

проводили с помощью сачков и рамных сеток. Работы проводились как зимой, так и в летне-осенний период (весной во время половодья обловы не проводили). Всего обловлено 14 притоков р. Камчатка, её основное русло, оз. Азабачье и Азабачинская протока (Рис. 1). В реках Бол. Кимитина и Левая был проведён сплав в августе 2017 и 2019 гг., соответственно. Во время сплава примерно через каждые 2 км производились обловы русла спиннингом в течение получаса. В 2017 г. было пройдено сплавом примерно 600 км по основному руслу р. Камчатка (точный подсчёт затруднён большим количеством меандров и проток). В ходе этого сплава ставными сетями были обловлены устья притоков первого порядка, а также на всём протяжении проводились обловы основного русла с помощью спиннинга. В течение четырёх лет проводились опросы местного населения, что помогло дополнить и подтвердить данные о пространственном распределении изучаемых группировок в течение года.

Согласно разработанной схеме, свежепойманная рыба на месте идентифицировалась по ряду морфологических признаков и окраске. Из смешанных уловов гольцов удалялась кунджа, остальные рыбы разделялись на «каменного гольца», «белого гольца» и «мальму». Далее в лаборатории проводилась верификация первичной классификации при помощи молекулярно-генетических методов и кросс-валидации по совокупности признаков, описывающих форму тела (см. раздел 2.6).

«Каменный гонец» (КГ) отличался от «мальмы» (МА) наличием «щётки» зубов на основании жаберных дуг (у МА единичные мелкие зубы), «грозди» зубов на сошнике (у МА зубы в один ряд) и тёмно-бурой, вплоть до чёрной окраской головы (у МА жаберные крышки серебристые или светло-бурые). КГ также отличался пёстрой окраской и наличием ярких пятнышек на жаберной крышке и лопастях плавников (Есин, Маркевич, 2018а). Промежуточные фенотипы не были обнаружены (Рис. 2).

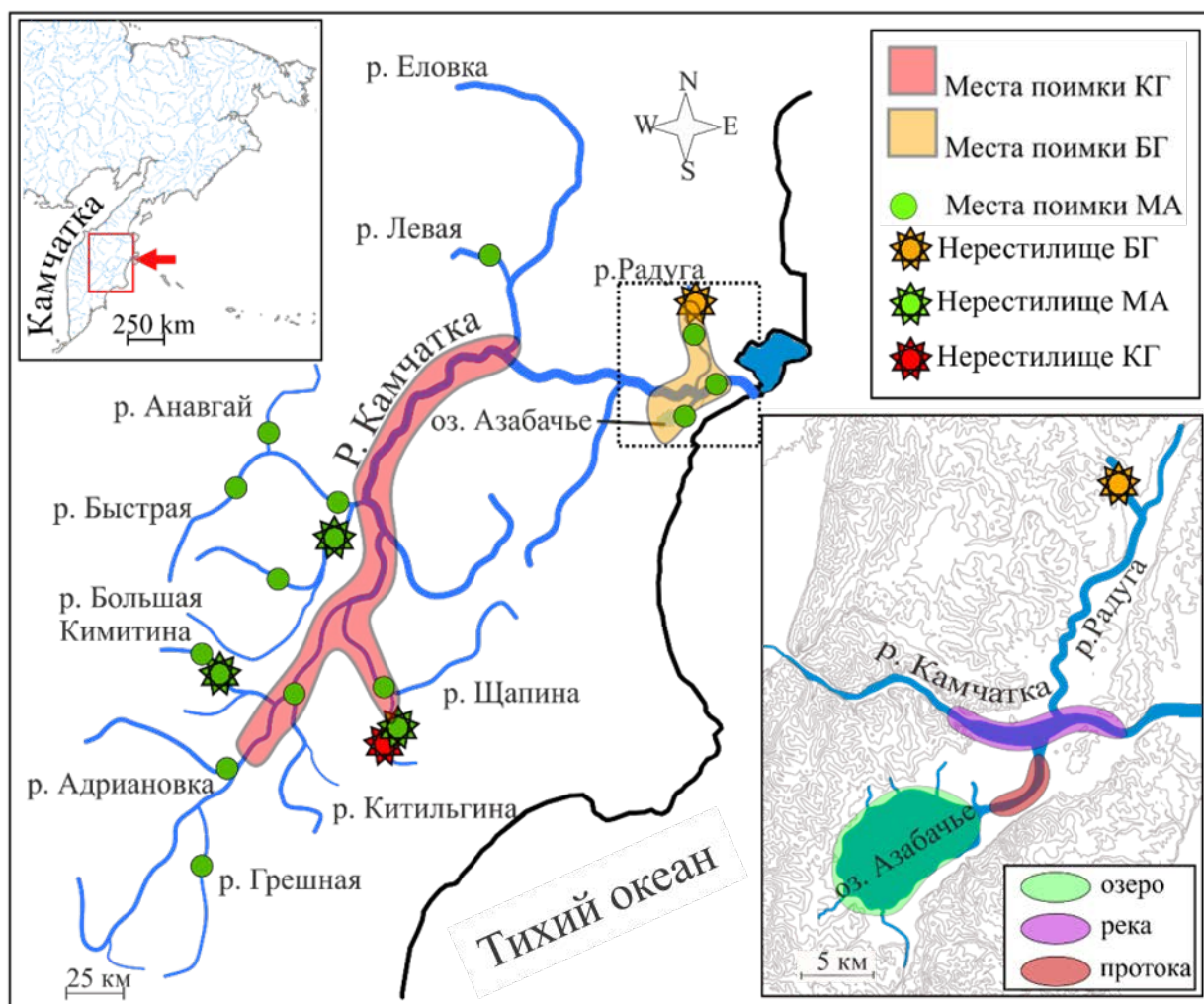


Рисунок 1. Карта бассейна р. Камчатка с указанием мест поимки каменного гольца (КГ), белого гольца (БГ) и мальмы (МА), а также их нерестилищ, обнаруженных в ходе экспедиций 2015–2019 годов. Мальма в бассейне ловилась повсеместно, за исключением наиболее верхних участков речной сети. Зелёными кружками обозначены места сбора выборок мальмы для анализа ДНК. Врезка справа внизу соответствует зоне обловов «нижняя часть бассейна». Цветами обозначены места вылова пространственных группировок белого гольца, отличавшихся по составу паразитов и интенсивности инвазии (см. раздел 3.2.3).

При идентификации «белого гольца» (БГ) использовали критерии, предложенные ранее (Глубоковский, 1977, 1995; Черешнев и др., 2002), БГ отличался от МА сильно изогнутой верхней челюстью, светлой серебристой окраской. Поскольку прочие отличительные признаки, касающиеся строения костей черепа, при выбранном подходе использовать не представлялось возможным, дополнительно применили новый признак, относящийся к особям, не несущим выраженный брачный наряд: у БГ нёбо и челюсти светлые, у МА челюсти окрашены и рот имеет тёмную пигментацию. При этом, между БГ и МА отмечались промежуточные фенотипы, в частности, по положению зубов на сошнике был выявлен полный спектр переходов (от расположенных в ряд до расположенных V-образно). В случаях, когда идентификация была затруднена (около 5% случаев), рыб вскрывали и определяли состав паразитофауны. При наличии плероцеркоидов *Diphyllbothrium* spp. в стенках желудка или полости тела особь классифицировалась как БГ. Данный паразит передаётся при питании планктоноядной рыбой, его присутствие исключительно у рыбоядных гольцов в нижнем течении бассейна было показано Бусаровой с соавторами (2018).

Поскольку в работе стояла задача выявить популяционное разнообразие БГ, для анализа собирались все пойманные особи, в т.ч. не соответствующие в точности критериям, предложенным для разделения *S. albus* и *S. malma* (Глубоковский, 1977, 1995).

По ходу сбора одновременно ловились либо КГ и МА, либо БГ и МА, БГ и КГ одновременно в уловах не встречались. Так как бассейн очень большой и находится в двух климатических зонах, верхняя и нижняя части бассейна значительно различаются по условиям обитания, что, несомненно, влияет на жизненный цикл и онтогенез рыб, обитающих в разных местах. При сравнении рыб из географически удалённых локальностей проводились лишь попарные сравнения: КГ и МА из верхней части бассейна, БГ и МА из нижней части бассейна.

Каменный голец



Мальма



Белый голец



Пестрятка



Перезимовавшая пестрятка



Созревающая рыба



Половозрелая особь

Рисунок 2. Внешний вид каменного гольца, мальмы и белого гольца на разных стадиях онтогенеза, размеры рыб не в масштабе.

2.3 Биологический анализ гольцов

После поимки рыбу взвешивали, измеряли длину до вырезки хвостового плавника (FL). Во время вскрытия регистрировали пол и стадию зрелости согласно методическим указаниям Мурзы и Христофорова (1991). Возраст оценивали по числу тёмных годовых колец на полированных до примордиальной зоны сагиттальных отолитах (Grainger, 1953; Campana, 2004). В проходящем свете с помощью цифровой камеры TourCam UCMOS10000KPA с фиксированным фокусным расстоянием получали изображения шлифованных отолитов (Рис. 3). По фотографиям в программе tpsDIG2 v.2.16 измеряли ширину годовых колец на фиксированном радиусе (Рис. 3, красная линия). Центр отолита в пределах первого кольца шириной до 0.5 мм (всегда шире следующего кольца) считали за примордиальную зону. Оценка возраста во всех выборках произведена единственным оператором (Е.В. Есиным). Учитывая высокую корреляцию между радиусом отолита и длиной тела гольцов (в среднем для выборок $R = 0.96$), полученные данные использовали для косвенного сравнения роста тела рыб. Приросты отолитов по годам сравнили между выборками с использованием критерия Манна-Уитни (далее везде U-тест) в программе Statsoft v.12. Выбор непараметрической статистики был обусловлен несоответствием распределений приростов в части выборок нормальному (использованы тесты Колмогорова-Смирнова $p > 0.05$). Для определения возраста и оценки ширины приростов было использовано 32 экз. КГ, 85 экз. МА и 108 экз. БГ.

2.4 Анализ питания гольцов

Питание изучали как прямыми, так и ретроспективными методами. Сначала у пойманных в июле – начале августа взрослых рыб (сезон активного нагула) вскрывали желудки и определяли проглоченные пищевые объекты. Учитывали встречаемость пищевых объектов в желудках (% от общего числа особей с непустыми желудками). Пищевые объекты были подразделены на следующие пять групп: (1) лососевые рыбы (гольцы рода *Salvelinus* и молодь лососей рода *Oncorhynchus*), (2) колюшки (Gasterosteidae), (3) икра лососевых

рыб, (4) бентос (личинки амфибиотических насекомых – двукрылых *Diptera*, веснянок *Plecoptera*, подёнок *Ephemeroptera* и ручейников *Trichoptera*) и (5) имаго воздушных и наземных насекомых. Содержимое пищевого комка было оценено для 112 особей КГ, 150 особей МА, 108 особей БГ.

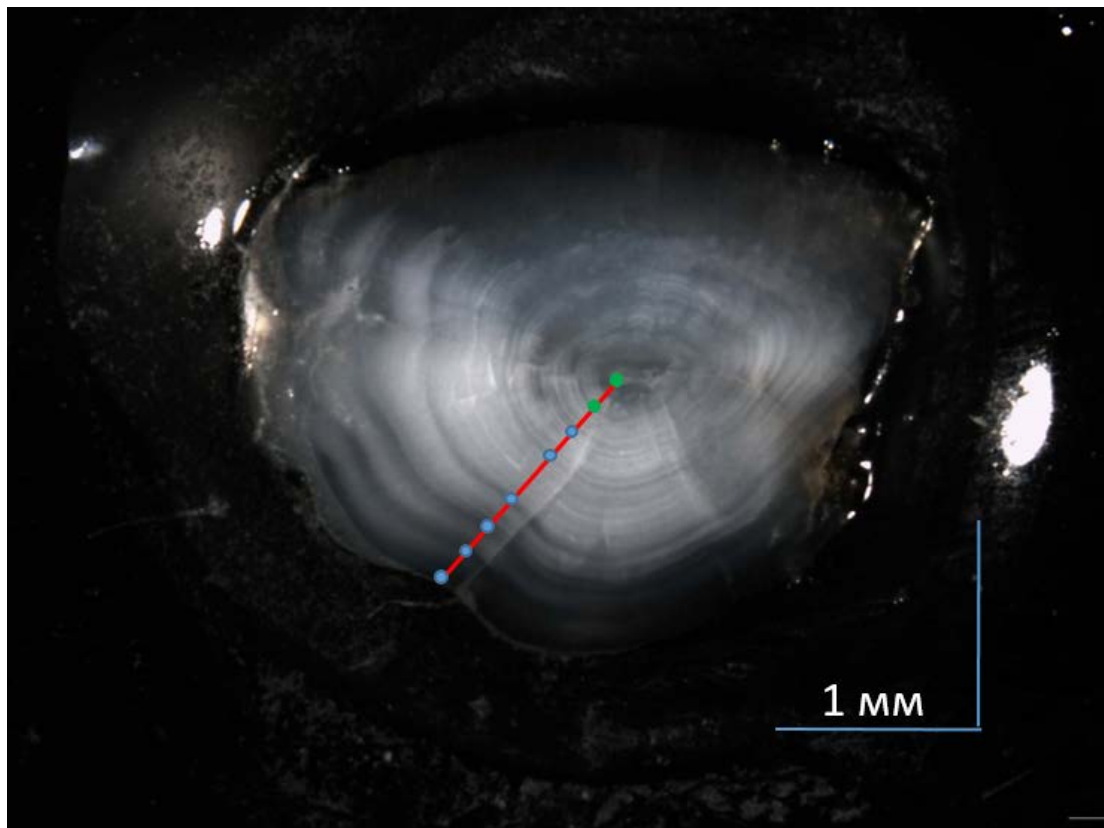


Рисунок 3. Пример определения возраста у особи 7+ по сагиттальному отолиту. Синими точкам отмечены годовые приросты, зелёными – прирост первого года.

Для уточнения пищевой ниши у всех особей (включая рыб с пустыми желудками) также была проведена оценка состава паразитофауны, а у некоторых (Табл. 1) – соотношения стабильных изотопов азота в мышечной ткани. Для определения паразитарного состава был использован метод неполного паразитологического вскрытия (Быховская-Павловская, 1985). Учитывали только те виды паразитов, чьими промежуточными хозяевами являются пищевые объекты гольцов (Буторина, 2008). Заражённость такими паразитами маркирует определённый тип питания / местообитания, в частности, питание в реке, озере или море, а также питание (со дна или в

пелагиали). Определение паразитов проводилось сразу после вскрытия под бинокуляром. Нематода *Anisakis simplex* является характерным маркёром наличия морского периода в жизни жизненном цикле рыбы, она встречается у морских ракообразных (Mattiucci, Nascetti, 2006). Нематоды *Cucullanus truttae*, *Cystidicola farionis*, *Philonema oncorhynchi*, а также трематода *Crepidostomum* spp. преимущественно встречаются у рыб, ведущих озёрный образ жизни и питающихся со дна (Crawford, 1943; Marcogliese, Cone, 1991; Knudsen, Klemetsen, 1994; Sokolov, 2010). Ленточные черви *Eubothrium salvelini* и *Diphyllbothrium* spp., цестоды которых переносятся планктонными ракообразными, маркируют питание в толще воды, а также в некоторых случаях указывают на питание рыбой (Kennedy, 1978; Knudsen, Klemetsen, 1994). Для описания разнообразия паразитов вычисляли экстенсивность инвазии (количество заражённых данным паразитом особей хозяина, отнесённое к общему числу особей и выраженное в процентах). Также определяли индекс обилия паразитов (количество особей одного вида паразита, отнесённое к массе тела хозяина) (Bush et al., 1997). Значимость различий по экстенсивности инвазии оценивали в попарных сравнения с помощью χ^2 -критерия, значимость различий по индексу обилия оценивалась с помощью критерия Краскелла – Уоллеса (далее везде Н-тест), дополненным HSD-тестом Тьюки (Anderson, Cabana, 2007). Паразиты были изучены у 112 особей КГ, 177 особей МА, 108 особей БГ.

Для анализа соотношения $^{14}\text{N}/^{15}\text{N}$ в мышцах образцы ткани вырезали из-под заднего края спинного плавника свежепойманных рыб и высушивали, затем брали фрагмент массой 1 мг. Масс-спектрометрический анализ проб провели в ЦКД «Инструментальные методы в экологии» ИПЭЭ РАН. Изотопный состав азота представили в тысячных долях отклонения (‰) от стандарта (атмосферный азот). Соотношение стабильных изотопов в разных группах гольцов сравнили при помощи апостериорной ANOVA-статистики, HSD-теста Тьюки (Anderson, Cabana, 2007), после того как была отвергнута гипотеза о единстве всех сравниваемых групп (Н-тест $p < 0,05$). Всего в

анализе были использованы образцы от 20 особей КГ, 20 особей БГ и 40 особей МА (20 из верхней части бассейна, 20 из нижней).

2.5 Молекулярно-генетические исследования гольцов

Из всех проб фиксированных плавников была выделена и очищена двухцепочечная ДНК. Для выделения использовали наборы MACHEREY-NAGEL GmbH & Co KG Nucleospin® tissue. Проверку качества выделенной ДНК проводили электрофорезом в 1.0–1.2% агарозном геле, краситель – бромистый этидий.

2.5.1 Изменчивость последовательностей митохондриальной ДНК

Д-петля митохондриальной ДНК (мтДНК) представляет собой некодирующий участок молекулы, регулирующий интенсивность её транскрипции. Данный фрагмент обычно применяется при решении проблем идентификации и восстановления филогенетической истории на уровне видов и групп популяций (Шедько и др., 2013; Олейник и др., 2019б). Гаплотипическое разнообразие мтДНК мальмоидных гольцов бассейна р. Камчатка использовано для решения двух задач: во-первых, определения уровня генетической подразделённости мальмы (МА) из верхней и нижней частей бассейна; во-вторых, для оценки положения эндемичных рыбоядных форм – каменного (КГ) и белого (БГ) гольцов – на филогенетическом древе вида *S. malma* и в пределах популяционной системы бассейна р. Камчатка.

Для амплификации Д-петли мтДНК были использованы праймеры Tpro2 (5' - ACC CTT AAC TCC CAA AGC-3') и HN20 (5' -GTG TTA TGC TTT AGT TAA GC-3') (Yamamoto et al., 2006). Условия амплификации были не идентичны предложенным Ямамото, и оптимум подбирался по температурному градиенту (Рис. 4).

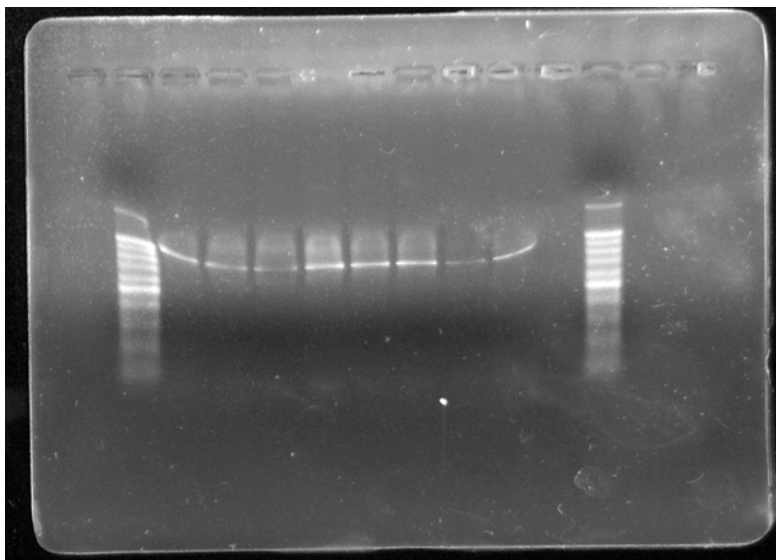


Рисунок 4. Пример подбора условий амплификации Д-петли мтДНК. В крайних лунках находится маркёр 100 п.н. Слева направо находится амплификат, полученный при разных температурах, градиент 48–58 °С, шаг изменения температуры приблизительно 1.2 °С градуса, 35 циклов ПЦР. Амплификация проводилась с праймерами Trpo2 и NH20, полимеразы Screen Mix (Евроген).

Оптимальная температура отжига для данных праймеров оказалась равной 56 °С, амплификация при такой температуре идёт с наименьшим уровнем содержания неспецифических продуктов. Состав реакционной смеси для амплификации Д-петли мтДНК был следующим: 13 мкл Milli-Q, 4 мкл готовой окрашенной смеси для ПЦР 5xScreenMix, 10 пкМ Trpo2, 10 пкМ NH20, 3 мкл исследуемой матрицы. Амплификат очищали набором Cleanup Standard (Евроген), затем с помощью флуориметра Qubit Fluorometer 1.0 измеряли концентрацию ДНК и отбирали для секвенирования количество амплификата, содержащее 15 нг ДНК. Затем амплификат высушивали, и дальнейшее секвенирование проводили в центре коллективного пользования ЦКП «Геном» ИМБ РАН. Хроматограммы обрабатывали в программе BioEdit v.7.1.9. (Hall, 2011). В связи с особенностями программной обработки полученных данных последовательности Д-петли были укорочены до длины минимальной последовательности – 480 п.н.

МА была собрана в 10 локальностях верхней части бассейна и в пяти локальностях нижней части бассейна; КГ – в ручье Путанный, в реках Китильгина, Козыревка и Еловка; БГ – в оз. Азабачье (Рис. 1). При сравнении использованы как последовательности, полученные в ходе нашей работы (по 5 особей из каждой локальности), так и последовательности, взятые из GeneBank (ниже их количество указано с плюсом в скобках). Всего было получено и проанализировано: 75 (+10) последовательностей мальмы, 20 (+3 – каменного гольца и 5 (+2) – белого гольца. Гаплотипические сети построены в программе PopArt v.1.7 (Leigh, Bryant, 2015). Для построения гаплотипических деревьев по методу максимального правдоподобия (maximum likelihood, ML) использовали программу MEGA X (Kumar et al., 2018). Оценка достоверности точек ветвления проводилась стандартным бутстреп-тестом, включавшим в себя 5000 итераций (Felsenstein, 1985). В качестве аутгруппы при построении дерева использована кунджа *S. leucotaenis* (гаплотип из базы данных GeneBank под номером KF974452).

2.5.2 Изменчивость микросателлитных локусов ядерной ДНК

Микросателлитные последовательности ядерной ДНК (микросателлиты, мст) чаще всего характеризуются селективной нейтральностью, кодоминантным наследованием и высокой скоростью спонтанного мутирования (O'Reilly et al., 1996; Kopp, Matuszewski, 2014; Shikano et al., 2015). Поэтому в данной работе различия между группами гольцов по частотам аллелей мст локусов использовали для оценки степени их генетической дифференциации и уровня текущей репродуктивной изоляции.

Аллельное разнообразие мст определяли и анализировали по отдельности для трех групп выборок:

1) в сравнении мальмы верхней и нижней частей бассейна; первая была представлена выборками из рек Левый Кирганик (29 экз.) и Анавгай (33 экз.), вторая – выборками из р. Радуга (29 экз.) и ручья Пономарский, притока оз. Азабачье (30 экз.);

2) в сравнении мальмы и каменного гольца верхней части бассейна; первая была представлена выборками из ручьёв Путанный (30 экз.) и Одинокый (30 экз.), второй – выборкой из основного русла р. Камчатка в устье р. Щапина (30 экз.);

3) в сравнении мальмы и белого гольца нижней части бассейна; обе формы были представлены выборками из оз. Азабачье (42 и 37 экз., соответственно), протоки Азабачинская (по 30 экз.) и основного русла р. Камчатка в устье р. Радуга (29 и 51 экз., соответственно).

С перечисленными выборками работали на разном оборудовании и в разное время: группа № 1 – в кабинете методов молекулярной диагностики ИПЭЭ РАН и ЦКП «Геном» ИМБ РАН в 2019 г.; группа № 2 – в лаборатории молекулярной генетики Центрального аппарата ВНИРО в 2018 г.; группа № 3 – в отделе эволюционной биохимии НИИ физико-химической биологии им. А.Н. Белозерского МГУ в 2017 г. В силу специфики технологии определения длин аллелей мст, выборки сравнивали только внутри групп проанализированных в одно время на одном оборудовании, но не между группами.

Всего проанализировали 12 микросателлитных локусов: *smm10*, *smm17*, *smm21*, *smm22*, *smm24* (Crane et al., 2004), *Ssosl456* (Slettan et al., 1997), *ogo1a*, *ssa197* (Olsen et al., 1998), *sco204*, *sco205*, *sco218* (Dehaan, Ardren, 2005) и *omy301* (Jackson et al., 1998); для группы выборок № 2 дополнительно использован локус *smm3* (Crane et al., 2004).

От 20 до 40 нг ДНК и одну единицу Taq-полимеразы (Sileks) смешивали с 1.5 пкМ праймера, модифицированного на 5'-конце флуоресцентным красителем, и 1.5 пкМ обратного праймера. Панель локусов разделили на 4 плекса: *smm22* (R6G) + *ogo1a* (TAM) [+ *smm3* (FAM)]; *ssa197* (R6G) + *sco204* (TAM) + *smm10* (FAM); *Ssosl456* (R6G) + *smm21* (TAM) + *smm24* (FAM); *sco205* (R6G) + *sco218* (TAM) + *omy301* (FAM). Реакцию амплификации проводили в соответствии с предложенными ранее условиями (Costello et al., 2003; Gomez-Uchida et al., 2008; Салменкова и др., 2009).

Продукты амплификации разделяли по технологии капиллярного электрофореза, длины аллелей определяли в программах GeneMarker v.2.1 (SoftGenetics) или GeneMapper v.5 (ThermoFisher Sci.).

Для всех локусов в каждой из групп выборок были выполнены тесты на наличие нуль-аллелей и ошибок их отсева (allele dropout errors) (Van Oosterhout et al., 2004). Использована программа MicroChecker v.2.2.3, тесты в которой показали отсутствие нуль-аллелей в группах выборок № 1 и № 3. В группе выборок № 2 нуль-аллели статистически значимо ($p < 0.05$) присутствовали сразу в нескольких локусах, частоты их встречаемости указаны в скобках: *smm17* (0.301), *ogo1a* (0.303), *smm24* (0.315), *omy301* (0.322) и *sco204* (0.345). Перечисленные локусы были удалены из дальнейшего анализа генетического разнообразия в группе № 2, т.е. было использовано восемь локусов, прошедших верификацию (включая *smm3*).

Перед основным анализом степени генетической дифференциации в каждой из групп для всех сочетаний пар аллелей оценили наличие неравновесного сцепления (linkage disequilibrium, LD). Наличие эффекта LD может привести к ошибочным выводам о репродуктивных взаимоотношениях выборок, поскольку локусы не будут иметь независимой эволюционной истории (Mohlke et al., 2001). Для поиска LD использовали возможности программы GENEPOP v. 4.7 (Rousset, 2008), позволяющей получить уровень значимости лог-правдоподобия эффекта дисбаланса по G-тесту ($H_0 \ p \leq 0.05$ означает независимое наследование). Вычисления проводили с предустановленными параметрами пермутаций цепи Маркова (MC) (по алгоритму Raymond, Rousset, 1995). Расчёты показали, что в группах № 1 и № 2 эффектов LD не проявлялось, $p < 0.010$ во всех парах. В группе № 3 тест показал $p = 0.436$ для пары локусов *smm17* – *smm24*. В результате, в группе № 3 локус *smm17* был исключен из анализа как сравнительно менее информативный (4 аллеля против 24 в *smm24*).

После описанных проверок в каждой из групп проведена оценка наиболее вероятного числа независимых генетических кластеров (K). В

качестве основного метода их определения применили расчет максимального правдоподобия величины ΔK (Evanno et al., 2005). В программе Structure v.2.3.4 запускали MC-модель для определения вероятности принадлежности каждой из особей к определенному K (задали возможность смешения выборок и скоррелированные частоты аллелей, 15 000 случайных повторностей с последующими 50 000 итерациями цепи) (Pritchard et al., 2000). Программные расчеты для K от 1 до 8 (по 6 повторностей) загрузили в on-line модуль Structure Harvester и получили оценки ΔK (Earl, VonHoldt, 2012), наибольшие значения ΔK соответствовали наиболее вероятному числу кластеров (K). Дополнительно число K для каждой из групп оценили по соотношению меж- и внутривыборочной дисперсий средствами модуля 'Многомерное шкалирование' (PCoA [оно же MDS]) по матрице генетических расстояний) в программе GenAlEx v.6.502 (Peakall, Smouse, 2012).

Уровень значимости различий между генетическими кластерами и выборками из разных локальностей оценили по F_{ST} . Для этого в программе Arlequin v.3.5.2 запустили MC-модель, используя предустановленные параметры пермутаций и поправку Бенферрони (Excoffier, Lischer, 2010). Индексы аллельного разнообразия (N_a , N_e , I) получили с помощью программы GenAlEx v.6.502; скорректированный показатель богатства аллелей (R_s) (allelic richness по Leberg, 2002), наблюдаемую и ожидаемую гетерозиготность (H_o и H_e), а также отклонения аллельных частот от равновесия Харди – Вайнберга (по χ^2 -критерию) рассчитали в программе FSTAT v.2.9.4 (Goudet, 2003).

Каждый из локусов также тестировали на отличие ожидаемого числа гетерозигот от обнаруженного. Для нейтральных генетических маркеров без LD-эффекта, каковыми являются используемые нами локусы, значимые изменения в гетерозиготности могут означать существенные демографические события в популяции, включая эффект «бутылочного горлышка» (Luikart, Cornuet, 1998; Garza, Williamson, 2001). Для определения

демографической истории использовали программу BOTTLENECK v.1.2 (Piry et al., 1999), применяя одностороннюю двухфазную модель мутирования (TRM-модель; задано 30% дисперсии пошагового алгоритма) на основе знакового рангового теста Вилкоксона.

2.6 Анализ морфологии гольцов

При анализе меристических признаков в выборках по 30 экз. каждой формы на свежепойманных особях считали число разветвленных лучей в спинном (*D*), анальном (*A*) и левом грудном плавниках (*P*); число тычинок на первой левой жаберной дуге (*sb*, при подсчёте использовали увеличительные приборы); число пилорических придатков (*pc*) и прободённых чешуй в боковой линии (*ll*) слева. Значимость межвыборочных различий оценивали с помощью U-теста (Corder, Foreman, 2014).

Анализ морфометрических особенностей рыб был проведён в соответствии с классической схемой промеров, предложенной И.Ф. Правдиным (1966). Применили методику геометрической морфометрии (Zelditch et al., 2004). Для сравнения характеристик экстерьера использовали созревающих особей $FL > 18$ см с гонадами III–IV стадии зрелости, которые определялись по методическим указаниям Мурзы и Христофорова (1991). Рыб без признаков окоченения фотографировали в ортогональной проекции с левой стороны объективом Canon EF 50mm f/1.2L USM. Фотоаппарат устанавливался на штатив и выставлялся по уровню, для минимизации неизометрических искажений рыба располагалась в центральной трети кадра. Плавники были расправлены и зафиксированы, рот закрыт, приложена мерная шкала (точность измерения ± 0.5 мм). Далее по схеме, представленной на Рис. 5а, в программе TPSdig v.2.1 (Rohlf, 2016) на каждой фотографии были расставлены 23 метки.

У старших рыб, не имевших нерестовых изменений, были извлечены хрящевые черепа (*chondrocranium*), которые после удаления мягких тканей и покровных костей были размещены по уровню и сфотографированы сверху в ортогональной проекции. Измерение хрящевых черепов проводилось по 21

метке в соответствии с предложенной ранее схемой промеров (Васильева, 1979, 1980). Схема расстановки меток приведена на Рис. 5б.

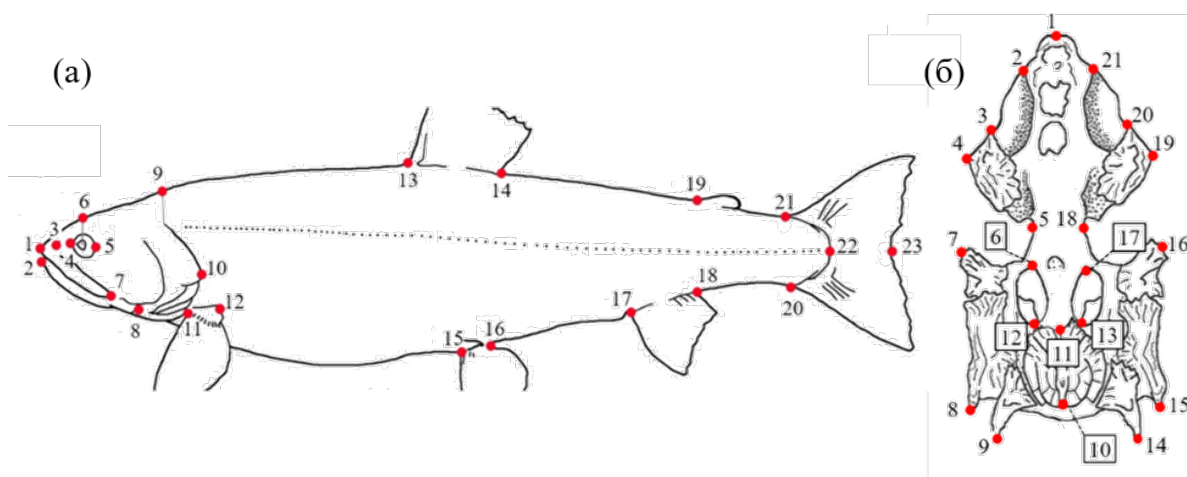


Рисунок 5. Положение меток для описания (а) формы тела и (б) хрящевых черепов рыб.

Для минимизации изометрических искажений конфигурации меток были преобразованы в прокрустово пространство в программе MorphoJ v.1.07 (Klingenberg, 2011). В прокрустовом пространстве измерения представлены в виде нормализованных на длину пропорций тела (Rohlf, Slice, 1990). Общие различия измеренной формы тела между группами были получены с помощью дисперсионного анализа прокрустовой метрики (Procrustes ANOVA) в программе MorphoJ. Количественно различия между группами выражены в прокрустовых дистанциях. Для визуализации различий использован дискриминантный вариационный анализ (CVA, по вариационным матрицам). Корреляция между распределением точек в пространстве канонических корней и длиной особей рассчитывалась методом частичных наименьших квадратов в программе MorphoJ. Чтобы оценить вклад конкретных меток в дискриминацию групп, были определены их парциальные (частные) нагрузки на канонические корни. Для визуализации различий в форме тела, головы и хрящевого черепа было проведено попарное сравнение консенсусных (усреднённых) форм, полученных в программе MorphoJ; данный метод позволяет наглядно

показать смещение меток относительно друг друга. Статистическую погрешность точности классификации особей (т.е. принадлежности к разным выборкам) определяли по методике кросс-валидации тестом «складного ножа» (jackknife) в программе Statsoft STATISTICA v.12.

При сравнении формы тела было проанализировано 54 экз. КГ ($27 \text{ см} \leq FL \leq 60 \text{ см}$), 24 мелкие МА ($18 \text{ см} \leq FL \leq 30 \text{ см}$) и 24 крупные МА ($30 \text{ см} \leq FL < 45 \text{ см}$) из верхней части бассейна р. Камчатка; по 31 экз. БГ ($20 \text{ см} \leq FL \leq 70 \text{ см}$) из основного русла р. Камчатка, Азабачьинской протоки и оз. Азабачье, а также 21 экз. МА ($24 \text{ см} \leq FL \leq 45 \text{ см}$) из основного русла р. Камчатка, 23 экз. МА ($22 \text{ см} \leq FL \leq 37 \text{ см}$) из Азабачьинской протоки и 31 экз. МА ($19 \text{ см} \leq FL \leq 39 \text{ см}$) из оз. Азабачье. При сравнении хрящевых черепов было проанализировано 32 экз. КГ, 30 экз. МА и 31 экз. БГ.

2.7 Анализ условий среды на нерестилищах гольцов

После локализации нерестилища каменного гольца (КГ) в зоне хвойного леса в среднем течении притока второго порядка (руч. Путанный) в верхней части бассейна, нерестилища белого гольца (БГ) в зоне березового леса в среднем течении притока первого порядка (р. Радуга) в нижней части бассейна и двух нерестилищ мальмы (МА) в стланиковой зоне притоков третьего порядка верхней части бассейна (руч. Одинокый и безымянный приток р. Крапивная), на них были выполнен сбор данных по абиотическим условиям.

Скорость потока над нерестовыми гнёздами (буграми) измерялась с использованием поверенной гидрометрической вертушки ИСП-1 (ООО «Гидрометеоприбор») непосредственно в период нереста 25–35 пар производителей на каждом нерестилище. Минерализация и pH воды были оценены с использованием мультитестера HI98130 (Hanna Inst.). Цветность воды определяли в лаборатории визуально по хром-кобальтовой шкале стандартов (ГОСТ Р-52769-2007). Для этого с каждого нерестилища в конце сентября собрали валовую пробу воды объемом 1.5 л и заморозили её в течение 24 часов. Эту же пробу использовали для определения химического потребления кислорода (ХПК). Измерение проводили фотометрическим

способом, при длине волны 470 нм до и после реакции с дихроматом калия (Шамрикова и др., 2012). Температуру воды в течение недели наиболее интенсивного нереста измеряли на каждом нерестилище каждые три часа с помощью мультитестера HI98130 (Hanna Inst.).

Сбор мелкодисперсных отложений (ил, размер частиц < 0.01 мм) из нерестовых бугров был проведён шесть раз в течение года. Пробы грунта просушивали до константной массы, просеивали и замораживали в течение 24 часов. Ил является природным аккумулятором и сорбентом (Foster et al., 1985), и анализ его состава может дать представление о потенциальном воздействии различных химических соединений на развивающиеся в субстрате эмбрионы голец. Один из основных источников поступления потенциально токсичных органических соединений в ил – разложение опада хвои и листвы с деревьев, растущих по берегам водотоков. Известно, что терпеноидные и флавоноидные полифенольные соединения из хвои в среднем в 7 раз токсичнее для рыб, чем продукты разложения листвы пойменных деревьев (Tremolieres, 1988). Как отмечалось, нерестилища КГ, БГ и МА оказались приуроченными к участкам с контрастными растительными ассоциациями по берегам, что должно отражаться на составе опада и специфике накопления полифенольных соединений в иле. Нерест КГ проходит в очень специфических условиях: над руслом смыкаются кроны хвойных деревьев, русло завалено валежником, на дне аккумулируется хвойный опад.

Экстракция растворимых органических соединений из ила проводилась с использованием модифицированного протокола № 2 по Янгу с соавторами (Jiang et al., 2016), разработанному для полярных летучих фенол-содержащих соединений терпеноидного (детерпенового) и флавоноидного рядов. Сначала к 5 г ила добавляли 10 мл 96% этанола с 0.1 М КОН и выдерживали на мешалке-вортексе 15 с, затем выдерживали при 60 ° С в течение одного часа. После охлаждения добавляли 7.5 мл дистиллированной воды и 7 мл гексана (Вектон). Суспензию взбалтывали в течение 1 мин, и после разделения

верхний гексановый слой переносили в новую емкость. Экстракцию оставшегося раствора повторяли еще два раза с 7 мл гексана. Спектр поглощения смеси трех экстракций анализировали на спектрофотометре 6705S (Jenway Corp.) в диапазоне от 230 до 480 ± 2 нм против гексана.

На нерестилище КГ и обоих нерестилищах МА дополнительно изучили годовой температурный режим (август 2017 – сентябрь 2018 гг.). Для этого электронные температурные самописцы Starmon mini (Star Oddi, погрешность ± 0.01 °C, поверка в калибровочном комплексе ФГБНУ «ВНИРО») были установлены в перфорированные стальные трубы, которые были забиты в нерестовые бугры. Логгеры были утоплены в грунт на уровень кладок. На каждом нерестилище устанавливалось по два самописца (в начале и конце участка). Температура регистрировалась один раз в час в течение всего периода. Данные были усреднены для пяти суток на каждом нерестилище.

2.8 Анализ устойчивости молоди мальмы и каменного гольца к токсикозу

Оплодотворенную икру каменного гольца (КГ) и мальмы (МА) получили в 2018 г. непосредственно на нерестилищах (Рис. 1) стандартным сухим методом (Кучко, 2015). Инкубацию и выращивание гольцов провели в 250-литровых аквариумах со скоростью фильтрации 90 л/ч. На всём протяжении эксперимента поддерживалась температура 3.0 ± 0.3 °C, жесткость 20 мг/л, концентрация кислорода 11 мг/л, содержание нитритов < 7 мг/м³, нитратов < 40 мг/м³, pH –7.1 (контроль качества дважды в неделю, смена трети объема воды проводилась раз в неделю). Данные показатели соответствуют гидрохимическим условиям на нерестилищах лососёвых рыб (Черняев, 2020). Молодь выдерживали в садках с одинаковой плотностью посадки по 50 экз. на 0.005 м³. С 30-го дня после вылупления свободным зародышам начали предлагать корм. После перехода на смешанное питание молодь кормили через день гранулированным кормом (Biomar) фиксированной навески.

Тиреоидные гормоны являются одним из важнейших путей регуляции метаболизма у низших позвоночных (Lema, Kitano, 2013; Campinho, 2019; Lema, 2020). Различия в образе жизни МА и КГ предполагают неодинаковую метаболическую активность, а следовательно и разное содержание тиреоидных гормонов. Для подтверждения этой гипотезы было измерено содержание трийодтиронина в теле у 30 особей МА и 30 особей КГ, выращенных в экспериментальных условиях, а также по 30 сеголеток МА и 30 сеголеток КГ, пойманных на нерестилище в руч. Путанный, подробное описание методики приведено в конце этого раздела.

Помимо метаболизма под контролем тиреоидной оси находится система ответа на стрессовые воздействия, в частности оксидативный стресс (Oommen et al., 2006). Следовательно, искусственное повышение или понижение количества тиреоидных гормонов неизбежно изменит физиологический ответ на токсическое воздействие (оксидативный стресс). Токсическое действие содержащихся в хвое терпеноидов и флавоноидов через развитие оксидативного стресса у рыб было показано ранее (Tremolieres, 1988). Молодь МА, перешедшая на смешанное питание, была разделена на три группы и далее подращивалась в чистой среде, а также в среде, вызывающей гипо- или гипертиреоз. Три экспериментальных группы (эу-, гипо- и гипертиреоидные рыбы) были сравнены по физиологическому ответу на токсическое воздействие продуктов распада хвойного опада.

Концентрации действующих веществ, обеспечивающих смещение тиреоидного статуса, были выбраны исходя из литературных данных (Tagawa et al., 1994; McMenamine et al., 2017; Bolotovskiy et al., 2018). Гипотиреоза добивались, используя раствор тиомочевина (cas 62-56-6, Solins Chem.) в концентрации 0.2 г/л. Чтобы вызвать гипертиреоз, в воде поддерживали концентрацию трийодо-L-тиронина (= T3, cas 6893-02-3, Sigma Aldrich) 1.0 нг/л; для подавления активности дейодиназ молоди добавляли йопаноевую кислоту 13 нг/л (cas 96-83-3, Sigma Aldrich). Все прочие условия содержания были аналогичны указанным выше.

Для эксперимента был подготовлен настой из смеси хвои лиственницы и ели, растущих по берегам нерестилища КГ. К одной части мягкой воды была добавлена одна часть измельчённой хвои, полученная смесь была выдержана в течение часа при температуре 60° С, затем помещена в тёмное место на 2 недели при комнатной температуре. Для определения рабочих концентраций настоя были проведены предварительные 96-часовые тесты на выживаемость *Daphnia magna*. Токсические эффекты проявлялись при концентрации настоя > 1.0% от сухой массы (смертность дафнии 5% при разбавлении до 1.0%, 30% - до 1.5%, 40% - до 2.5% и 100% - до 3.5%).

Эксперименты проводили на молоди гольцов через 200 дней после вылупления в ёмкостях объёмом 27 л с интенсивностью перемешивания воды 120 л/ч. Каждый раз в ёмкость сажали по 30 экз., все тесты повторяли по три раза, всего в экспериментах было использовано 360 особей КГ и 600 особей МА.

В первом тесте молодь КГ и МА с неизменённым тиреоидным статусом помещалась на 5 дней в разные концентрации хвойного настоя (1.0%, 1.5%, 3.0%). Во втором тесте определяли влияние тиреоидного статуса молоди на устойчивость к токсикантам. МА из растворов тиомочевина и ТЗ помещалась на 5 дней в хвойный настой концентрации 1.5%. Каждый раз оценивали смертность и физиологическое состояние в начале и в конце эксперимента. Молодь из обоих тестов сравнивали с контрольными группами, содержащимися в чистой воде.

Общее физиологическое состояние определялось по следующим параметрам: содержание глюкозы в крови, содержание фосфолипидов в мышцах, общая активность перекись-разрушающих ферментов (Есин и др., 2018). Данные параметры известны как маркёры стрессовых воздействий, в частности окислительного стресса, который вызывается прооксидантной активностью продуктов распада хвои (Tremolieres, 1988; Есин и др., 2018). Оценка уровня значимости различий между группами проводилась с

помощью критерия Краскела – Уоллиса, дополненного тестом Неменьи (Nemenyi, 1963).

Содержание глюкозы в цельной крови из каудального сосуда определяли с помощью автоматического глюкометра Contour TS (Bayer) (Harrison et al., 2011). Для измерения содержания фосфолипидов отбирали 0.08 ± 0.01 г мышечной ткани из-под спинного плавника, очищенной от остатков кожи и крови. Экстракция липидов проводилась по Фолчу с фракционированием в 1% NaCl (Folch et al., 1957). Концентрацию определяли ферментативно-колориметрическими методом по конечному продукту кинонимину (Kates, 1972) при длине волны 505 нм; использовали готовые наборы реагентов Spinreact. Концентрацию пересчитывали в% сухой массы пробы. Общую антиоксидантную активность тканей (ОАА) определяли по модифицированному протоколу Королюка и соавторов (1988). Оставшуюся часть малька без полостных органов измельчали ультразвуком и 1 мл получившейся эмульсии смешивали с 4 мл 0.01% H_2O_2 . Реакцию останавливали через 10 мин, добавляя 2 мл 2% молибдата аммония (cas 13106-76-8, Reachim). Концентрацию пероксимолбдатов определяли на спектрофотометре при длине волны 410 нм. Расчёты проводились в соответствии с коэффициентом молярной экстинкции $\varepsilon = 2220$ л/моль на кювету шириной 1 см. Общую антиоксидантную активность выражали в относительных единицах, отнесённых к литру эмульсии.

Общую концентрацию трийодтиронина (T_3), измеряли спектрофотометрическими методом с использованием наборов для иммуноферментного анализа (ELISA). Для выделения трийодтиронина был использован модифицированный протокол Шнитцлера (Schnitzler et al. 2008). Особей одинакового размера гомогенизировали в 4 мл 96% этанола, содержащего 1 ммоль пропилтиоурацила (cas 51-52-5, Merck). Смесь выдержали при комнатной температуре в течение 15 мин, затем центрифугировали (2900 g, 5 мин), супернатант был перелит в отдельную ёмкость. Осадок дважды ресуспендировали с 2 мл рабочего раствора с последующим центрифугированием и снятием супернатанта. Объединенный

супернатант высушили и смешали с 4 мл фосфатного буфера (PBS, pH = 7.4). Содержание гормона измеряли с помощью имеющегося в продаже набора (tT3 Monobind Inc.) с чувствительностью 0.04 пг/мл в соответствии с протоколом производителя. Полученные значения пересчитывали на массу образца. Статистическое сравнение групп проводили с использованием критерия Краскелла – Уоллеса (H-тест) в программе Statsoft STATISTICA v.12.

2.9 Общий объём использованного в работе материала

Общее число рыб, изученных в ходе работы, представлено в Таблице 1. Материал для экспериментального выращивания КГ и МА был собран в 2018 г. на нерестилищах в ручье Путанный (левый приток р. Щапина) (Рис. 1).

Таблица 1. Общее количество изученных особей мальмы, каменного и белого голец в различных видах анализа.

Виды анализа	Мальма	Каменный голец	Белый голец
Биологическая характеристика*	177	112	108
Определение возраста	79	32	83
Меристические признаки	30	30	30
Морфометрия тела и головы	123	54	93
Краниометрия	31	32	33
Изменчивость мтДНК**	75 (10)	20 (3)	5 (2)
Изменчивость мст локусов	121	62	93
Физиологические показатели молоди в эксперименте	600	360	0
Гормональный статус молоди	60	60	0

Примечания: * включает данные по длине и массе, стадиям зрелости, содержимому желудка, составу паразитофауны;

** в скобках указано число последовательностей из базы данных GenBank.

Глава 3. РЕЗУЛЬТАТЫ

3.1 Размеры и возраст мальмоидных гольцов бассейна р. Камчатка

В верхней части бассейна были пойманы взрослые особи (III ст. зр. и выше) и молодь каменного гольца (КГ) и мальмы (МА). Взрослые КГ имели длину 27–60 см (в среднем 42 см), массу 200–2300 г (в среднем 878 г) и возраст от 6+ до 9+. Взрослая МА имела длину 18–33 см (в среднем 24 см), массу 71–740 г (в среднем 270 г) и возраст от 4+ до 7+. По размерным показателям КГ и МА достоверно различались (U-тест $p < 0.05$). Стоит отметить, что самые младшие взрослые особи МА – карликовые самцы, которые не отмечены у КГ. Возрастной состав исследуемых выборок представлен на Рис. 6.

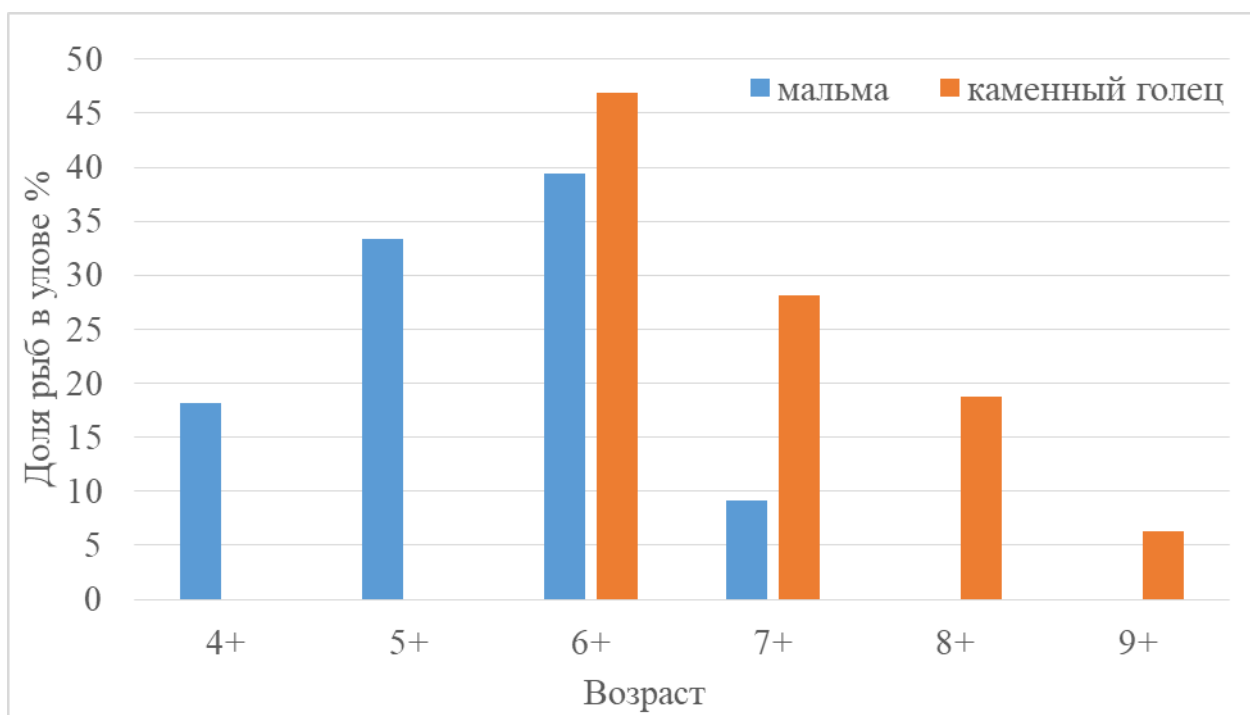


Рисунок 6. Соотношение возрастных классов в уловах взрослых рыб из верхней части бассейна р. Камчатка, данные приведены для 33 особей мальмы и 32 особей каменного гольца.

Рост отолитов КГ и МА из верхней части бассейна показан в Таблице 2. Коэффициент корреляции Пирсона (R) радиуса отолита и длины тела составил 0.931 для КГ и 0.954 для МА. Особи КГ возрастом 9+ не включены в анализ, так же, как и особи МА возрастом 7+, из-за их малочисленности. Не

учитывались также и карликовые самцы МА возрастом 4+. Размеры отолитов МА и КГ отличались на каждом году жизни, при этом на первом году отолиты КГ достоверно меньше, начиная со второго года жизни ситуация меняется на обратную.

Таблица 2. Антеростральные радиусы сагиттальных отолитов каменного гольца и мальмы верхней части бассейна р. Камчатка по годам жизни рыбы. Указаны минимум и максимум (lim), медиана (md). Сравнение проведено с помощью критерия Манна–Уитни (U-тест).

Возраст	Каменный голец		Мальма		P
	lim, мм	md, мм	lim, мм	md, мм	
0+	0.37–0.46	0.41	0.41–0.48	0.43	0.0004
1+	0.69–0.74	0.71	0.65–0.75	0.70	0.0071
2+	0.86–0.95	0.91	0.82–0.94	0.87	0.0001
3+	1.03–1.16	1.11	0.96–1.07	1.01	0.0001
4+	1.23–1.36	1.29	1.04–1.21	1.15	0.0001
5+	1.39–1.55	1.45	1.23–1.36	1.25	0.0001
6+	1.50–1.66	1.58	1.31–1.42	1.33	0.0005
7+	1.61–1.78	1.68			

В нижней части бассейна ловились взрослые особи и молодь рыб, идентифицированных нами как белый голец (БГ) и МА. Взрослый БГ (108 экз.) имел длину 25–73 см (в среднем 40 см), массу 134–3410 г (в среднем 900 г) и возраст от 5+ до 11+: Взрослые особи МА из нижнего течения имели длину 18–39 см (в среднем 22 см), массу 45–519 г (в среднем 200 г) и возраст от 3+ до 8+. По размерным показателям БГ отличался от МА с высокой достоверностью (U-тест $p < 0.001$). Стоит отметить, что самые младшие взрослые особи МА – карликовые самцы, которые не отмечены у БГ. Возрастной состав исследуемых выборок представлен на Рис. 7.

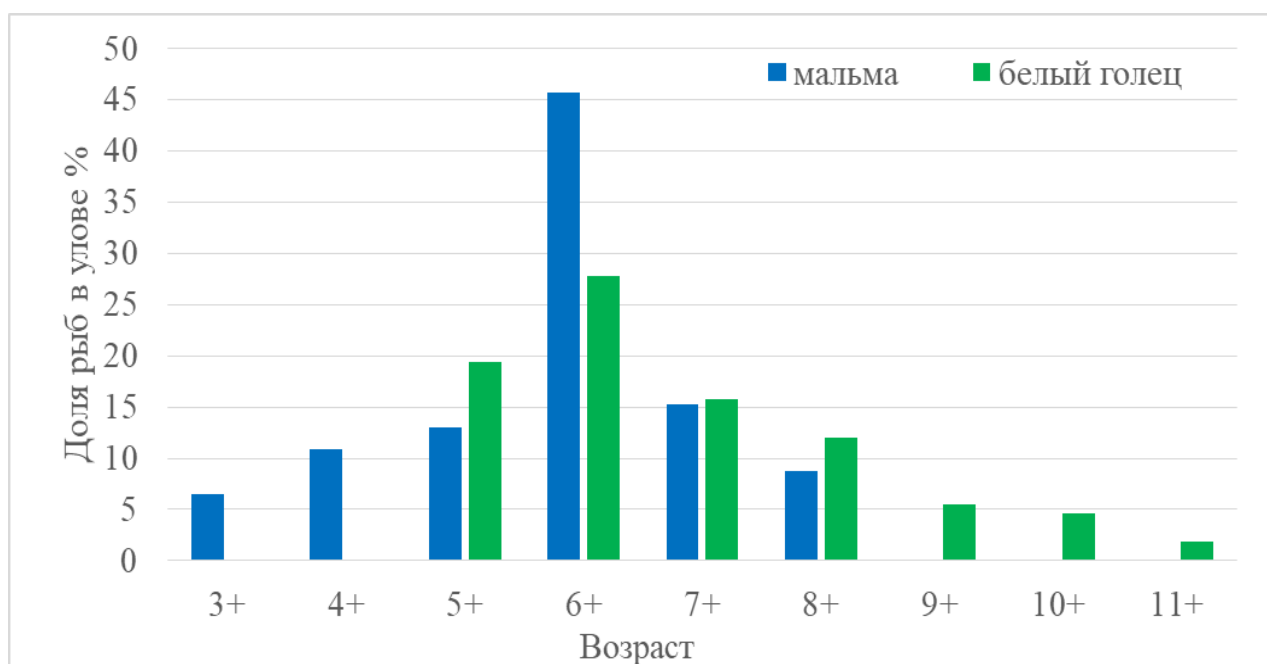


Рисунок 7. Соотношение возрастных классов в уловах взрослых рыб из нижней части бассейна р. Камчатка, данные приведены для 46 особей мальмы и 108 особей белого гольца.

Приросты отолитов БГ и МА из нижней части бассейна показаны в Таблице 3. Коэффициент корреляции Пирсона (R) отолита и длины тела составила 0.987 для БГ и 0.956 для МА. Особи БГ возрастом 9+, 10+, 11+ не включены в анализ, так же как и МА возрастом 8+, из-за их малочисленности. Не учитывались также и карликовые самцы МА возрастом 3+, 4+. У БГ на протяжении всей жизни отолиты были крупнее, чем у мальмы.

Обращает на себя внимание разный характер зависимости роста длины тела (FL) и радиуса отолитов (r) у трёх исследованных форм. Были получены следующие уравнения прямо пропорциональной зависимости: $FL = 73.2 + 0.719 r$ для КГ, $FL = 49.4 + 1.847 r$ для БГ и $FL = 21.3 + 1.538 r$ для МА (все выборки). Поэтому прямое сравнение роста форм по расчисленным длинам тела на основании измерения отолитов проводить некорректно.

Таблица 3. Антеростральные радиусы сагиттальных отолитов белого гольца гольца (95 особей) и мальмы нижней части бассейна р. Камчатка (42 особи) по годам жизни особи. Указаны минимум и максимум (lim), медиана (md). Сравнение проведено с помощью критерия Манна–Уитни (U-тест).

Возраст	Белый голец		Мальма		P
	lim, мм	md, мм	lim, мм	md, мм	
0+	0.37–0.71	0.52	0.36–0.54	0.42	0.0429
1+	0.52–0.96	0.72	0.44–0.54	0.53	0.0031
2+	0.61–1.12	0.89	0.47–1.01	0.69	0.0012
3+	0.73–1.32	1.07	0.61–1.20	0.86	0.0001
4+	0.82–1.50	1.19	0.79–1.45	1.07	0.0041
5+	0.95–1.68	1.32	0.91–1.47	1.12	0.0391
6+	1.04–1.87	1.49	1.06–1.65	1.31	0.0241
7+	1.18–1.93	1.62	1.35–1.70	1.48	0.0339
8+	1.24–1.88	1.71			

3.2 Образ жизни мальмоидных гольцов бассейна р. Камчатка

3.2.1 Содержимое желудков

Не все взрослые рыбы, пойманные в июле-августе, активно питались: доля особей с пустыми желудками составила 50% среди КГ, 40% среди БГ, 25% среди МА верхней части бассейна и 20% среди МА нижней части бассейна (включая оз. Азабачье, основное русло р. Камчатка и протоку, их соединяющую). У всех питающихся особей КГ (61 особь) в желудках оказались остатки молоди лососевых рыб с длиной тела 10–25 см, у 20% особей – также бентос. У всех питающихся особей БГ (65 особей) в желудках обнаружена колюшка длиной 5–9 см, у 15% особей – также бентос. У всех питающихся особей МА в верхней части бассейна р. Камчатка (26 особей) обнаружен бентос, у 10% особей – имаго насекомых. У всех питающихся особей МА в нижней части бассейна р. Камчатка МА (114 особей) в желудках найден бентос, у 15% особей – имаго насекомых и у 6% особей –

колюшка. У МА, БГ и КГ изредка встречалась икра лососёвых рыб (< 5% особей), однако стоит отметить, что лов рыбы не проводился на нерестилищах тихоокеанских лососей рода *Oncorhynchus* в момент нереста, и оценить реальный вклад икры лососёвых рыб в рацион гольцов по имеющимся данным невозможно.

3.2.2 Соотношение стабильных изотопов азота в мышечной ткани

По относительному содержанию тяжелого изотопа азота ^{15}N в мышцах КГ (проанализировано 20 особей, среднее 13.26‰, пределы 12.7-13.8‰) и БГ (20 особей, 13.59‰, 13.3-13.9‰) достоверно (Тьюки-тест $p < 0.001$) превосходили объединённую выборку МА (40 особей, 10.49‰, 9.2–11.5‰). Разница на 3‰ между группами животных соответствует переходу на следующий трофический уровень (Minagawa, Wada, 1984), что согласуется с хищным образом жизни КГ и БГ. Рыбоядные гольцы между собой по $\delta^{15}\text{N}$ не различались (Тьюки-тест, $p = 0.723$), так же как не различались выборки МА из верхней и нижней частей бассейна (по 20 особей в выборке, $p = 0.316$).

3.2.3 Паразитарная инвазия

Мальма (МА) из основного русла р. Камчатка верхней (34 особи) и нижней (36 особей) частей бассейна не различалась по экстенсивности инвазии встреченных паразитов (по χ^2 -критерию, уровень значимости для каждого паразита $p > 0.05$), на основании отсутствия различий данные выборки были объединены (далее по тексту «МА из основного русла р. Камчатка»). Преобладали (экстенсивность инвазии > 50%) *Anisakis simplex* и *Eubothrium salvelini*, остальные паразиты встречались реже. МА из основного русла р. Камчатка и из оз. Азабачье различалась по экстенсивности инвазии всех паразитов высоко достоверно (по χ^2 -критерию, $p < 0.01$ для каждого из паразитов) (Рис. 8). Последняя была заражена намного сильнее, у неё преобладали *Crepidostomum* spp. и *Cystidocola farionis*, а *A. simplex* и *E. salvelini* практически не встречались (Рис. 8). МА из оз. Азабачье (56 особей) и МА из протоки Азабачьинская (51 особь) по экстенсивности инвазии были

неотличимы между собой (по χ^2 -критерию, $p > 0.05$ для каждого из паразитов).

При сравнении паразитарного состава КГ (112 особей) и МА (70 особей) из основного русла р. Камчатка были обнаружены статистически значимые различия по паразитам, встреченным у обеих групп рыб (по χ^2 -критерию, $p < 0.01$), кроме *P. oncorhynchi* ($p = 0.053$). При этом стоит отметить, что, у КГ часто встречался (экстенсивность инвазии $> 50\%$) только *E. salvelini*, остальные паразиты встречались реже, а также, в отличие от МА, не были обнаружены *A. simplex* и *C. farionis* (Рис. 8).

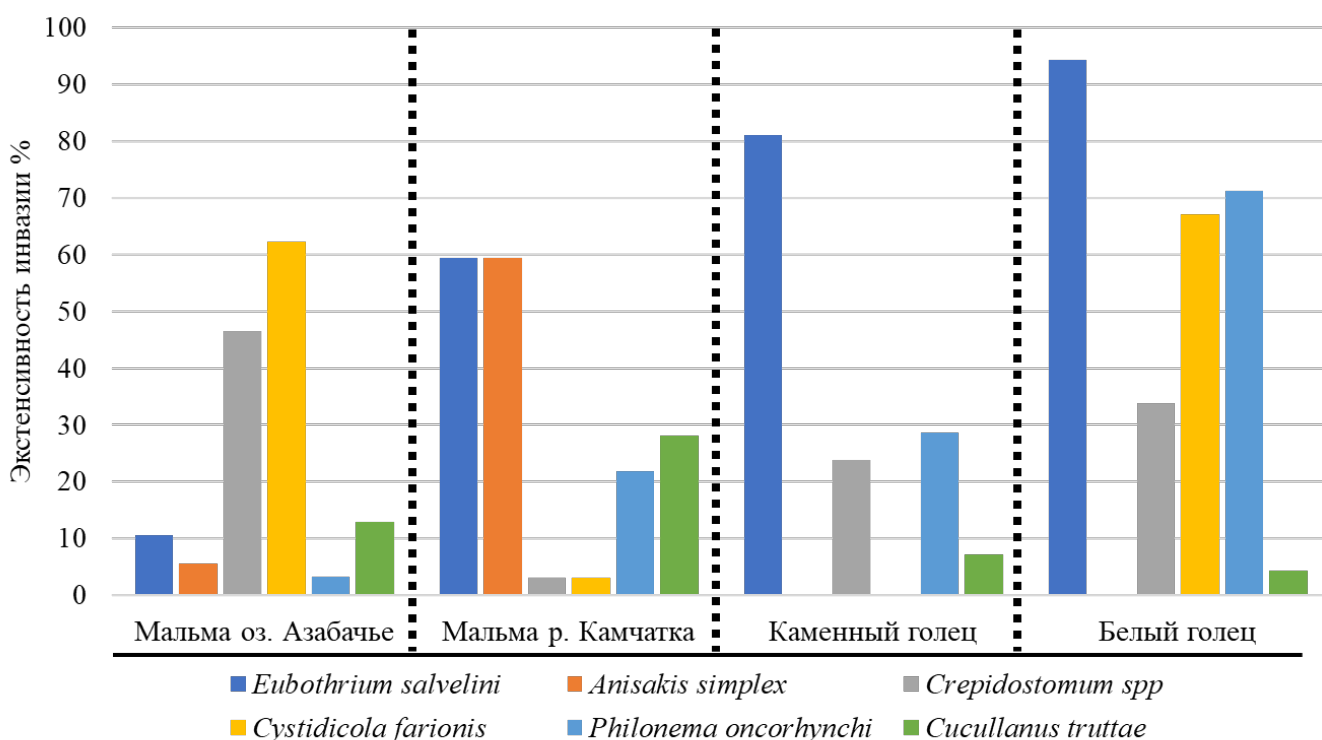


Рисунок 8. Сравнение экстенсивности инвазии для шести видов паразитов мальмы из оз. Азабачье, мальмы из р. Камчатка, каменного гольца, белого гольца. *Diphyllbothrium spp.*, встреченный только у белого гольца (экстенсивность инвазии = 75%), исключён из сравнения.

БГ в уловах был неоднороден по показателям паразитарной инвазии, выделялись три группы (Рис. 9). Первая группа обнаружена исключительно в оз. Азабачье – это относительно мелкие рыбы (медиана $FL = 263$ см, 39 экз.) с высоким паразитарным заражением (высокое значение индекса обилия).

Вторая группа – это рыбы среднего размера (медиана $FL = 436$ см, 32 экз.) со средними показателями заражённости (среднее значение индекса обилия), ловились преимущественно в протоке Азабачьинская. Третья группа отличалась малым числом паразитов (низкое значение индекса обилия) и большими размерами тела (медиана $FL = 530$ см, 27 экз.), встречалась в основном русле р. Камчатка и её крупном притоке – р. Радуга (Рис. 1). При этом по экстенсивности инвазии выделяется только третья (речная) группа (Тьюки-тест, $p < 0.05$).

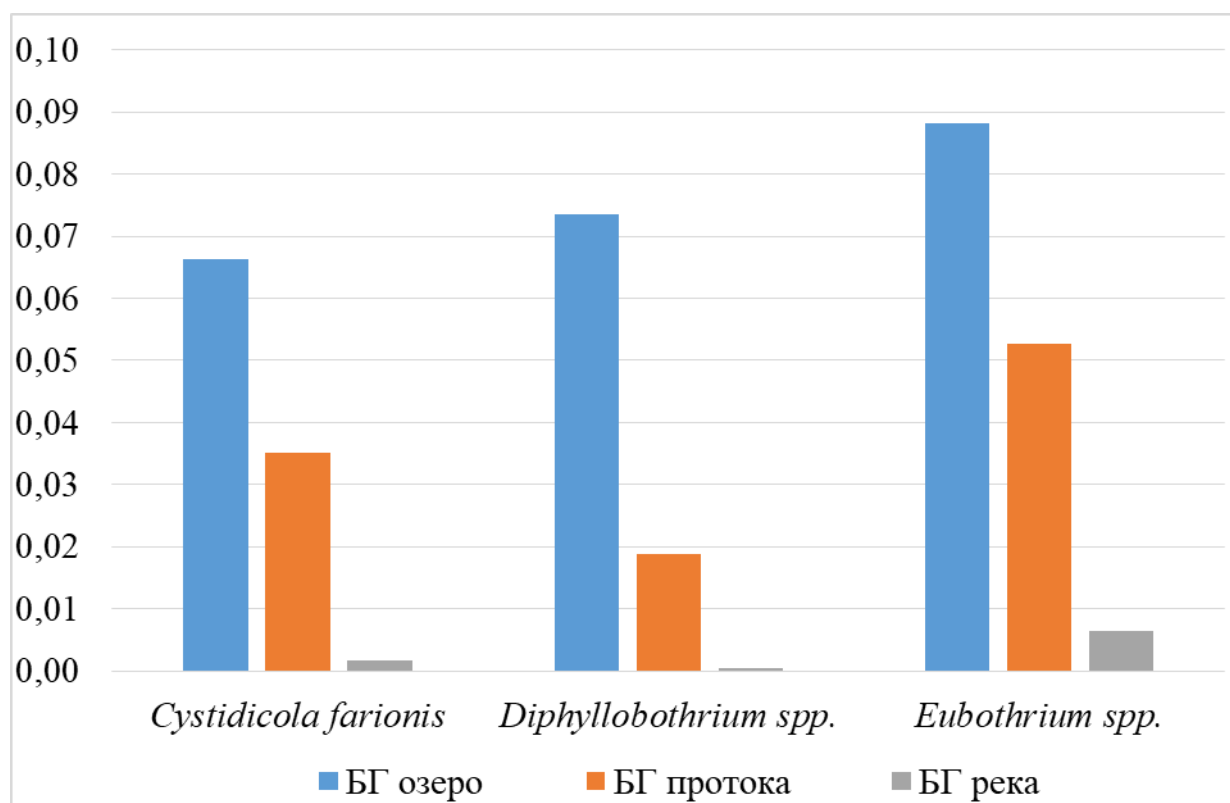


Рисунок 9. Значения индексов обилия паразитов белого гольца, встреченных у всех особей, пойманных в оз. Азабачье (озеро), протоке Азабачьинская (протока) и в основном русле р. Камчатка (река).

При сравнении БГ и МА из оз. Азабачье, а также БГ и МА из протоки Азабачьинская статистически достоверные различия по экстенсивности паразитарной инвазии получены по всем паразитам (по χ^2 -критерию, $p < 0.05$) кроме *C. farionis* и *C. trutta*, которые встречались в обеих группах с одинаковой частотой ($p = 0.14$ и $p = 0.10$, соответственно). При сравнении БГ

и МА, пойманных в основном русле р. Камчатка, наблюдались значимые различия в экстенсивности инвазии всех имеющихся паразитов, у БГ паразитов было меньше, чем у МА (по χ^2 -критерию, $p < 0.05$), при этом *A. simplex* не встречен у БГ ни в одной из локальностей.

3.2.4 Пространственное распределение

Методы, позволяющие количественно оценить сезонную динамику распределения рыб внутри речного бассейна, подразумевают круглогодичный учёт численности рыб. В рамках данного проекта не было возможности провести подобные работы. Однако совокупность собственных уловов и опросных данных даёт возможность описать общие особенности распределения голец в бассейне р. Камчатка (Рис. 1).

После ледохода (с мая по июль) взрослые и созревающие КГ занимают глубокие ямы в устьях притоков р. Камчатка и держатся там до начала нерестовой миграции, которая происходит в начале августа. Половозрелые особи КГ приходят на нерестилища в августе; пик нереста приходится на середину сентября. На месте нереста не было обнаружено ни одного карликового самца. Молодь КГ предпочитает места обитания с низкой скоростью течения и относительно большой глубиной (до 1 м), рыбы держатся поодиночке. В конце сентября в нерестовых водотоках молодь обнаружена не была, судя по всему, она мигрирует вниз по течению в более крупные водотоки. Не единично КГ встречается на участке бассейна от р. Китилигина до р. Еловка, чаще всего – в рр. Щапина, Козыревка, Белая, Еловка. Ниже устья р. Еловка КГ практически не встречается, по опросным данным известны лишь единичные поимки.

На основе результатов наших работ КГ занесён в красную книгу Камчатского края, его численность постоянно снижается по неуточнённым причинам (Есин, Маркевич, 2018б). По опросным данным постепенное снижение численности КГ началось одновременно с массовой рубкой леса в Центральной Камчатке.

БГ ловились только в нижнем течении, ниже участка, где река прорезает хребет Кумроч. В середине августа наблюдается массовое движение созревающих БГ (IV ст. зр.) вверх по течению реки. К концу августа скопления БГ наблюдаются в низовьях р. Радуга. В верхнем течении р. Радуга происходит нерест, пик приходится на третью неделю сентября. Карликовых самцов на нерестилище не обнаружено. В отличие от МА и КГ, нерест БГ происходит в середине потока, на большом течении. Молодь весь год держится в зоне нереста на потоке, укрываясь от течения за камнями.

Численность БГ довольно высокая, он часто встречается в приловах на рыбопромысловых станциях. БГ, так же как и КГ, внесён в красную книгу Камчатского края (Есин, Маркевич, 2018в).

МА ловится повсеместно в течение всего года, выделить конкретные сроки нерестовой миграции не удалось. Половозрелая МА появляется на нерестовых участках в конце сентября – начале октября. На нерестилищах МА было обнаружено множество карликовых самцов. Молодь МА занимает все возможные местообитания, концентрируясь в группы по 3-10 шт. в укрытиях на участках с высокой скоростью и глубиной до 50 см. В некоторых водотоках (р. Грешная, р. Китильгина, р. Левая) молодь МА встречалась как зимой, так и летом; из мелких водотоков молодь МА мигрирует вниз по течению вместе с началом ледовых явлений.

3.3 Филогения мальмоидных гольцов бассейна р. Камчатка по данным анализа изменчивости последовательностей митохондриальной ДНК

Определение эволюционных связей мальмоидных гольцов бассейна р. Камчатка было проведено по Д-петле мтДНК, с использованием метода максимального правдоподобия (maximum likelihood, ML). Процент повторяющихся в бутстреп тесте (5000 повторов) деревьев, показан рядом с ветвями (Рис. 10). При рассмотрении ML-дерева, все гаплотипы каменного гольца (КГ) и белого гольца (БГ) включаются в кладу мальмы (МА). Подразделённости на отдельные филогенетические ветви не наблюдается, бутстреп-поддержки не достигают высоких (> 70%) значений ни на одном

этапе ветвления (Рис. 10б). Между собой ветви гомогенные, в каждой присутствует как МА из верхней и нижней частей бассейна, так и КГ и БГ. Добавление в анализ гаплотипов МА из других локальностей по ареалу (с Камчатки и из других регионов) никак не меняет структуру и поддержку ветвления ML-дерева, такие гаплотипы попадают в разные ветки (рисунок не приведён).

Всего в бассейне р. Камчатка нами было обнаружено пять новых и два ранее известных гаплотипа МА (SM-28, SM-36), различающихся между собой на 1-2 замены (Рис. 10а). Из 75 проанализированных нами особей МА, у 36 особей обнаружен гаплотип SM-28, у 18 – SM-36, у 14 – МА-3, гаплотипы МА-4 и МА-5 встречены у двух особей каждый, гаплотипы МА-6 и МА-7 представлены единично. Примечательно, что в р. Анавгай было обнаружено четыре гаплотипа, в реках. Бол. Кимитина и Радуга - по три гаплотипа. В других местах чаще всего преобладал гаплотип SM-28 или SM-36, и иногда встречался ещё какой-то один гаплотип. База GeneBank содержит ещё четыре гаплотипа МА (SM-33, SM-41, SM-42, SM-60) из нижней части бассейна р. Камчатка (Рис. 10). В итоге, девять гаплотипов встречено в нижней части бассейна и шесть – в верхней.

У КГ обнаружено четыре гаплотипа (Рис. 10), из них два (КГ-3 и КГ-4) являются уникальным (т.е. не обнаружены ни у МА, ни у БГ). Из 20 особей КГ, 11 имели гаплотип КГ-2 (идентичен SM-28), семь имели гаплотип КГ-1 (идентичен SM-36). Гаплотипы КГ-3 и КГ-4 были встречены по одному разу, однако стоит отметить, что КГ-3 был ранее описан для КГ (Balakirev et al., 2016a; Oleinik et al., 2019), а КГ-4 - ранее не отмечен.

У пяти особей БГ обнаружено четыре гаплотипа, БГ-1 (соответствует SM-36, встретился два раза) и БГ-2 (соответствует SM-28, встретился 1 раз) эти гаплотипы также многократно описаны для БГ в литературе (Oleinik et al., 2010, 2019; Balakirev et al., 2016b). Гаплотипы БГ-3 и БГ-4 встречены впервые и являются уникальными для группы.

3.4 Генетическая дифференциация мальмоидных гольцов бассейна р. Камчатка по данным анализа изменчивости микросателлитных локусов ядерной ДНК

3.4.1 Сравнение мальмы верхней и нижней частей бассейна

В анализе использовали по две выборки мальмы (МА) из разных притоков верхней и нижней частей бассейна (группа выборок № 1 в разделе Материалы и Методы). Все анализируемые микросателлитные (мст) локусы оказались полиморфными, кроме *ssa197*, который в выборке МА из р. Левый Кирганик (МА-Лев. Кирганик) оказался мономорфен. Число аллелей составляло от двух (*оту301* в МА-Лев. Кирганик) до 35 (*sco204* в МА-Анавгай). Среднее число аллелей (N_a) в 12 анализируемых локусах – 13.58 ± 3.190 у МА-Лев. Кирганик, 14.83 ± 3.635 у МА-Анавгай, 15.33 ± 3.416 у МА-Радуга и 13.33 ± 3.232 у МА-Пономарский. Распределения частот генотипов мст локусов не имели статистически значимых отклонений от равновесия Харди-Вайнберга (χ^2 -тесты, $p > 0.05$) в каждой из четырех выборок, при объединении выборок распределения локусов *sttm21*, *sttm24*, *sco204* и *sco218* становились неравновесны ($p = 0.022$ – 0.047).

Оценка ΔK по МСМС-модели показала наиболее вероятное наличие двух генетических кластеров (Рис. 11а). Кластеры в общих чертах соответствовали выборкам из верхней (МА-Лев.Кирганик и МА-Анавгай) и нижней (МА-Радуга и МА-Пономарский) частей бассейна (Рис. 11б). Ошибка классификации, определенная на уровне 23%, не позволила достоверно разделить особей на два кластера. Уровень значимости (p) для кластеров составил 0.0515 и 0.0594 в верхней и нижней частях бассейна, соответственно.

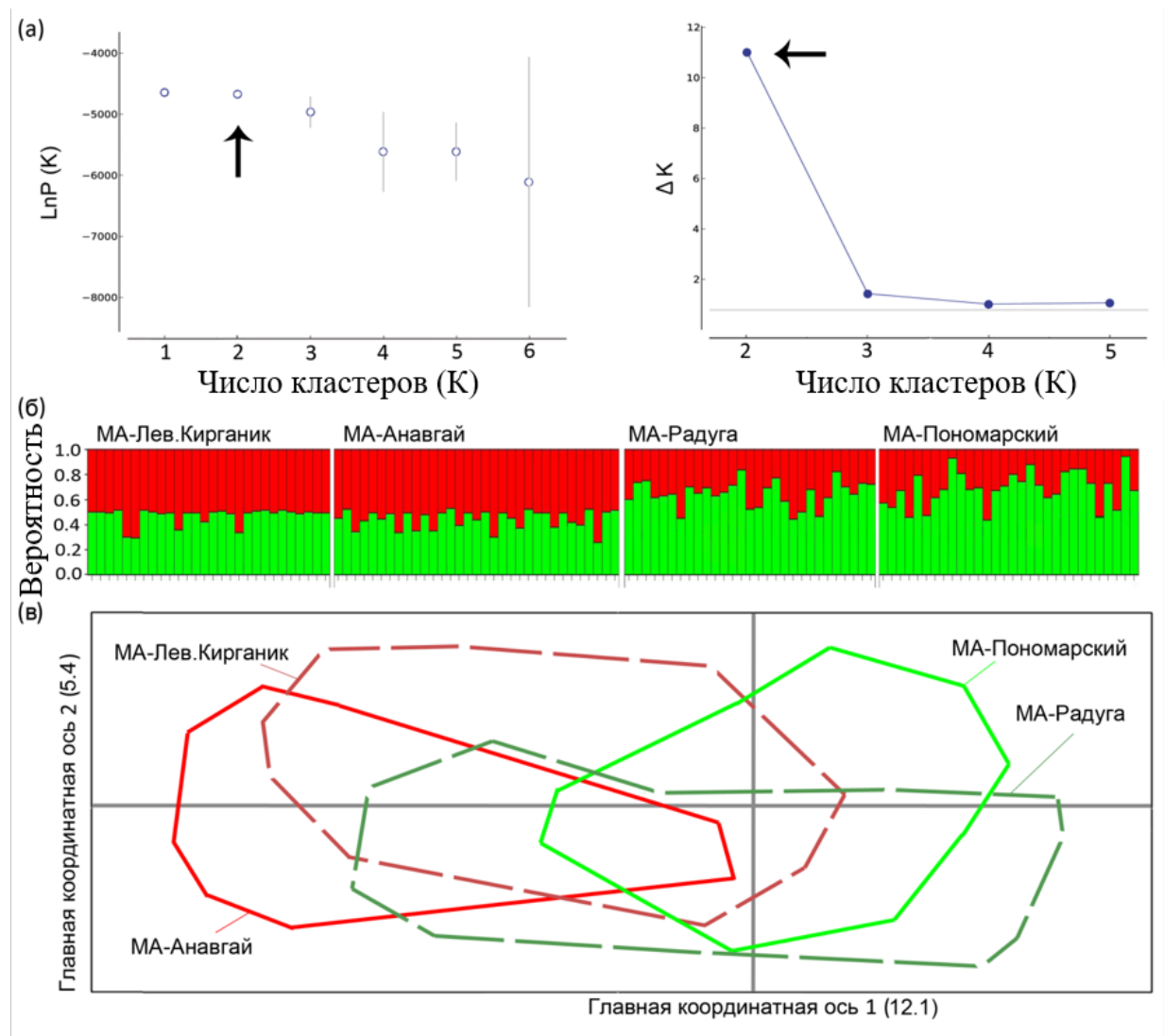


Рисунок 11. Генетические различия выборок мальмы из разных частей бассейна р. Камчатка по данным анализа полиморфизма 12 микросателлитных локусов: (а) результаты моделирования наиболее вероятного числа кластеров в Structure Harvester (стрелкой показана статистически предпочтительная оценка лог-правдоподобия числа кластеров (K), (среднее $\pm$ стандартная ошибка) и соответствующая ей ΔK); (б) гистограмма генетического смешения, построенная в Structure для $K = 2$ (каждая особь представлена вертикальной линией, разделенной на цветные сегменты в соответствии с вероятностью членства в кластере); (в) многомерное шкалирование генетического разнообразия выборок, представленных 95% доверительными областями (для координатных осей показаны значения нагрузок дискриминации).

Таблица 4. Показатели аллельного разнообразия микросателлитных локусов у мальмы в группе выборок № 1 из верхней / нижней частей бассейна р. Камчатка (* достоверные, $p < 0.05$, отклонения частот генотипов от равновесия Харди-Вайнберга).

Локус	Длина участка цепи bps	Индекс разнообразия Шеннона I	Число разных аллелей N_a	Индекс фиксации F_{is}	Наблюдаемая гетерозиготность H_o	Ожидаемая гетерозиготность H_e	Уровень значимости дефицита гетерозигот $p H_d$
<i>Smm10</i>	139-250	2.07/2.39	22/27	0.015/0.010	0.567/0.655	0.576/0.622	> 0.05/> 0.05
<i>Smm17</i>	161-292	2.92/2.94	24/23	0.044/0.006	0.793/0.831	0.834/0.836	> 0.05/> 0.05
<i>Smm21</i>	150-230	1.94/2.04	18/21	0.018/-0.013	0.689/0.759	0.702/0.749	> 0.05/> 0.05
<i>Smm22</i>	143-266	2.84/2.86	24/24	-0.019/-0.001	0.854/0.833	0.837/0.832	> 0.05/> 0.05
<i>Smm24</i>	177-362	2.93/3.04	29/30	-0.017/0.079	0.970/0.867	0.954/0.941	> 0.05/> 0.05
<i>Ssosl456</i>	176-194	1.08/1.27	5/5	-0.008/0.018	0.714/0.621	0.708/0.632	> 0.05/> 0.05
<i>Ogo1a</i>	136-192	1.31/1.17	6/5	0.193/0.042	0.321*/0.586	0.399*/0.612	0.0426/> 0.05
<i>Ssa197</i>	111-122	0.23/0.64	3/3	0.113/0.231	0.101/0.267*	0.114/0.347*	> 0.05/0.0241
<i>Sco204</i>	120-316	3.19/3.09	36/34	0.015/0.017	0.809/0.832	0.823/0.837	> 0.05/> 0.05
<i>Sco205</i>	215-259	2.06/2.25	11/12	0.002/0.015	0.801/0.808	0.803/0.821	> 0.05/> 0.05
<i>Sco218</i>	152-348	3.143/3.303	32/32	0.021/0.038	0.939/0.920	0.960/0.957	> 0.05/> 0.05
<i>Omy301</i>	58-72	0.410/0.944	3/5	-0.121/0.092	0.286/0.433	0.225/0.477	> 0.05/> 0.05

Многомерное шкалирование генетического разнообразия выборок показало результат, близкий к МСМС-классификации: области, соответствующие выборкам, перекрывались. При этом ближе всего были выборки МА-Лев.Кирганик и МА-Анавгай, в наименьшей степени перекрывались МА-Анавгай и МА-Пономарский (Рис. 11в).

Различия по частотам мст между выборками верхней и нижней частей бассейна оказались не достоверны, $F_{ST} = 0.012$ $p = 0.068$. Тем не менее, различия между выборками внутри кластеров были на порядок меньше, чем между выборками из верхней и нижней частей бассейна (Табл. 7). Генетические дистанции между выборками из верхней части были выше, чем между выборками из нижней части бассейна.

Четыре выборки МА характеризовались близкими показателями генетического разнообразия и гетерозиготности (Табл. 8). При этом максимальные значения разнообразия получены для выборок из нижней части бассейна (Табл. 4).

3.4.2 Сравнение каменного гольца и мальмы верхней части бассейна

В анализе использовали выборку каменного гольца (КГ) из основного русла р. Камчатка в устье р. Щапина и две выборки МА из разных притоков верхнего течения р. Камчатка (группа выборок № 2 в разделе Материалы и Методы). Все анализируемые локусы оказались полиморфными во всех группах, кроме *Ssosl456* в выборке КГ-Река. Число аллелей составляло от двух (*smm10* в КГ-Река) до 33 (*sco218* в МА-Путанный). Среднее число аллелей (N_a) в восьми анализируемых локусах составило 6.93 ± 1.384 у КГ-Река, 11.11 ± 2.482 у МА-Путанный и 8.75 ± 1.931 у МА-Одинокий. Распределения частот генотипов мст локусов внутри каждой группы не имели статистически значимых отклонений от равновесия Харди-Вайнберга (χ^2 -тесты, $p > 0.05$), при этом распределения во всех локусах были достоверно неравновесны ($p < 0.01$) при объединении выборок КГ и МА.

Оценка ΔK по МСМС-модели показала наиболее вероятное наличие двух кластеров (Рис. 12а). Первый кластер полностью включал выборку КГ-

Река, второй – обе выборки МА. Ошибка классификации особей была определена на уровне 7%; разделение двух выборок МА было невозможно (ошибка на уровне 25%). Уровень значимости (p) для кластеров составил 0.0055 для КГ и 0.0145 для МА. Судя по вероятностям генетического смешения на гистограмме из Structure для $K = 2$, можно предположить наличие восьми гибридов между КГ и МА из 90 проанализированных рыб (Рис. 12б).

Многомерное шкалирование подтвердило наличие двух генетических кластеров. В пространстве главных координатных корней выборка КГ-Река образовала область, слабо перекрывающуюся с областями выборок МА-Одинокий и МА-Путанный ($< 10\%$ трансгрессии, Рис. 12в).

Различия по частотам мст между КГ и МА оказались высоко достоверными ($F_{ST} = 0.064$, $p = 0.001$). Географически более удаленная выборка МА-Одинокий отличалась от выборки КГ-Река незначительно больше, чем менее удаленная выборка МА-Путанный. Выборки МА между собой достоверно не различались (Табл. 7).

Все показатели генетического разнообразия у КГ были ниже, чем у МА. Гетерозиготность (H_o) КГ снижена, средний показатель у КГ составил 0.63 против 0.69 у МА (Табл. 8). Число уникальных аллелей у КГ – 2.40 ± 1.382 , у МА – 4.12 ± 1.747 . В выборке КГ по ряду локусов наблюдался высоко достоверный ($p < 0.001$) дефицит гетерозиготности и высокие показатели фиксации аллелей. Подобных эффектов не наблюдалось в объединенной выборке МА (Табл. 5).

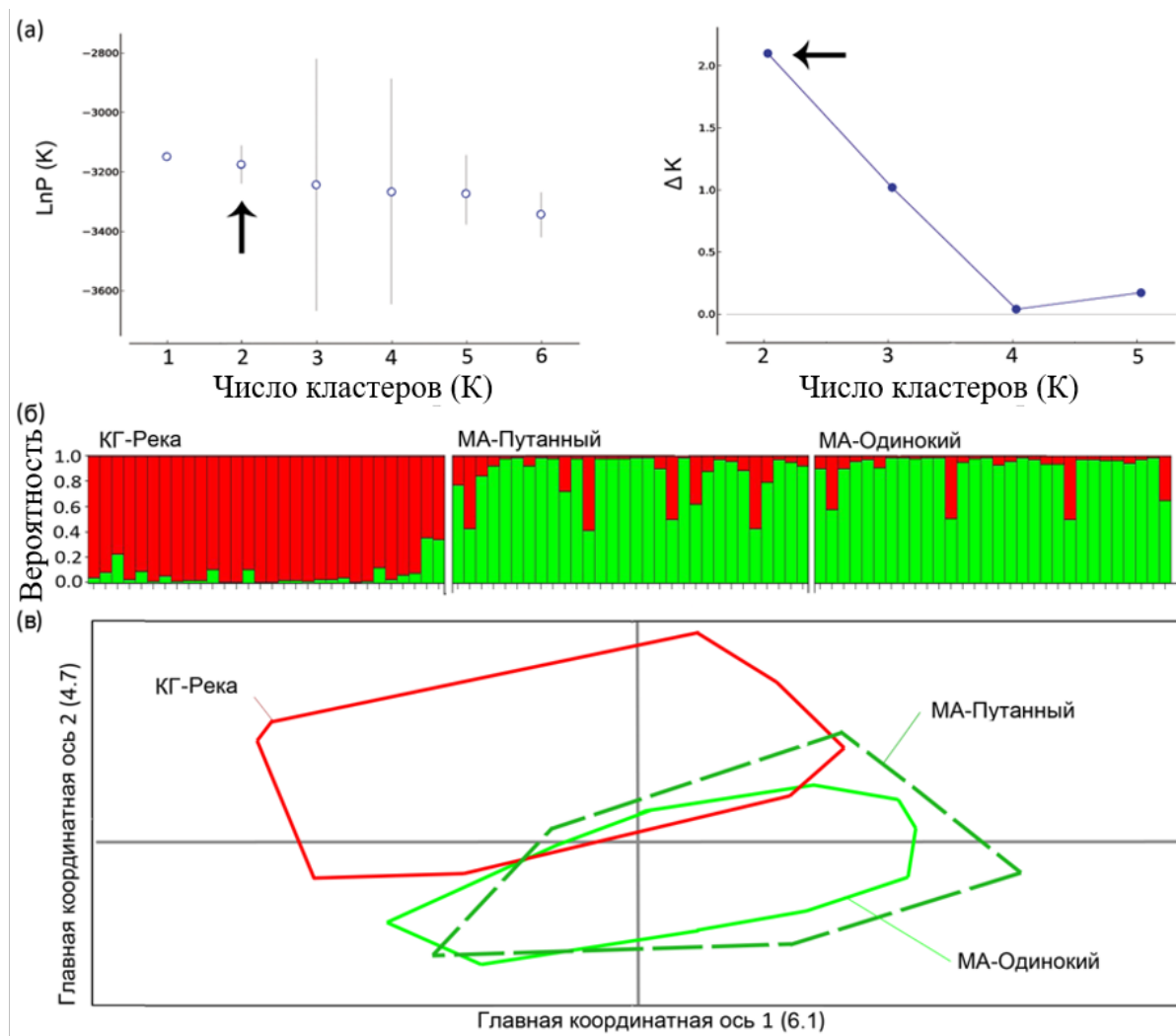


Рисунок 12. Генетические различия выборок гольцов из верхней части бассейна р. Камчатка по данным анализа полиморфизма 8 микросателлитных локусов: (а) результаты моделирования наиболее вероятного числа кластеров в Structure Harvester (стрелкой показана статистически предпочтительная оценка лог-правдоподобия числа кластеров (K) (среднее $\pm$ стандартная ошибка) и соответствующая ей ΔK); (б) гистограмма генетического смешения, построенная в Structure для $K = 2$ (каждая особь представлена вертикальной линией, разделенной на цветные сегменты в соответствии с вероятностью членства в кластере); (в) многомерное шкалирование генетического разнообразия выборок, представленных 95% доверительными областями (для координатных осей показаны значения нагрузок дискриминации).

Таблица 5. Показатели аллельного разнообразия микросателлитных локусов у каменного гольца / мальмы в группе выборок № 2 из верхней части бассейна р. Камчатка (* достоверные, $p < 0.05$, отклонения частот генотипов от равновесия Харди-Вайнберга).

Локус	Длина участка цепи bps	Индекс разнообразия Шеннона I	Число разных аллелей N_a	Индекс фиксации F_{is}	Наблюдаемая гетерозиготность H_o	Ожидаемая гетерозиготность H_e	Уровень значимости дефицита гетерозигот $p H_d$
<i>Smm3</i>	148-256	2.05/2.42	16/21	0.004/0.038	0.700/0.833	0.704/0.849	> 0.05/> 0.05
<i>Smm10</i>	109-121	0.64/1.19	2/5	0.409/0.038	0.267*/0.633	0.452*/0.658	0.0001/> 0.05
<i>Smm17</i>	161-277	2.55/3.09	17/27	0.165/0.136	0.767*/0.831	0.919*/0.963	0.0006/0.0485
<i>Smm21</i>	150-230	2.64/2.83	18/21	0.032/-0.020	0.700/0.867	0.730/0.848	> 0.05/> 0.05
<i>Smm22</i>	220-256	1.62/2.14	7/11	0.096/0.054	0.700/0.833	0.774/0.881	0.0375/> 0.005
<i>Ssosl456</i>	81-93	0.00/0.38	1/4	0.000/-0.044	0.000/0.167	0.000/0.160	> 0.05/> 0.05
<i>Otsq253</i>	139-231	2.02/2.47	12/17	0.163/-0.032	0.700*/0.933	0.836*/0.904	0.0110/> 0.05
<i>Sco205</i>	105-137	1.38/1.51	6/8	0.101/0.122	0.617/0.653	0.686/0.744	> 0.05/0.0362
<i>Sco218</i>	192-360	2.78/3.20	21/33	0.292/0.120	0.667*/0.833	0.942*/0.957	0.0001/0.0262

3.4.3 Сравнение белого гольца и мальмы нижней части бассейна

В анализе использовали три выборки белого гольца (БГ) и три выборки МА из трёх локальностей нижней части бассейна – оз. Азабачье, протока Азабачинская и основное русло р. Камчатка в устье р. Радуга. Все проанализированные локусы оказались полиморфными, число аллелей варьировало от двух (*оту301* в БГ-Река) до 30 (*sco204* в МА-Азабачье и МА-Протока). Среднее число аллелей (N_a) в одиннадцати анализируемых локусах – 15.82 ± 4.123 у БГ-Азабачье, 12.73 ± 2.985 у БГ-Протока, 12.62 ± 2.580 у БГ-Река, 14.09 ± 3.520 у МА-Азабачье, 13.73 ± 3.534 у МА-Протока и 14.45 ± 3.473 у МА-Река. Распределения частот аллелей мст локусов не имели статистически значимых отклонений от равновесия Харди-Вайнберга (χ^2 -тесты, $p > 0.05$) внутри каждой из шести выборок, но были неравновесны ($p < 0.05$) в объединенной выборке.

Оценка ΔK по МСМС-модели показала наиболее вероятное наличие двух кластеров (Рис. 13а). Альтернативные кластеры включали выборки БГ или МА, ошибка классификации была определена на уровне 12% (при моделировании генетического смешения для $K = 3$ и $K = 4$ ошибка классификации возрастала до соответственно 19 и 37%). Уровень значимости для двух альтернативных кластеров составил 0.0233 (БГ) и 0.0295 (МА) (Рис. 13б). Согласно генетическим данным, в основном русле по фенотипу были ошибочно определены 5 рыб из 51, в р. Радуга – 2 из 30, в р. Пономарская – одна из 30. Среди рыб с фенотипом БГ четыре были потенциальными гибридами с МА.

Многомерное шкалирование также подтвердило наличие двух генетических кластеров: их перекрытие по первому координатному корню составило около 30%. Выборки БГ-Река и МА-Река обеспечивали половину трансгрессии кластеров. Выборки, принадлежащие одному кластеру, перекрылись практически полностью (Рис. 13в).

Различия по частотам мст между БГ и МА оказались достоверными, $F_{ST} = 0.024$, $p = 0.0159$. Уровень различий между БГ и МА в оз. Азабачье

примерно в 1.5 раза выше, чем между БГ и МА из Протоки, и в 3 раза выше, чем между БГ и МА из основного русла р. Камчатка. Внутри кластеров наблюдалась полная генетическая однородность, $F_{ST} = 0.001-0.010$ (Табл. 7).

Генетическое разнообразие БГ оказалось лишь незначительно ниже, чем у МА. Среднее число аллелей (N_a) в кластерах: было 14.49 ± 3.110 и 15.08 ± 3.408 , соответственно. Число эффективных аллелей (N_e) / и индекс Шеннона (I) составили $8.98 / 1.89$ у БГ, $9.19 / 1.93$ у МА. Наблюдаемая гетерозиготность (H_o) БГ и МА составила $0.67 / 0.69$, она не снижена относительно ожидаемой (H_E). Число уникальных аллелей у БГ было выше

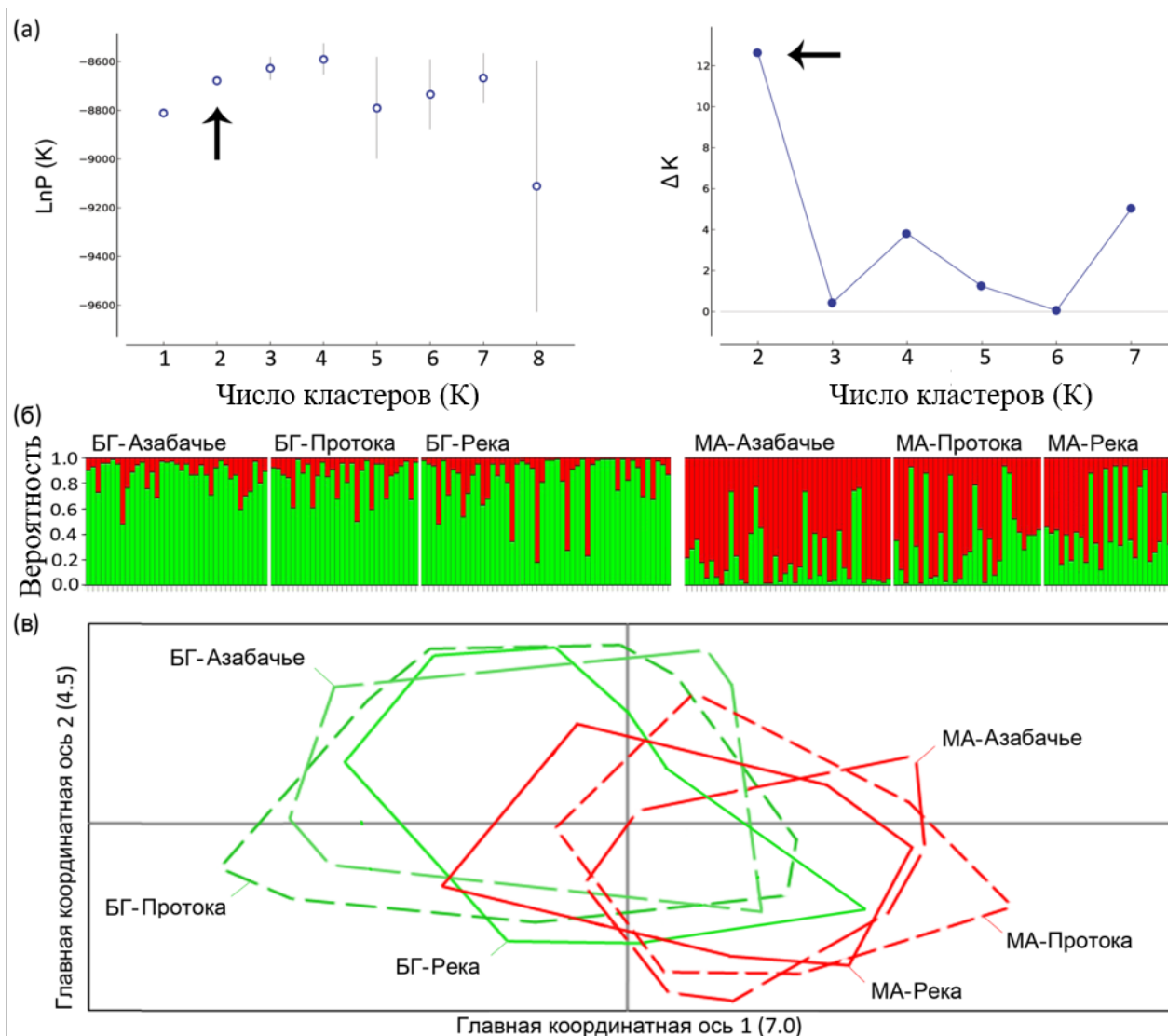


Рисунок 13. Генетические различия выборок гольцов из нижней части бассейна по данным анализа полиморфизма 11 микросателлитных локусов: (а) результаты моделирования наиболее вероятного числа кластеров в Structure Harvester (стрелкой показана статистически предпочтительная оценка лог-правдоподобия числа кластеров (K) (среднее $\pm$ стандартная ошибка) и соответствующая ей ΔK); (б) гистограмма генетического смешения, построенная в Structure для K = 2 (каждая особь представлена вертикальной линией, разделенной на цветные сегменты в соответствии с вероятностью членства в кластере); (в) многомерное шкалирование генетического разнообразия выборок, представленных 95% доверительными областями (для координатных осей показаны значения нагрузок дискриминации).

Таблица 6. Показатели аллельного разнообразия микросателлитных локусов у белого гольца / мальмы в группе выборок № 3 из нижней части бассейна р. Камчатка (* достоверные, $p < 0.05$, отклонения частот генотипов от равновесия Харди-Вайнберга).

Локус	Длина участка цепи bps	Индекс разнообразия Шеннона I	Число разных аллелей N_a	Индекс фиксации F_{is}	Наблюдаемая гетерозиготность H_o	Ожидаемая гетерозиготность H_e	Уровень значимости дефицита гетерозигот p, H_d
<i>Smm10</i>	139-250	2.73/2.80	20/22	0.075/0.048	0.738*/0.765	0.806*/0.809	0.0052/> 0.05
<i>Smm21</i>	113-144	1.12/1.56	6/ 8	0.018/0.008	0.538/0.744	0.548/0.750	> 0.05/> 0.05
<i>Smm22</i>	160-272	2.68/2.89	22/22	0.014/0.018	0.823/0.809	0.836/0.826	> 0.05/> 0.05
<i>Smm24</i>	186-330	2.95/2.95	30/34	0.027/0.075	0.796/0.882	0.818/0.954	> 0.05/> 0.05
<i>Ssosl456</i>	176-192	0.98/1.31	5/7	0.017/0.100	0.535/0.594*	0.544/0.660*	> 0.05/0.0426
<i>Ogo1a</i>	136-150	0.98/0.97	4/3	0.078/0.120	0.511/0.509*	0.554/0.580*	> 0.05/0.0421
<i>Ssa197</i>	107-170	0.55/0.59	3/4	0.117/0.140	0.317/0.350*	0.359/0.407*	0.0493/0.0409
<i>Sco204</i>	124-364	2.63/2.89	28/32	0.011/0.042	0.862/0.877	0.872/0.915	> 0.05/>0.05
<i>Sco205</i>	215-263	2.07/2.21	11/13	0.112/0.091	0.732*/0.781	0.824*/0.846	0.0341/>0.05
<i>Sco218</i>	156-368	3.06/3.37	29/38	0.008/0.072	0.822/0.784*	0.829/0.853*	> 0.05/>0.05
<i>Omy301</i>	58-78	0.17/0.25	3/4	-0.02/0.045	0.115/0.070	0.112/0.067	> 0.05/>0.05

Таблица 7. Генетическая дифференциация выборок мальмы, каменного и белого гольцов из бассейна р. Камчатка по локусам микросателлитной ДНК (мст), указаны значения F_{ST} (под диагональю) и их уровни значимости (p , над диагональю), жирным выделены достоверные значения ($p < 0.05$).

Выборки						
Группа выборков № 1, верхняя и нижняя части бассейна (проанализировано 12 мст локусов)						
	МА-Лев.Кирганик	МА-Анавгай	МА-Радуга	МА-Пономарск		
МА-Лев.Кирганик		0.487	0.090	0.059		
МА-Анавгай	0.001		0.075	0.052		
МА-Радуга	0.006	0.009		0.124		
МА-Пономарск	0.016	0.022	0.003			
Группа выборков № 2, верхняя часть бассейна (проанализировано 8 мст локусов)						
	КГ-Река	МА-Путанный	МА-Одинокий			
КГ-Река		0.003	0.001			
МА-Путанный	0.060		0.066			
МА-Одинокий	0.067	0.011				
Группа выборков № 3, нижняя часть бассейна (проанализировано 11 мст локусов)						
	БГ-Азабачье	БГ-Протока	БГ-Река	МА-Азабачье	МА-Протока	МА-Река
БГ-Азабачье		0.246	0.134	0.002	0.009	0.016
БР-Протока	0.002		0.128	0.002	0.011	0.015
БГ-Река	0.003	0.003		0.004	0.013	0.036
МА-Азабачье	0.034	0.034	0.030		0.447	0.059
МА-Протока	0.027	0.026	0.024	0.001		0.052
МА-Река	0.020	0.021	0.012	0.008	0.009	

Таблица 8. Средние индексы аллельного разнообразия для локусов микросателлитной ДНК (мст) мальмы, каменного и белого гольцов бассейна р. Камчатка.

Выборки (число особей)	Число аллелей в локусе (N_a)	Число эффект. аллелей (N_e)	Индекс Шеннона (I)	Аллельное богатство (R_s)	Гетерозиготность	
					наблюдаемая (H_o)	ожидаемая (H_e)
Группа выборки № 1, верхняя и нижняя части бассейна (проанализировано 12 мст локусов)						
МА-Лев.Кирганик (29)	13.58	9.54	1.875	12.172	0.693	0.695
МА-Анавгай (33)	14.83	8.92	1.822	12.890	0.631	0.647
МА-Радуга (29)	15.33	10.33	2.022	13.300	0.713	0.720
МА-Пономарский (30)	13.33	8.79	1.909	11.988	0.689	0.699
Группа выборки № 2, верхняя часть бассейна (проанализировано 8 мст локусов)						
КГ-Река (30)	6.93	6.24	1.693	6.882	0.628	0.653
МА-Путанный (30)	11.11	8.99	1.989	10.065	0.705	0.719
МА-Одинокий (30)	8.75	7.46	1.930	8.124	0.664	0.688
Группа выборки № 3, нижняя часть бассейна (проанализировано 11 мст локусов)						
БГ-Азабачье (37)	15.82	10.43	1.927	13.433	0.670	0.690
БГ-Протока (30)	12.73	8.38	1.836	10.820	0.649	0.688
БГ-Река (51)	12.62	8.36	1.833	10.889	0.668	0.690
МА-Азабачье (42)	14.09	8.80	1.849	12.404	0.669	0.694
МА-Протока (30)	13.73	9.29	1.915	12.080	0.683	0.705
МА-Река (29)	14.45	9.47	1.946	12.733	0.690	0.711

(3.27 ± 0.865), чем у МА (2.73 ± 0.954). Среди выборок БГ, наиболее генетически разнообразной была БГ-Азабачье, у МА – выборка из основного русла р. Камчатка (Табл. 8). Дефицит гетерозигот не выявили ни у БГ, ни у МА (Табл. 6).

3.5 Морфологические различия мальмоидных гольцов бассейна р. Камчатка

3.5.1 Сравнение формы тела каменного гольца и мальмы

Каменный голец (КГ) и мальма (МА) характеризуются сходными значениями большинства исследованных счётных признаков (Табл. 9). Единственное достоверное различие между ними (U-тест $p = 0,0001$) было обнаружено в числе прободённых чешуй боковой линии (у КГ чешуй меньше). Также следует упомянуть особое строение жаберных тычинок у КГ: короткие и крепкие тычинки несут на себе крупные боковые зубчики, которые у МА также имеются на жаберных тычинках, но характеризуются меньшим размером (Рис. 14).

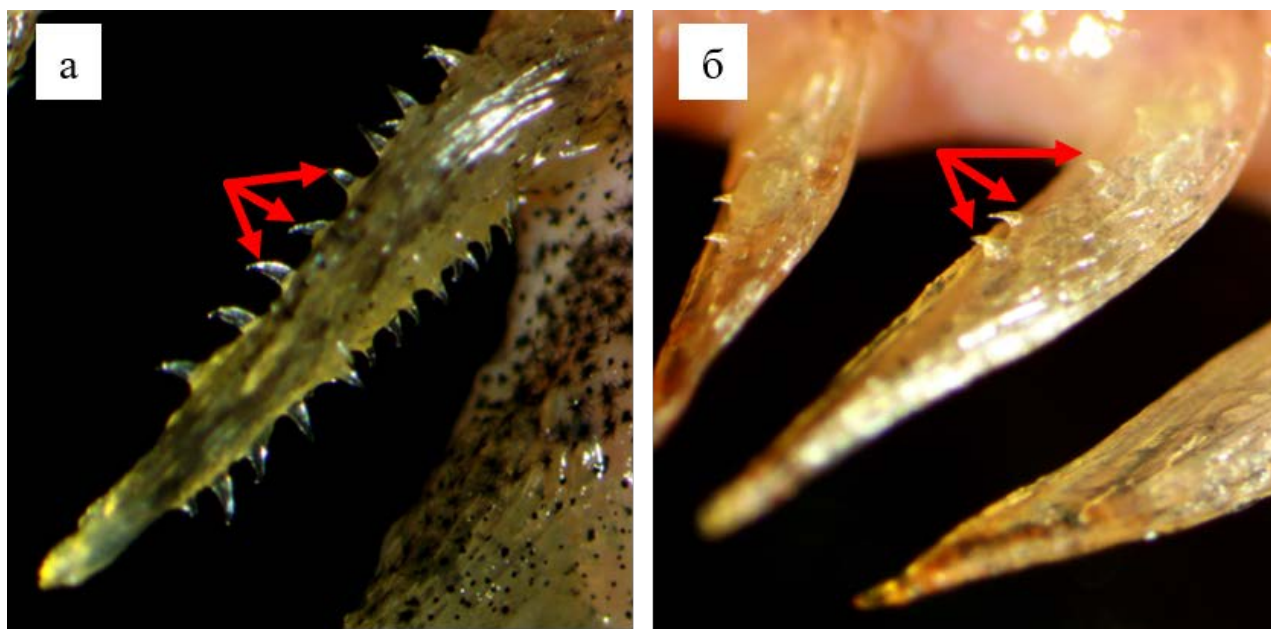


Рисунок 14. Жаберные тычинки каменного гольца (а) и мальмы (б), красными стрелками указаны боковые зубчики.

При сравнении характеристик формы тела КГ (54 экз.) с мелкой (24 экз.) и крупной (24 экз.) МА из верхней части бассейна, были получены достоверные межвыборочные различия. Общая оценка различий по Procrustes ANOVA: $F_{2,74} = 4.56$, $p < 0.0001$ (SS_{ind} / SS_{res} составили 0.011 / 0.095, соответственно). Прокрустовы дистанции КГ с мелкой и крупной МА составили 0.022 и 0.024, соответственно, а между мелкой и крупной МА - 0.012.

Таблица 9. Сравнение счётных признаков каменного гольца и мальмы из верхней части бассейна р. Камчатка (даны медиана md и пределы изменчивости lim , а также уровень значимости различий p по критерию Манна–Уитни, U-тест; данные приведены для 30 особей каменного гольца и 30 особей мальмы).

Признак	Каменный голец		Мальма		P
	md	lim	md	lim	
Число лучей в D	10	9–11	10	9–11	0.0791
Число лучей в A	8	8–10	9	8–11	0.1001
Число лучей в P	13	11–14	13	11–14	0.0670
Число sb	23	21–27	24	20–25	0.0612
Число pc	29	22–35	30	20–36	0.0522
Число чешуй в ll	132	122–134	136	124–143	0.0012

Три выборки образовали непересекающиеся области в пространстве первых двух канонических корней (Рис. 15а). По первому каноническому корню (описывает 85% общей дисперсии) разделились области, включающие КГ, с одной стороны, и обе выборки МА, с другой. Основная нагрузка пришлась на метки, отражающие длину головы и челюстей, а также положение спинного плавника (Табл. 10). По второму корню (9% дисперсии) разделились по относительной длине головы и диаметру глаза мелкая и крупная МА (у мелкой МА эти показатели выше).

Различия между МА разного размера оказались значительно менее выражены, чем различия между МА и КГ. При сравнении консенсусных форм тела КГ и МА верхней части бассейна (Рис. 15б) видно, что тело КГ относительно тела МА выше, голова длиннее, спинной плавник сдвинут к хвосту.

Координаты точек по первому каноническому корню, соответствующие всем анализируемым особям, не коррелировали с длиной тела особей ($R = 0.12$ $p = 0.119$). Кросс-валидационный тест (по методике jackknife) подтвердил точность классификации КГ в 100% случаев, крупной и мелкой МА - в 95% случаев.

Таблица 10. Нагрузки при дискриминантном вариационном анализе (CVA) в пространстве канонических корней на отдельные метки формы тела, головы и хрящевого черепа в сравнениях мальмоидных гольцов бассейна р. Камчатка (выделены нагрузки на метки, внесшие наибольший вклад в разделение групп – первые 20% от общего числа меток).

Метки №№	Попарные сравнения				Сравнение трёх групп			
	формы тела				одновременно			
	каменный гонец и мальма		белый гонец и мальма		форма головы		форма черепа	
	1-й корень	2-й корень	1-й корень	2-й корень	1-й корень	2-й корень	1-й корень	2-й корень
1	0.881	0.088	0.126	0.434	0.045	0.438	0.903	1.031
2	0.918	0.132	0.125	0.007	0.137	0.061	1.426	0.288
3	0.369	0.04	0.17	0.006	0.710	0.173	0.011	0.101
4	0.348	0.045	0.306	0.127	2.582	0.341	0.792	0.884
5	0.486	0.152	0.296	0.143	0.211	0.669	0.792	0.884
6	0.144	0.022	0.375	0.016	0.007	2.366	1.237	0.237
7	0.398	0.062	0.130	0.146	0.552	0.311	0.819	0.238

Продолжение Таблицы 10

8	0.694	0.065	0.109	0.309	0.966	0.169	0.537	0.107
9	0.355	0.022	0.179	0.121	0.103	0.008	0.890	1.262
10	0.927	0.021	0.162	0.098	0.268	0.585	0.439	0.386
11	0.299	0.07	0.135	0.073	0.042	0.126	0.100	0.393
12	0.510	0.017	0.183	0.196			3.453	0.367
13	0.187	0.185	0.039	0.202			0.017	0.114
14	0.617	0.208	0.098	0.081			3.453	0.367
15	0.175	0.058	0.191	0.405			0.017	0.114
16	0.300	0.161	0.212	0.089			0.100	0.393
17	0.302	0.061	0.155	0.192			0.439	0.386
18	0.143	0.028	0.542	0.231			0.890	1.262
19	0.104	0.029	0.212	0.047			0.537	0.107
20	0.277	0.085	0.161	0.115			0.819	0.238
21	0.291	0.047	0.133	0.037			1.237	0.237
22	0.224	0.051	0.145	0.090				
23	0.262	0.090	0.110	0.044				

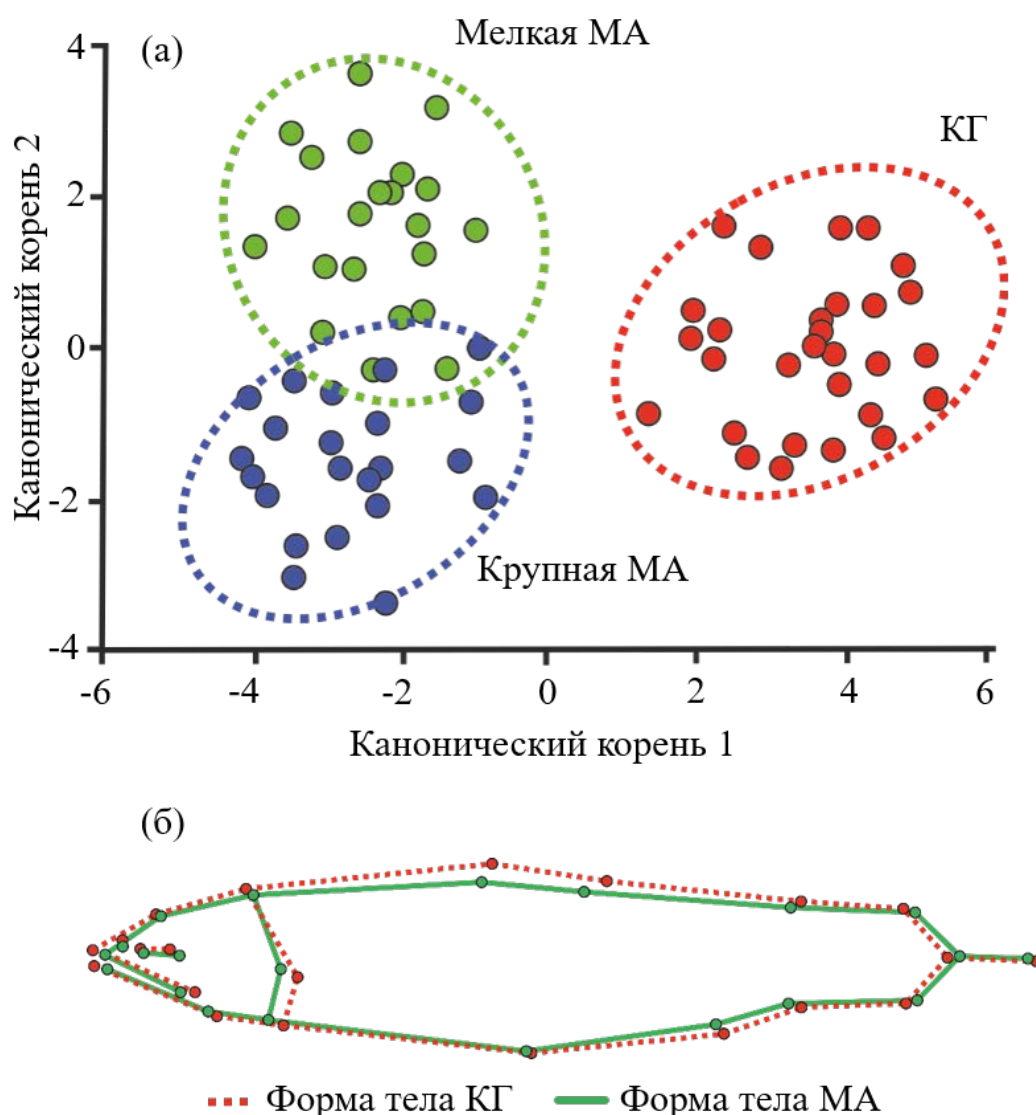


Рисунок 15. Результаты сравнения формы тела каменного гольца (КГ) и мальмы (МА) из верхней части бассейна методом канонического анализа: (а) положение выборок в пространстве главных канонических корней и (б) сравнение консенсусных форм тела каменного гольца и мальмы.

3.5.2 Сравнение формы тела белого гольца и мальмы

Судя по полученным данным, рыбы, идентифицированные как белый голец (БГ) и МА, имели сходные значения числа меристических элементов (Табл. 11). Статистически значимых различий по проанализированным признакам не обнаружено. Стоит отметить, что ранее при сравнении хищного гольца и МА из оз. Азабачье были обнаружены достоверные различия между группами по числу лучей в спинном плавнике (Савваитова, Кохменко, 1971).

Проведено сравнение характеристик формы тела 31 экз. БГ из основного русла р. Камчатка, 31 экз. из Азабачьинской протоки и 31 экз. оз. Азабачье, а также 21 экз. МА из основного русла р. Камчатка, 23 экз. МА из Азабачьинской протоки и 31 экз. МА из оз. Азабачье. В результате сравнения была показана достоверная неоднородность выборок: результаты Procrustes ANOVA для шести выборок - $F_{2,91} = 9.39$, $p < 0.0001$ (SS_{ind} / SS_{res} составили 0.043 / 0.158, соответственно). Попарные прокрустовы дистанции между выборками приведены в Таблице 12. Различия между группами выборок БГ и МА превышали внутригрупповые различия. Наибольшая прокрустова дистанция (0.0338) обнаружена между МА из оз. Азабачье (далее: озеро) и БГ из основного русла р. Камчатка (далее - река), наименьшая (0.0107) - между МА из реки и МА из протоки Азабачьинская (далее - протока).

Таблица 11. Сравнение счётных признаков белого гольца и мальмы из нижней части бассейна р. Камчатка (даны медиана md и пределы изменчивости lim , а также уровень значимости различий p по критерию Манна–Уитни, U-тест; данные приведены для 30 особей белого гольца и 30 особей мальмы).

Признак	Белый голец		Мальма		P
	md	lim	md	lim	
Число лучей в D	9	8–11	10	9–11	0.0531
Число лучей в A	9	8–10	9	8–11	0.1221
Число лучей в P	13	11–14	12	11–14	0.0570
Число sb	21	18–25	23	20–25	0.0783
Число pc	31	20–44	28	20–36	0.0522
Число чешуй в ll	136	120–157	133	125–145	0.0781

В пространстве канонических корней БГ из основного русла реки, протоки и озера отделился от выборок МА из тех же локальностей по первому каноническому корню, на который пришлось 80% совокупной

дисперсии (Рис. 16а). Судя по нагрузкам на метки (Табл. 10), основные различия между БГ и МА касались размеров и формы головы и положения плавников. Кросс-валидационный тест подтвердил правильность классификации БГ и МА на уровне 90%. Связи ординации особей с длиной тела по первому корню не наблюдалось ($R = 0.011$, $p = 0.162$).

При сравнении консенсусной формы тела БГ и МА, представленной на Рис. 16б, видно, что у БГ голова и челюсти длиннее, рот конечный, а не полунижний, относительный размер глаза меньше, а плавники сдвинуты к хвосту.

БГ из разных локальностей разделился по второму каноническому корню (15% общей дисперсии). В ряду сравнения выборки БГ река – протока – озеро высота тела уменьшалась, а относительный размер головы увеличивался, общая длина увеличивалась. При этом координаты особей по второму каноническому корню коррелировали с размером рыб, $R = 0.51$, $p < 0.001$. Соответственно, наблюдаемые различия в значительной степени имели аллометрический характер. В это же время выборки МА из реки, протоки и озера были неотличимы между собой, области выборок в пространстве канонических корней трансгрессировали более чем на 40%.

Таблица 12. Попарные прокрустовы дистанции между консенсусными формами тела белого гольца и мальмы из разных локальностей в нижней части бассейна р. Камчатка.

Выборки	МА река	БГ озеро	БГ протока	МА протока	МА озеро
БГ озеро	0.0226				
БГ протока	0.0248	0.0161			
МА протока	0.0107	0.0205	0.0264		
МА озеро	0.0186	0.0261	0.0362	0.0216	
БГ река	0.0233	0.0194	0.0181	0.0222	0.0338

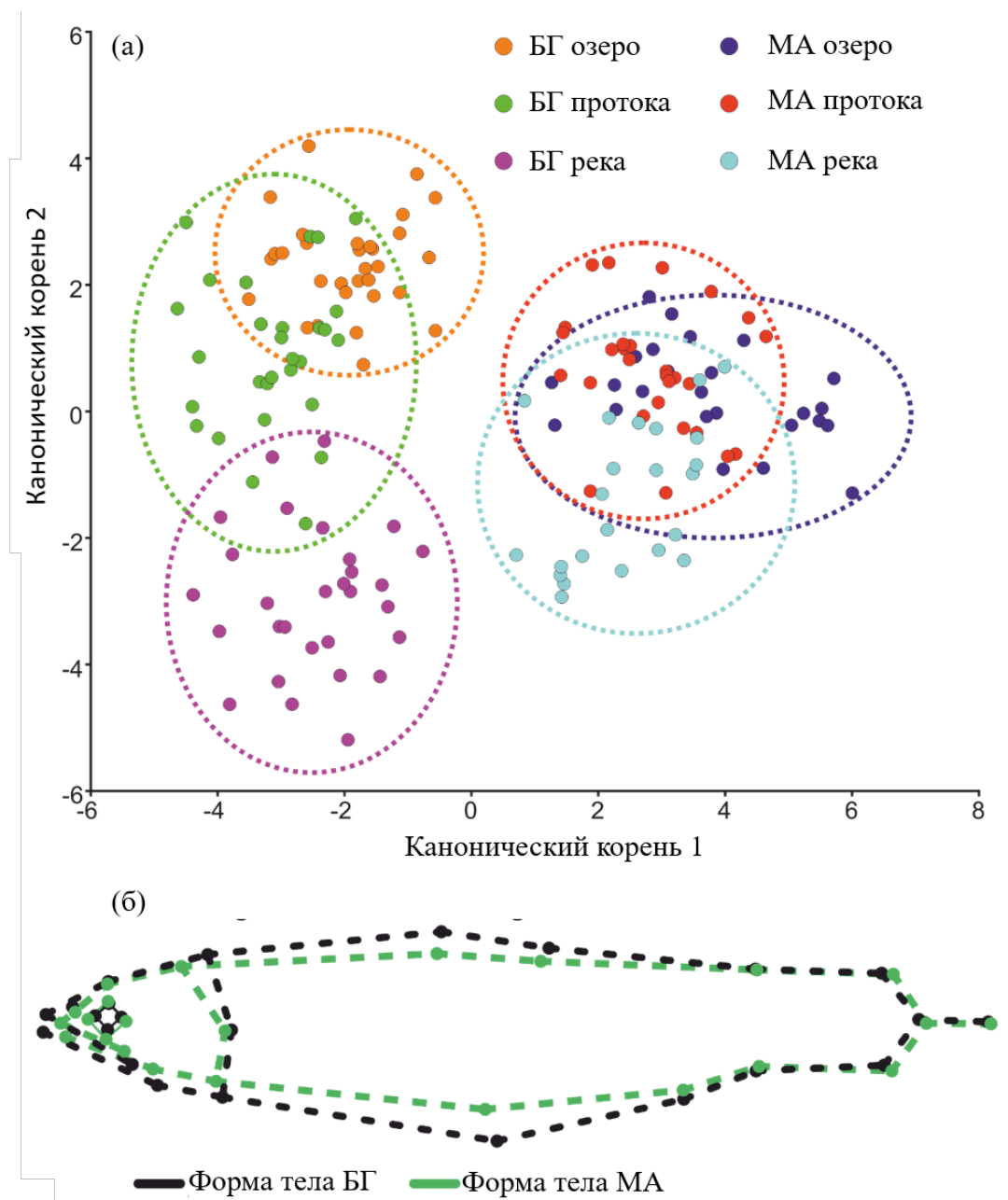


Рисунок 16. Результаты сравнения формы тела белого гольца (БГ) и мальмы (МА) из нижней части бассейна методом анализа канонических корней: (а) соотношение выборок в пространстве главных канонических корней и (б) сравнение консенсусных форм тела белого гольца и мальмы.

3.5.3 Сравнение формы головы каменного гольца, белого гольца и мальмы

Поскольку основные морфометрические различия в парах КГ – МА и БГ – МА были обнаружены по форме головы, было проведено сравнение формы головы трёх групп гольцов одновременно с использованием меток №№ 1–11. Применение дисперсионного теста показало достоверные различия между всеми тремя группами (Procrustes ANOVA $F_{3,14} = 30.25$ $p < 0.001$, SS_{ind} / SS_{res} составили 0.71 / 0.25, соответственно), результаты сравнения формы головы даны для 48 особей МА, 31 особи КГ и 30 особей БГ. Попарные прокрустовы дистанции между МА и рыбадыными формами (0.073 для пары КГ – МА и 0.084 для пары БГ – МА) оказались выше, чем между КГ и БГ (0.053). По первому каноническому корню, который описывает 91% от общей дисперсии, разделились КГ и БГ; основные нагрузки пришлись на метки, отражающие положение ноздри, диаметр глаза и высоту головы (Табл. 10). По второму каноническому корню, который описывает 9% от общей дисперсии, МА отделилась от КГ и БГ, основные нагрузки пришлись на метки, отражающие длину челюстей, высоту головы (Табл. 10). При попарном сравнении формы головы КГ и БГ отличались от МА более длинными челюстями и меньшим относительным диаметром глаза. БГ отличался от КГ увеличенной высотой головы и меньшим относительным размером челюстей (Рис. 17).

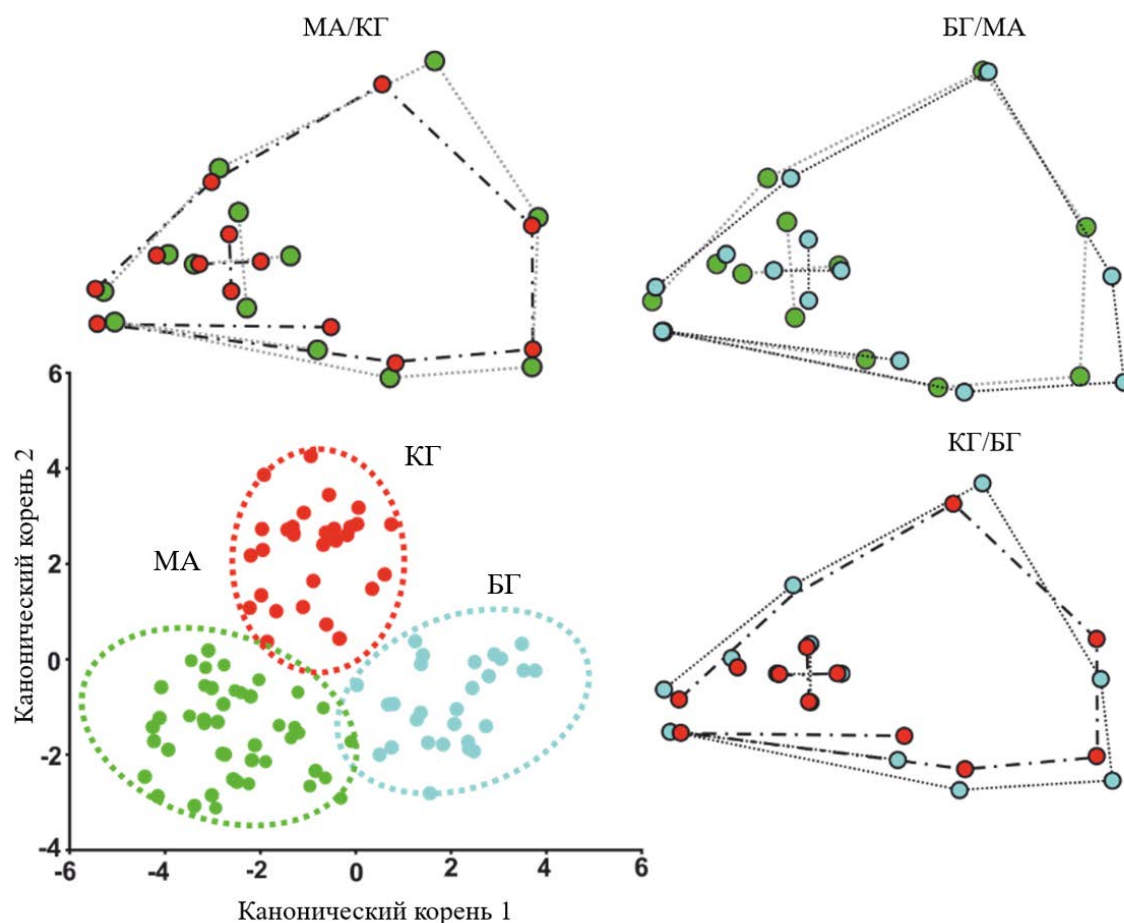


Рисунок 17. Результаты сравнения формы головы мальмы (МА, 48 экз.), каменного (КГ, 31 экз.) и белого (БГ, 30 экз.) гольцов методом канонического анализа: соотношение выборок в пространстве главных канонических корней в окружении попарных сравнений консенсусных форм головы мальмы, каменного и белого гольцов.

3.5.4 Сравнение формы хрящевого черепа каменного гольца, белого гольца и мальмы

Все три группы достоверно различались по форме хрящевого черепа (Procrustes ANOVA $F_{2,97} = 24.90$ $p < 0.001$, SS_{ind} / SS_{res} составили 0.39 / 0.10, соответственно). При сравнении групп были получены следующие прокрустовы дистанции: 0.054 для пары КГ – МА, 0.076 для пары БГ – МА и 0.043 для КГ – БГ. В пространстве канонических корней группы заняли три неперекрывающиеся области (Рис. 18). Как и в случае с формой головы, дистанция между рыбадыными формами ниже их попарных дистанций с МА.

По первому каноническому корню, который описывает 63% от общей дисперсии, разделились МА и КГ; основные нагрузки пришлись на метки, отражающие ширину межорбитального моста и размер отростков клиновидноушной кости (*sphenoticum*) и верхнеушной кости (*epioticum*) (Табл. 10). По второму каноническому корню, который описывает 37% от общей дисперсии, БГ отделился от КГ и МА; основные нагрузки пришлись на метки, отражающие длину и форму этmoidного отдела (Табл. 10). В ряду МА – КГ – БГ наблюдалось увеличение относительной длины этmoidного отдела и роострума. КГ и БГ также отличались от МА увеличенными задними отросткам верхнеушной кости. В свою очередь, КГ обособлялся от БГ за счёт увеличенной ширины черепа, и в особенности межглазничного расстояния, а также за счет гипертрофированных боковых отростков кости *sphenoticum* (у БГ отростки развиты слабее, чем у МА).

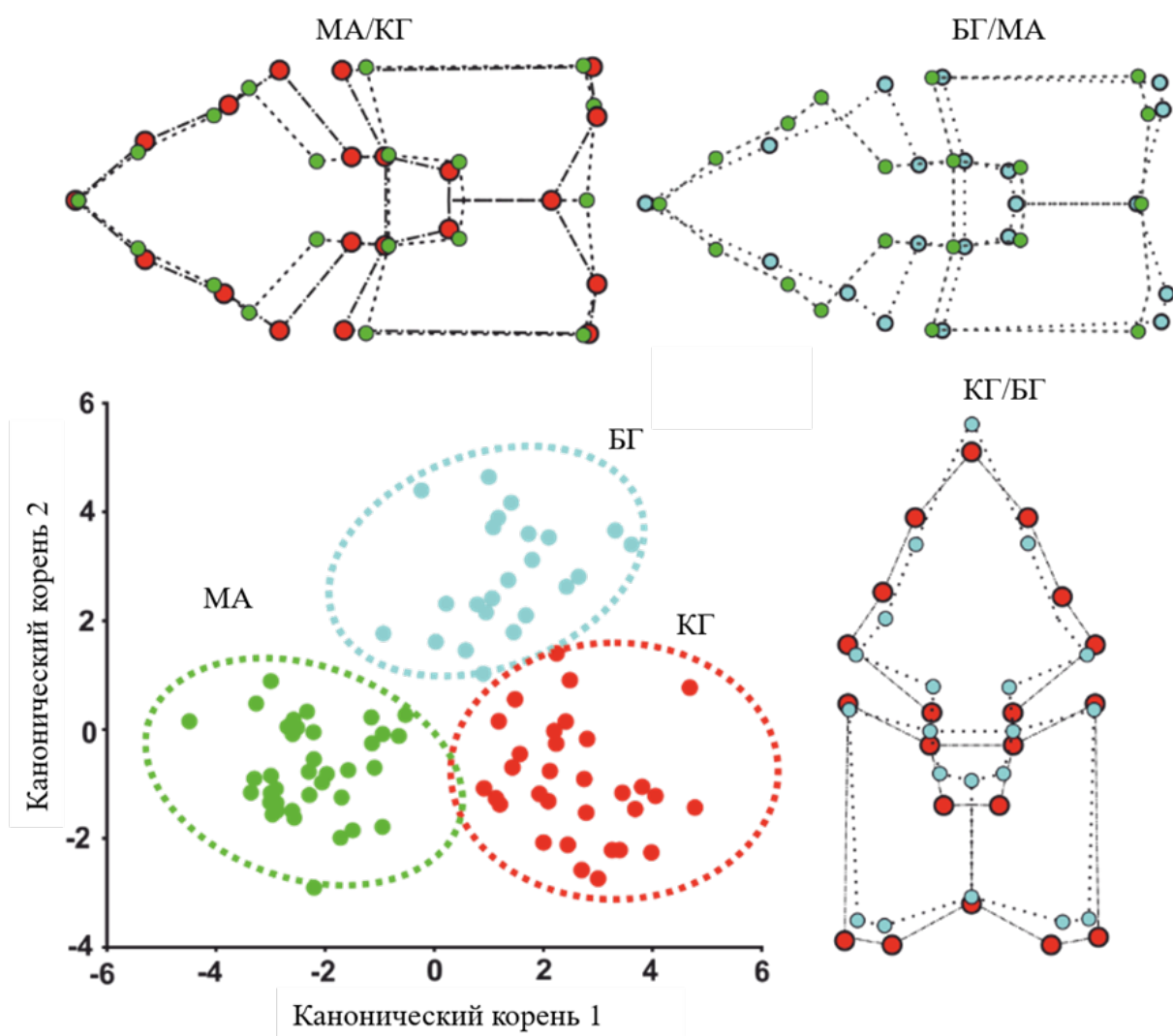


Рисунок 18. Результаты сравнения формы хрящевого черепа мальмы (МА, 31 особь), каменного (КГ, 32 особи) и белого (БГ, 33 особи) гольцов методом канонического анализа: положение выборок в пространстве главных канонических корней в окружении попарных сравнений консенсусных форм хрящевого черепа мальмы, каменного и белого гольцов.

Стоит отметить, что у КГ и БГ зубы на сошнике расположены V-образно (с возрастом разрастаются в несколько рядов), у МА – всегда прямой ряд. Только у КГ выраженные зубы имелись и на *basibranchiale* (Рис. 19).

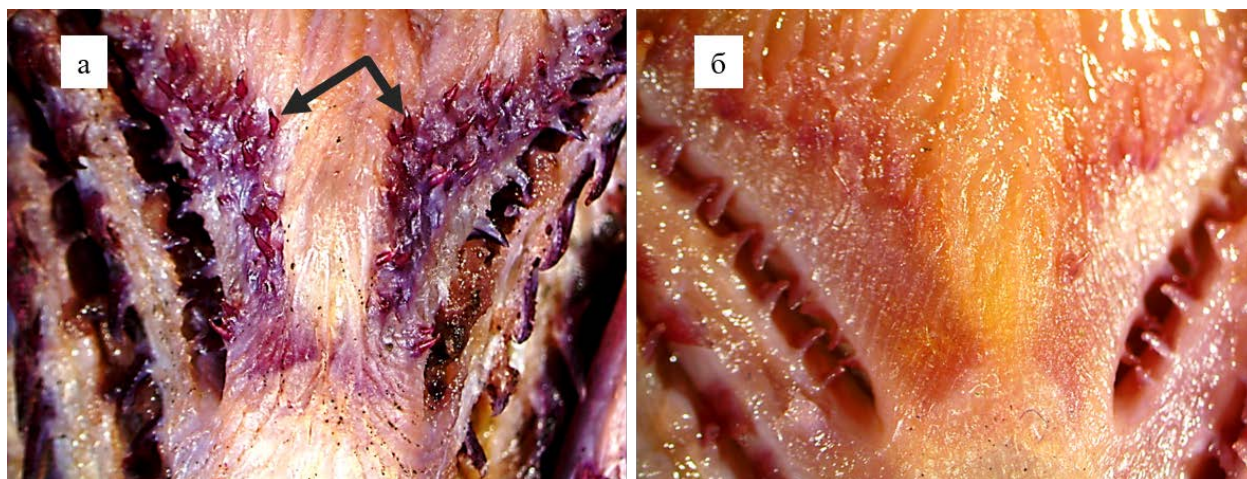


Рисунок 19. Место срастания четверых жаберных дуг и начало пищевода, стрелками обозначены выраженные зубы на *basibranchiale*, которые присутствуют у каменного гольца (а), но отсутствуют у мальмы (б). Окраска ализарином.

3.6 Сравнение условий среды на нерестилищах мальмоидных гольцов бассейна р. Камчатка

Обследования нерестилищ каменного гольца (КГ), белого гольца (БГ) и мальмы (МА) показали значительные различия в условиях воспроизводства. На единственном локализованном нерестилище КГ над руслом смыкаются кроны хвойного леса, русло завалено топляком ели и лиственницы, донный субстрат гравийно-галечный, закрыт слоем хвои и ила; вода прозрачная, но имеет тёмно-коричневый цвет. На нерестилище БГ русло широкое и открытое, по берегам произрастает пойменный ивово-ольховый лес, террасы заняты каменной березой. Донный субстрат галечно-волунистый, лишенный наилка; вода прозрачная и бесцветная. На обоих нерестилищах МА по берегам произрастает ольховый стланик, грунт гравийно-галечный, практически без наилка; вода прозрачная и бесцветная.

Скорости течения во время нереста на нерестилище КГ составили 0.3–0.7 м/с. Для МА были характерны сходные скорости: 0.4–0.8 м/с в ручье Путанный и 0.5–1.1 м/с в ручье Одинокий. Места нереста БГ в р. Радуга отличались очень высокими скоростями течения: 1.5–2.0 м/с, при этом БГ

размножался на стрежне. По нашим наблюдениям, более мелкие производители МА не способны удерживаться на таких участках.

По гидрохимическим параметрам воды (Табл. 13) выделялось только нерестилище КГ, нерестилища МА и БГ не различались. На нерестилище КГ общая концентрация неорганических и органических соединений была в два раза выше (12–14 мг/л), чем на нерестилищах МА и БГ (6–7 мг/л). Минерализация воды была также выше: 20–25 мг/л в поверхностном слое и 90–120 мг/л в интерстициали против, соответственно, 8–12 мг/л и 15–29 мг/л у БГ и МА. Цветность воды, определённая по хром-кобальтовой шкале стандартов (ГОСТ Р-52769-2007), на нерестилище КГ была в 5–10 раз выше, чем на нерестилищах МА и БГ. На нерестилище КГ вода также имела пониженный водородный показатель: $pH = 6.9–7.1$ против $pH = 7.5–7.8$ у МА и БГ.

Для определения относительного содержания потенциально токсичных продуктов разложения хвои и листвы терпеноидного (детерпенового) и флавоноидного рядов, на нерестилищах КГ, БГ и МА были проанализированы спектры фотопоглощения экстрактов ила (Рис. 20). В спектрах иловых экстрактов обнаружены два хорошо выраженных пика, соответствующих флавоноидам (~210 нм) и терпеноидам (~230 нм) (Harborne, 1989) и один менее выраженный пик при ~270 нм, соответствующий гуминовым веществам (Piccolo et al., 2001). Концентрация этих веществ в иле была в 1.5–2 раза выше на нерестилищах КГ по сравнению с нерестилищами БГ и МА. Наибольшие концентрации на всех нерестилищах были обнаружены в сентябре, в период листопада и опадения хвои лиственницы. Затем концентрации потенциальных токсикантов постепенно падали, и минимальные значения наблюдались в марте. Отметим, что концентрация флавоноидных и терпеноидных фенолальдегидов на нерестилище КГ была всегда значительно выше, чем на нерестилищах МА и БГ. Даже максимальные осенние концентрации на нерестилищах МА и БГ не превышают минимальных значений на нерестилище КГ.

Таблица 13. Гидрохимические параметры воды, измеренные на нерестилищах каменного гольца, белого гольца и мальмы.

Параметр	Каменный голец	Белый голец	Мальма	
	Путанный	Радуга	Путанный	Одинокий
Цветность, град.	80–100	15	10–20	10
Минерализация, мг/л				
поверхностный слой воды	20–25	12	10–12	8–10
интерстициальный слой воды	90–120	нет данных	25–29	15–27
рН, ед.	6.9–7.1	7.5–7.7	7.5–7.7	7.6–7.8
ХПК*, мг/л	12–14	6	7	6

Примечание. *Химическое потребление кислорода.

КГ и БГ нерестились в период интенсивного осеннего остывания воды. На нерестилище КГ температура во время пика нереста в начале сентября составила 5.75 ± 1.04 °С (от 3.9 до 7.3 °С), на нерестилище БГ температура на пике нереста в первой половине сентября составила 5.11 ± 1.85 (3.5–6.5) °С. МА нерестилась позже – массово в октябре, и температуры во время её нереста была ниже – 3.41 ± 0.64 (0.9–5.2) °С в руч. Путанный, 3.30 ± 0.81 (0.9–4.9) °С в руч. Одинокий.

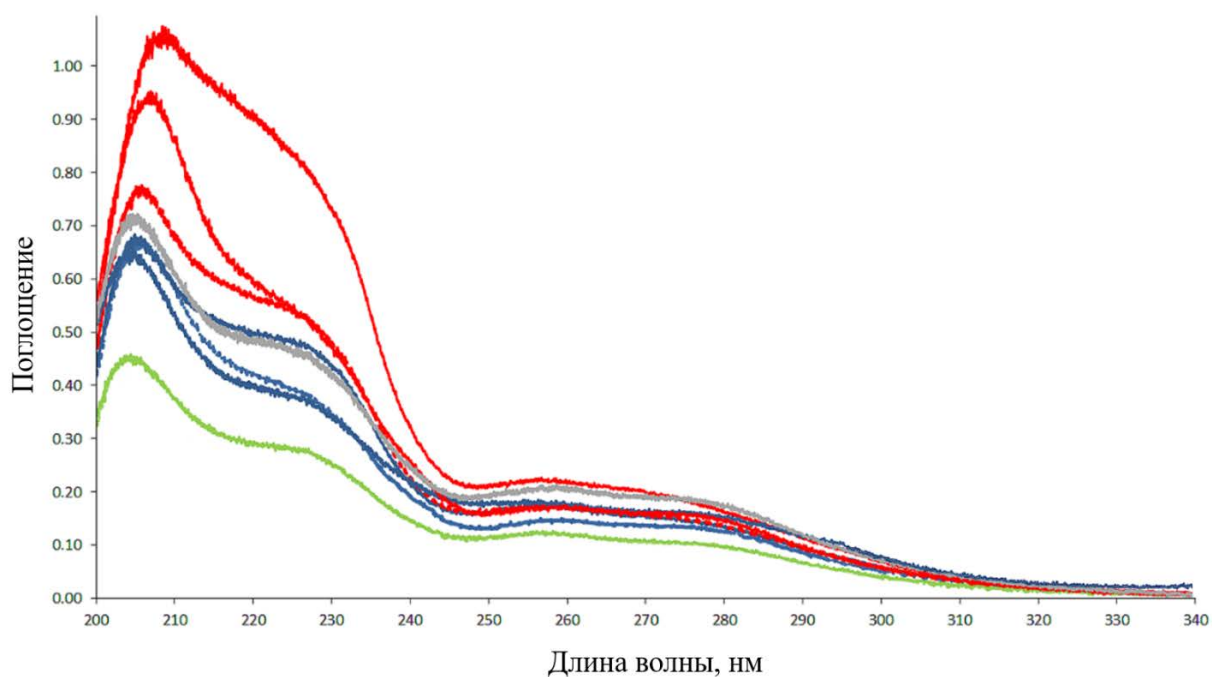


Рисунок 20. Спектры поглощения для иловых экстрактов с нерестилищ каменного гольца, белого гольца и мальмы. Красные линии соответствуют спектрам на нерестилище каменного гольца в руч. Путанный (сверху - вниз - ноябрь, сентябрь, март); серая линия – нерестилище белого гольца в р. Радуга (ноябрь); синие линии – нерестилище мальмы в руч. Путанный (сверху вниз - сентябрь, ноябрь, март); зеленая линия – нерестилище мальмы в руч. Одинокий (ноябрь).

Анализ годовой динамики температур в нерестовом субстрате КГ и МА показал, что условия развития этих групп по данному показателю в целом близки. Непосредственно во время эмбрионального развития (октябрь-май) условия были несколько холоднее у КГ (средняя температура 0.74 ± 0.067 °C), чем у МА в верховьях руч. Путанный (0.87 ± 0.063 °C) и руч. Одинокий (0.85 ± 0.050 °C). Напротив, летние температуры (июнь-август), т.е. в период выхода из грунта, перехода на внешнее питание и первичного расселения, были выше в месте нереста КГ (7.64 ± 0.169 °C) по сравнению с верхним течением руч. Путанный (7.20 ± 0.142 °C) и руч. Одинокий (6.25 ± 0.280 °C) (Рис. 21).

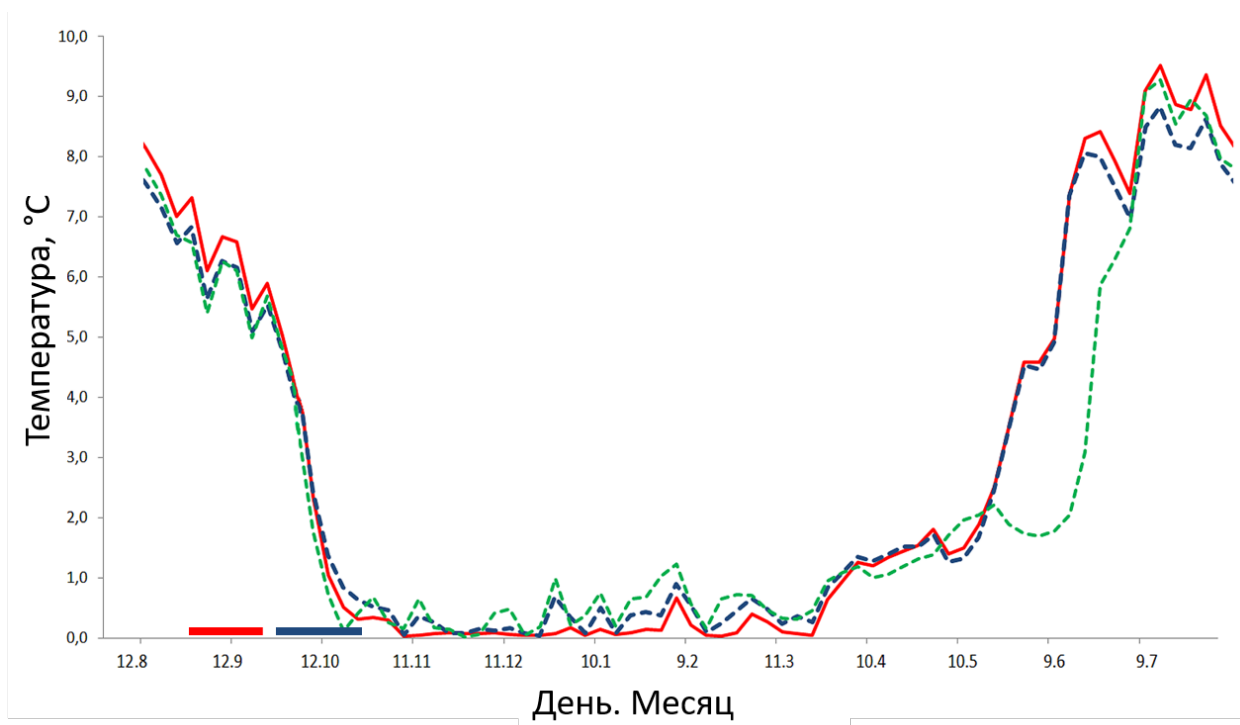


Рисунок 21. Годовая динамика температур в нерестовом субстрате каменного гольца в нижнем течении руч. Путанный (сплошная красная линия), мальмы в верхнем течении руч. Путанный (синяя пунктирная линия) и мальмы в среднем течении руч. Одинокий (зелёная пунктирная линия). Представлены средние пятидневные температуры. Красной полосой на оси абсцисс отмечен срок нереста каменного гольца, синей – сроки нереста мальмы.

3.7 Экспериментальное сравнение устойчивости молоди каменного гольца и мальмы к токсификации нерестового субстрата

Эксперименты, проведённые в трёх повторностях на 30 особях каменного гольца (КГ) и 30 особях мальмы (суммарно по 90 рыб каждого вида), показали, что пятидневное содержание мальков КГ и МА в хвойном настое вызывает повышенную смертность в обеих группах. При этом, у МА смертность в среднем составила 11% (от 7 до 14% в разных ёмкостях) в 1.0% растворе и 18% (3–23%) в 1.5% растворе, при этом большая концентрация вызвала достоверно большую смертность (по χ^2 -критерию, $p = 0.045$). У КГ смертность в обеих концентрациях (1.0 и 1.5%) была идентична (по χ^2 -критерию, $p = 0.8$) и ниже чем у МА, составив в среднем 3% (0–4%). При попарном сравнении смертности КГ и МА значимые различия (по χ^2 -

критерию, $p < 0.05$) зарегистрированы во всех случаях. При этом, в 3.0% настое наблюдалась 100% смертность как МА, так и КГ в течение четырёх дней. У всех погибших мальков присутствовали признаки анемии: изменился цвет жаберных лепестков, наблюдался их отёк, гибель сопровождалась конвульсивным «кашлем». В контрольных группах смертность не наблюдалась на всём протяжении опытов.

Хвойный настой вызвал специфический физиологический ответ в каждой из групп. У МА произошёл значительный выброс глюкозы в кровь, а также повысился уровень антиоксидантной активности (Н-тест для сравнения 0% и 1.0% / 1.5% $p = 0.0003$ / 0.0263 глюкоза / антиоксидантная активность). В то же время у КГ эти показатели изменились в значительно меньшей степени, аналогичный Н-тест $p = 0.053$ / 0.070 . Под воздействием хвойного настоя статистически значимого снижения содержания фосфолипидов в мышечной ткани, отражающего интенсивность окислительной деградации мембран, и у МА, и у КГ не произошло ($p = 0.055$ / 0.086 соответственно), однако на уровне тенденции у МА снижение было выражено сильнее (Рис. 22, Табл. 14). При этом, в обобщённой выборке по каждому из трёх физиологических показателей между КГ и МА наблюдались статистически значимые различия (Н-тест $p < 0.05$). В контрольных группах физиологические параметры за пять дней не изменились (U-тест, для всех показателей $p > 0.05$). Определение биохимических параметров проводилось на 25 особях каждой группы.

При измерении содержания трийодтиронина в теле КГ и МА, было обнаружено, что его уровень выше у особей КГ, как пойманных на нерестилище, так и у выращенных в лабораторных условиях (U-тест $p < 0.001$, для сравнения в каждом случае использовано по 30 особей КГ и МА).

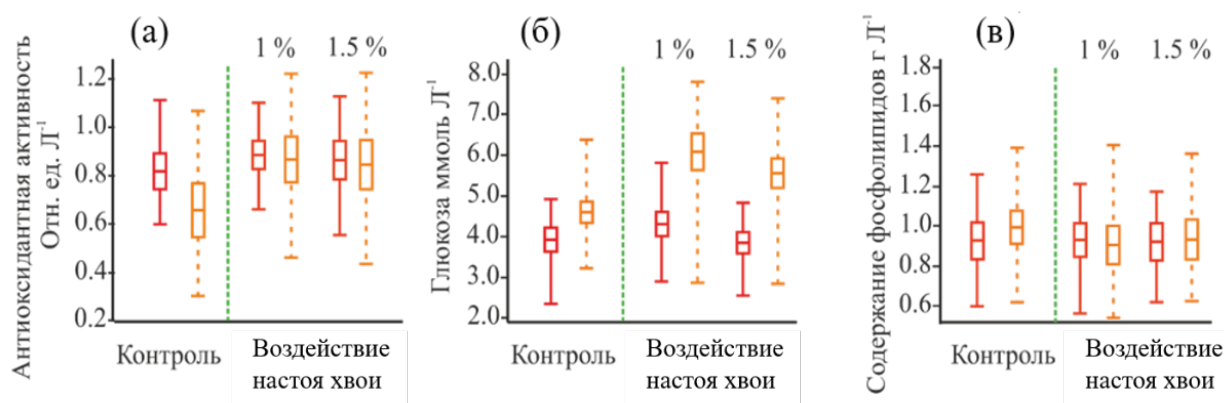


Рисунок 22. Изменение физиологических показателей мальков (600 гр.дн. после вылупления) каменного гольца (красный цвет) и мальмы (оранжевый) под действием разных концентраций (1.0% и 1.5%) хвойного настоя, в каждой группе сравнения: (а) – общая антиоксидантная активность тканей, (б) – концентрация глюкозы в крови, (в) – содержание фосфолипидов в мышцах (оценка физиологических показателей проводилась для 25 особей КГ и 25 особей МА).

Подтверждение наличия связи между содержанием трийодтиронина и устойчивостью к токсичным веществам было получено на молоди МА. Искусственное понижение и повышение тиреоидного статуса у её мальков вызвало разный физиологический ответ на воздействие 1.5% хвойного настоя, а также разную смертность (по χ^2 -критерию, $p < 0.05$, для попарных сравнений). У контрольных (эутиреоидных рыб), гипо- и гипертиреоидных рыб, помещённых на пять дней в чистую воду, смертность составила 0% и физиологические показатели, а также уровень тиреоидных гормонов, остались неизменными относительно начала эксперимента (U-тест $p > 0.05$). У эутиреоидных особей в 1.5% растворе хвойного настоя смертность составила 18% (3–23%), а уровень тиреоидных гормонов увеличился практически вдвое ($p = 0.002$). У гипертиреоидных рыб средняя смертность была 10% (8–12%), содержание трийодтиронина в теле увеличилось на 20% ($p = 0.001$). У гипотиреоидных рыб смертность составила 54 (38–70)%, и так же как и в других группах, наблюдалось повышение содержания трийодтиронина ($p = 0.001$). В хвойном растворе, так же как и в чистой воде,

в трёх повторностях выдерживалось по 30 рыб, суммарно по 90 рыб с разным тиреоидным статусом (360 особей).

Таблица 14. Результаты теста Неме́нши для попарного сравнения изменения физиологических показателей мальков каменного гольца (КГ) и мальмы (МА), развивавшихся в чистой воде и подвергшихся воздействию разных концентраций хвойного настоя. Под диагональю указаны уровни значимости сравнения содержания глюкозы в крови; над диагональю сверху – уровни значимости сравнения общей антиоксидантной активности тканей (над чертой) и уровни значимости сравнения содержания фосфолипидов в мышцах (под чертой); выделены достоверные значения ($p < 0.05$).

Группы		Контроль		После воздействия хвойного настоя			
		МА	КГ	МА	МА	КГ	КГ
		0%	0%	1.0%	1.5%	1.0%	1.5%
Контроль	МА 0%	-	<u>0.0315</u>	<u>0.0282</u>	<u>0.0282</u>	<u>1.00</u>	<u>0.0553</u>
	КГ 0%	0.0804	-	<u>0.0053</u>	<u>0.0122</u>	<u>0.7253</u>	<u>1.00</u>
После воздействия хвойного настоя	МА 1.0%	1.00	1.00	-	<u>1.00</u>	<u>0.0053</u>	<u>0.0015</u>
	МА 1.5%	0.8643	1.00	1.00	-	<u>0.0122</u>	<u>0.0053</u>
	КГ 1.0%	0.5535	0.8643	1.00	1.00	-	<u>0.1451</u>
	КГ 1.5%	0.5535	0.8643	0.8643	1.00	1.00	-

У МА с искусственным гипертиреозом воздействие хвойного настоя вызвало значительно меньший стресс, чем в контрольной группе и у гипотиреоидных особей: показатели антиоксидантной активности и концентрация глюкозы у гипертиреоидных особей достоверно не изменились (U-тест $p = 0.071 / 0.92$ соответственно). Содержание фосфолипидов у них

снизилось ($p = 0.042$), однако это изменение было менее выражено, чем в других экспериментальных группах. У гипотиреоидных рыб все показатели физиологического состояния достоверно изменились, антиоксидантная активность и содержание глюкозы увеличились ($p = 0.033 / 0.001$, соответственно), количество фосфолипидов стало значительно меньше ($p = 0.013$), демонстрируя глубокий оксидативный стресс (Рис. 23).

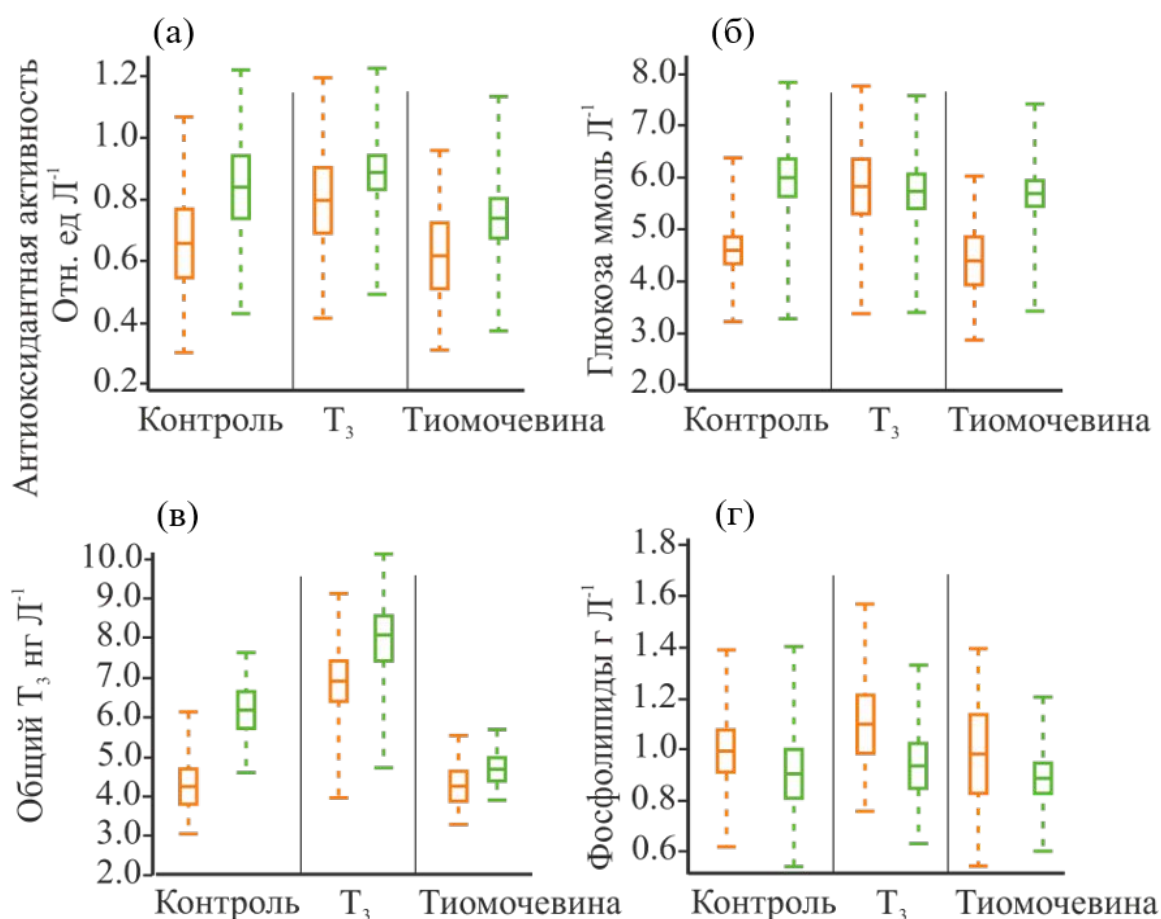


Рисунок 23. Изменение физиологических показателей в ответ на воздействие хвойного настоя мальков мальмы (200 дней после вылупления) с разным тиреоидным статусом (эутиреоидные рыбы – контроль, гипертиреоидные рыбы – T₃, гипотиреоидные рыбы – тиомочевина). Оранжевым обозначено физиологическое состояние до начала эксперимента, зелёным – после пятидневного выдерживания в 1.5% хвойном настое: (а) общая антиоксидантная активность тканей, (б) концентрация глюкозы в крови, (в) общее содержание трийодтиронина (г) содержание фосфолипидов в мышцах (изучено по 25 рыб в каждой выборке).

При сравнении физиологических показателей групп МА с разным тиреоидным статусом до воздействия хвойного настоя было обнаружено достоверное влияние тиреоидных гормонов на изменение физиологического состояния. В обобщённой выборке по каждому из показателей наблюдались статистически значимые различия (Н-тест $p < 0.05$). Относительно эутиреоидных рыб, у гипотиреоидных рыб снизились антиоксидантная активность и концентрация глюкозы, а содержание фосфолипидов увеличилось (Табл. 15). У гипертиреоидных рыб относительно контрольной группы увеличилось только содержание фосфолипидов ($p = 0.0315$).

Таблица 15. Результаты теста Неме́нши при попарном сравнении изменения физиологических показателей для мальков МА с изменённым тиреоидным статусом (вызванный гипертериоз – Т₃, гипотериоз – тиомочевина). Под диагональю указаны уровни значимости сравнения содержания глюкозы в крови; над диагональю – уровни значимости сравнения общей антиоксидантной активности тканей (над чертой) и уровни значимости сравнения содержания фосфолипидов в мышцах (под чертой); выделены достоверные значения ($p < 0.05$).

Группы	Контроль	Тиомочевина	Т ₃
Контроль	-	<u>0.0315</u> 0.0315	<u>0.0315</u> 0.0282
Тиомочевина	0.0282	-	<u>0.7253</u> 0.0315
Т ₃	0.7253	0.0315	-

Глава 4. ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

4.1 Структура популяций мальмы *Salvelinus malma* complex бассейна р. Камчатка

В бассейне р. Камчатка голец мальма *S. malma* является четвёртым по численности и первым по распространённости видом рыб (Бугаев и др., 2007). Мальма населяет основное русло и все притоки бассейна от самых истоков до устья, обитает в горных и пойменных озёрах. Для мальмы бассейна характерны разные нагульно-нерестовые стратегии. Такие стратегии являются следствием модификационной изменчивости индивидуального развития рыб в пределах нормы реакции данной популяционной системы; обычно жизненные стратегии определяются в первые годы жизни. Формирование той или иной жизненной стратегии зависит от метаболической активности особи, её социального статуса и доступности ресурсов в местах обитания (Thorpe, 1994; Груздева и др., 2017). Соотношение особей с разными жизненными стратегиями в популяции является её адаптивным ответом на изменчивость условий, оно может изменяться для максимального освоения ресурсов (обычно в крупных бассейнах) или фиксироваться (в коротких неразветвлённых реках), выступая основой для отбора при адаптивной радиации (Павлов, Савваитова, 2008). Среди разнообразия жизненных стратегий мальмы бассейна р. Камчатка стоит выделить два полярных варианта: осёдлый (жилые рыбы, обитающие в зоне нереста в ручье или озере постоянно) и анадромный (рыбы совершают протяжённые кормовые миграции в море/океан и возвращаются на нерест в родную реку) (Павлов и др., 2008; Павлов, Савваитова, 2008). До сих пор остаётся множество вопросов относительно взаимоотношений осёдлых и проходных рыб, уровне репродуктивной изоляции между ними, а также таксономическом статусе отдельных групп (Черешнев и др., 2002; Бугаев и др., 2007; Oleinik et al., 2015).

Между выборками мальмы, использованными в данной работе, отсутствуют выраженные различия в образе жизни, внешней морфологии,

типе питания, условиях размножения и развития. Единственным фактом, указывающим на подразделённость мальмы на локальные группировки, является значительное разделение по паразитарному составу рыб, обитающих в основном русле р. Камчатка и оз. Азабачьем. Паразиты, маркирующие озёрный образ жизни (*Cystidicola farionis*, *Crepidostomum* spp.) значительно в меньшей степени встречались у рыб, пойманных в реке. У озёрных рыб при этом практически отсутствовала нематода *Anisakis simplex*, что свидетельствует об их осёдлом образе жизни. У мальмы из реки этот паразит встречался часто, т.е. эти рыбы совершали нагульные миграции в эстуарную зону или море. Таким образом, в изученном нами разнообразии мальмы были представлены проходные и осёдлые озёрно-речные группы.

Проходная мальма бассейна р. Камчатка вырастает до 90 см и 5 кг, средние размерные показатели взрослых рыб – 30 см и 0.6 кг (Черешнев и др., 2002; Тиллер, 2017). Основную долю в уловах составляют особи возрастом 5-6 лет, некоторые живут до 11-13 лет (Тиллер, 2017; наши данные). Анадромные рыбы скатываются в море в возрасте от 3 до 6 лет, совершают до 3-4 нагульных миграций (Тиллер, 2007). В море питаются крупными беспозвоночными (прежде всего, планктонными ракообразными) и изредка рыбой, в пресных водах практически не питаются (Stewart et al., 2010; Груздева и др., 2017; наши данные). Согласно обловам летнего периода 2015-2019 гг., производители проходной мальмы поднимаются от устья р. Камчатка и распределяются по притокам первого-второго порядка. Крупные производители доходят вплоть до слияния рек Озёрная и Правая Камчатка. В верховьях небольших горных притоков проходная мальма не воспроизводится.

Жилая осёдлая мальма в бассейне р. Камчатка распространена по отдельным притокам в верховьях бассейна; она отличается сравнительно низкими темпами роста и укороченным жизненным циклом. Старшие рыбы (до 10 лет) редко превышают в длину 30 см, преимущественно ловятся особи возрастом 4-5 лет длиной до 15-25 см и массой - 75-200 г в зависимости от

водотока (Савваитова, Романов, 1969; Савваитова, 1970; Есин, 2015). Всю жизнь жилые гольцы питаются разнообразным бентосом и насекомыми, икрой лососевых рыб (Горовая, 2008; Савваитова, 1970). На данный момент в бассейне известно шесть примеров формирования самовоспроизводящихся популяций жилой мальмы. Во всех случаях фенотип сходен, основной тренд специализации – пedomорфоз и ювенилизация, уменьшение дефинитивных размеров, сокращение жизненного цикла (Есин, 2015).

Популяции ручьевой мальмы обособляются в бассейне р. Камчатка как при появлении преград для проходных рыб, так и без них. В первом случае наблюдаются значительные различия между рыбами, живущими выше и ниже преграды. В р. Кававля и руч. Звонкий преградой служат водопады. Ниже водопадов воспроизводится проходная мальма, выше обитают малочисленные популяции мелких гольцов, адаптировавшиеся к ручьевому образу жизни (Есин, 2017).

Менее очевидны механизмы формирования осёдлых тугорослых форм в водотоках/водоёмах без преград для миграций рыб. Наиболее известный пример - голец из оз. Ушки. Водоём представляет собой лимнокрен (обширный выход грунтовых вод) в старичном понижении среднего течения р. Камчатка. Ушковский голец отличается от мальмы, обитающей в основном русле р. Камчатка, некоторыми экстерьерными признаками. Судя по специфической паразитофауне, он не выходит в реку (Савваитова, 1970; Горовая, 2008). Ушковский голец является носителем распространённого гаплотипа мтДНК мальмы (Буторина и др., 2009, наши данные), однако его репродуктивные взаимоотношения с проходной мальмой до сих пор не уточнены. Ещё три подобные группы описаны К.А. Савваитовой (Савваитова, 1970, 1989). В реках Николка, Урц и Пономарская с крупными лимнокренами также обитают тугорослые рыбы обоих полов, отличающиеся от проходной мальмы, помимо экстерьера, специфическим набором меристических признаков (Савваитова, Романов, 1969; Савваитова, 1970, 1989). Для популяции из р. Пономарская методом анализа полиморфизма

микросателлитной ДНК в ходе этой работы (Раздел 3.4.1) было показано некоторое ограничение генного потока с проходной мальмой, обитающей в реке и её притоках (в частности, в р. Анавгай). Формирование локальных ручьевых и «лимнокренных» группировок (форм) в небольших водотоках является хорошим примером, подтверждающим возможность быстрой специализации у мальмы. Осёдлая мальма, обладающая подобным фенотипом, встречается и в других частях ареала (Harris et al., 2015; Суг et al., 2017).

Система популяций мальмы р. Камчатка могла сохранить следы исторической фрагментации на две части. В последние годы было подтверждено ранее высказанное предположение (Брайцева и др., 1968; Куренков, 2005; Бугаев и др., 2007) о том, что в конце плейстоцена бассейн разделяло запрудное озеро у подножья влк. Шивелуч (Ponomareva et al., 2021). Устье реки, дренировавшей это озеро, находилось примерно на 200 км севернее относительно нынешнего. Часть бассейна, которая сейчас является нижним течением р. Камчатка, представляла из себя отдельную озёрно-речную систему. Если популяции мальмы верхней и нижней частей бассейна р. Камчатка длительное время существовали независимо, а впоследствии сохранили паттерны хоминга, то можно предположить наличие подразделённости популяционной системы и наличие в её составе двух генетических кластеров. Тем не менее, судя по нашим данным, при сравнении полиморфизма микросателлитных локусов и результатов секвенирования митохондриальной ДНК, популяционная система мальмы не разделяется на кластеры верхней и нижней частей бассейна. Наблюдаемые генетические дистанции между выборками верхней и нижней частях бассейна на порядок ниже, чем дистанции между популяциями *S. malma* разных рек (Салменкова и др., 2005; Gordeeva et al., 2010; Moore et al., 2015; Taylor, May-McNally, 2015).

Известно, что в моменты повторного соединения речных и/или озёрных бассейнов происходит смешение близкородственных филогенетических

линий, и это отражается на генетическом разнообразии (Moore et al., 2015). Очевидно, что после объединения верхней и нижней частей бассейна р. Камчатка произошло смешение временно изолированных популяций. В наше время генетическое единство может обеспечиваться миграцией части проходных особей вверх по бассейну на нерест. Для уточнения природной ситуации требуется вовлечение в анализ осёдлых группировок из ручьёв и лимнокренов.

Косвенным свидетельством фрагментации популяции мальмы бассейна р. Камчатка остаётся лишь наличие двух специализированных обособленных рыбоядных форм: каменного гольца в верхней части и белого гольца в нижней части бассейна.

4.2 Каменный голец и вероятные причины его обособления

Каменный голец, обитающий в верхней части бассейна р. Камчатка – крупная рыба со специфическим «мраморным» окрасом; в питании этого гольца с раннего возраста преобладает молодь тихоокеанских лососей *Oncorhynchus* spp. (Савваитова, Максимов, 1970; Pavlov, Savvaitova, 1991). Устойчивость его пищевой ниши подтверждается результатом анализа соотношения стабильных изотопов азота в мышцах. Разница между бентосоядной мальмой и рыбоядным каменным гольцом в соотношении стабильных изотопов составила 3‰, что соответствует разнице между двумя трофическими уровнями (Minagawa, Wada, 1984). Особый тип питания каменного гольца приводит к ускорению его соматического роста и увеличению продолжительности жизни по сравнению с мальмой, что в целом типично для близкородственных хищников и бентофагов (Juanes et al., 2002). Судя по приростам отолитов, каменный голец растёт быстрее в течение всей жизни: ежегодные приросты больше, чем у мальмы, начиная со второго года жизни, и расхождение в скорости роста становятся заметнее с каждым годом. В отличие от мальмы, ведущей проходной и озёрно-речной образ жизни, каменный голец обитает исключительно в реках. У него наименьшее разнообразие паразитов (из исследованных нами групп гольцов бассейна

р. Камчатка), что свидетельствует об узкой пищевой нише и ограниченной речной зоне, используемой для нагула. Как показывают наши и литературные данные (Савvaitова, Максимов, 1970; Pavlov, Savvaitova, 1991), каменный голец преимущественно встречается в устьях крупных притоков основного русла. Его поимки в нижней части бассейна единичны; в приустьевой зоне, эстуарии и морском побережье он никогда не ловился. В пользу жилого образа жизни каменного гольца также говорит его паразитарная фауна – в отличие от проходной мальмы, у этой формы не отмечается *A. simplex*, маркирующий морской образ жизни (Горовая, 2008; наши данные).

Особый интерес вызывают репродуктивные отношения каменного гольца и мальмы, их филогенетическая история и экологические предпосылки расхождения. Предыдущие генетические исследования не дали однозначного ответа на вопрос о родственных связях этих групп. При сравнении ядерного генома каменного гольца и мальмы были обнаружены идентичные последовательности в фрагментах генов лактатдегидрогеназы (Олейник и др., 2019а), металлотионенина и гормона роста-2 (Melnik et al., 2020). Кроме того, различия между группами по частотам аллозимных локусов оказались незначительными, а данные противоречивыми (Осинов, Павлов, 1998; Pavlov, Savvaitova, 1991). С учётом данных по разнообразию гаплотипов мтДНК каменного гольца (анализировались разные участки), было высказано предположение о его недавней (поздний плейстоцен) эволюционной дивергенции от мальмы (Balakirev et al., 2016а; Олейник и др., 2019; Oleinik et al., 2019). Наши данные не противоречат данной гипотезе.

Собственные исследования и работы предшественников (Brunner et al., 2001; Yamamoto et al., 2014; Oleinik et al., 2019) показывают, что у мальмы из р. Камчатка имеется девять гаплотипов Д-петли мтДНК, и только два из них встречаются у каменного гольца (Balakirev et al., 2016а; Олейник и др., 2019; Oleinik et al., 2019). Ещё два гаплотипа обнаружены только у каменного

гольца. Гаплотипы каменного гольца распределены по сети гаплотипов мальмоидных гольцов бассейна р. Камчатка, что также подтверждает гипотезу о недавнем происхождении этой формы от мальмы. Однако эти данные не отвергают вероятность вторичной интрогрессивной гибридизации между изначально обособленными группами. Следы подобной гибридизации были обнаружены для разных видов гольцов в зонах их вторичного контакта (Gay et al., 2007; May-McNally et al., 2015; Esin et al., 2017). В частности, гибридизация была описана для мальмы и кунджи *S. leucomaenis* (Pallas, 1814) на острове Хоккайдо (Yamamoto et al., 2006) и в реках Западной Камчатки (Груздева и др., 2018). Интрогрессивная гибридизация в послеледниковых озёрах между *S. malma* и *S. taranetzi* Kaganowsky 1955 многократно подтверждена для американского участка ареала (May-McNally et al., 2015) и Камчатки (Esin et al., 2017). Основной причиной этого явления принято считать историческое снижение эффективной численности одной из групп (Moore, Hendry, 1995). В пользу возможности интрогрессивной гибридизации между каменным гольцом и мальмой говорит относительно низкая численность производителей первого.

Репродуктивная изоляция между каменным гольцом и мальмой подтверждена в данной работе методами анализа аллельного разнообразия локусов микросателлитной ДНК. Этот маркер широко используется для оценки интенсивности имеющегося и исторического потока генов между группами рыб (Hendry et al., 2000; Kopp, Matuszewski, 2014; Shikano et al., 2015). Судя по полученным данным, гибридизация между каменным гольцом и мальмой происходит с невысокой частотой; генетическое расстояние между этими группами из одного нерестового притока в пять раз выше, чем между мальмой из двух удаленных друг от друга нерестовых притоков верхней части бассейна. Для накопления таких различий как правило требуется несколько тысяч лет (Shikano et al., 2015).

Каменный голец характеризуется сниженными показателями генетической изменчивости (вплоть до фиксированных аллелей в некоторых

локусах). Этот факт, наряду со сниженной гетерозиготностью относительно статистически ожидаемых значений, указывает на значимые демографические события в истории этой формы. Снижение гетерозиготности многократно отмечено для малочисленных форм гольцов, возникших в ходе адаптивной радиации (Dynes et al., 1999; Gíslason et al., 1999; Wilson et al., 2004; Lundrigan et al., 2005; Gordeeva et al., 2010b; Melnik et al., 2020). Таким образом, в эволюционной истории каменного гольца можно предположить значительное снижение численности.

Репродуктивная изоляция между близкородственными, недавно дивергировавшими группами должна поддерживаться эффективными презиготическими барьерами – расхождением по времени размножения, местам нереста, либо совокупностью этих факторов (Bolnick, Fitzpatrick, 2007; Butlin, Smadja, 2017). Нами обнаружено, что мальма размножается в притоках р. Камчатка в октябре после осеннего остывания воды. Каменный голец нерестится на месяц раньше, в конце лета-начале осени – в самом начале падения температуры. Кроме того, эти группировки занимают нерестилища в разных зонах приточной сети. Мальма нерестится в верхнем течении притоков на горных руслах вблизи выходов грунтовых вод, в зоне распространения лиственных пойменных лесов и стланиковых форм растительности. Крупная проходная мальма также нерестится в верхнем-среднем течении более полноводных притоков с горным руслом, также в зоне лиственных пойм. Единственное обнаруженное нерестилище каменного гольца расположено в среднем течении ручья и удалено от ближайшего нерестилища мальмы на несколько километров. Нерестилище каменного гольца отличается крайне специфическими условиями – русло завалено стволами хвойных деревьев и их хвоей, по берегам произрастает ель и лиственница. Данные условия нехарактерны для нереста мальмы, несмотря на всё разнообразие условий, в которых она воспроизводится.

Температура воды в нерестовых гнёздах на протяжении эмбрионального развития каменного гольца и мальмы оказалась схожей,

однако нерестилища двух групп контрастно различались гидрохимическими показателями. Одним из ключевых различий было многократное (относительно нерестовых водотоков мальмы) превышение количества органических веществ (Смирнов, 2015) вследствие обилия хвойного опада разной степени разложения (включая илстые фракции) в нерестовых гнёздах каменного гольца.

Хвойный опад отличается от лиственного замедленной скоростью разложения (Graça, 2001; Laitung et al., 2002; Ormerod et al., 2004). В процессе гниения хвоя забирает кислород и подкисляет воду, выделяет водорастворимые и суспензированные полифенольные и фенолальдегидные соединения (Tremolieres, 1988). Это подтверждается нашими данными – в экстрактах ила с нерестилищ каменного гольца по характерным пикам спектров поглощения (Cimbran, Gocan, 2002; Варина и др., 2015; Talapatra, Talapatra, 2015) отмечена повышенная концентрация веществ терпеноидного и флаваноидного рядов. Учитывая, что коэффициент экстинкции этого класса соединений находится в диапазоне 102–103 см²/моль, содержание этих веществ в иле на нерестовых участках каменного гольца составляет 1–2% по объёму против 0.1–0.4% на нерестилищах мальмы. Стоит отметить, что ила на нерестовых участках каменного гольца визуально значительно больше. Наилкок, образующийся поверх нерестовых гнёзд после нереста, по-видимому, аккумулирует полифенольные соединения и обеспечивает их постоянную эмиссию в зону залегания эмбрионов на протяжении всей зимы и весны.

Для природных полифенолов и фенолальдегидов известна антиоксидантная активность (Pietta, 2000; Grassmann, 2005), однако в избыточной концентрации эти вещества начинают проявлять прооксидантную активность, вызывая окислительный стресс (Pietta et al., 1998; Eghbaliferiz, Iranshahi, 2016). Развитие стресса ведёт к росту затрат на поддержание гомеостаза, разрушению фосфолипидов в клеточных мембранах, инактивации энзимов (Лукьяненко, 1983; Adams, 1994; Palozza,

1998; Богдан и др., 2001; Lawrence, Hemingway, 2003). Длительное воздействие оксидантов может привести к необратимым нарушениям в организме вплоть до гибели (Tremolieres, 1988). Таким образом, можно предполагать, что нерестовые участки каменного гольца отличаются от таковых мальмы по наличию потенциально токсичных веществ, перманентно влияющих на развитие икры и ранней молоди.

В ходе проведённых экспериментов было показано, что молодь каменного гольца значительно более устойчива к воздействию продуктов распада хвойного опада и окислительному стрессу, чем молодь мальмы. После выдерживания в настое хвои, физиологические показатели, маркирующие острый окислительный стресс, изменились у молоди каменного гольца в значительно меньшей степени, чем у молоди мальмы. Разница активности антиоксидантных ферментов (прежде всего каталазы и пероксидазы) (Lackner, 1998) в ответ на окислительный стресс, оказалась достоверно выше у молоди мальмы. У молоди каменного гольца активность этих ферментов постоянно поддерживается на высоком уровне, и выраженный оксидативный стресс в эксперименте не развился.

Известно, что общий высокий уровень метаболизма и клеточного дыхания поддерживается тиреоидными гормонами (McAninch, Bianco, 2014; Deal, Volkoff, 2020). В связи с этим было сделано предположение, что повышенная метаболическая активность у каменного гольца и его эффективное противодействие стрессу объясняется естественным гипертиреозом. При сравнении тиреоидного статуса молоди каменного гольца и мальмы (по содержанию T_3) было обнаружено, что этот показатель достоверно выше у первого на протяжении большей части раннего онтогенеза (Esin et al., 2021).

Для оценки возможного влияния тиреоидных гормонов на устойчивость к токсикозу, вызываемому продуктами разложения хвои, был проведён дополнительный эксперимент. В результате было показано, что у особей мальмы с искусственно повышенным тиреоидным статусом после

выдерживания в настоящее время оксидативный стресс развился в меньшей степени, чем в эутиреоидной группе и был аналогичен ответу на токсичное воздействие у особей каменного гольца (оценивали по изменению антиоксидантной активности тканей, содержанию глюкозы в крови и фосфолипидов в мышцах). Напротив, особи с пониженным тиреоидным статусом демонстрировали признаки тяжёлого оксидативного стресса, их смертность была выше. Таким образом, можно предположить, что количество тиреоидных гормонов у предка каменного гольца повлияло на устойчивость к оксидативному стрессу при нересте в зоне распространения хвойного леса.

Тиреоидные гормоны играют плеiotропную роль в развитии фенотипа рыб (Janz, 2000; Blanton, Specker, 2007; Shkil et al., 2012; McMenamin et al., 2014; Campinho, 2019; Eales, 2019; Keer et al., 2019; Saunders et al., 2019). Высокое содержание тиреоидных гормонов ускоряет развитие (Blanton, Specker, 2007). Об ускоренном эмбриональном развитии каменного гольца говорит, например, уменьшенная ширина примордиальной зоны отолитов по сравнению с мальмой, а также сниженное число чешуй в боковой линии. При этом температуры в нерестовых буграх, которые могли бы повлиять на скорости развития (Kucharczyk et al., 1997; Dunham et al., 2008), у каменного гольца и мальмы сходны. Гипертиреоз также вызывает ускоренный соматический рост (Moav, McKeown, 1992), наблюдаемый у каменного гольца (Esin et al., 2021). В том числе ускоряется рост хрящевых закладок костей, что приводит к их удлинению (Bolotovskiy, Levin, 2018; Keer et al., 2019). У каменного гольца, по сравнению с мальмой, удлинены челюсти и этмоидная часть черепа, что должно обеспечивать больший объём ротовой полости (Lauder, 1980). Более того, у каменного гольца, гипертрофированы отростки *epioticum*. Последние служат местом крепления мышцы *m. epaxialis*, которая обеспечивает ригидность передней части тела при бросках за жертвами, а также более эффективное раскрытие пасти (Liem, 1978). У каменного гольца передняя часть тела массивнее, чем у мальмы, плавники

отставлены назад, что является характерным признаком ускоренного аллометрического роста у гольцов (Simonsen et al., 2017; Esin, Markevich, 2019), на основаниях жаберных дуг развиты зубы, которых в норме нет у мальмы (Васильева, 1979). Перечисленные отличия каменного гольца от мальмы, несомненно, закладываются на ранних этапах онтогенеза и имеют адаптивное значение при охоте за рыбой, как и в других случаях адаптивной радиации у гольцов (Ahi et al., 2014). Характерный фенотип проявляется у каменного гольца довольно рано, и перезимовавшая молодь каменного гольца и мальмы хорошо различима в потоке: каменный голец тёмный и держится поодиночке, мальма имеет светлую окраску и держится небольшими группами (собственные наблюдения).

Характерная для каменного гольца тёмная «мраморная» окраска с ассиметричными пятнами не может быть простой реакцией на тёмную воду и дно, поскольку молодь мальмы на тех же участках сохраняет светлую окраску. Окрас каменного гольца напоминает окрас другого облигатного хищника – мраморной форели *Salmo trutta complex* из рек, впадающих в Адриатическое море. Показано, что развитие «мраморного» рисунка у форели определяется гиперфункцией генного каскада Wnt (Sivka et al., 2013), активность которого находится под контролем тиреоидной оси (Silva et al., 2017; Skah et al., 2017). Кроме того, на микиже *Oncorhynchus mykiss* и кижуче *O. kisutch* показано, что повышение уровня тиреоидных гормонов на личиночной стадии ускоряет развитие сетчатки, в результате раньше проявляется способность к цветному зрению (Kudo et al., 1994), стимулирующему переход на активное питание.

Высокие концентрации тиреоидных гормонов снижают количество глюкозы в крови, вызывают повышенную необходимость в потреблении пищи, ускоряют пищеварение и липидный обмен (Sheridan, 1986; Ishii et al., 2008). На молоди каменного гольца нами показан низкий стабильный уровень глюкозы в крови и более высокая ферментативная активность. Эти факты в сочетании с нашими экспериментальными и полевыми данными

указывают на то, что тиреоидная ось значительно повлияла на формирование фенотипа каменного гольца.

Таким образом, можно предположить, что формирование «рыбоядного» морфотипа (длинные челюсти, мощное озубление, вытянутый к хвосту спинной плавник) происходит у каменного гольца в раннем онтогенезе в результате ускорения метаболизма. При этом вероятно, что ускорение метаболизма происходит в ответ на токсификацию среды продуктами разложения хвойного опада. Интенсифицированный метаболизм и специфический морфотип соответствуют рыбоядному образу жизни каменного гольца. Другими словами, развитие «рыбоядных» морфологических признаков, вероятно, происходило в тесной связи с адаптацией к неблагоприятным условиям среды воспроизводства.

Причиной возникновения каменного гольца именно в бассейне р. Камчатка гипотетически могло стать распространение елово-лиственничных лесов на фоне реструктуризации озёрно-речной сети на Центрально-Камчатской низменности в позднем плейстоцене. Предковая группа мальмы, вероятно, была временно изолирована в верхней части бассейна в результате перекрытия среднего течения долины в районе вулкана Шивелуч в ходе последнего ледникового максимума (Брайцева и др, 1968; Куренков, 2005; Ponomareva et al., 2021). На фоне похолодания и распространения хвойной тайги гольцы столкнулись с необходимостью адаптироваться к неблагоприятным условиям воспроизводства. Часть из них сместила нерест в верхнее течение притоков в зону выше хвойных лесов, дав начало бентосоядной мальме, другая часть выработала адаптации к воспроизводству в зоне хвойных лесов, дав начало каменному гольцу. В голоцене бассейн р. Камчатка остался единственным местом в пределах азиатского участка ареала мальмы, где сохранились реликтовые еловые леса (Брайцева и др., 1968; Dirksen et al., 2013; Klimaschewski et al., 2015) и, соответственно, специфические водотоки, дно которых засыпано хвоей.

Полученные данные позволяют сформулировать новые представления о взаимоотношении каменного гольца и мальмы. Имеются основания полагать, что выявленные процессы дивергенции гольцов в р. Камчатка отличны от описанных для многочисленных озёрно-речных систем Голарктики, где диверсификация протекает обычно с разделением ресурсов озера – притока, пелагиали – бентали и разных глубин. Предложенная нами схема скорее сходна с путём специализации фенотипа ряда амазонских рыб, адаптировавшихся к жизни в закисленных «черноводных» притоках р. Амазонка (Cooke et al., 2012a,b,c). В результате отбора, направленного на устойчивость к высокой кислотности, часть популяции изолируется в локальных участках реки. В настоящее время между формами, адаптированными к разным условиям, существует достоверное ограничение потока генов. Радиации такого типа отмечены для двух видов харациновых рыб *Crenuchus spilurus* (Pires et al., 2018), *Triportheus albus* (Cooke et al., 2012a), рыб-ножей *Steatogenys elegans* (Cooke et al., 2014), иглобрюхов *Colomesus asellus* (Cooke et al., 2012b), горбылей рода *Plagioscion* (Cooke et al., 2012c). Таким образом, происхождение каменного гольца именно в бассейне р. Камчатка, по нашему мнению, наиболее вероятно.

4.3 Белый голец и вероятные причины его обособления

Быстрорастущий рыбоядный голец с серебристой окраской из нижнего течения р. Камчатка в данной работе определён как белый голец. В питании этой формы с раннего возраста преобладают малоротая корюшка *Hypomesus olidus* и трёхиглая колюшка *Gasterosteus aculeatus* (Савваитова, 1989; Горовая, 2008, Буторина, 2008; наши данные). Адаптация к питанию мелкой рыбой прослеживается в форме тела и строении черепа (удлинённые челюсти, голова и череп). Как и каменный, белый голец отличается от мальмы повышенным содержанием в мышцах тяжелого изотопа азота. При этом от каменного белый голец по этому показателю не отличается. Рыбоядная форма из нижнего течения характеризуется ускоренным соматическим ростом и большей продолжительностью жизни по сравнению с

мальмой. По составу паразитофауны белый голец отличается от мальмы и каменного гольца наличием *Diphyllbothrium* spp., передающегося ему с мелкой планктоноядной рыбой. Судя по отсутствию нематоды *A. simplex*, у рыб классифицированных нами как «белый голец», вероятно отсутствовал морской период жизни (или он был краток и проходил в распреснённой зоне). В отличие от каменного гольца, пищевая ниша белого гольца шире – на это указывает большее разнообразие паразитов.

Обнаружено, что белые гольцы, пойманные в основном русле р. Камчатка, оз. Азабачье и в соединяющей их протоке, значительно различаются по размерно-весовым характеристикам, а также по интенсивности паразитарной инвазии. Было выдвинуто предположение, что это три или две независимые группировки. Однако по частотам встречаемости комбинаций аллелей микросателлитных локусов эти группировки идентичны – озёрные и речные белые гольцы демонстрируют удивительную генетическую близость. Можно предположить, что у белого гольца мало нерестилищ, и либо в популяции не выражен хоминг, либо имеется одна центральная субпопуляция, постоянно пополняющая откочёвывающие в другие местообитания группировки. По нашему мнению, второй сценарий более вероятен. Популяция р. Бушуйка в бассейне оз. Азабачье является центральной (максимальное генетическое разнообразие; численность белого гольца в озере значительно выше, чем в реке). Созревающие рыбы из озера периодически откочёвывают в реку – в реке встречаются преимущественно крупные старые особи, тогда как в озере – мелкие и более молодые. Морфометрические различия между рыбами из озера и реки имеют аллометрический характер и связаны с размерами тела рыб сравниваемых групп.

Как и каменный голец, белый голец является эндемиком бассейна р. Камчатка с дискуссионной филогенетической историей (Салменкова, Омельченко, 2013). При этом ранее отсутствовали подтверждения репродуктивной изоляции между белым гольцом и мальмой, что служило

поводом для оспаривания факта дивергенции между мальмой и белым гольцом, а также валидности *S. albus* (Салменкова, 2005; Салменкова и др., 2009, Олейник и др., 2015). При этом подобные формы из других водных систем (в частности, оз. Кроноцкое) не родственны белому гольцу из р. Камчатка (Салменкова и др., 2005; Животовский и др., 2015). Нами установлено, что между белым гольцом и мальмой имеется достоверное ограничение генного потока. Генетические дистанции между белым гольцом и мальмой примерно соответствуют дистанциям между неркой *Oncorhynchus nerka*, воспроизводящейся в разных притоках р. Камчатка (Pilganchuk et al., 2010), или притоках р. Фрейзер (Beachman, Withler, 2017). Учитывая высочайший среди лососевых уровень хоминга нерки, такой уровень различий можно признать весомым.

По своему генетическому разнообразию белый голец близок к мальме, такого снижения аллельного разнообразия и гетерозиготности, как у каменного гольца, у него не наблюдается. Вероятно, в эволюционной истории белого гольца (в отличие от каменного) не было выраженного эффекта основателя, и численность популяции постоянно оставалась на сравнительно высоком уровне. Максимальное генетическое разнообразие и одновременно – максимальная генетическая дистанция от мальмы отмечены для белого гольца из оз. Азабачье. В выборке, собранной в основном русле р. Камчатка, изоляция белого гольца от мальмы выражена слабее, генетические расстояния примерно в три раза меньше, чем в озере. Тем не менее, расстояния между белым гольцом и мальмой значительно выше, чем между мальмой из удалённых друг от друга частей бассейна р. Камчатка. Анализ генетической структуры выборок показывает возможное наличие гибридов между белым гольцом и мальмой. Вероятно, крупная проходная мальма единично поднимается на нерестилища белого гольца в р. Радуга и размножается в непосредственной близости от последнего, или даже вместе с белым гольцом. В нерестовый приток озера Азабачье – р. Бушуйка

(Савваитова, 1989) – крупная проходная мальма не заходит, и смешения мальмы с белым гольцом там не происходит.

На основе данных о разнообразии гаплотипов мтДНК белого гольца ранее было предположено его обособление от мальмы не ранее конца плейстоцена (Олейник и др., 2015, 2019). В ходе нашей работы при секвенировании Д-петли мтДНК у белого гольца, как и у каменного гольца, было обнаружено два уникальных гаплотипа и два гаплотипа, общих для белого гольца, каменного гольца и мальмы. Судя по всему, как и каменный голец, белый голец является молодым дериватом мальмы *S. malma* complex. Стоит отметить, что специализация белого гольца уже достигла достаточно высокого уровня. Рыбоядная форма из оз. Азабачье отличается от симпатрично обитающей с ней мальмы по числу позвонков (Савваитова, Кохменко, 1971) и строением сейсмодатчика (Чебанова, 1974). Наблюдаются различия по группам крови (Васильев, Савваитова, 1972) и особенностям липидного обмена (Мацук, Лапин, 1972). Между белым гольцом и мальмой были обнаружены различия в числе и локализации ядрышкообразующих районов хромосом (Фролов, 2001). Также о высоком уровне специализации белого гольца свидетельствует отсутствие карликовых самцов. Рано созревающие карликовые самцы типичны для мальмы, они многочисленны на нерестилищах проходной мальмы по всему бассейну р. Камчатка (Савваитова, 1989, Бугаёв и др., 2007). У рыбоядных гольцов, напротив, карликовые самцы не встречаются. Например, их нет у хищного длинноголового гольца из оз. Кроноцкое (Маркевич, Есин, 2018).

Неясными долгое время оставались взаимоотношения между белым и каменным гольцами. Глубоковский (1977) описал вид *S. albus*, в состав которого, помимо самого белого гольца, был также включён каменный голец. Данное обобщение было проведено в связи с тем, что при сравнении краниологических особенностей групп оказалось невозможным разделить их в пространстве канонических переменных. Было выдвинуто предположение о том, что каменный голец – меланистическая форма белого гольца

(Глубоковский, 1995; Черешнев и др., 2002). На основании наших данных такое предположение представляется возможным скорректировать. При использовании современных морфометрических методов белый голец достоверно обособляется от каменного (и от мальмы) и по внешней морфологии, и по краниологическим признакам. От каменного гольца он отличается увеличенной длиной челюстей и этmoidного отдела черепа. Стоит отметить, что различия также наблюдаются в жизненном цикле (белый голец ведёт озёрно-речной образ жизни, каменный голец – исключительно речной); типе избираемых нерестилищ (белый голец нерестится в крупных реках, с чистой водой, нерест каменного гольца приурочен к малым водотокам с тёмной водой); распределении по бассейну р. Камчатка (их ареалы практически не пересекаются), и, вероятно, в демографической истории (в генетической структуре белого гольца, в отличие от каменного, не выражен эффект основателя).

В связи с особенностями обработки данных по частотам встречаемости комбинаций аллелей микросателлитных локусов в ходе данной работы не удалось напрямую подтвердить репродуктивную изоляцию между белым и каменным гольцами (определение аллельного разнообразия микросателлитных локусов разных выборок выполнено на разных приборах). Однако по косвенным показателям можно считать вероятным независимое и параллельное происхождение этих двух групп. Тесты внутри групп выборок показывают, что уровень генетических различий между каменным гольцом и симпатричной с ним мальмой в два раза выше, чем уровень различий между белым гольцом и мальмой из нижней части бассейна р. Камчатка. Более того, у белого гольца, в отличие от каменного, вероятно не наблюдалось резких снижений численности популяции, что также подтверждает независимость его происхождения.

В настоящее время ограничение потока генов между белым гольцом и мальмой поддерживается за счёт разных сроков и мест нереста. По нашим данным, мальма созревает позже белого гольца. Более того, она избегает

высоких скоростей течения на нерестилищах. Белый голец, напротив, нерестится на участках с высокой скоростью течения. Также в случаях контакта производителей разных форм гольцов ассортативность может достигаться теми же поведенческими механизмами, что в паре *Oncorhynchus tshawytscha* – *O. gorbuscha*, где первая агрессивно вытесняет вторую на периферию нерестовых перекатов (Леман, 2003).

Неясным остаётся вопрос о причинах обособления белого гольца в нижней части бассейн р. Камчатка. Нерестилища белого гольца расположены вне таёжной зоны, в связи с этим механизмы дивергенции этой формы должны отличаться от таковых у каменного гольца. Как было сказано выше, бассейн р. Камчатка оформился в современных очертаниях уже в голоцене. В конце плейстоцена - начале голоцена участок бассейна ниже хребта Кумроч, вероятно, был отделён от верхнего участка. На фоне поднятия уровня океана в начале голоцена продолжалось тектоническое опускание побережья Камчатского залива (Пинегина и др., 2014). Ещё 5.5-6.5 тыс. лет назад приморская равнина была подтоплена, и на прибрежных территориях существовала огромная солоноватоводная лагуна, объединяющая оз. Нерпичье – Столбовскую депрессию, а также оз. Азабачье (Pinagina et al., 2003; Bourgeois et al., 2006). В настоящий момент устье р. Камчатка представлено обширным эстуарием, и солоноватые воды с приливами поднимаются практически до протоки Азабачьинская (Горин, 2013). Известно, что эстуарные экосистемы обладают повышенной, относительно озёр и рек, продуктивностью (Nixon, 1988; Wolanski, Elliott, 2015). В описываемой экосистеме 5.5-6.5 тыс. лет назад, вероятно, сформировались многочисленные популяции мелкой рыбы – колюшек и корюшек. Эти популяции сохранились до нашего времени. Наличие большого количества рыбы дало возможность крупной полупроходной мальме успешно специализироваться на угонной охоте. Таким образом, можно предположить, что обособление белого гольца от мальмы протекало по классическому для гольцов пути – разделению ресурсов пелагиали и бентали в крупной,

глубокой и чрезвычайно кормной экосистеме. Белый голец мог освоить в качестве источника корма мелкую пелагическую рыбу, а осёдлая мальма осталась бентосоядной. Углубление специализации привело к разделению по срокам и местам нереста, и постепенно – к формированию специфической морфологии. В среднем голоцене после прорыва реки через хребет Кумроч началось тектоническое поднятие берега, территория осушилась, озёрно-русовая сеть нижнего течения приобрела современный облик, и по нему расселились уже обособившиеся белый голец и мальма. Гипотеза о таком механизме возникновения форм в речных экосистемах выдвигалась и ранее. Было предположено, что множественные близкородственные формы цикловых и перистоусых сомов, обитающих в р. Окованго (Южная Африка), возникли в древнем оз. Макгадикгади, которое в настоящее время высохло (Joyce et al., 2005; Koblmüller et al., 2008; Day et al., 2009). Такую гипотезу поддерживают данные о нахождении в реке Лукуга, вытекающей из озера Танганьика, ряда рыб, возникших вероятно в результате озерных радиаций (Kullander, Roberts, 2011).

4.4 Мальмоидные гольцы бассейна р. Камчатка – первый подтверждённый пример параллельной адаптивной радиации лососевых рыб в речных экосистемах

Подводя итог, можно заключить, что в бассейне р. Камчатка благодаря его размерам, сложной структуре местообитаний, наличию разных богатых источников корма, а также продолжительной истории существования, сформировалась сложная фенотипически гетерогенная система популяций *S. malma* complex. Она включает многочисленную широко распространённую проходную мальму, тяготеющую к бентофагии на пресноводном этапе жизни, ряд тугорослых группировок жилой бентосоядной мальмы, а также две быстрорастущие группировки рыбоядных гольцов, которые могут быть проассоциированы с *S. kuznetzovi* Taranetz, 1933 («каменный голец» из верхней части бассейна) и *S. albus* Glubokovsky, 1977 («белый голец» из нижней части бассейна).

Стоит отметить, что обнаруженная изменчивость рыбоядных группировок не в полной мере соответствует первоописаниям соответствующих таксонов. Однако с учётом того, что анализ типового материала и уточнение диагнозов не проводились, обсуждение таксономических вопросов было вынесено за пределы данной работы. В то же время нельзя не обратить внимание на то, что эндемичная рыбоядная группировка из верхней части бассейна (предположительно *S. kuznetzovi*) репродуктивно изолирована от симпатричной мальмы; эта группировка отличается характерным фенотипом и образом жизни; она удовлетворяет критериям биологического вида. Эндемичная рыбоядная группировка из нижней части бассейна (предположительно *S. albus*) также характеризуются специфическим фенотипом и образом жизни, но сохраняет ограниченный генный обмен с симпатричной мальмой; она не в полной мере удовлетворяют критериям биологического вида. Впрочем, возможность существования т.н. «гантелевидных структур», т.е. сохранения частичного обмена генами между дивергировавшими в ходе адаптивной радиации группами, была показана ранее (Kondrashov, Mina, 1986).

Предполагается, что каменный и белый гольцы обособились от мальмы не ранее конца плейстоцена (Олейник и др., 2019; Oleinik et al., 2019). Учитывая то, что бассейн р. Камчатка оформился в современных очертаниях к середине голоцена (Ponomareva et al., 2021), вероятнее всего, процесс обособления группировок происходил параллельно и независимо. Также стоит учитывать контрастность условий в местах их возникновения. В нижней части бассейна существовала обширная высоко кормная лагуна, что позволило белому гольцу специализироваться на многочисленной планктоноядной рыбе. Питание рыбой ускорило соматический рост и привело к тому, что белому гольцу стали доступны нерестилища на участках русла с высокими скоростями течения, недоступные мальме. В верхней части бассейна ввиду удалённости от морского побережья и, очевидно, более низкой кормности речных экосистем, специализация рыбоядной группировки

проходила по иному сценарию. Здесь в качестве корма для гольцов оказалась доступна молодь жилых лососевых, в том числе микижи и хариуса. Вероятно, за счёт освоения этого ресурса от мальмы обособился предок каменного гольца. Эта рыба была вынуждена перейти к нересту в зоне хвойной тайги, получившей широкое распространение на центральной Камчатке в конце плейстоцена. Продукты разложения хвои оказывали токсическое воздействие на эмбрионы и молодь гольцов в ходе раннего развития. Можно предположить, что необходимость выживать в токсичных условиях вкупе с доступным энергетически выгодным кормом, привели к ускорению метаболизма в раннем развитии и формированию специфического фенотипа каменного гольца.

Таким образом, помимо временной параллельности эволюционных процессов, можно предполагать разные причины и пути параллельной специализации двух рыбоядных группировок мальмоидных гольцов бассейна р. Камчатка. При кажущемся сходстве пищевых ниш (потребление рыбы) способы их освоения различаются, что находит отражение в адаптивных признаках фенотипов. Подобные нашему примеры, когда параллельно в речных и озёрных системах в результате адаптивной радиации сформировались сходные фенотипы, обнаруживаются у усачей из озера Тана и рек Эфиопского нагорья (de Graaf et al., 2008; Levin et al., 2020), расщепобрюхих рода *Schizothorax* из непальских рек и озёр (Regmi et al., 2021).

ВЫВОДЫ

- 1) Популяционная система *Salvelinus malma* complex бассейна р. Камчатка фенотипически гетерогенна и разнообразна по биологическим характеристикам, но не подразделяется по вариабельности митохондриальной ДНК. Эндемичные каменный и белый голец являются дериватами мальмы недавнего происхождения.
- 2) В современных условиях каменный голец, белый голец и мальма – три репродуктивно обособленные друг от друга популяционные группировки. Между белым гольцом и мальмой сохраняется ограниченный генный обмен. Презиготический барьер между группировками поддерживается за счёт расхождения по местам и срокам нереста. Генетические дистанции между мальмой и её дериватами значительно выше, чем между географически удалёнными популяциями мальмы бассейна р. Камчатка.
- 3) Каменный голец ведёт речной образ жизни, специализируется на питании молодью лососёвых рыб. Белый голец ведёт озёрно-речной образ жизни, специализируется на питании колюшками и корюшкой. Обе группы рыбоядных гольцов не образуют карликовых самцов и отличаются от бентосоядной мальмы ускоренным соматическим ростом, окраской, особенностями формы тела и головы, строением черепа.
- 4) Каменный голец, вероятно, специализировался к воспроизводству в зоне хвойных лесов средней части бассейна из небольшой предковой группы. В его обособлении, помимо перехода на питание рыбой, предположительно сыграло роль повышение тиреоидного статуса в ответ на токсификацию среды раннего развития продуктами разложения хвойного опада. Для молоди мальмы среда развития каменного гольца токсична.
- 5) Белый голец предположительно обособился в озёрно-речной системе нижней части бассейна, характеризующейся высокой продуктивностью. В его демографической истории не прослеживается скачков численности. Крупные производители белого гольца способны занимать нерестилища на потоке, недоступные более мелкой мальме из-за высоких скоростей течения. Степень дивергенции от мальмы у белого гольца ниже, чем у каменного, частота гибридизации с родительской формой у первого существенно выше, чем у второго.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Базаркина Л.А. Многолетние изменения гидрологического режима озера Азабачьего (бассейн р. Камчатки) // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. – 2018. – № 51. – С. 47-59.
2. Берг Л.С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. – изд-во АН СССР, 1948. – Т Цель настоящей работы – определить возможные причины и механизмы дивергенции эндемичных рыбоядных гольцов бассейна р. Камчатка от их вероятного предка – мальмы *Salvelinus malma*, а также выявить современные взаимоотношения форм в составе популяционной системы бассейна. 1. – С. 466.
3. Берг Л.С. Фауна России и сопредельных стран. Рыбы (Marsipobranchii и Pisces). Ostariophysi / Л.С. Берг; ред. Н.В. Насонов. – Петроград: Типография Императорской Академии наук, 1914. – Т. 3, Вып. 2. – 378 с.
4. Богатов В. В. Комбинированная концепция функционирования речных экосистем // Вестник ДВО РАН. – 1995. – Т. 61. – № 3. – С. 51-61.
5. Богдан В.В., Сидоров В.С., Зекина Л.М. Липиды рыб при адаптации к различным экологическим условиям // Экологические проблемы онтогенеза рыб: физиолого-биохимические аспекты. – М.: МГУ, 2001. – С. 188-202.
6. Богуцкая Н.Г., Насека А.М. Каталог бесчелюстных и рыб пресных и солоноватых вод России с номенклатурными и таксономическими комментариями. М: Полиграф-плюс. – 2014. - 328 с.
7. Бонк А.А. Характеристика пресноводных водоемов Камчатки: Учебно-справочное пособие. – Петропавловск-Камчатский: КамчатГТУ, Всемирный фонд дикой природы (WWF), 2015. – 52 с.
8. Брайцева О.А., Мелекесцев И.В., Евтеева И.С., Лупкина Е.Г. Стратиграфия четвертичных отложений и оледенения Камчатки. – М.: Наука, 1968. – 245 с.

9. Бугаев В.Ф., Вронский Б.Б., Заварина Л.О., Зорбиди Ж.Х., Остроумов А.Г., Тиллер И.В. Рыбы реки Камчатка. – Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО, 2007. – 459 с.
10. Бурнашев М.С. Маринки реки Зеравшан // Кишинев. Госун-т. Уч. зап, 1952. – Т. 4 (биол.). – С. 111-125.
11. Бусарова О.Ю. Третий случай трофической дифференциации бентосоядной мальмы (*Salvelinus malma*) в литорали озер Камчатки: озеро Азабачье // Актуальные проблемы освоения биологических ресурсов Мирового океана. – 2020. – С. 14-18.
12. Бусарова О.Ю., Буторина Т.Е., Маркевич Г.Н., Анисимова, Л.А. Паразитофауна кокани *Oncorhynchus nerka* озера Кроноцкое (Камчатка) // Паразитология. – 2016. – Т. 50. – № 3. – С. 212-224.
13. Бусарова О.Ю., Есин Е.В., Буторина Т.Е., Есипов А.В., Маркевич Г.Н. Экологическая дифференциация жилой мальмы *Salvelinus malma* (Salmonidae) озера Дальнее, Камчатка // Вопросы ихтиологии. – 2017. – Т. 57. – № 4. – С. 424-434.
14. Бусарова О.Ю., Маркевич Г.Н., Кнудсен Р. Дифференциация носатого гольца (*Salvelinus schmidtii*) озера Кроноцкого (Камчатка) по паразитологическим данным // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. – 2015. – № 39.
15. Буторина Т. Е. Видовой состав и таксономическое разнообразие паразитов гольцов рода *Salvelinus* по ареалу // Вестник Бурятской государственной сельскохозяйственной академии им. ВР Филиппова. – 2008. – № 2. – С. 13-18.
16. Буторина Т.Е., Горовая О.Ю., Журба В.А., Романов Н.С. Ушковская мальма – молодой эндемик Камчатки: паразитофауна, экология, морфология, генетика // Труды Камчатского филиала Тихоокеанского института географии Дальневосточного отделения Российской академии наук. – 2009. – С. 72-90.

17. Быховская-Павловская И.Е. Паразиты рыб. Руководство по изучению. – Л: Наука, 1985. – 122 с.
18. Варина Н.Р. Куркин В.А., Авдеева Е.В., Климова Л.Д., Щербовских А.Е., Лапина А.С., Филиппова Е.А. Стандартизация леденцов "ДЕНТОС" для лечения и профилактики инфекционно-воспалительных заболеваний ротовой полости // Современные проблемы науки и образования. – 2015. – № 2-2. – С. 487-487.
19. Васильев В.П., Савваитова К.А. Иммунологический анализ арктического гольца (*Salvelinus alpinus* (L.)) из бассейна р. Камчатки // Научные доклады высшей школы. Биологические науки. – 1972. – № 6. – С. 19-22.
20. Васильева Е.Д. Краниологическая характеристика проходного гольца (род *Salvelinus*, Salmonidae) полуострова Камчатка // Вопросы ихтиологии. - 1979. - Т. 19. - Вып. 1. - С. 73-84.
21. Васильева Е.Д. Опыт использования остеологических признаков в систематике гольцов рода *Salvelinus* (Salmoniformes, Salmonidae) // Зоологический журнал. - 1980. - Т. 59. - № 11. - С. 1671-1682.
22. Васильковский М.Г. Ресурсы поверхностных вод СССР. – Л.: Гидрометеиздат, 1973. – Т. 20 Камчатка – 368 с.
23. Глубоковский М.К. Таксономические отношения гольцов рода *Salvelinus* в бассейне р. Камчатки // Биология моря. – 1977. – № 3. – С. 24-35.
24. Глубоковский М.К. Эволюционная биология лососевых рыб. – М: Наука, 1995. – 313 с.
25. Голубцов А.С. «Пучки видов» рыб в реках и озерах: симпатрическая дивергенция в фаунистически обедненных рыбных сообществах как особый модус эволюции // В кн.: Павлов Д.С., Дгебуадзе Ю.Ю., Шатуновский М.И. (ред.) / Актуальные проблемы современной ихтиологии (к 100-летию Г.В. Никольского). – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2010. – С. 96-123.
26. Горин С.Л. Современные морфологическое строение и гидрологический режим эстуария реки Камчатки // Исследования водных

биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. – 2013. – № 31.

27. Горин С.Л. Эстуарии полуострова Камчатка: теоретические подходы к изучению и гидролого-морфологическая типизация. Итоги 10 лет исследований // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. – 2012. – № 27. – С. 5-12.

28. Горовая О.Ю. Нематоды гольцов Камчатки: состав и структура сообществ, гостальное и Топическое распределение // Научные труды Дальрыбвтуза. – 2008. – Т. 20. – С. 1-14.

29. Груздева М.А., Кузищин К.В., Павлов Е.Д., Буш А.Г., ... Павлов Д.С. Морфофизиологические закономерности формирования жизненных стратегий мальмы *Salvelinus malma* Камчатки // Вопросы ихтиологии. – 2017. Вып. 57(5). – С. 534-552.

30. Груздева М.А., Кузищин, К.В., Семёнова А.В., Пономарёва Е.В., Волков А.А., Павлов Д.С. Редкий случай перманентной интрогрессивной гибридизации у гольцов рода *Salvelinus* (Salmonidae: Salmoniformes) в реке Утхолок, западная Камчатка // Биология моря. – 2018. – Вып. 44(6). – С. 381-389.

31. Дадибян М. Г. Питание севанских форелей // Труды Севанской гидробиологической станции. – 1955. – Т. 14. – С. 5-76.

32. Дгебуадзе Ю.Ю., Мироновский А.Н., Мэндсайхан Б., Слынько Ю.В. Быстрая морфологическая диверсификация карповой рыбы *Oreoleuciscus potanini* (Cyprinidae) при образовании водохранилища на реке семиаридной зоны // Доклады Российской академии наук. Науки о жизни. – 2020. – Т. 490. – № 1. – С. 85-89.

33. Есин Е.В. Особенности биологии камчатской мальмы *Salvelinus malma* (Salmonidae) из нерестовых рек вулканических районов // Вопросы ихтиологии. – 2017. – Т. 57. – № 2. – С. 190-200.

34. Есин Е.В. Ручьевая мальма *Salvelinus malma* полуострова Камчатка // Вопросы ихтиологии. – 2015. – Т. 55. – № 2. – С. 180-195.

35. Есин Е.В. Шульгина Е.В., Широков Д.А., Зленко Д.В., Леман В.Н. Физиологическая адаптация молоди гольца *Salvelinus malma* (Salmonidae) к обитанию в загрязненных реках вулканических территорий Камчатки // Биология внутренних вод. – 2018. – № 2. – С. 57-69.
36. Есин Е.В., Маркевич Г. Н. Эволюция гольцов рода *Salvelinus* (Salmonidae). 1. Формирование и расселение видов // Вопросы ихтиологии. – 2018а. – Т. 58. – № 2. – С. 161-178.
37. Есин Е.В., Маркевич Г.Н. Белый голец нижнего течения реки Камчатки, оз. Азабачьего. / Часть 1. РЫБЫ // Красная книга Камчатского края / Отв. ред. А.М. Токранов. – Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс, 2018в. – С. 66.
38. Есин Е.В., Маркевич Г.Н. Гольцы рода *Salvelinus* азиатской части Северной Пацифики: происхождение, эволюция и современное разнообразие. – Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс, 2017. – 188 с.
39. Есин Е.В., Маркевич Г.Н. Каменный голец бассейна реки Камчатки (от реки Озёрная Камчатка до притоков оз. Азабачьего). / Часть 1. РЫБЫ // Красная книга Камчатского края / Отв. ред. А.М. Токранов. – Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс, 2018б. – С. 67.
40. Есин Е.В., Маркевич Г.Н. Симпатрические формы мальмы *Salvelinus malma* (Salmonidae) Курильского озера (южная Камчатка) // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей. – 2016. – С. 266-269.
41. Есин Е.В., Мельник Н.О., Зленко Д.В., Шкиль Ф.Н., Маркевич Г.Н. Симпатрическая диверсификация камчатской мальмы *Salvelinus malma* (Salmonidae) в экосистеме предельно малого размера // Вопросы ихтиологии. – 2019. – Т. 59. – № 6. – С. 733-736.
42. Животовский Л.А. 2015. Генетическая история лососевых рыб рода *Oncorhynchus* // Генетика. – Т. 51. – № 5. – С. 584-599.
43. Кацыка А.П. Температурный режим Камчатки. // Вопросы географии Камчатки. Камчатский отдел географического общества СССР. – 1966. – № 4. – С. 86-93.

44. Киселев Ю.Г. Глубинная геология Арктического бассейна. – М.: Недра 1986, – 224 с.
45. Королюк М.А., Иванова А.И., Майорова И.Г. Метод определения активности каталазы // Лаб. Дело. – 1988. – № 1. – С. 16-19.
46. Кукулина Л.В., Чалов С.Р. Сток взвешенных наносов рек с территорий современного вулканизма Камчатки // География и природные ресурсы. – 2012. – № 1. – С. 103-110.
47. Куренков И.И. Зоопланктон озер Камчатки. – Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО, 2005. – 178 с.
48. Кучко Т.Ю. Методы получения половых продуктов от производителей рыб: учебное пособие для студентов эколого-биологического и агротехнического факультетов – Петрозаводск: Издательство ПетрГУ, 2015. – 63 с.
49. Леман В.Н. Экологическая и видовая специфика нерестилищ тихоокеанских лососей р. *Oncorhynchus* на Камчатке // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. – 2003. – № 2. – С. 12-34.
50. Линдберг Г.У. Крупные колебания уровня океана в четвертичный период. Биogeографические обоснования гипотезы. – Л.: Наука, 1972. – 548 с.
51. Лукьяненко В.И. Общая ихтиотоксикология – М.: Легкая и пищевая промышленность, 1983. – 320 с.
52. Маркевич Г.Н., Есин Е.В. Эволюция гольцов рода *Salvelinus* (Salmonidae). 2. Симпатрическая внутризёрная диверсификация (экологические черты и эволюционные механизмы с примерами из разных групп рыб) // Вопросы ихтиологии. – 2018. – Т. 58. – № 3. – С. 292-312.
53. Махров А.А., Болотов И.Н., Спицын В.М., Гофаров М.Ю., Артамонова В.С. Жилые и проходные формы арктического гольца (*Salvelinus alpinus*) Европейского Севера России-пример высокой экологической пластичности без видообразования // Доклады Академии наук. – 2019. – Т. 485. – №. 2. – С. 242-246.

54. Мацук В.Е., Лапин В.И. Некоторые особенности жирового обмена двух форм гольцов *Salvelinus alpinus* (L.) оз. Азабачьего (Камчатка) // Вопросы ихтиологии. - 1972. - Т. 12. – Вып. 5. - С. 917-922.
55. Медведева-Васильева Е.Д. Osteологический анализ озерно-речной формы гольца *Salvelinus alpinus* (L.) бассейна реки Камчатки // Научн. докл. высшей школы. Биолог. науки. - 1978. - № 2. - С. 66–74.
56. Мина М.В. Микроэволюция рыб. Эволюционные аспекты фенетического разнообразия. М.: Наука. – 1986. – 205 с.
57. Мурза И.Г., Христофоров О.Л. Определение степени зрелости гонад и прогнозирование возраста достижения половой зрелости у атлантического лосося и кумжи. Методические указания. – Л.: ГосНИОРХ, 1991. – 102 С.
58. Нешатаева В.Ю. Растительный покров полуострова Камчатка и его геоботаническое районирование // Труды Карельского научного центра Российской академии наук. – 2011. – № 1. – С. 3-22.
59. Олейник А.Г. Скурихина Л.А., Кухлевский А.Д., Бондарь Е.И. Генетическая дифференциация гольцов Арктической группы Северо-Восточной Азии и Северной Америки // Генетика. – 2019б. – Т. 55. – № 3. – С. 325-336.
60. Олейник А.Г., Скурихина Л.А., Брыков В.А. Генетическая дивергенция митохондриальной ДНК белого гольца *Salvelinus albus* и северной мальмы *Salvelinus malma malma* // Генетика. – 2010а. – Т. 46. – № 3. – С. 389-400.
61. Олейник А.Г., Скурихина Л.А., Брыков В.А. Филогения гольцов рода *Salvelinus* по данным анализа митохондриальной ДНК // Генетика. – 2015. – Т. 51. – № 1. – С. 63-77.
62. Олейник А.Г., Скурихина Л.А., Кухлевский А.Д. Родственные связи каменного гольца *Salvelinus malma kuznetzovi* Taranetz, 1933 (Salmoniformes: Salmonidae) из бассейна реки Камчатка по данным генетического анализа // Биология моря. – 2019а. – Т. 45. – № 1. – С. 35-43.

63. Олейник А.Г., Скурихина Л.А., Чукова Е.И. Филогеография южной азиатской мальмы *Salvelinus malma krascheninnikovi*: генеалогический анализ митохондриальной ДНК // Генетика. – 2010б. – Т. 46. – № 2. – С. 226-238.
64. Осинев А.Г. Эволюционные взаимоотношения между основными таксонами *Salvelinus alpinus* – *Salvelinus malma* complex: результаты сравнительного анализа аллозимных данных разных авторов // Вопросы ихтиологии. – 2001. – Т. 41. – № 2. – С. 167.
65. Осинев А.Г., Волков А.А. Происхождение двух видов гольцов (*Salvelinus*, Salmonidae) озера Эльгыгытгын: данные по ATPase6–NADH4L-участку митохондриальной ДНК // Вопросы ихтиологии. – 2020. – Т. 60. – № 4. – С. 452-459.
66. Осинев А.Г., Павлов С.Д. Аллозимная изменчивость и генетическая дивергенция популяций арктического гольца и мальмы (*Salvelinus alpinus* – *S. malma* complex) // Вопросы ихтиологии. – 1998. – Т. 38. – № 1. – С. 47-61.
67. Павлов Д.С., Савваитова К.А. К проблеме соотношения анадромии и резидентности у лососевых рыб (Salmonidae) // Вопросы ихтиологии. – 2008. – Т. 48. – № 6. – С. 810-824.
68. Павлов Д.С., Савваитова К.А., Груздев М.А., Максимов С.В., Медников Б.М., Пичугин М.Ю., ... Павлов, С.Д. Разнообразие рыб Таймыра: Систематика, экология, структура видов как основа биоразнообразия в высоких широтах, современное состояние в условиях антропогенного воздействия. – Москва: Наука, 1999. – 208 с.
69. Павлов Д.С., Савваитова К.А., Кузищин К.В., Груздева М.А., Мальцев А.Ю., Стэнфорд Д.А. Разнообразие жизненных стратегий и структура популяций камчатской микижи *Parasalmo mykiss* в экосистемах малых лососёвых рек разного типа // Вопросы ихтиологии. – 2008. – Т. 48. – № 1. – С. 42-49.
70. Пинегина Т.К., Кожурин А.И., Пономарева В.В. Активная тектоника и геоморфология побережья Камчатского залива (Камчатка) // Тихоокеанская геология. - 2014. – Вып. 33 (1). – С. 75-88.

71. Пичугин М.Ю., Павлов Д.С., Савваитова К.А. Жизненный цикл и структура популяций трехиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus* (сем. Gasterosteidae) в реках северо-западной Камчатки (на примере реки Утхолок) // Вопросы ихтиологии. – 2008. – Т. 48. – № 2. – С. 211-220.
72. Правдин И.Ф. Руководство по изучению рыб. М.: Пищ. пром-сть. - 1966. – 324 с.
73. Попов А. В. Морфофункциональные адаптации памирского османа *Schizopygopsis stoliczkai* Steind. в озере Яшель-Куль // Вопросы ихтиологии – 1968. – Т. 8. – №. 1/48. – С. 15-31.
74. Решетников Ю.С. Экология и систематика сиговых рыб. – М.: Наука, 1980. – 301 с.
75. Савваитова К.А. Арктические гольцы (Структура популяционных систем, перспективы хозяйственного использования). – М.: Агропромиздат. – 1989. – 224 с.
76. Савваитова К.А. Морфологические особенности и изменчивость локальных популяций озерно-речной формы гольца *Salvelinus alpinus* (L.) из водоемов бассейна р. Камчатки // Вопросы ихтиологии. – 1970. – Т. 10. – № 2. – С. 300-318.
77. Савваитова К.А., Гриценко О.Ф., Груздева М.А., Кузищин К.В. Жизненная стратегия и фенетическое разнообразие гольцов рода *Salvelinus* из озера Черное (о. Онекотан, Курильские острова) // Вопросы ихтиологии. – 2000 – Т. 40. – № 6. – С. 743-763.
78. Савваитова К.А., Кохменко Л.В. Некоторые особенности биологии симпатрических гольцов (*Salvelinus aplinus* L.) из бассейна озера Азабачье // Вестн. МГУ. – 1971. – Т. 3. – С. 37-42.
79. Савваитова К.А., Кузищин К.В., Кончакова С.А., Груздева М.А. Вариации в строении черепа у гольцов (род *Salvelinus*) Камчатско-Курильской гряды и таксономический статус форм // Вопросы ихтиологии. – 2004. – Т. 44. – № 3. – С. 313-331.

80. Савваитова К.А., Кузищин К.В., Пичугин М.Ю., Груздева М.А., Павлов Д.С. Систематика и биология кунджи *Salvelinus leucomaenis* // Вопросы ихтиологии. – 2007. – Т. 47. - № 1. С. 58-71.
81. Савваитова К.А., Максимов В.А. Каменный голец из бассейна р. Камчатки // Биологические науки. – 1970. – № 5. – С. 7-20.
82. Савваитова К.А., Романов Н.С. Некоторые особенности систематики и биологии карликовой ручьевой формы молоди озерно-речной формы арктического гольца *Salvelinus alpinus* (L.) из бассейна Азабачьего озера (Камчатка) // Биологические науки. – 1969. – № 8. – С. 16-28.
83. Савваитова К. А., Шанин А. Ю., Веригина И. А. Формообразование и структура вида лжеосман-нагорец *Schizopygopsis stoliczkai* в водоемах Памира // Вопросы ихтиологии. – 1988. – Т. 28. – №. 6. – С. 896-906.
84. Салменкова Е. А., Омельченко В. Т. Генетическая дивергенция и таксономический статус гольцов рода *Salvelinus* // Успехи современной биологии. – 2013. – Т. 133. – №. 3. – С. 269-283.
85. Салменкова Е.А., Омельченко В.Т., Афанасьев К.И., Рубцова Г.А., Ковалев М.Ю. Генетическая дивергенция популяций белого гольца *Salvelinus albus*, северной и южной форм мальмы *S. malma* (Salmonidae) по микросателлитным локусам ДНК // Вопросы ихтиологии. – 2009. – Т. 49. – № 6. – С. 752-762.
86. Салменкова Е.А., Омельченко В.Т., Радченко О.А., Гордеева Н.В., Рубцова Г.А., Романов Н.С. Генетическая дивергенция гольцов рода *Salvelinus* Кроноцкого озера (полуостров Камчатка) // Генетика. – 2005. – Т. 41. – № 8. – С. 1096-1107.
87. Сиделева В.Г. Паттерны озёрного видообразования и сопряжённая с ним морфологическая и молекулярная дивергенция эндемичных рыб Байкала // В кн.: Павлов Д.С., Дгебуадзе Ю.Ю., Шатуновский М.И. (ред.) / Актуальные проблемы современной ихтиологии (к 100-летию Г.В. Никольского). – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2010. – С. 124-147.

88. Симпсон Дж.Г. Темпы и формы эволюции. – М.: Госиздат, 1948. – 358 с.
89. Смирнов М.П. Растворенные органические вещества и минерализация речных вод гор с тундрово-таежными типами вертикальной поясности России // Известия Российской академии наук. Серия географическая. – 2015. – №. 5. – С. 54-68.
90. Таранец А.Я. О некоторых новых пресноводных рыбах из Дальневосточного края // Доклады АН СССР. – 1933. – № 2. – С. 83-85.
91. Тиллер И.В. Проходная мальма (*Salvelinus malma*) Камчатки // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. – 2007. – № 9. – С. 79-95.
92. Тиллер И.В. Сравнительная биологическая характеристика проходной мальмы камчатских рек. // Материалы Всероссийской научной конференции "Водные биологические ресурсы России: состояние, мониторинг, управление" – 3-6 октября 2017 г., Петропавловск-Камчатский. – 2017. – С. 50-56.
93. Токранов А.М. О «бесчешуйном звере» и других обитателях камчатских вод. – Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО, 2004. – 152 с.
94. Толмачёва Ю.П. Сравнительная характеристика питания трех видов *Cottoidei* в литорали Южного Байкала (мыс Березовый) // Вопросы ихтиологии. – 2008. – Т. 48. – №. 4. – С. 501-506.
95. Фролов С.В. Кариологические различия северной мальмы *Salvelinus malma malma* и белого гольца *Salvelinus albus* из бассейна реки Камчатки // Генетика. - 2001. - Т. 37. - № 3. - С. 350-357.
96. Фортунатова К. Р. Форели озера Эйзенам // Труды Севанской озерной станции. – 1933. – Т. 3. – №. 2. – С. 71-92.
97. Чебанова В. В. Морфологические особенности строения сейсмосенсорной системы у гольца *S. alpinus* (L.) из оз. Азабачьего (Камчатка) // Изв. ТИНРО. – 1974. – Т. 90. – С. 139.

98. Черешнев И.А., Волобуев В.В., Шестаков А.В., Фролов С.В. Лососевидные рыбы Северо-Востока России. Владивосток: Дальнаука. – 2002. – 496 с.
99. Черняев Ж. Жизнь нерестилищ сёмги. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2020. – 146 с.
100. Шамрикова Е.В., Ванчикова Е.В., Сытарь Т.С., Зуева О.М. Сравнительное исследование методик определения содержания углерода органических соединений в природных водах и водных вытяжках из почв // Вода: химия и экология. – 2012. – № 4. – С. 88-92.
101. Шедько С.В. Гинатулина Л.К., Мирошниченко И.Л., Немкова Г.А. Филогеография митохондриальной ДНК южной азиатской мальмы *Salvelinus curilus* (Pallas, 1814) (Salmoniformes, Salmonidae): опосредованная интрогрессия генов? // Генетика. – 2007. – Т. 43. – № 2. – С. 227-239.
102. Шедько С.В., Мирошниченко И.Л., Немкова Г.А. Филогения лососевых рыб (Salmoniformes: Salmonidae) и ее молекулярная датировка: анализ мтДНК-данных // Генетика. – 2013. – Т. 49. – № 6. – С. 718-734.
103. Шкиль Ф.Н. Лазебный О.Е., Капитанова Д.В., Белай А., Борисов В.Б., Смирнов С.В. Онтогенетические механизмы взрывной морфологической дивергенции пучка видов крупных африканских усачей р. *Labeobarbus* (Cyprinidae; Teleostei) оз. Тана, Эфиопия // Онтогенез. – 2015. – Т. 46. – № 5. – С. 346-359.
104. Aardema M.L., Stiassny M.L. J., Alter S.E. Genomic analysis of the only blind cichlid reveals extensive inactivation in eye and pigment formation genes // Genome biology and evolution. – 2020. – V. 12. – № 8. – P. 1392-1406.
105. Adams C.E., Maitland P.S. Arctic charr in Britain and Ireland–15 species or one? // Ecology of Freshwater Fish. – 2007. – V. 16. – № 1. – P. 20-28.
106. Adams C.E., Wilson A.J., Ferguson M.M. Parallel divergence of sympatric genetic and body size forms of Arctic charr, *Salvelinus alpinus*, from two Scottish lakes // Biological Journal of the Linnean Society. – 2008. – V. 95. – № 4. – P. 748-757.

107. Aguilera G., Terán G.E., Mirande J.M., Alonso F., Rometsch S., Meyer A., Torres-Dowdall J. Molecular and morphological convergence to sulfide-tolerant fishes in a new species of *Jenynsia* (Cyprinodontiformes: Anablepidae), the first extremophile member of the family // PLOS ONE. – 2019. – V. 14. – № 7. – P. e0218810.
108. Ahi E.P., Steinhäuser S.S., Pálsson A., Franzdóttir S.R., Snorrason S.S., Maier, V.H., Jónsson Z.O. Differential expression of the aryl hydrocarbon receptor pathway associates with craniofacial polymorphism in sympatric Arctic charr // EvoDevo. – 2015. – V. 6. – № 1. – P. 1-18.
109. Ahi E.P., Kapralova K.H., Pálsson A., Maier V.H., Gudbrandsson J., Snorrason S. S., ... Franzdóttir S.R. Transcriptional dynamics of a conserved gene expression network associated with craniofacial divergence in Arctic charr // Evodevo. – 2014. – V. 5. – № 1. – P. 40.
110. Albertson R.C. Morphological divergence predicts habitat partitioning in a Lake Malawi cichlid species complex // Copeia. – 2008. – № 3. – P. 689-698.
111. Alekseyev S.S., Bajno R., Gordeeva N.V., Reist J.D., Power M., Kirillov A.F., ... Matveev A.N. Phylogeography and sympatric differentiation of the Arctic charr *Salvelinus alpinus* (L.) complex in Siberia as revealed by mtDNA sequence analysis // Journal of Fish Biology. – 2009. – V. 75. – № 2. – P. 368-392.
112. Alekseyev S.S., Gordeeva N.V., Matveev A.N., Samusenok V.P., Vokin A.I., Yur'ev A.L. Three sympatric forms of Arctic charr *Salvelinus alpinus* complex (Salmoniformes, Salmonidae) from Lake Kamkanda, northern Transbaikalia // Journal of Ichthyology. - 2014.- V. 54(6). - P. 384-408.
113. Alekseyev S.S., Samusenok V.P., Matveev A.N., Pichugin M.Y. Diversification, sympatric speciation, and trophic polymorphism of Arctic charr, *Salvelinus alpinus* complex, in Transbaikalia // Environmental Biology of Fishes. – 2002. – V. 64. – № 1. – P. 97-114.
114. Alexandrou M.A., Swartz B.A., Matzke N.J., Oakley T.H. Genome duplication and multiple evolutionary origins of complex migratory behavior in

- Salmonidae // Molecular phylogenetics and evolution. – 2013. – V. 69. – № 3. – P. 514-523.
115. Alter S.E., Brown B., Stiassny M.L.J. Molecular phylogenetics reveals convergent evolution in lower Congo River spiny eels // BMC evolutionary biology. – 2015. – V. 15. – № 1. – P. 1-12.
116. Alter S.E., Munshi-South J., Stiassny M.L.J. Genomewide SNP data reveal cryptic phylogeographic structure and microallopatric divergence in a rapids-adapted clade of cichlids from the Congo River // Molecular ecology. – 2017. – V. 26. – № 5. – P. 1401-1419.
117. Anderson C., Cabana G. Estimating the trophic position of aquatic consumers in river food webs using stable nitrogen isotopes // Journal of the North American Benthological Society. – 2007. – V. 26. – № 2. – P. 273-285.
118. Arostegui M.C., Quinn T.P. Reliance on lakes by salmon, trout and charr (*Oncorhynchus*, *Salmo* and *Salvelinus*): An evaluation of spawning habitats, rearing strategies and trophic polymorphisms // Fish and Fisheries. – 2019. – V. 20. – № 4. – P. 775-794.
119. Ayala F.J., Avise J.C. In the light of evolution III: Two centuries of Darwin // Proceedings of the National Academy of Sciences. – 2009. – V. 106. – № Supplement 1. – P. 9933-9938.
120. Balakirev E.S., Parensky V.A., Kovalev M.Y., Ayala F.J. Complete mitochondrial genome of the stone char *Salvelinus kuznetzovi* (Salmoniformes, Salmonidae) // Mitochondrial DNA Part B. – 2016a. – V. 1. – № 1. – P. 287-288.
121. Balakirev E.S., Parensky V.A., Kovalev M.Y., Ayala F.J. Complete mitochondrial genome of the white char *Salvelinus albus* (Salmoniformes, Salmonidae) // Mitochondrial DNA Part A. – 2016b. – V. 27. – № 5. – P. 3753-3754.
122. Barluenga M., Stölting K.N., Salzburger W., Muschick M., Meyer A. Sympatric speciation in Nicaraguan crater lake cichlid fish // Nature. – 2006. – V. 439. – № 7077. – P. 719-723.

123. Beachman T.D., Withler, R.E., Population structure of sea-type and lake-type sockeye salmon and kokanee in the Fraser River and Columbia River drainages // PLOS ONE. – 2017. - V. 12(9), e0183713.
124. Behnke R.J. A systematic review of the genus *Salvelinus* // Charrs: salmonid fishes of the genus *Salvelinus* / Ed. Balon E.K. Hague: Dr.W. Junk, 1980 – P. 441-480.
125. Behnke R.J. Interpreting the phylogeny of *Salvelinus* // Physiol. Ecol. Japan. 1989 – Spec. – V. 1. – P. 35-48.
126. Beltrão H., Zuanon J., Ferreira E. Checklist of the ichthyofauna of the Rio Negro basin in the Brazilian Amazon // ZooKeys. – 2019. – V. 881. – P. 53.
127. Bernatchez L. Ecological theory of adaptive radiation: an empirical assessment from coregonine fishes (Salmoniformes) // In: Hendry A.P., Stearns S.C. / Evolution Illuminated: Salmon and Their Relatives. – Oxford and New York: Oxford University Press, 2004. – P. 175-207.
128. Blanton M.L., Specker J.L. The hypothalamic-pituitary-thyroid (HPT) axis in fish and its role in fish development and reproduction // Critical reviews in toxicology. – 2007. – V. 37. – № 1-2. – P. 97-115.
129. Bolnick D.I., Fitzpatrick B.M. Sympatric speciation: models and empirical evidence // Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics. – 2007. – V. 38. – P. 459-487.
130. Bolotovskiy A.A., Levin B.A. Effects of thyroid hormones on vertebral numbers in two cyprinid fish species: *Rutilus rutilus* (Linnaeus, 1758) and *Abramis brama* (Linnaeus, 1758) // Journal of Applied Ichthyology. – 2018. – V. 34. – № 2. – P. 449-454.
131. Bolotovskiy A.A., Levina M.A., DeFaveri J., Merilä J., Levin B.A. Heterochronic development of lateral plates in the three-spined stickleback induced by thyroid hormone level alterations // PLOS ONE. – 2018. – V. 13. – № 3. – P. 0194040.
132. Boulenger G.A. LXXI. — On a collection of fishes from Gallaland // Journal of Natural History. – 1906. – V. 17. – № 102. – P. 557-566.

133. Bourgeois J., Pinegina T.K., Ponomareva V.V., Zaretskaia N.E. Holocene tsunamis in the southwestern Bering sea, Russian Far East, and their tectonic implications // GSA bulletin. - 2006 - V. 118. - P. 449—463.
134. Braitseva O.A. Melekestsev I.V., Ponomareva V.V., Sulerzhitsky L.D. Ages of calderas, large explosive craters and active volcanoes in the Kuril-Kamchatka region, Russia // Bulletin of Volcanology. – 1995. – V. 57. – № 6. – P. 383-402.
135. Brunner P.C., Douglas M.R., Osinov A.G., Wilson C.C., Bernatchez L. Holarctic phylogeography of Arctic charr (*Salvelinus alpinus* L.) inferred from mitochondrial DNA sequences // Evolution. – 2001. – V. 55. – № 3. – P. 573-586.
136. Buchholz D.R., Hayes T.B. Variation in thyroid hormone action and tissue content underlies species differences in the timing of metamorphosis in desert frogs // Evolution & Development. – 2005. – V. 7. – № 5. – P. 458-467.
137. Burress E.D. Cichlid fishes as models of ecological diversification: patterns, mechanisms, and consequences // Hydrobiologia. – 2015. – V. 748. – № 1. – P. 7-27.
138. Burress E.D. Duarte A., Serra W.S., Loueiro M., Gangloff M.M., Siefferman L. Functional diversification within a predatory species flock // PLOS ONE. – 2013. – V. 8. – № 11. – P. e80929.
139. Burress E.D., Alda F., Duarte A., Loureiro M., Armbruster J.W., Chakrabarty P. Phylogenomics of pike cichlids (Cichlidae: *Crenicichla*): the rapid ecological speciation of an incipient species flock // Journal of Evolutionary Biology. – 2018a. – V. 31. – № 1. – P. 14-30.
140. Burress E.D., Piálek L., Casciotta J.R., Almirón A., Tan M., Armbruster J.W., Říčan O. Island- and lake-like parallel adaptive radiations replicated in rivers // Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences. – 2018b – V. 285. – № 20171762. – P. 1-9.
141. Bush A.O., Lafferty K.D., Lotz J.M., Shostak A.W. Parasitology meets ecology on its own terms: Margolis et al. revisited // Journal of Parasitology. – 1997. – V. 83. – № 4. – P. 575-583.

142. Butlin R.K., Smadja C.M. Coupling, reinforcement, and speciation // *The American Naturalist*. – 2018. – V. 191. – № 2. – P. 155-172.
143. Campana S.E. Photographic atlas of fish otoliths of the Northwest Atlantic Ocean Canadian special publication of fisheries and aquatic sciences No. 133. – NRC Research press, 2004.
144. Campinho M.A. Teleost metamorphosis: the role of thyroid hormone // *Frontiers in Endocrinology*. – 2019. – V. 10. – P. 383.
145. Carvalho L.N., Zuanon J., Sazima I. Natural history of Amazon fishes // *Tropical Biology and Conservation Management*. Oxford: Case studies, Eolss Publishers Co. Ltd. – 2009. – P. 113-144.
146. Carvalho T.P., Reis R.E., Sabaj M.H. Description of a new blind and rare species of *Xyliphius* (Siluriformes: Aspredinidae) from the Amazon basin using high-resolution computed tomography // *Copeia*. – 2017. – V. 105. – № 1. – P. 14-28.
147. Chavarie L. Howland K., Gallagher C., Tonn W. Fatty acid signatures and stomach contents of four sympatric Lake Trout: assessment of trophic patterns among morphotypes in Great Bear Lake // *Ecology of Freshwater Fish*. – 2016. – V. 25. – № 1. – P. 109-124.
148. Chavarie L., Howland K.L., Tonn W.M. Sympatric polymorphism in lake trout: the coexistence of multiple shallow-water morphotypes in Great Bear Lake // *Transactions of the American Fisheries Society*. – 2013. – V. 142. – № 3. – P. 814-823.
149. Chen Y.Y. The fishes of the Hengduan Mountains region // *The Series of the Scientific Expedition to the Hengduan Mountains of the Qinghai-Xizang Plateau*. Fishes Hengduan Mountains. – 1998. – P. 1-364.
150. Chuctaya J., Encalada A.C., Barragán K.S., Torres M.L., Rojas K.E., Ochoa-Herrera V., Carvalho T.P. New Ecuadorian records of the eyeless banjo catfish *Micromyzon akamai* (Siluriformes: Aspredinidae) expand the species range and reveal intraspecific morphological variation // *Journal of Fish Biology*. – 2020. – V. 98. – P. 1186-1191.

151. Cimpan G., Gocan S. Analysis of medicinal plants by HPLC: recent approaches // Journal of Liquid Chromatography & Related Technologies. – 2002. – V. 25. – № 13-15. – P. 2225-2292.
152. Cooke G. M., Chao N. L., Beheregaray L. B. Marine incursions, cryptic species and ecological diversification in Amazonia: the biogeographic history of the croaker genus *Plagioscion* (Sciaenidae) // Journal of Biogeography. – 2012c. – V. 39. – № 4. – P. 724-738.
153. Cooke G.M., Chao N.L., Beheregaray L.B. Divergent natural selection with gene flow along major environmental gradients in Amazonia: insights from genome scans, population genetics and phylogeography of the characin fish *Triportheus albus* // Molecular Ecology. – 2012a. – V. 21. – № 10. – P. 2410-2427.
154. Cooke G.M., Chao N.L., Beheregaray L.B. Natural selection in the water: freshwater invasion and adaptation by water colour in the Amazonian pufferfish // Journal of evolutionary biology. – 2012b. – V. 25. – № 7. – P. 1305-1320.
155. Cooke G.M., Landguth E.L., Beheregaray L.B. Riverscape genetics identifies replicated ecological divergence across an Amazonian ecotone // Evolution. – 2014. – V. 68. – № 7. – P. 1947-1960.
156. Corder G.W., Foreman D.I. Nonparametric statistics: A step-by-step approach. – John Wiley & Sons, 2014. – 288 p.
157. Costello A.B., Down T.E., Pollard S.M., Pacas C.J., Taylor E.B. The influence of history and contemporary stream hydrology on the evolution of genetic diversity within species: an examination of microsatellite DNA variation in bull trout, *Salvelinus confluentus* (Pisces: Salmonidae) // Evolution. – 2003. – V. 57. – № 2. – P. 328-344.
158. Coyne J.A. Sympatric speciation // Current Biology. – 2007. – V. 17. – № 18. – P. 787-788.
159. Crampton W.G.R. Diversity and adaptation in deep-channel neotropical electric fishes. // Fish Life in Special Environments. / Ed.: Sébert, P., DW Onyango, and BG Kapoor. Scientific Publishers, Inc. Enfield, New Hampshire. – 2007. – P. 283-339.

160. Crane P.A., Lewis C.J., Kretschmer E.J., Miller S.J., Spearman W.J., DeCicco A.L., ... Wenburg J.K. Characterization and inheritance of seven microsatellite loci from Dolly Varden, *Salvelinus malma*, and cross-species amplification in Arctic char, *S. alpinus* // Conservation Genetics. – 2004. – V. 5. – № 5. – P. 737-741.
161. Crane P.A., Seeb L.W., Seeb J.E. Genetic relationships among *Salvelinus* species inferred from allozyme data // Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. – 1994. – V. 51. – № S1. – P. 182-197.
162. Crawford W. W. Colorado trematode studies. I. A further contribution to the life history of *Crepidostomum farionis* (Müller) // The Journal of Parasitology. – 1943. – P. 379-384.
163. Crespi B.J., Fulton M.J. Molecular systematics of Salmonidae: combined nuclear data yields a robust phylogeny // Molecular phylogenetics and evolution. – 2004. – V. 31. – № 2. – P. 658-679.
164. Crête-Lafrenière A., Weir L. K., Bernatchez L. Framing the Salmonidae family phylogenetic portrait: a more complete picture from increased taxon sampling // PLOS ONE. – 2012. – V. 7. – №. 10. – P. e46662.
165. Curry R.A., Gehrels J., Noakes D.L., Swainson R. Effects of river flow fluctuations on groundwater discharge through brook trout, *Salvelinus fontinalis*, spawning and incubation habitats // Hydrobiologia. – 1994. – V. 277. – № 2. – P. 121-134.
166. Cyr A., Sergeant C.J., Lopez J.A., O'Hara T.A. Assessing the influence of migration barriers and feeding ecology on total mercury concentrations in Dolly Varden (*Salvelinus malma*) from a glaciated and non-glaciated stream // Science of the Total Environment. – 2017. – V. 580. – P. 710-718.
167. Dagosta F.C.P., De Pinna M. The fishes of the Amazon: Distribution and biogeographical patterns, with a comprehensive list of species // Bulletin of the American Museum of Natural History. – 2019. – V. 2019. – № 431. – P. 1-163.

168. de Graaf M., Dejen E., Osse J.W., Sibbing F.A. Adaptive radiation of lake Tana's (Ethiopia) *Labeobarbus* species flock (Pisces, Cyprinidae) // Marine and Freshwater Research. – 2008. – V. 59. – № 5. – P. 391-407.
169. De Santana C.D., Vari R.P. Electric fishes of the genus *Sternarchorhynchus* (Teleostei, Ostariophysi, Gymnotiformes); phylogenetic and revisionary studies // Zoological Journal of the Linnean Society. – 2010. – V. 159. – № 1. – P. 223-371.
170. Deal C.K., Volkoff H. The Role of the Thyroid Axis in Fish // Frontiers in Endocrinology. – 2020. – V. 11.
171. Dehaan P.W., Ardren W.R. Characterization of 20 highly variable tetranucleotide microsatellite loci for bull trout (*Salvelinus confluentus*) and cross-amplification in other *Salvelinus* species // Molecular Ecology Notes. – 2005. – V. 5. – № 3. – P. 582-585.
172. Dgebuadze Y.Y. The land/inland-water ecotones and fish population of Lake Valley (West Mongolia) // Hydrobiologia. – 1995. – V. 303. – № 2. – P. 125-128.
173. Dieckmann U., Doebeli M. On the origin of species by sympatric speciation // Nature. – 1999. – V. 400. – № 6742. – P. 354-357.
174. Dimmick W.W., Berendzen P.B., Golubtsov A.S. Genetic comparison of three *Barbus* (Cyprinidae) morphotypes from the Genale River, Ethiopia // Copeia. – 2001. – V. 2001. – № 4. – P. 1123-1129.
175. Dirksen V., Dirksen O., Diekmann B. Holocene vegetation dynamics and climate change in Kamchatka Peninsula, Russian Far East // Review of Palaeobotany and Palynology. – 2013. – V. 190. – P. 48-65.
176. Doenz C.J., Bittner D., Vonlanthen P., Wagner C.E., Seehausen, O. Rapid buildup of sympatric species diversity in Alpine whitefish // Ecology and Evolution. – 2018. – V. 8. – № 18. – P. 9398-9412.
177. Doenz C.J., Krähenbühl A.K., Walker J., Seehausen O., Brodersen J. Ecological opportunity shapes a large Arctic charr species radiation // Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences. – 2019. – V. 286(1913) – № 20191992. – P. 1-10.

178. Dowling T.E., Martasian D.P., Jeffery W.R. Evidence for multiple genetic forms with similar eyeless phenotypes in the blind cavefish, *Astyanax mexicanus* // Molecular biology and evolution. – 2002. – V. 19. – № 4. – P. 446-455.
179. Duftner N., Koblmüller S., Sturmbauer C. Evolutionary relationships of the Limnochromini, a tribe of benthic deepwater cichlid fish endemic to Lake Tanganyika, East Africa // Journal of Molecular Evolution. – 2005. – V. 60. – № 3. – P. 277-289.
180. Dunham J., Baxter C., Fausch K., Fredenberg W., Kitano S., Koizumi I., ... Stanford J. Evolution, ecology, and conservation of Dolly Varden, white spotted char, and bull trout // Fisheries. – 2008. – V. 33. – № 11. – P. 537-550.
181. Dyldin Y.V., Hanel I., Fricke R., Orlov A.M., Romanov V.I., Plesnik J., ... Kochetkova M.O. Fish diversity in freshwater and brackish water ecosystems of Russia and adjacent waters // Publications of the Seto Marine Biological Laboratory. – 2020. – V. 45. – P. 47-116.
182. Dynes J., Magnan P., Bernatchez L., Rodriguez M.A. Genetic and morphological variation between two forms of lacustrine brook charr // Journal of Fish Biology. – 1999. – V. 54. – № 5. – P. 955-972.
183. Eales J.G. The relationship between ingested thyroid hormones, thyroid homeostasis and iodine metabolism in humans and teleost fish // General and comparative endocrinology. – 2019. – V. 280. – P. 62-72.
184. Earl D.A., von Holdt B.A. STRUCTURE HARVESTER: a website and program for visualizing STRUCTURE output and implementing the Evanno method // Conservation Genetics Resources. – 2012. – V. 4. – № 2. – P. 359-361.
185. Eghbaliferiz S., Iranshahi M. Prooxidant activity of polyphenols, flavonoids, anthocyanins and carotenoids: updated review of mechanisms and catalyzing metals // Phytotherapy Research. – 2016. – V. 30. – № 9. – P. 1379-1391.
186. Eshenroder R.L. Differentiation of deep-water lake charr *Salvelinus namaycush* in North American lakes // Environmental Biology of Fishes. – 2008. – V. 83. – № 1. – P. 77-90.

187. Esin E.V., Bocharova E.S., Borisova E.A., Markevich G.N. Interaction among morphological, trophic and genetic groups in the rapidly radiating *Salvelinus* fishes from Lake Kronotskoe // *Evolutionary Ecology*. – 2020. – V. 34. – P. 611-632.
188. Esin E.V., Bocharova E.S., Mugue N.S., Markevich G.N. Occurrence of sympatric charr groups, *Salvelinus*, Salmonidae, in the lakes of Kamchatka: a legacy of the last glaciations // *Journal of Fish Biology*. – 2017. – V. 91. – № 2. – P. 628-644.
189. Esin E.V., Markevich G.N. Parallel late ontogeny transformations in contrasting landlocked phenotypes of *Salvelinus malma* (Salmonidae) from small volcanic lakes // *Ecology of Freshwater Fish*. – 2019. – V. 28. – № 4. – P. 624-638.
190. Esin E.V., Markevich G.N., Melnik N.O., Kapitanova D.V., Shkil F.N. Natural toxic impact and thyroid signalling interplay orchestrates riverine adaptive divergence of salmonid fish // *Journal of Animal Ecology*. – 2021. – V. 90. – № 4. – P. 1004-1019
191. Evanno G., Regnaut S., Goudet J. Detecting the number of clusters of individuals using the software STRUCTURE: a simulation study // *Molecular Ecology*. – 2005. – V. 14. – № 8. – P. 2611-2620.
192. Excoffier L., Lischer H.E.L. Arlequin suite ver 3.5: a new series of programs to perform population genetics analyses under Linux and Windows // *Molecular Ecology Resources*. – 2010. – V. 10. – № 3. – P. 564-567.
193. Felsenstein J. Confidence limits on phylogenies: an approach using the bootstrap // *Evolution*. – 1985. – V. 39. – № 4. – P. 783-791.
194. Ferguson A., Taggart J. B. Genetic differentiation among the sympatric brown trout (*Salmo trutta*) populations of Lough Melvin, Ireland // *Biological Journal of the Linnean Society*. – 1991. – V. 43. – № 3. – P. 221-237.
195. Feulner P.G.D., Kirschbaum F., Mamonekene V., Ketmaier V., Tiedemann R. Adaptive radiation in African weakly electric fish (Teleostei: Mormyridae:

- Campylomormyrus*): a combined molecular and morphological approach // Journal of evolutionary biology. – 2007. – V. 20. – № 1. – P. 403-414.
196. Feulner P.G.D., Kirschbaum F., Tiedemann R. Adaptive radiation in the Congo River: an ecological speciation scenario for African weakly electric fish (Teleostei; Mormyridae; *Campylomormyrus*) // Journal of Physiology-Paris. – 2008. – V. 102. – № 4-6. – P. 340-346.
197. Feulner P.G.D., Plath M., Engelmann J., Kirschbaum F., Tiedemann R. Electrifying love: electric fish use species-specific discharge for mate recognition // Biology Letters. – 2009. – V. 5. – № 2. – P. 225-228.
198. Folch J., Lees M., Stanley G.H.S. A simple method for the isolation and purification of total lipides from animal tissues // Journal of Biological Chemistry. – 1957. – V. 226. – № 1. – P. 497-509.
199. Ford A.G.P., Rüber L., Newton J., Dasmahapatra K.K., Balarin J.D., Bruun K., Day J.J. Niche divergence facilitated by fine-scale ecological partitioning in a recent cichlid fish adaptive radiation // Evolution. – 2016. – V. 70. – P. 2718-2735.
200. Foster G.R., Young R.A., Neibling W.H. Sediment composition for nonpoint source pollution analyses // Transactions of the ASAE. – 1985. – V. 28. – № 1. – P. 133-139.
201. Fricke R., Eschmeyer W.N. & Van der Laan, R. (eds). ESCHMEYER'S CATALOG OF FISHES: GENERA, SPECIES, REFERENCES. (<http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>). Electronic version accessed 02.03.2021
202. Frolov S.V., Miller I.N., Frolova V.N. Karyotype and divergence of stream Dolly Varden from the Southern Sakhalin // Genetika. – 2000. – V. 36. – №. 3. – P. 361-366.
203. Frost W.E. Breeding habits of Windermere charr, *Salvelinus willughbii* (Günther), and their bearing on speciation of these fish // Proceedings of the Royal Society of London. Series B. Biological Sciences. – 1965. – V. 163. – №. 991. – P. 232-284.

204. Fryer G. The cichlid fishes of the Great Lakes of Africa // Their Biology and Evolution. TFH Publications. – 1972. –. 641 p.
205. Garza J.C., Williamson E.G. Detection of reduction in population size using data from microsatellite loci // Molecular Ecology. – 2001. – V. 10. – № 2. – P. 305-318.
206. Gay L., Neubauer G., Zagalska-Neubauer M., Debain C., Pons J.M., David P., Crochet P.A. Molecular and morphological patterns of introgression between two large white-headed gull species in a zone of recent secondary contact // Molecular Ecology. – 2007. – V. 16. – № 15. – P. 3215-3227.
207. Gillespie R.G., Bennett G.M., De Meester L., Feder J.L., Fleischer R.C., Harmon L.J., ... Parent C.E. Comparing adaptive radiations across space, time, and taxa // Journal of Heredity. – 2020. – V. 111. – № 1. – P. 1-20.
208. Gíslason D., Ferguson M.M., Skúlason S., Snorrason S.S. Rapid and coupled phenotypic and genetic divergence in Icelandic Arctic char (*Salvelinus alpinus*) // Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. – 1999. – V. 56. – № 12. – P. 2229-2234.
209. Givnish T.J. Adaptive radiation versus ‘radiation’ and ‘explosive diversification’: why conceptual distinctions are fundamental to understanding evolution // New Phytologist. – 2015. – V. 207. – № 2. – P. 297-303.
210. Glaubrecht M., von Rintelen T. The species flocks of lacustrine gastropods: *Tylomelania* on Sulawesi as models in speciation and adaptive radiation // Patterns and Processes of Speciation in Ancient Lakes. – Springer, Dordrecht, 2008. – P. 181-199.
211. Glor R.E. Phylogenetic insights on adaptive radiation // Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics. – 2010. – V. 41. – P. 251-270.
212. Golubtsov A.S. Biogéographie des ‘grands Barbus’ d’Éthiopie avec référence spéciale à des formes à statuts taxinomiques incertains // Cahiers d’Ethologie – 1993. – V. 13. – № 2. – P. 227-230.

213. Golubtsov A.S., Korostelev N.B., Levin B.A. Monsters with a shortened vertebral column: A population phenomenon in radiating fish *Labeobarbus* (Cyprinidae) // PLOS ONE. – 2021. – V. 16(1). - e0239639.
214. Gomez-Uchida D., Dunphy K.P., O'connell M.F., Ruzzante D.E. Genetic divergence between sympatric Arctic charr *Salvelinus alpinus* morphs in Gander Lake, Newfoundland: roles of migration, mutation and unequal effective population sizes // Journal of Fish Biology. – 2008. – V. 73. – № 8. – P. 2040-2057.
215. Gordeeva N.V., Alekseyev S.S., Kirillov A.F., Vokin A.I., Samusenok I.V. Distribution, composition and relationships of phylogenetic groups of Arctic charr *Salvelinus alpinus* (L.) (Salmoniformes, Salmonidae) in the European part of Russia and in Siberia as revealed by the analysis of nucleotide sequences of mitochondrial DNA // Journal of Ichthyology. – 2018. – V. 58. – № 6. – P. 808-818.
216. Gordeeva N.V., Alekseyev S.S., Matveev A.N., Samusenok V.P. Parallel evolutionary divergence in Arctic char *Salvelinus alpinus* complex from Transbaikalia: variation in differentiation degree and segregation of genetic diversity among sympatric forms // Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. – 2015. – V. 72. – № 1. – P. 96-115.
217. Gordeeva N.V., Chukova E.I., Oleinik A.G. Microsatellite genetic variation of Asian populations of Dolly Varden char // Hydrobiologia. – 2010. – V. 650. – № 1. – P. 133-144.
218. Goto A., Yokoyama R., Sideleva V.G. Evolutionary diversification in freshwater sculpins (Cottoidea): a review of two major adaptive radiations // Environmental Biology of Fishes. – 2015. – V. 98. – № 1. – P. 307-335.
219. Goudet J. FSTAT (version 2.9.4), a program (for Windows 95 and above) to estimate and test population genetics parameters // Department of Ecology & Evolution, Lausanne University, Switzerland. – 2003.
220. Graça M.A.S. The role of invertebrates on leaf litter decomposition in streams—a review // International Review of Hydrobiology: A Journal Covering all

- Aspects of Limnology and Marine Biology. – 2001. – V. 86. – № 4-5. – P. 383-393.
221. Grainger E.H. On the age, growth, migration, reproductive potential and feeding habits of the Arctic char (*Salvelinus alpinus*) of Frobisher Bay, Baffin Island // Journal of the Fisheries Board of Canada. – 1953. – V. 10. – № 6. – P. 326-370.
222. Grant P.R., Grant B.R. How and why species multiply: the radiation of Darwin's finches. – Princeton University Press, 2011. – 224 p.
223. Grantz A., Eittreim S., Whitney O.T. Geology and physiography of the continental margin north of Alaska and implications for the origin of the Canada Basin // The Arctic Ocean. – Springer, Boston, MA, 1981. – P. 439-492.
224. Grassmann J. Terpenoids as plant antioxidants // Vitamins & Hormones. – 2005. – V. 72. – P. 505-535.
225. Greenwood P.H. What is a species flock? // Evolution of fish species flocks / Eds. Echelle A.A., Kornfield I. Orono / Univ. Maine Press. – 1984. – P. 13-19.
226. Grewe P.M., Billington N., Hebert P.D.N. Phylogenetic relationships among members of *Salvelinus* inferred from mitochondrial DNA divergence // Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. – 1990. – V. 47. – № 5. – P. 984-991.
227. Guðbrandsson J., Franzdóttir S.R., Kristjánsson B.K., Ahi E.P., Maier V.H., Kapralova K.H., ... Pálsson A. Differential gene expression during early development in recently evolved and sympatric Arctic charr morphs // PeerJ. – 2018. – V. 6.
228. Hall T. BioEdit: an important software for molecular biology // GEF Bulletin of Biosciences. – 2011. – V. 2. – № 1. – P. 60-61.
229. Harborne J.B. Plant phenolics // Methods in plant biochemistry. V. 1. – Academic Press Ltd.: London. – 1989. – 552 p.
230. Harris L.N., Bajno R., Gallagher C.P., Koizumi I., Johnson L.K., Howland K.L., ... Reist J.D. Life-history characteristics and landscape attributes as drivers of genetic variation, gene flow, and fine-scale population structure in northern Dolly

- Varden (*Salvelinus malma malma*) in Canada // Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. – 2015. – V. 72. – № 10. – P. 1477-1493.
231. Harris L.N., Chavarie L., Bajno R., Howland K.L., Wiley S.H., Tonn W.M., Taylor E.B. Evolution and origin of sympatric shallow-water morphotypes of Lake Trout, *Salvelinus namaycush*, in Canada's Great Bear Lake // Heredity. – 2015. – V. 114. – № 1. – P. 94-106.
232. Harrison B., Leazenby C., Halldorsdottir S. Accuracy of the CONTOUR® blood glucose monitoring system // Journal of Diabetes Science and Technology. – 2011. – V. 5. – № 4. – P. 1009-1013.
233. Hendry A.P., Wenburg J.K., Bentzen P., Volk E.C., Quinn T.P. Rapid evolution of reproductive isolation in the wild: evidence from introduced salmon // Science. – 2000. – V. 290. – № 5491. – P. 516-518.
234. Herder F., Schwarzer J., Pfaender J., Hadiaty R.K., Schliewen U.K. Preliminary checklist of sailfin silversides (Teleostei: Telmatherinidae) in the Malili Lakes of Sulawesi (Indonesia), with a synopsis of systematics and threats // Verhandlungen der Gesellschaft für Ichthyologie. – 2006. – V. 5. – P. 139-163.
235. Herre A.W. The fishes of Lake Lanao: a problem in evolution // American Naturalist. – 1933. – V. 68. – P. 154-162.
236. Hulsey C.D., Roberts R.J., Loh Y.H., Rupp M.F., Streelman J.T. Lake Malawi cichlid evolution along a benthic/limnetic axis // Ecology and Evolution. – 2013. – V. 3. – № 7. – P. 2262-2272.
237. Hutchings J.A. Old wine in new bottles: reaction norms in salmonid fishes // Heredity. – 2011. – V. 106. – № 3. – P. 421-437.
238. Irisarri I., Singh P., Koblmüller S., Torres-Dowdall J., Henning F., Franchini P., ... Meyer A. Phylogenomics uncovers early hybridization and adaptive loci shaping the radiation of Lake Tanganyika cichlid fishes // Nature Communications. – 2018. – V. 9. – № 3159. – P. 1-12.
239. Ishii S., Kamegai J., Tamura H., Shimizu T., Sugihara H., Oikawa S. Triiodothyronine (T3) stimulates food intake via enhanced hypothalamic AMP-

- activated kinase activity // Regulatory peptides. – 2008. – V. 151. – № 1-3. – P. 164-169.
240. Ivanov V.F. Arctic transgression in Eastern Asia during the late Cenozoic // Proc. Int. Conf. on Arctic Margins, Magadan, September 6–10, 1994. – 1994. – P. 52.
241. Ivanyisky III S.J., Albert J.S. Systematics and biogeography of Sternarchellini (Gymnotiformes: Apterontidae): Diversification of electric fishes in large Amazonian rivers // Neotropical Ichthyology. – 2014. – V. 12. – № 3. – P. 565-584.
242. Jackson T.R., Ferguson M.M., Danzmann R.G., Fishback A.G., Ihssen P.E., O'Connell M., Crease T.J. Identification of two QTL influencing upper temperature tolerance in three rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) half-sib families // Heredity. – 1998. – V. 80. – № 2. – P. 143-151.
243. Jacobs A., Carruthers M., Yurchenko A., Gordeeva N.V., Alekseyev S.S., Hooker O., ... Elmer K.R. Parallelism in eco-morphology and gene expression despite variable evolutionary and genomic backgrounds in a Holarctic fish // PLOS Genetics. – 2020. – V. 16 – № 4.
244. Janz DM. Endocrine system. // Ed. Ostrander G.K. / The Laboratory Fish – San Diego: Academic Press, 2000 – P. 189-217.
245. Jiang Z., Kempinski C., Chappell J. Extraction and analysis of terpenes/terpenoids // Current Protocols in Plant Biology. – 2016. – V. 1. – № 2. – P. 345-358.
246. Jonsson B., Jonsson N. Polymorphism and speciation in Arctic charr // Journal of Fish Biology. – 2001. – V. 58. – № 3. – P. 605-638.
247. Jonsson B., Skúlason S., Snorrason S.S., Sandlund O.T., Malmquist H.J., Jónasson P.M., ... Lindem T. Life history variation of polymorphic Arctic charr (*Salvelinus alpinus*) in Thingvallavatn, Iceland // Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. – 1988. – V. 45. – № 9. – P. 1537-1547.

248. Joyce D.A., Lunt D.H., Bills R., Turner G.F., Katongo C., Duftner N., ... Seehausen O. An extant cichlid fish radiation emerged in an extinct Pleistocene lake // *Nature*. – 2005. – V. 435. – № 7038. – P. 90-95.
249. Joyce D.A., Lunt D.H., Genner M.J., Turner G.F., Bills R., Seehausen O. Repeated colonization and hybridization in Lake Malawi cichlids // *Current Biology*. – 2011. – V. 21. – № 3. – P. R108-R109.
250. Juanes F, Buckel J.A., Scharf F.S. Feeding ecology of piscivorous fishes. / In: Hart P.J.B., Reynolds J.D. // *Handbook of fish biology and fisheries: fish biology* / Blackwell Scientific Publications, London, 2002 – P. 267–283.
251. Kates M. Techniques of lipidology; isolation, analysis and identification of lipids // *Laboratory techniques in biochemistry and molecular biology*. – 1972. – V. 3. – P. 347-353.
252. Kautt A.F., Machado-Schiaffino G., Torres-Dowdall J., Meyer A. Incipient sympatric speciation in Midas cichlid fish from the youngest and one of the smallest crater lakes in Nicaragua due to differential use of the benthic and limnetic habitats? // *Ecology and Evolution*. – 2016. – V. 6. – № 15. – P. 5342-5357.
253. Keer S., Cohen K., May C., Hu Y., McMenamin S., Hernandez L.P. Anatomical assessment of the adult skeleton of zebrafish reared under different thyroid hormone profiles // *The Anatomical Record*. – 2019. – V. 302. – № 10. – P. 1754-1769.
254. Kennedy C. R. Studies on the biology of *Eubothrium salvelini* and *E. crassum* in resident and migratory *Salvelinus alpinus* and *Salmo trutta* and in *S. salar* in North Norway and the islands of Spitsbergen and Jan Mayen // *Journal of Fish Biology*. – 1978. – V. 12. – №. 2. – P. 147-162.
255. Klemetsen A. The charr problem revisited: exceptional phenotypic plasticity promotes ecological speciation in postglacial lakes // *Freshwater Reviews*. – 2010. – V. 3. – № 1. – P. 49-74.
256. Klemetsen A. The most variable vertebrate on Earth // *Journal of Ichthyology*. – 2013. – V. 53. – № 10. – P. 781-791.

257. Klimaschewski A., Barnekow L., Bennett K.D., Andreev A.A., Andrén E., Bobrov A.A., Hammarlund, D. Holocene environmental changes in southern Kamchatka, Far Eastern Russia, inferred from a pollen and testate amoebae peat succession record // *Global and Planetary Change*. – 2015. – V. 134. – P. 142-154.
258. Klingenberg C.P. MorphoJ: An integrated software package for geometric morphometrics // *Molecular Ecology Resources*. – 2011. – V. 11 – № 2. – P. 353-357.
259. Knudsen R. Primicerio R., Amundsen P.A., Klemetsen A. Temporal stability of individual feeding specialization may promote speciation // *Journal of Animal Ecology*. – 2010. – V. 79. – № 1. – P. 161-168.
260. Knudsen R., Klemetsen A. Infections of *Diphyllbothrium dendriticum*, *D. ditremum* (Cestoda), and *Cystidicola farionis* (Nematoda) in a north Norwegian population of Arctic charr (*Salvelinus alpinus*) during winter // *Canadian Journal of Zoology*. – 1994. – V. 72. – № 11. – P. 1922-1930.
261. Knudsen R., Klemetsen A. Infections of *Diphyllbothrium dendriticum*, *D. ditremum* (Cestoda), and *Cystidicola farionis* (Nematoda) in a north Norwegian population of Arctic charr (*Salvelinus alpinus*) during winter // *Canadian Journal of Zoology*. – 1994. – P. 72. – №. 11. – V. 1922-1930.
262. Kobayashi I., Takano O. Records of major and minor transgression and regression events in the Paleo-Sea of Japan during late Cenozoic // *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*. – 2002. – V. 19. – № 3. – P. 226-234.
263. Koblmüller S., Nevado B., Makasa L., van Steenberge M., Vanhove M. P., Verheyen E., ... Sefc K.M. Phylogeny and phylogeography of *Altolamprologus*: ancient introgression and recent divergence in a rock-dwelling Lake Tanganyika cichlid genus // *Hydrobiologia*. – 2017. – V. 791. – № 1. – P. 35-50.
264. Koblmüller S., Sefc K.M., Duftner N., Katongo C., Tomljanovic T., Sturmbauer C. A single mitochondrial haplotype and nuclear genetic differentiation in sympatric colour morphs of a riverine cichlid fish // *Journal of Evolutionary Biology*. – 2008. – V. 21. – № 1. – P. 362-367.

265. Kocher T. Adaptive evolution and explosive speciation: the cichlid fish model // *Nature Reviews Genetics*. – 2004. – V. 5. – P. 288-298.
266. Komarova A.S., Rozanova O.L., Levin B.A. Trophic resource partitioning by sympatric ecomorphs of *Schizopygopsis* (Cyprinidae) in a young Pamir Mountain lake: preliminary results // *Ichthyological Research*. – 2020. – V. 67. – № 4. – P. 1-7.
267. Komiya T., Fujita S., Watanabe K. A novel resource polymorphism in fish, driven by differential bottom environments: An example from an ancient lake in Japan // *PLOS ONE*. – 2011. – V. 6. – № 2. – P. e17430.
268. Kondrashov A.S., Mina M.V. Sympatric speciation: when is it possible? // *Biological Journal of the Linnean society*. – 1986. – V. 27. – № 3. – P. 201-223.
269. Kontula T., Kirilchik S.V., Väinölä R. Endemic diversification of the monophyletic cottoid fish species flock in Lake Baikal explored with mtDNA sequencing // *Molecular phylogenetics and evolution*. – 2003. – V. 27. – № 1. – P. 143-155.
270. Kopp M., Matuszewski S. Rapid evolution of quantitative traits: theoretical perspectives // *Evolutionary Applications*. – 2014. – V. 7. – № 1. – P. 169-191.
271. Kowalchuk M.W., Reist J.D., Banjo R., Sawatzky C.D. Population structuring and inter-river movements of northern form Dolly Varden, *Salvelinus malma malma* (Walbaum 1792), along the North Slope of Canada and Alaska. – DFO, Ottawa, ON (Canada), 2010. – № 2010/038.
272. Kucharczyk D., Luczynski M., Kujawa R., Czerkies P. Effect of temperature on embryonic and larval development of bream (*Abramis brama* L.) // *Aquatic Sciences*. – 1997. – V. 59. – № 3. – P. 214-224.
273. Kudo H., Tsuneyoshi Y., Nagae M., Adachi S., Yamauchi K., Ueda H., Kawamura H. Detection of thyroid hormone receptors in the olfactory system and brain of wild masu salmon, *Oncorhynchus masou* (Brevoort), during smolting by in vitro autoradiography // *Aquaculture Research*. – 1994. – V. 25. – № S2. – P. 171-181.

274. Kullander S., Roberts T. Out of Lake Tanganyika: endemic lake fishes inhabit rapids of the Lukuga River // *Ichthyol. Explor. Freshwaters.* – 2011. – V. 22. № 4. – P. 355-376.
275. Kumar S., Stecher G., Li M., Knyaz C., Tamura K. MEGA X: molecular evolutionary genetics analysis across computing platforms // *Molecular Biology and Evolution.* – 2018. – V. 35. – № 6. – P. 1547-1549.
276. Lackner R. “Oxidative stress” in fish by environmental pollutants // In: Braunbeck T., Hinton D.E., Streit B. / *Fish ecotoxicology.* – Birkhäuser, Basel, 1998. – P. 203-224.
277. Laitung B., Pretty J.L., Chauvet E., Dobson M. Response of aquatic hyphomycete communities to enhanced stream retention in areas impacted by commercial forestry // *Freshwater Biology.* – 2002. – V. 47. – № 2. – P. 313-323.
278. Lauder G.V. Hydrodynamics of prey capture by teleost fishes // In: Schneck D.J. / *Biofluid Mechanics 2.* – Springer, Boston, MA, 1980. – P. 161-181.
279. Lauzanne L. 1992. Native species. The Orestias // In: Dejoux C., Iltis A.V. / *Lake Titicaca: a synthesis of limnological knowledge.* – Monographiae Biologicae. Netherlands: Kluwer Acad. Publ., 1992. – P. 405-420.
280. Lawrence A.J., Hemingway K.L. Effects of pollution on fish: molecular effects and population responses / Oxford: Blackwell Sciences. – 2003. – 376 p.
281. Leberg P.L. Estimating allelic richness: effects of sample size and bottlenecks // *Molecular Ecology.* – 2002. – V. 11. – № 11. – P. 2445-2449.
282. Lecaudey L.A. Schlieven U.K., Osinov A.G., Taylor E.B., Bernatchez L., Weiss S.J. Inferring phylogenetic structure, hybridization and divergence times within Salmoninae (Teleostei: Salmonidae) using RAD-sequencing // *Molecular Phylogenetics and Evolution.* – 2018. – V. 124. – P. 82-99.
283. Leigh J.W., Bryant D. POPART: full-feature software for haplotype network construction // *Methods in Ecology and Evolution.* – 2015. – V. 6. – № 9. – P. 1110-1116.

284. Lema S.C. Hormones, developmental plasticity, and adaptive evolution: endocrine flexibility as a catalyst for 'plasticity-first' phenotypic divergence // *Molecular and Cellular Endocrinology*. – 2020. – V. 502. – P. 110678.
285. Lema S.C., Kitano J. Hormones and phenotypic plasticity: implications for the evolution of integrated adaptive phenotypes // *Current Zoology*. – 2013. – V. 59. – № 4. – P. 506-525.
286. Lemoine M., Barluenga M., Lucek K., Mwaiko S., Haesler M., Chapman L.J., ... Seehausen O. Recent sympatric speciation involving habitat-associated nuptial colour polymorphism in a crater lake cichlid // *Hydrobiologia*. – 2018. – V. 832. – № 1. – P. 297-315.
287. Levin B.A., Casal-López M., Simonov E., Dgebuadze Y.Y., Mugue N.S., Tiunov A.V., ... Golubtsov A.S. Adaptive radiation of barbs of the genus *Labeobarbus* (Cyprinidae) in an East African river // *Freshwater Biology*. – 2019. – V. 64. – № 10. – P. 1721-1736.
288. Levin B.A., Golubtsov A.S., Dgebuadze Y.Y., Mugue N.S. New evidence of homoplasy within the African genus *Varicorhinus* (Cyprinidae): an independent origin of specialized scraping forms in the adjacent drainage systems of Ethiopia inferred from mtDNA analysis // *African Zoology*. – 2013. – V. 48. – № 2. – P. 400-406.
289. Levin B.A., Simonov E., Dgebuadze Y.Y., Levina M., Golubtsov A.S. In the rivers: Multiple adaptive radiations of cyprinid fishes (*Labeobarbus*) in Ethiopian Highlands // *Scientific Reports*. – 2020. – V. 10. – № 7192. – P. 1-13.
290. Liem K. F. Modulatory multiplicity in the functional repertoire of the feeding mechanism in cichlid fishes. I. Piscivores // *Journal of Morphology*. – 1978. – V. 158. – № 3. – P. 323-360.
291. Lindsey C.C. Distribution and taxonomy of fishes in the Mackenzie drainage of British Columbia // *Journal of the Fisheries Board of Canada*. – 1956. – V. 13. – № 6. – P. 759-789.

292. Lindsey C.C. Stocks are chameleons: plasticity in gill rakers of coregonid fishes // Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. – 1981. – V. 38. – № 12. – P. 1497-1506.
293. Losos J.B. Adaptive radiation, ecological opportunity, and evolutionary determinism // The American Naturalist. – 2010. – V. 175. – № 6. – P. 623-639.
294. Losos J.B. Lizards in an evolutionary tree: ecology and adaptive radiation of anoles. – Berkeley, CA: University of California Press, 2011. – 528 p.
295. Losos J.B., Mahler D.L. Adaptive radiation: the interaction of ecological opportunity, adaptation, and speciation // Evolution since Darwin: the first. – 2010. – V. 150. – P. 381-420.
296. Luikart G., Cornuet J.M. Empirical evaluation of a test for identifying recently bottlenecked populations from allele frequency data // Conservation Biology. – 1998. – V. 12. – P. 228-237.
297. Lujan N.K., Chamon C.C. Two new species of Loricariidae (Teleostei: Siluriformes) from main channels of the upper and middle Amazon Basin, with discussion of deep water specialization in loricariids // Ichthyological Exploration of Freshwaters. – 2008. – V. 19. – P. 271-282.
298. Lundrigan T.A., Reist J.D., Ferguson M.M. Microsatellite genetic variation within and among Arctic charr (*Salvelinus alpinus*) from aquaculture and natural populations in North America // Aquaculture. – 2005. – V. 244. – № 1-4. – P. 63-75.
299. Macdonald Iii K.S., Yampolsky L., Duffy J.E. Molecular and morphological evolution of the amphipod radiation of Lake Baikal // Molecular Phylogenetics and Evolution. – 2005. – V. 35. – № 2. – P. 323-343.
300. Malinsky M., Challis R.J., Tyers A.M., Schiffels S., Terai Y., Ngatunga B.P., ... Turner, G. F. Genomic islands of speciation separate cichlid ecomorphs in an East African crater lake // Science. – 2015. – V. 350. – № 6267. – P. 1493-1498.
301. Malmquist H.J., Snorrason S.S., Skúlason S., Jonsson B., Sandlund O.T., Jonasson P.M. Diet differentiation in polymorphic Arctic charr in Thingvallavatn, Iceland // Journal of Animal Ecology. – 1992. – P. 21-35.

302. Marchinko K.B., Schluter D. Parallel evolution by correlated response: lateral plate reduction in threespine stickleback // *Evolution*. – 2007. – V. 61. – № 5. – P. 1084-1090.
303. Marcogliese D. J., Cone D. K. Importance of lake characteristics in structuring parasite communities of salmonids from insular Newfoundland // *Canadian Journal of Zoology*. – 1991. – V. 69. – №. 12. – P. 2962-2967.
304. Markevich G., Esin E., Anisimova L. Basic description and some notes on the evolution of seven sympatric morphs of Dolly Varden *Salvelinus malma* from the Lake Kronotskoe Basin // *Ecology and Evolution*. – 2018. – V. 8. – № 5. – P. 2554-2567.
305. Markevich G.N., Esin E.V., Busarova O.Y., Knudsen R., Anisimova L.A. Diversity of nosed charrs *Salvelinus malma* (Salmonidae) of Lake Kronotskoe (Kamchatka) // *Journal of Ichthyology*. – 2017. – V. 57. – № 5. – P. 675-687.
306. Marques D.A., Meier J.I., Seehausen O. A combinatorial view on speciation and adaptive radiation // *Trends in Ecology & Evolution*. – 2019. – V. 34. – № 6. – P. 531-544.
307. Martin C.H., Cutler J.S., Friel J.P., Denning Touokong C., Coop G., Wainwright P.C. Complex histories of repeated gene flow in Cameroon crater lake cichlids cast doubt on one of the clearest examples of sympatric speciation // *Evolution*. – 2015. – V. 69. – № 6. – P. 1406–1422.
308. Mattiucci S., Nascetti G. Molecular systematics, phylogeny and ecology of anisakid nematodes of the genus *Anisakis* Dujardin, 1845: an update // *Parasite*. – 2006. – V. 13. – №. 2. – P. 99-113.
309. May-McNally S.L., Quinn T.P., Woods P.J., Taylor E.B. Evidence for genetic distinction among sympatric ecotypes of Arctic char (*Salvelinus alpinus*) in south-western Alaskan lakes // *Ecology of Freshwater Fish*. – 2015. – V. 24. – № 4. – P. 562-574.
310. McAninch E.A., Bianco A.C. Thyroid hormone signaling in energy homeostasis and energy metabolism // *Annals of the New York Academy of Sciences*. – 2014. – V. 1311. – P. 77.

311. McGee M.D., Borstein S.R., Meier J.I., Marques D.A., Mwaiko S., Taabu A., ... Seehausen O. The ecological and genomic basis of explosive adaptive radiation // *Nature*. – 2020. – V. 586. – № 7827. – P. 75-79.
312. McMenamin S., Carter C., Cooper W.J. Thyroid hormone stimulates the onset of adult feeding kinematics in zebrafish // *Zebrafish*. – 2017. – V. 14. – № 6. – P. 517-525.
313. McMenamin S.K., Bain E.J., McCann A.E., Patterson L.B., Eom D.S., Waller Z.P., ... Parichy D.M. Thyroid hormone-dependent adult pigment cell lineage and pattern in zebrafish // *Science*. – 2014. – V. 345. – № 6202. – P. 1358-1361.
314. McPhail J.D. Ecology and evolution of sympatric sticklebacks (*Gasterosteus*): morphological and genetic evidence for a species pair in Enos Lake, British Columbia // *Canadian Journal of Zoology*. – 1984. – V. 62. – № 7. – P. 1402-1408.
315. Meier J.I., Marques D.A., Mwaiko S., Wagner C.E., Excoffier L., Seehausen, O. Ancient hybridization fuels rapid cichlid fish adaptive radiations // *Nature Communications*. – 2017. – V. 8. – № 1. – P. 1-11.
316. Meier J.I., Stelkens R.B., Joyce D.A., Mwaiko S., Phiri N., Schliewen U.K., ... Seehausen O. The coincidence of ecological opportunity with hybridization explains rapid adaptive radiation in Lake Mweru cichlid fishes // *Nature Communications*. – 2019. – V. 10. – № 1. – P. 1-11.
317. Melnik N.O., Markevich G.N., Taylor E.B., Loktyushkin A.V., Esin E.V. Evidence for divergence between sympatric stone charr and Dolly Varden along unique environmental gradients in Kamchatka // *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*. – 2020. – V. 58. – № 4. – P. 1135-1150.
318. Mina M.V., Mironovsky A.N., Dgebuadze Y.Y. Lake Tana large barbs: phenetics, growth and diversification // *Journal of Fish Biology*. – 1996. – V. 48. – P. 383-404.
319. Mina M.V., Mironovsky A.N., Golubtsov A.S., Dgebuadze Y.Y. The 'Barbus' intermedium species flock in Lake Tana (Ethiopia): II-Morphological

diversity of" large barbs" from Lake Tana and neighbouring areas: Homoplasies or synapomorphies? // Italian Journal of Zoology. – 1998. – V. 65. – № SUPPL. – P. 9-14.

320. Minagawa M., Wada E. Stepwise enrichment of ^{15}N along food chains: further evidence and the relation between $\delta^{15}\text{N}$ and animal age // Geochimica et Cosmochimica acta. – 1984. – V. 48. – № 5. – P. 1135-1140.

321. Moav B., McKeown B.A. Thyroid hormone increases transcription of growth hormone mRNA in rainbow trout pituitary // Hormone and Metabolic Research. – 1992. – V. 24. – № 01. – P. 10-14.

322. Mohlke K.L., Lange E.M., Valle T.T., Ghosh S., Magnuson V.L., Silander K., ... Collins F.S. Linkage disequilibrium between microsatellite markers extends beyond 1 cM on chromosome 20 in Finns // Genome Research. – 2001. – V. 11. – № 7. – P. 1221-1226.

323. Montgomery D.R. Coevolution of the Pacific salmon and Pacific Rim topography // Geology. – 2000. – V. 28. – № 12. – P. 1107-1110.

324. Moore J.S., Bajno R., Reist J.D., Taylor E.B. Post-glacial recolonization of the North American Arctic by Arctic char (*Salvelinus alpinus*): genetic evidence of multiple northern refugia and hybridization between glacial lineages // Journal of Biogeography. – 2015. – V. 42. – № 11. – P. 2089-2100.

325. Moore J.S., Hendry A.P. Both selection and gene flow are necessary to explain adaptive divergence: evidence from clinal variation in stream stickleback // Evolutionary Ecology Research. – 2005. – V. 7. – № 6. – P. 871-886.

326. Moore S.A., Bronte C.R. Delineation of sympatric morphotypes of lake trout in Lake Superior // Transactions of the American Fisheries Society. – 2001. – V. 130. – № 6. – P. 1233-1240.

327. Morbey Y.E., Addison P., Shuter B.J., Vascotto K. Within-population heterogeneity of habitat use by lake trout *Salvelinus namaycush* // Journal of Fish Biology. – 2006. – V. 69. – № 6. – P. 1675-1696.

328. Muir A.M., Hansen M. J., Bronte C.R., Krueger C.C. If Arctic charr *Salvelinus alpinus* is 'the most diverse vertebrate', what is the lake charr *Salvelinus namaycush*? // Fish and Fisheries. – 2016. – V. 17. – № 4. – P. 1194-1207.
329. Nagelkerke L.A.J., Mina M.V., Wudneh T., Sibbing F.A., Osse J.W.M. In Lake Tana, a unique fish fauna needs protection // BioScience. – 1995. – V. 45. – P. 772-775.
330. Nelson J.S., Grande T.C., Wilson M.V.H. Fishes of the World. – John Wiley & Sons, 2016. – 707 p.
331. Nemenyi P.B. Distribution-free multiple comparisons (doctoral dissertation, Princeton university, 1963) // Dissertation Abstracts International. – 1963. – V. 25. – № 2. – P. 1233.
332. Nixon S.W. Physical energy inputs and the comparative ecology of lake and marine ecosystems // Limnology and Oceanography. – 1988. – V. 33. – № 4 (2). – P. 1005-1025.
333. Oleinik A.G., Skurikhina L.A., Bondara E.I., Brykova V.A. Phylogeography of northern Dolly Varden *Salvelinus malma* (Salmoniformes: Salmonidae) from Asia and North America: an analysis based on the mitochondrial DNA genealogy // Journal of ichthyology. – 2013. – V. 53. – № 10. – P. 820-832.
334. Oleinik A.G., Skurikhina L.A., Brykov V.A. Phylogeny of charrs of the genus *Salvelinus* based on mitochondrial DNA data // Russian Journal of Genetics. – 2015. – V. 51. – № 1. – P. 55-68.
335. Oleinik A.G., Skurikhina L.A., Kukhlevsky A.D., Bondar E.I. On the origin of endemic stone charr in the Kamchatka River basin // Hydrobiologia. – 2019. – V. 840. – № 1. – P. 21-33.
336. Olsen J.B., Bentzen P., Seeb J.E. Characterization of seven microsatellite loci derived from pink salmon // Molecular Ecology. – 1998. – V. 7. – № 8. – P. 1087-1090.
337. Oommen O.V., Sreejith P., Beyo R.S., Divya L., Vijayasree A.S., Manju M. Thyroid hormone regulates mitochondrial respiration as well as antioxidant defense in teleosts too // J Endocrinol Reprod. – 2006. – V. 10. – P. 96-105.

338. O'Reilly P.T., Hamilton L.C., McConnell S.K., Wright J.M. Rapid analysis of genetic variation in Atlantic salmon (*Salmo salar*) by PCR multiplexing of dinucleotide and tetranucleotide microsatellites // Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. – 1996. – V. 53. – № 10. – P. 2292-2298.
339. Ormerod S.J., Jones M.E., Jones M.C., Phillips D.R. The effects of riparian forestry on invertebrate drift and brown trout in upland streams of contrasting acidity. // Hydrology and Earth System Sciences. – 2004. – V. 8. – № 3. – P. 578-588.
340. Ornelas-García C.P., Domínguez-Domínguez O., Doadrio I. Evolutionary history of the fish genus *Astyanax* Baird & Girard (1854) (Actinopterygii, Characidae) in Mesoamerica reveals multiple morphological homoplasies // BMC evolutionary biology. – 2008. – V. 8. – № 1. – P. 1-17.
341. Osborn H.F. The law of adaptive radiation // The American Naturalist. – 1902. – V. 36. – № 425. – P. 353-363.
342. Osinov A. G., Volkov A. A., Mugue N. S. Charrs of the genus *Salvelinus* (Salmonidae): hybridization, phylogeny and evolution //Hydrobiologia. – 2021. – V. 848. – №. 3. – P. 705-726.
343. Osinov A.G. Evolution relationships between the main taxa of the *Salvelinus alpinus* – *S. malma* complex: results of comparative analysis of allozyme data of different authors // Journal of Ichthyology– 2001. – V. 41. – № 2. – P. 167-183.
344. Osinov A.G., Senchukova A.L., Mugue N.S., Pavlov S.D., Chereshev I.A. Speciation and genetic divergence of three species of charr from ancient Lake El'gygytgyn (Chukotka) and their phylogenetic relationships with other representatives of the genus *Salvelinus* // Biological Journal of the Linnean Society. – 2015. – V. 116. – № 1. – P. 63-85.
345. Osinov A.G., Volkov A.A., Alekseyev S.S., Sergeev A.A., Oficerov M.V., Kirillov A.F. On the origin and phylogenetic position of Arctic charr (*Salvelinus alpinus* complex, Salmonidae) from Lake Cherechen' (middle Kolyma River basin): controversial genetic data // Polar Biology. – 2017. – V. 40. – № 4. – P. 777-786.

346. Østbye K., Amundsen P.A., Bernatchez L., Klemetsen A., Knudsen R., Kristoffersen R., ... Hindar, K. Parallel evolution of ecomorphological traits in the European whitefish *Coregonus lavaretus* (L.) species complex during postglacial times // *Molecular Ecology*. – 2006. – V. 15. – № 13. – P. 3983-4001.
347. Østbye K., Hassve M.H., Reris Tamayo A.M., Hagenlund M., Vogler T., Præbel K. “And if you gaze long into an abyss, the abyss gazes also into thee”: four morphs of Arctic charr adapting to a depth gradient in Lake Tinnsjøen // *Evolutionary Applications*. – 2020. – V. 13. – № 6. – P. 1240-1261.
348. Palozza P. Prooxidant actions of carotenoids in biologic systems // *Nutrition Reviews*. – 1998. – V. 56. – № 9. – P. 257-265.
349. Parin N.V. An annotated catalog of fishlike vertebrates and fishes of the seas of Russia and adjacent countries. Part 1 // *Journal of Ichthyology*. – 2001. - V. 41 (Supplement 1). – S51-S13.
350. Parsons K.J., Albertson R.C. Roles for Bmp4 and CaM1 in shaping the jaw: evo-devo and beyond // *Annual review of genetics*. – 2009. – V. 43. – P. 369-388.
351. Pavlov S.D., Savvaitova K.A. The stone char of the Kamchatka River // *International Society of Arctic Char Fanatics Information Series*. – 1991. – V. 5. – P. 131-134.
352. Peakall R.O.D., Smouse P.E. GENALEX 6: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research // *Molecular Ecology Notes*. – 2012. – V. 28. – № 19. – P. 2537.
353. Pérez-Miranda F., Mejía O., Zúñiga G., Soto-Galera E., Říčan O. Feeding ecomorphologies in the fish genus *Herichthys* (Perciformes: Cichlidae) based on stomach content and lower pharyngeal jaw shape // *Revista de Biología Tropical*. – 2019. – V. 67. – № 3. – P. 643-653.
354. Peris Tamayo A. M., Devineau O., Præbel K., Kahilainen K.K., Østbye K. A brain and a head for a different habitat: Size variation in four morphs of Arctic charr (*Salvelinus alpinus* (L.)) in a deep oligotrophic lake // *Ecology and Evolution*. – 2020. – V. 10. – № 20. – P. 11335-11351.

355. Piálek L., Burress E., Dragová K., Almirón A., Casciotta J., Říčan O. Phylogenomics of pike cichlids (Cichlidae: *Crenicichla*) of the *C. mandelburgeri* species complex: rapid ecological speciation in the Iguazú River and high endemism in the Middle Paraná basin // *Hydrobiologia*. – 2019b. – V. 832. – № 1. – P. 355-375.
356. Piálek L., Casciotta J., Almirón A., Říčan O. A new pelagic predatory pike cichlid (Teleostei: Cichlidae: *Crenicichla*) from the *C. mandelburgeri* species complex with parallel and reticulate evolution // *Hydrobiologia*. – 2019a. – V. 832. – № 1. – P. 377-395.
357. Piálek L., Dragová K., Casciotta J., Almirón A., Říčan O. Description of two new species of *Crenicichla* (Teleostei: Cichlidae) from the lower Iguazú River with a taxonomic reappraisal of *C. iguassuensis*, *C. tesay* and *C. yaha* // *Historia natural*. – 2015. – V. 5. – № 2. – P. 5-27.
358. Piálek L., Říčan O., Casciotta J., Almirón A., Zrzavý J. Multilocus phylogeny of *Crenicichla* (Teleostei: Cichlidae), with biogeography of the *C. lacustris* group: Species flocks as a model for sympatric speciation in rivers // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. – 2012. – V. 62. – P. 46-61.
359. Piccolo A., Conte P., Cozzolino A. Chromatographic and spectrophotometric properties of dissolved humic substances compared with macromolecular polymers // *Soil Science*. – 2001. – V. 166. – № 3. – P. 174-185.
360. Pietta P., Simonetti P., Mauri P. Antioxidant activity of selected medicinal plants // *Journal of Agricultural and Food Chemistry*. – 1998. – V. 46. – № 11. – P. 4487-4490.
361. Pietta P.G. Flavonoids as antioxidants // *Journal of natural products*. – 2000. – V. 63. – № 7. – P. 1035-1042.
362. Pilganchuk O.A., Varnavskaya N.V., Bichem T.D. Characterization of population structure on the nuclear microsatellite DNA variations for sockeye salmon from Kurilskoye Lake and Kamchatka River // *Issl. Vod. Biol. Res. Kamchatki*. – 2010. – V. 18. – P. 28-37

363. Pinegina T., Bourgeois J., Bazanova L. Millennial – scale record of Holocene tsunamis on the Kronotskiy bay coast, Kamchatka, Russia // Quaternary Research. – 2003 - V. 59. - P. 36—47.
364. Pires T.H.S., Borghezan E.A., Machado V.N., Powell D.L., Röpke C.P., Oliveira C., ... Farias I.P. Testing Wallace's intuition: water type, reproductive isolation and divergence in an Amazonian fish // Journal of Evolutionary Biology. – 2018. – V. 31. – № 6. – P. 882-892.
365. Piry S., Luikart G., Cornuet J.M. BOTTLENECK: A program for detecting recent effective population size reductions from allele data frequencies // Journal of Heredity. – 1999. – V. 90. – P. 502-503.
366. Ponomareva V., Pendea I. F., Zelenin E., Portnyagin M., Gorbach N., Pevzner M., ... Garbe-Schönberg D. The first continuous late Pleistocene tephra record from Kamchatka Peninsula (NW Pacific) and its volcanological and paleogeographic implications // Quaternary Science Reviews. – 2021. – V. 257. – p. 106838.
367. Price T. Speciation in birds. – Greenwood Village, Colorado: Roberts & Company Publishers, 2008. – 470 p.
368. Pritchard J.K., Stephens M., Donnelly P. Inference of population structure using multilocus genotype data // Genetics. – 2000. – V. 155. – № 2. – P. 945-959.
369. Raymond M., Rousset F. An exact test for population differentiation // Evolution. – 1995. – V. 49. – № 6. – P. 1280-1283.
370. Regmi B., Douglas M.R., Edds, D. R., Douglas M.E. Geometric morphometric analyses define riverine and lacustrine species flocks of Himalayan snowtrout (Cyprinidae: *Schizothorax*) in Nepal // Aquatic Biology. – 2021. – V. 30. – P. 19-31.
371. Reist J.D., Power M., Dempson J.B. Arctic charr (*Salvelinus alpinus*): a case study of the importance of understanding biodiversity and taxonomic issues in northern fishes // Biodiversity. – 2013. – V. 14. – № 1. – P. 45-56.
372. Ribbink A.J. Is the species flock concept tenable // Evolution of fish species flocks. – 1984. – P. 21-25.

373. Rieder J.M., Vonlanthen P., Seehausen O., Lucek K. Allopatric and sympatric diversification within roach (*Rutilus rutilus*) of large prealpine lakes // Journal of Evolutionary Biology. – 2019. – V. 32. – № 11. – P. 1174-1185.
374. Riesch R., Tobler M., Plath M. Hydrogen sulfide-toxic habitats // Extremophile fishes. – Springer, Cham, 2015. – P. 137-159.
375. Roberts T.R., Khaironizam M.Z. Trophic polymorphism in the Malaysian fish *Neolissochilus soroides* and other old world barbs (*Teleostei, Cyprinidae*) // Natural History Bulletin of the Siam Society. – 2008. – V. 56. – № 1. – P. 25-53.
376. Roberts T.R., Kullander S.O. Endemic cichlid fishes of the Fwa River, Zaïre: systematics and ecology // Ichthyological exploration of freshwaters. Munchen. – 1994. – V. 5. – № 2. – P. 97-154.
377. Roberts, T.R. Review of the tropical Asian cyprinid fish genus *Poropuntius*, with descriptions of new species and trophic morphs // Natural History Bulletin of the Siam Society. – 1998. – V. 46. – P. 105-135.
378. Robinson B.W., Parsons K.J. Changing times, spaces, and faces: tests and implications of adaptive morphological plasticity in the fishes of northern postglacial lakes // Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. – 2002. – V. 59. – № 11. – P. 1819-1833.
379. Rohlf F.J. tpsDIG2: User Manual, v. 2.26. – 2016.
380. Rohlf F.J., Slice D. Extensions of the Procrustes method for the optimal superimposition of landmarks // Systematic Biology. – 1990. – V. 39. – № 1. – P. 40-59.
381. Rousset F. genepop'007: a complete re-implementation of the genepop software for Windows and Linux // Molecular Ecology Resources. – 2008. – V. 8. – № 1. – P. 103-106.
382. Ryman N., Allendorf F. W., Ståhl G. Reproductive isolation with little genetic divergence in sympatric populations of brown trout (*Salmo trutta*) // Genetics. – 1979. – V. 92. – № 1. – P. 247-262.

383. Salmenkova E.A., Omelchenko V.T., Kolesnikov A.A., Malinina T.V. Genetic differentiation of charrs in the Russian north and far east // Journal of Fish Biology. – 2000. – V. 57. – P. 136-157.
384. Salzburger W. Understanding explosive diversification through cichlid fish genomics // Nature Reviews Genetics. – 2018. – V. 19. – № 11. – P. 705-717.
385. Sandlund O.T., Gunnarsson K., Jónasson P.M., Jonsson B., Lindem T., Magnússon K.P., ... Snorrason S.S. The arctic charr *Salvelinus alpinus* in Thingvallavatn // Oikos. – 1992. – P. 305-351.
386. Sandlund O.T., Lindem T. Trophic specialization in Arctic charr *Salvelinus alpinus* (Pisces; Salmonidae): morphological divergence and ontogenetic niche shifts // Biological Journal of the Linnean Society. – 1994. – V. 52. – № 1. – P. 1-18.
387. Sandlund O.T., Jonsson B., Malmquist H.J., Gydemo R., Lindem T., Skúlason S., ... Jónasson P.M. Habitat use of arctic charr *Salvelinus alpinus* in Thingvallavatn, Iceland // Environmental Biology of Fishes. – 1987. – V. 20. – № 4. – P. 263-274.
388. Saunders L.M., Mishra A.K., Aman A.J., Lewis V.M., Toomey M.B., Packer J.S., ... Parichy D.M. Thyroid hormone regulates distinct paths to maturation in pigment cell lineages // Elife. – 2019. – V. 8.
389. Schluter D. Ecological causes of adaptive radiation // The American Naturalist. – 1996. – V. 148. – P. S40-S64.
390. Schluter D. The ecology of adaptive radiation. – OUP Oxford, 2000.
391. Schluter D., McPhail J.D. Ecological character displacement and speciation in sticklebacks // The American Naturalist. – 1992. – V. 140. – № 1. – P. 85-108.
392. Schnitzler J.G., Koutrakis E., Siebert U., Thomé J.P., Das K. Effects of persistent organic pollutants on the thyroid function of the European sea bass (*Dicentrarchus labrax*) from the Aegean Sea, is it an endocrine disruption? // Marine Pollution Bulletin. – 2008. – V. 56. – № 10. – P. 1755-1764.
393. Schobert C.S., Stiassny M.L.J., Schwab I.R., Zeiss C., Schelly R.C., Dubielzig R.R. Comparative ocular anatomy in a blind African cichlid fish,

- Lamprologus lethops* // Veterinary ophthalmology. – 2012. – V. 16. – № 5. – P. 359-364.
394. Schön I., Martens K. Adaptive, pre-adaptive and non-adaptive components of radiations in ancient lakes: a review // Organisms Diversity & Evolution. – 2004. – V. 4. – № 3. – P. 137-156.
395. Schwarzer J., Lamboj A., Langen K., Misof B., Schlieven, U.K. Phylogeny and age of chromidotilapiine cichlids (Teleostei: Cichlidae) // Hydrobiologia. – 2014. – V. 748. – № 1. – P. 185-199.
396. Schwarzer J., Misof B., Ifuta S.N., Schlieven U.K. Time and origin of cichlid colonization of the lower Congo rapids // PLOS ONE. – 2011a. – V. 6. – № 7. – P. e22380.
397. Schwarzer J., Misof B., Schlieven U. K. Speciation within genomic networks: a case study based on *Steatocranus* cichlids of the lower Congo rapids // Journal of Evolutionary Biology. – 2011b. – V. 25. – № 1. – P. 138-148.
398. Seehausen O. African cichlid fish: a model system in adaptive radiation research // Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences. – 2006. – V. 273. – № 1597. – P. 1987-1998.
399. Seehausen O. Explosive speciation rates and unusual species richness in haplochromine cichlid fishes: effects of sexual selection // Advances in Ecological Research. – 2000. – V. 31. – P. 237-274.
400. Seehausen O. Hybridization and adaptive radiation // Trends in ecology & evolution. – 2004. – V. 19. – № 4. – P. 198-207.
401. Shedko S.V. Two complete mitochondrial genome sequences of white-spotted char *Salvelinus leucomaenis* (Salmoniformes: Salmonidae) // Mitochondrial DNA Part A. – 2016. – V. 27. – № 1. – P. 259-260.
402. Shedko S.V., Miroshnichenko I.L., Nemkova G.A. Phylogeny of salmonids (Salmoniformes: Salmonidae) and its molecular dating: analysis of mtDNA data // Russian Journal of Genetics. – 2013. – V. 49. – № 6. – P. 623-637.

403. Sheridan M. A. Effects of thyroxin, cortisol, growth hormone, and prolactin on lipid metabolism of coho salmon, *Oncorhynchus kisutch*, during smoltification // General and Comparative Endocrinology. – 1986. – V. 64. – № 2. – P. 220-238.
404. Shikano T., Järvinen A., Marjamäki P., Kahilainen K.K., Merilä J. Genetic variability and structuring of Arctic charr (*Salvelinus alpinus*) populations in Northern Fennoscandia // PLOS ONE. – 2015. – V. 10. – № 10. – P. e0140344.
405. Shkil F.N., Kapitanova D.V., Borisov V.B., Abdissa B., Smirnov S.V. Thyroid hormone in skeletal development of cyprinids: effects and morphological consequences // Journal of Applied Ichthyology. – 2012. – V. 28. – № 3. – P. 398-405.
406. Sibbing F.A., Nagelkerke L.A.J. Resource partitioning by Lake Tana barbs predicted from fish morphometrics and prey characteristics // Reviews in Fish Biology and Fisheries. – 2000. – V. 10. – № 4. – P. 393-437.
407. Sibbing F.A., Nagelkerke L.A.J., Stet R.J.M., Osse J.W.M. Speciation of endemic Lake Tana barbs (Cyprinidae, Ethiopia) driven by trophic resource partitioning; a molecular and ecomorphological approach // Aquatic Ecology. – 1998. – V. 32. – № 3. – P. 217-227.
408. Sideleva V.G. Comparative-morphological analysis and trends of specialization of the seismosensory system in recent and fossil species of freshwater Cottoidei // Journal of Ichthyology. – 2005. – V. 45. – № 5. – P. 343-354.
409. Sideleva V.G. List of fishes from Lake Baikal with descriptions of new taxa of cottoid fishes // New contributions to freshwater fish research. Proceedings of Zoological Institute of Russia, St. Petersburg. – 2001. P. 45–79.
410. Sideleva V.G. Speciation of endemic Cottoidei in Lake Baikal // Ergebnisse der Limnologie. – 1994. – V. 44. – P. 441.
411. Silva N., Louro B., Trindade M., Power D.M., Campinho M.A. Transcriptomics reveal an integrative role for maternal thyroid hormones during zebrafish embryogenesis // Scientific Reports. – 2017. – V. 7. – №. 1. – P. 1-11.

412. Simonsen M.K., Siwertsson A., Adams C.E., Amundsen P.A., Præbel K., Knudsen R. Allometric trajectories of body and head morphology in three sympatric Arctic charr (*Salvelinus alpinus* (L.)) morphs // Ecology and evolution. – 2017. – V. 7. – №. 18. – P. 7277-7289.
413. Sivka U., Snoj A., Palandačić A., Bajec S.S. Identification of candidate genes involved in marble color pattern formation in genus *Salmo* // Comparative Biochemistry and Physiology Part D: Genomics and Proteomics. – 2013. – V. 8. – №. 3. – P. 244-249.
414. Skah S., Uchuya-Castillo J., Sirakov M., Plateroti M. The thyroid hormone nuclear receptors and the Wnt/ β -catenin pathway: an intriguing liaison // Developmental Biology. – 2017. – V. 422. – №. 2. – P. 71-82.
415. Slettan A., Olsaker I., Lie Ø. Segregation studies and linkage analysis of Atlantic salmon microsatellites using haploid genetics // Heredity. – 1997. – V. 78. – № 6. – P. 620-627.
416. Smith T. B., Skúlason S. Evolutionary significance of resource polymorphisms in fishes, amphibians, and birds // Annual Review of Ecology and Systematics. – 1996. – V. 27. – № 1. – P. 111-133.
417. Snorrason S.S., Skúlason S., Jonsson B., Malmquist H.J., Jónasson P.M., Sandlund O.T., Lindem T. Trophic specialization in Arctic charr *Salvelinus alpinus* (Pisces; Salmonidae): morphological divergence and ontogenetic niche shifts // Biological Journal of the Linnean Society. – 1994. – V. 52. – №. 1. – P. 1-18.
418. Sokolov S. G. Parasites of underyearling kamchatka mykiss *Parasalmo mykiss mykiss* (Osteichithyes: Salmonidae) in the Utkholok River (North-western Kamchatka) // Parazitologiya. – 2010. – V. 44. – №. 4. – P. 336-342.
419. Stanford J. A., Lorang M. S., Hauer F. R. The shifting habitat mosaic of river ecosystems // Internationale Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie: Verhandlungen. – 2005. – V. 29. – № 1. – P. 123-136.
420. Stearley, R.F. Smith, G.R. Fishes of the Mio-Pliocene western snake river plain and vicinity. // Ann Arbor: University of Michigan, Museum of Zoology – Miscellaneous Publication № 204 (1). – 2016 – 43 p.

421. Stelbrink B., Stöger I., Hadiaty R.K., Schlieven U.K., Herder F. Age estimates for an adaptive lake fish radiation, its mitochondrial introgression, and an unexpected sister group: Sailfin silversides of the Malili Lakes system in Sulawesi // BMC Evolutionary Biology. – 2014. – V. 14(1). – № 94. – P. 1-14.
422. Stewart D.B., Mochnacz N.J., Reist J.D., Carmichael T.J., Sawatzky C.D. Fish life history and habitat use in the Northwest Territories: Dolly Varden (*Salvelinus malma*) // Canadian Manuscript Report of Fisheries and Aquatic Sciences. – 2010. – V. 2915. – P. 63.
423. Stewart D.J., Ibarra M., Barriga-Salazar R. Comparison of deep-river and adjacent sandy-beach fish assemblages in the Napo River basin, eastern Ecuador // Copeia. – 2002. – V. 2002. – № 2. – V. 333-343.
424. Stroud J.T., Losos J.B. Ecological opportunity and adaptive radiation // Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics. – 2016. – V. 47. – № 1. – P. 507-532.
425. Tagawa M., Ogasawara T., Sakamoto T., Miura T., Yamauchi K., Hirano T. Thyroid hormone concentrations in the gonads of wild chum salmon during maturation // Fish Physiology and Biochemistry. – 1994. – V. 13. – № 3. – P. 233-240.
426. Talapatra S.K., Talapatra B. Chemistry of plant natural products. – Berlin, Germany: Springer, 2015. – P. 855-874.
427. Taylor E.B. The Arctic char (*Salvelinus alpinus*) “complex” in North America revisited // Hydrobiologia. – 2016. – V. 783. – № 1. – P. 283-293.
428. Taylor E.B., Lowery E., Lilliestråle A., Elz A., Quinn, T.P. Genetic analysis of sympatric char populations in western Alaska: Arctic char (*Salvelinus alpinus*) and Dolly Varden (*Salvelinus malma*) are not two sides of the same coin // Journal of Evolutionary Biology. – 2008. – V. 21. – № 6. – P. 1609-1625.
429. Taylor E.B., May-McNally S.L. Genetic analysis of Dolly Varden (*Salvelinus malma*) across its North American range: evidence for a contact zone in southcentral Alaska // Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. – 2015. – V. 72. – № 7. – P. 1048-1057.

430. Taylor E.B., McPhail J.D. Evolutionary history of an adaptive radiation in species pairs of threespine sticklebacks (*Gasterosteus*): insights from mitochondrial DNA // Biological Journal of the Linnean Society. – 1999. – V. 66. – № 3. – P. 271-291.
431. Terashima A., Three new species of the cyprinid genus *Schizothorax* from Lake Rara, Northwestern Nepal // Japanese Journal of Ichthyology. – 1984. – V. 31. – P. 122-135.
432. Thorpe J. E. Salmonid fishes and the estuarine environment // Estuaries. – 1994. – V. 17. – № 1. – P. 76-93.
433. Tremolieres M. Deoxygenating effect and toxicity of ground-up dried coniferous needles and deciduous leaves of Canadian trees in water: a preliminary study in comparison with litter of European trees // Water Research. – 1988. – V. 22. – № 1. – P. 21-28.
434. Uyeda S. Nagao T., Hattori K., Hayakawa M., Miyaki K., Molchanov O., ... Belyaev G. Geophysical Observatory in Kamchatka region for monitoring of phenomena connected with seismic activity // Natural Hazards and Earth System Sciences. – 2001. – V. 1. – №. 1/2. – P. 3-7.
435. Vaillant J.J., Haffner G.D., Cristescu M.E. The ancient lakes of Indonesia: towards integrated research on speciation. – 2011. – V. 51. – № 4. – P. 634-643.
436. Van Oosterhout C., Hutchinson W.F., Wills D.P., Shipley P. MICRO-CHECKER: software for identifying and correcting genotyping errors in microsatellite data // Molecular Ecology Notes. – 2004. – V. 4. – № 3. – P. 535-538.
437. Vannote R.L., Minshall G.W., Cummins K.W., Sedell J.R., Cushing C.E. The river continuum concept // Canadian journal of Fisheries and Aquatic Sciences. – 1980. – V. 37. – № 1. – P. 130-137.
438. Von Rintelen T., von Rintelen K., Glaubrecht M., Schubart C.D., Herder F. Aquatic biodiversity hotspots in Wallacea: the species flocks in the ancient lakes of Sulawesi, Indonesia // In: Gower D., Johnson K., Richardson J., Rosen B., Rüber

- L., Williams S. (eds) / Biotic evolution and environmental change in southeast Asia. – Cambridge: Cambridge University Press, 2012. – P. 290-315.
439. Vreven E.J., Musschoot T., Decru E., Wamuini Lunkayilakio S., Obiero K., Cerwenka A.F., Schliewen U.K. The complex origins of mouth polymorphism in the *Labeobarbus* (Cypriniformes: Cyprinidae) of the Inkisi River basin (Lower Congo, DRC, Africa): insights from an integrative approach // Zoological Journal of the Linnean Society. – 2018. – V. 186. – № 2. – P. 414-482.
440. Walker A.F., Greer R.B., Gardner A.S. Two ecologically distinct forms of Arctic charr *Salvelinus alpinus* (L.) in Loch Rannoch, Scotland // Biological Conservation. – 1988. – V. 43. – № 1. – P. 43-61.
441. Wilkens H. Genetic interpretation of regressive evolutionary processes: studies on hybrid eyes of two *Astyanax* cave populations (Characidae, Pisces) // Evolution. – 1971. – V. 25. – № 3. – P. 530-544.
442. Wilson A. J., Gislason D., Skúlason S., Snorrason S.S., Adams C.E., Alexander G., ... Ferguson M.M. Population genetic structure of Arctic charr, *Salvelinus alpinus* from northwest Europe on large and small spatial scales // Molecular Ecology. – 2004. – V. 13. – № 5. – P. 1129-1142.
443. Wolanski E., Elliott M. Estuarine Ecohydrology: An Introduction (2 ed.). Elsevier Science, 2015. – 322 p
444. Wollebaek J., Heggenes J., Roed K.H. Life histories and ecotype conservation in an adaptive vertebrate: Genetic constitution of piscivorous brown trout covaries with habitat stability // Ecology and Evolution. – 2018. – V. 8. – № 5. – P. 2729-2745.
445. Woods P.J., Young D., Skúlason S., Snorrason S.S., Quinn T.P. Resource polymorphism and diversity of Arctic charr *Salvelinus alpinus* in a series of isolated lakes // Journal of Fish Biology. – 2013. – V. 82. – № 2. – P. 569-587.
446. Yamamoto S., Kitano S., Maekawa K., Koizumi I., Morita K. Introgressive hybridization between Dolly Varden *Salvelinus malma* and white-spotted charr *Salvelinus leucomaenis* on Hokkaido Island, Japan // Journal of Fish Biology. – 2006. – V. 68. – № A. – P. 68-85.

447. Yamamoto S., Maekawa K., Morita K., Crane P.A., Oleinik A.G. Phylogeography of the salmonid fish, Dolly Varden *Salvelinus malma*: multiple glacial refugia in the North Pacific Rim // Zoological science. – 2014. – V. 31. – № 10. – P. 660-670.
448. Zachos J., Pagani M., Sloan L., Thomas E., Billups K. Trends, rhythms, and aberrations in global climate 65 Ma to present // Science. – 2001. – V. 292. – № 5517. – P. 686-693.
449. Zelditch M.L., Lundrigan B.L., Garland T. Developmental regulation of skull morphology. I. Ontogenetic dynamics of variance // Evolution and Development. – 2004. – V. 6. – № 3. – P. 194-206.
450. Zimmerman M.S., Krueger C.C., Eshenroder R.L. Phenotypic diversity of lake trout in Great Slave Lake: differences in morphology, buoyancy, and habitat depth // Transactions of the American Fisheries Society. – 2006. – V. 135. – № 4. – P. 1056-1067.