

УДК 597.552.51.575.86.591.37/46

ПРОСТРАНСТВЕННАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ ГИБРИДОВ КУНДЖА × МАЛЬМА (*SALVELINUS LEUCOMAENIS* × *S. MALMA*, SALMONIDAE) И РОДИТЕЛЬСКИХ ВИДОВ ГОЛЬЦОВ В РЕКЕ УТХОЛОК (СЕВЕРО-ЗАПАДНАЯ КАМЧАТКА). СПЕЦИФИЧЕСКИЕ БИОТОПЫ КАК ИНДИКАТОР МИКРОЭВОЛЮЦИОННЫХ ПРОЦЕССОВ ПРИ МАССОВОЙ МЕЖВИДОВОЙ ГИБРИДИЗАЦИИ В ПРИРОДНЫХ УСЛОВИЯХ

© 2024 г. К. В. Кузищин¹, *, М. А. Груздева¹

¹Московский государственный университет, Москва, Россия

*E-mail: KK_office@mail.ru

Поступила в редакцию 20.03.2024 г.

После доработки 10.05.2024 г.

Принята к публикации 14.05.2024 г.

Представлены результаты изучения распределения гибридов кунджа × мальма (*Salvelinus leucomaenis* × *S. malma*) и родительских видов в р. Утхолок (Северо-Западная Камчатка). Приведена локализация половозрелых особей после нереста в русле реки в предзимний период (сентябрь–октябрь). Выявлены качественные различия характеристик водного потока и донного субстрата в предпочитаемых гольцами и их гибридами биотопах. Характерной особенностью распределения рыб является положение особей в водном потоке, которое обеспечивает максимальный доступ к дрейфовым частицам корма для эффективного восстановления после нереста и подготовки к зимовке. Обнаружено, что биотоп гибридов кунджа × мальма уникален и отличается от таковых у родительских видов — три группировки смогли снизить напряжённость пищевых взаимоотношений на основе пространственного распределения. Полученные результаты являются дополнительным свидетельством успешного протекания микроэволюционных процессов, включая освоение гибридами собственного биотопа в экосистеме. Есть основания полагать, что межвидовые отношения гибридов и родительских видов в р. Утхолок неантагонистические и вероятно их устойчивое сосуществование с продолжением отбора, а также закрепление выработанных адаптаций.

Ключевые слова: гибриды, гольцы рода *Salvelinus*, биотопы, распределение, дифференциация, геоморфология, Северо-Западная Камчатка.

DOI: 10.31857/S0042875224060052 EDN: QSJCM1

Межвидовая гибридизация у рыб в природной среде встречается чаще, чем у других позвоночных животных, и характерна для многих таксономических групп из различных природных зон (DeMarais et al., 1992; Bolnick, 2009; Broughton et al., 2011; Keller et al., 2013; Васильева, Васильев, 2019; Taylor, Larson, 2019; Fukui, Koizumi, 2020). Её результаты проявляются по-разному — от нерегулярных редких случаев скрещивания до системного нарушения межвидовой изоляции вплоть до реализации сценария сетчатого видообразования (DeMarais et al., 1992; Allendorf et al., 2001; Muka, 2001; Seehausen, 2004; Fitzpatrick et al., 2010; Broughton et al., 2011; Fukui, Koizumi, 2020). В современной литературе, посвящён-

ной проблеме гибридизации в природе, перво-степенный интерес представляют морфологические и генетические особенности гибридных особей, частота встречаемости гибридов в природе, причины нарушения межвидовой изоляции, размеры зоны гибридизации (Chevassus, 1979; Campton, 1987; Arnold, 1997; Epifanio, Philipp, 2000; Allendorf et al., 2001; Fitzpatrick et al., 2010; Fukui, Koizumi, 2020; Berbel-Filho et al., 2022). Кроме того, значительное внимание уделяют фертильности гибридов — их способности давать потомство, в том числе и плодовитое (Mallet, 2007; Bolnick, 2009; Kirczuk et al., 2012; Fukui et al., 2018; Fukui, Koizumi, 2020).

В то же время разные исследователи подчёркивают, что реализация микроэволюционных процессов невозможна без встраивания новых группировок (форм, видов) в экосистему и формирования собственной ниши (Pianka, 1969; Schoener, 1989; Ackermann, Doebeli, 2004; Wiens, 2004; Arnegard et al., 2014; Pocheville, 2015; Pyron et al., 2015). В свою очередь формирование ниши у нового вида или гибрида сопряжено с его распределением в экосистеме и выбором специфических мест нагула, зимовки и размножения (Leary et al., 1995; Rhymer, Simberloff, 1996; Allendorf et al., 2001; Aboim et al., 2010; Fukui, Koizumi, 2020). Таким образом, оценка успешности гибридизации и закрепления гибридных линий в природных популяциях неизбежно связана с экологическими аспектами, такими как выбор биотопов, миграционная активность и перераспределение в водной системе (Boyer et al., 2008; Muhlfeld et al., 2009, 2014, 2016, 2017; Aboim et al., 2010; Kitano et al., 2014; Fukui et al., 2016). Потому одним из направлений исследований гибридизации является изучение распределения гибридов в экосистеме и характеристика дискретных функциональных (элементарных) биотопов (discrete functional habitat units — по: Kocik, Ferreri, 1998). Более того, анализ топического предпочтения гибридов и родительских видов при симпатрии является необходимым условием оценки успешности существования гибридов (Fitzpatrick, Shaffer, 2007; Muhlfeld et al., 2009, 2016; Kitano et al., 2014; Fukui et al., 2016; Fukui, Koizumi, 2020). Исследования показывают, что количественная характеристика биотопов и их пространственное расположение в мозаике речной системы могут быть критическими факторами, определяющими размер популяции и её устойчивость (Schiemer et al., 1991; Dunning et al., 1992; Schlosser, 1995). Однако применительно к изучению биологических особенностей, распределения в водоёмах и формирования биотопов гибридов лососёвых рыб (Salmonidae) в опубликованных результатах исследований разных авторов возникли противоречия. Хотя необходимость и важность анализа этих аспектов не вызывают сомнения, вопросам распределения гибридов и их взаимоотношениям с родительскими видами не уделяется должного внимания (Harvey, Stewart, 1991; Fausch et al., 1997; Allendorf et al., 2001; Nathan, 2001; Harvey, Railsback, 2009; Fitzpatrick et al., 2010; Kovach et al., 2015). В большинстве публикаций с сожалением указывается на то, что распределение гибридов и выбор ими мест обитания игно-

рируются, не рассматриваются (Allendorf et al., 2001; Nathan, 2001; Fitzpatrick et al., 2010; Kovach et al., 2015), остаются за рамками исследований (Kitano et al., 2014; Fukui et al., 2016, 2018; Fukui, Koizumi, 2020).

Выявление особенностей распределения рыб в водных системах и количественных связей между биотопами рыб и динамикой популяций определённого вида весьма затруднительно из-за пробелов в нашем понимании того, что именно определяет биотоп как таковой и как следует его выявлять и описывать (Detenbeck et al., 1992; Fausch, Young, 1995; Grossman et al., 1995; Schlosser, 1995; Hayes et al., 1996; Armstrong et al., 1998; Albanese et al., 2009). Кроме того, применительно к лососёвым рыбам трудности с описанием биотопов заключаются в том, что они различаются в разные сезоны и в течение жизни. Для этого требуется очень чёткая стандартизация описательных протоколов, то есть сравнительное описание биотопов разных группировок на одинаковых стадиях жизненного цикла и в определённый период года (Cunjak, 1988; Heggenes, Borgström, 1991; Kocik, Taylor, 1995, 1996; Gowan, Fausch, 2002; Petty, Grossman, 2010; Koizumi et al., 2013; Fukui, Koizumi, 2020).

Гибридная зона у гольцов рода *Salvelinus* в реках Северо-Западной Камчатки, возникшая в результате массовой межвидовой гибридизации кунджи *S. leucomaenis* и северной мальмы *S. malma* (далее — мальма) (Груздева и др., 2018, 2020; Кузишин и др., 2023), представляет собой уникальный природный объект, в котором проходят активные микроэволюционные процессы (Кузишин и др., 2024). Для оценки успешности существования гибридов и прогнозирования последствий гибридизации в будущем представляется важным изучение вопросов межвидового взаимодействия (в том числе между видами и их гибридами) в условиях природных экосистем. В связи с этим цель нашего исследования — проанализировать внутриречное распределение гибридов и родительских видов: выявить, описать, количественно охарактеризовать и сравнить их специфические биотопы в реке Утхолок на северо-западе Камчатки.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал собирали в 2003–2023 гг. в р. Утхолок (координаты устья 57°42'45.42" с.ш., 156°51'37.75" в.д.). Река расположена в отдалённой от жилья местности и не подвергается антропогенной трансформации, здесь отсутствует

хозяйственная деятельность, никогда не проводили акклиматизационные или рыборазводные мероприятия. Общее описание реки и её фауны приведены в предыдущих публикациях (Павлов и др., 2016; Груздева и др., 2018, 2020; Кузищин и др., 2023).

Работы проводили на участке среднего течения реки длиной (по стрежню русла) ~28 км, удаление от устья реки по нижней границе — 35 км. Данный участок характеризуется наличием всех элементов геоморфологического строения русла и высокой их мозаичностью, является типичным для нижнего и среднего течения реки и в полной мере отражает изменчивость биотопов, доступных для гольцов. Для описания элементов строения русла использовали принятую в русловедении терминологию (Thompson et al., 2001; Stanford et al., 2005; Bisson et al., 2007, 2009; Чалов, 2008). Ежегодные изменения русла в результате эрозии берегов и аккумуляции речного аллювия в целом невелики, подавляющее большинство плёсов и почти все русловые ямы сохраняют неизменную конфигурацию на протяжении многих лет.

При изучении распределения лососёвых рыб и при характеристике дискретных функциональных биотопов принимали во внимание, что в процессе развития и в разные сезоны года молодёжь и взрослые рыбы активно перераспределяются в пределах водной системы (Cunjak, 1988; Heggenes, Borgström, 1991; Kocik, Taylor, 1995, 1996; Railsback, Harvey, 2002; Albanese et al., 2009). В связи с этим при описании и особенно при сравнительном анализе биотопов разных видов учитывали необходимость стандартизации стадии жизненного цикла рыб (молодь, половозрелые) и сезона года (Nathan, 2001; Gowan, Fausch, 2002; Petty, Grossman, 2010; Koizumi et al., 2013; Fukui et al., 2016; Fukui, Koizumi, 2020). Исходя из особенностей биологии кунджи, мальмы и их гибридов (Савваитова, 1989; Черешнев и др., 2002; Тиллер, 2007, 2013; Павлов и др., 2013, 2014; Груздева и др., 2017; Кузищин и др., 2022), изучали распределение их половозрелых производителей в период после завершения нереста (половые железы VI—III стадии зрелости), последующего ската из нерестовых притоков и расселения в основном русле реки. Далее по тексту применительно именно к этим рыбам использовали термин “посленерестовые особи” и сокращения: для кунджи — ПНК, мальмы — ПНМ и гибридов кунджа × мальма — ПНГ. В некоторых случаях привлекали данные по распределению

особей кунджи и мальмы, которые ещё не достигли половой зрелости (II или II—III стадии). Для таких рыб в тексте использовали термин “неполовозрелые особи/рыбы”. Родительские виды и гибриды надёжно идентифицируются по окраске, что подтверждается анализом генетических маркеров (Груздева и др., 2018, 2020; Кузищин и др., 2023).

Работы проводили в осенний и предзимний периоды, с конца сентября по вторую половину октября. При этом, учитывая необходимость детальной стандартизации, важно отметить, что размеры производителей гибридов и родительских видов были более или менее сходными (Груздева и др., 2017; Кузищин и др., 2023, 2024).

Местоположение особи (точку стояния) изучали методом облова удочными снастями (нахлыстовыми и поплавковыми удочками, спиннингом), которые позволяли облавливать почти все имеющиеся в реке участки и вылавливать рыб длиной тела по Смитту (*FL*) 200–1000 мм. Отлов проводили ежедневно в течение светового дня путём подвижного последовательного облова реки в направлении вниз по течению. Такая методика, учитывая квалификацию операторов, позволяла определить точку расположения рыб с вероятным круговым отклонением 0.25–0.40 м². Местоположение особи соотносили с локализацией поклёвки: она следовала незамедлительно после попадания приманки в то место, в котором располагается рыба. На предварительном этапе исследований (1994–2002 гг.) было установлено, что в осеннее время гольцы (мальма и кунджа) схватывают добычу только на той глубине, на которой они располагаются, — не было случая, чтобы рыбы поднимались к поверхности за кормовыми объектами или приманками. Поэтому глубину, на которой стояла рыба, определяли поплавковым методом — по длине погружённого поводка. Такая методика облова и определения местоположения рыбы в реке оставалась неизменной в течение всего периода наблюдений.

Место нахождения рыб выявляли по приборам-навигаторам (система ГЛОНАСС/GPS, использовали сетку координат UTM) и наносили на спутниковый масштабируемый панхроматический снимок космической платформы ICONOS (производитель “Lockheed Martin”, оператор “Space Imaging/GeoEye Inc.”, США) (величина ячейки разрешения менее 1 × 1 м) с привязкой к системе координат в программе ArcView GIS 3.2.

При выявлении точки расположения конкретной особи описывали её биотоп: измеряли глубину, ширину реки, конфигурацию её поперечного сечения, положение стрежня реки, структуру донного субстрата, наличие или отсутствие коряг и других возможных укрытий поблизости; определяли скорости течения в точке стояния рыбы, на $\frac{1}{2}$ глубины от этой точки и у поверхности над точкой, а также на стрежне, характер течения (прямой или обратный). Для количественной оценки параметров водного потока использовали скорость и структуру течения в русле по данным гидроакустических съёмок стационарным (смонтированным на борту моторной лодки – ADP, Acoustic Doppler Profiler) и ручным (Handheld ADV v. 2.4 FlowTracker) доплеровскими приборами (“SonTek/YSI Inc.”, США). Системы ADP/ADV имеют встроенные приёмники системы глобального позиционирования и осуществляют моментные замеры скоростей водного потока в столбе воды с привязкой к сетке географических координат в формате UTM; данные системы ADP в программе ArcView GIS 3.2 привязывали к спутниковому снимку ICONOS. Эти манипуляции позволяют очень точно (вероятное круговое отклонение не более 0.5 м^2) анализировать водный поток (скорость, глубину, профиль ложа) в точке расположения конкретной особи. Параметры водного потока выявляли в программе SonTek/YSI RiverSurveyor 4.10, позволяющей дифференцировать (в ячейке $15 \times 15 \text{ см}$) горизонтальную и вертикальную составляющие водного потока по всему разрезу водной толщи от придонного слоя до поверхности. В ряде случаев, когда водный поток имел сложную конфигурацию – выраженные горизонтальную и вертикальную составляющие, прибегали к вычислению длины результирующего вектора по стандартной формуле:

$$\vec{v} = \sqrt{v_x^2 + v_y^2},$$
 где \vec{v} – длина вектора, м/с; v_x , v_y – значения соответственно горизонтальной и вертикальной составляющих скорости потока, м/с. В тех случаях, когда поток был восходящим (направление от дна к поверхности), его значение обозначали знаком “+”, когда нисходящим (от поверхности ко дну) – знаком “–”.

Всего для данного исследования использовали описание 187 местонахождений кунджи, 88 мальмы и 49 гибридов. Материал обрабатывали вариационно-статистическими методами (среднее значение, ошибка), сравнения проводили методами однофакторного дисперсионного анализа и с применением непараметрических

критериев Манна–Уитни и Краскела–Уоллиса (Лакин, 1990) в программе Statistica v.10. Для сравнительного анализа количественных характеристик мест поймки разных группировок применяли в указанной выше программе метод главных компонент; длины собственных векторов характеристик приравнивали к корню квадратному из собственного значения (Rholf, 1993) для расчёта нагрузок на компоненты.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Биологические показатели половозрелых особей. Для ПНК в сентябре–октябре характерны наибольшие средняя и максимальная длина и масса тела, для ПНМ – наименьшие, для ПНГ – промежуточные значения показателей. В русле реки у всех ПНК и ПНМ хорошо выражен брачный наряд, типичный для своего вида. У ПНК тёмный фон тела, включая брюхо, тёмная, почти чёрная голова, крупные (диаметром равным глазу или больше него) светлые пятна на боках тела с фиолетовым или розовым оттенком, у самцов и крупных самок крюк на нижней челюсти. У ПНМ хорошо выражен интенсивный зелёный фон тела с ярко-розовыми или красными мелкими (менее диаметра зрачка) пятнышками, белое брюхо, чёрная голова. У ПНГ коричневый или ореховый фон тела, пятна диаметром более зрачка, но менее диаметра глаза, розового или интенсивного жёлтого цвета, тёмно-коричневая или чёрная голова. У всех ПНК, ПНМ и ПНГ вытянутое (тощее) тело, спавшееся подведённое брюхо, воспалённое мочеполовое отверстие, повреждённые (обтрёпанные) хвостовой, анальный и брюшные плавники, особенно сильно травмы плавников выражены у самок. По этим признакам производители родительских видов и гибридов хорошо отличаются от неполовозрелых рыб, у которых более светлая окраска, выпуклые линии спины и брюха и несжатое с боков тело. Соотношение полов у родительских видов и гибридов близко к 1 : 1 (табл. 1).

Все особи родительских видов и гибридов в русле реки в сентябре–октябре проявляют высокую пищевую активность и агрессию – решительно схватывают искусственные приманки (мушки и блёсны), как только последние попадают в точку местонахождения особи. При этом агрессивность и активное питание сходны как при температуре воды в реке $10\text{--}12^\circ\text{C}$ в середине сентября, так и при $2\text{--}3^\circ\text{C}$ в середине октября. По нашим наблюдениям, динамика температуры воды поздней осенью не оказывает влияния

на поведение, пищевую активность и распределение рыб.

Большинство отнерестившихся производителей питаются. При этом *ПНГ* питаются более активно по сравнению с родительскими видами (табл. 1). Основными компонентами пищевого комка являются личинки амфибиотических насекомых — веснянок (Plecoptera), подёнок (Ephemeroptera) и ручейников (Trichoptera), суммарно (все группы) отмечаются у 100% питавшихся особей кунджи, мальмы и гибридов. Реже в их желудках присутствует икра тихоокеанских лососей, но *ПНГ* потребляют её чаще. Судя по тому, что в передней части желудка всех питавшихся особей пища была свежей, а в задней части желудка частично переваренной, как родительские виды, так и гибриды питаются постоянно.

Распределение в реке. В сентябре–октябре *ПНК*, *ПНМ* и *ПНГ* распределяются в речном русле мозаично и во все годы совместно не обнаружены (рис. 1). Более 98% *ПНК* ($n = 347$) рассредоточиваются на длинных и глубоких плёсах, чаще придерживаются вершины меандров (69–72%, $n = 244–255$ в разные годы), реже — на участках верхнего и нижнего крыла меандра ниже перекатной зоны (~30%, $n \approx 100$ в разные годы). В ряде случаев наблюдается более или менее равномерное распределение особей кунджи по всему плёсу. Чаще всего *ПНК* предпочитают плёсы длиной 202–373 (в среднем 282) м. Средняя плотность на таких плёсах составляет 1 экз. $FL > 400–450$ мм на 45.8 (38–62) м². Помимо *ПНК* на плёсах часто присутствуют неполовозрелые особи кунджи $FL > 250–350$ мм с плотностью 1 экз. на 22.2 (17–28) м². Как правило, наиболее крупные

ПНК $FL > 500$ мм локализуются в самом центре плёса на наибольшем удалении от краевых его участков. На коротких плёсах длиной <100 м кунджа отсутствует. На плёсах длиной >400 м, характерных для нижнего течения и расположенных в зоне слабо выраженных меандров реки, особи кунджи разного размера единичны. *ПНК* держатся поодиночке, дистанция между ними составляет не менее 5 м, чаще 10–12 (в среднем 9.8) м. На дне плёсов р. Утхолок часто лежат крупные куски тундрового берега (объём 0.8–2.0 м³, размер в поперечнике 1–2 м), упавшие в русло в результате эрозии берегов. За весь период наблюдений не установлено, чтобы *ПНК* были непосредственно приурочены к такого рода структурам в русле, все особи располагаются на удалении трёх и более метров от них. Тем не менее на тех плёсах, в русле которых лежит много кочек, частота встречаемости особей кунджи больше, чем на плёсах без кочек. Так, на одном из плёсов длиной ~290 м, на котором были две кочки объёмом ~ 1.5 м³, обнаружено 26 экз. кунджи FL 300–500 мм (*ПНК* и неполовозрелые особи); на другом плёсе длиной ~ 310 м и с 11 кочками примерно сходного размера суммарное число особей кунджи составило 44 экз. В целом, по данным обловов восьми плёсов с разным числом кочек, установлена положительная корреляция между числом кочек и числом особей кунджи (*ПНК* и неполовозрелые особи) — коэффициент корреляции Пирсона $r = 0.78$, $p < 0.01$. По-видимому, кочки имеют сигнальное значение для кунджи и являются своеобразными элементами фрагментации плёса и сокращения возможности для визуального контакта между рыбами, что соответствует их одиночному образу жизни.

Таблица 1. Биологические показатели посленерестовых производителей кунджи *Salvelinus leucomaenis*, мальмы *S. malma* и гибридов кунджа × мальма из р. Утхолок (Северо-Западная Камчатка) в сентябре–октябре

Показатель	Кунджа ($n = 203$)	Мальма ($n = 95$)	Гибриды ($n = 64$)
Длина тела по Смитту (FL), мм*	498.4 (352–645)	431.8 (354–525)	464.4 (347–605)
Масса тела, г*	1008.5 (410–2410)	720.4 (250–1310)	823.5 (400–1790)
Соотношение полов		1 : 1	
Доля питавшихся рыб, %	91	69	97
Частота встречаемости пищевых компонентов, %:			
– личинки Plecoptera, Ephemeroptera и Trichoptera (суммарно)		100	
– икра лососей	8	14	22

Примечание. n — число рыб, экз. *Перед скобками — среднее значение, в скобках — пределы варьирования показателя.



Рис. 1. Схема распределения посленерестовых особей кунджи *Salvelinus leucomaenis* (□), мальмы *S. malma* (○) и гибридов кунджа × мальма (△) в сентябре–октябре на участках р. Утхолок на расстоянии 33 (а) и 39 (б) км от устья: (→) — направление течения. Масштаб: 100 м.

В среднем течении реки, на удалении более 45 км от устья и выше, имеются отдельные завалы из упавших в воду деревьев. Не установлено, чтобы *ПНК* располагались в непосредственной близости от завалов. В то же время вокруг завалов могут встречаться неполовозрелые особи кунджи $FL < 300–350$ мм.

В сентябре–октябре *ПНМ* обнаружены только в зоне перекатов, они держатся на участках с небольшой глубиной, но сильным течением. Предпочитаемые участки реки — длинные перекаты (длина 76–152, чаще 82–93 м) между длинными (> 250 м) плёсами (рис. 1). На таких участках обнаружено >95% *ПНМ*, единично они встречаются на корот-

ких перекатах длиной 30–50 м. В р. Утхолок на перекатах почти нет завалов из древесного материала или кусков берега. В тех случаях, когда таковые предметы лежат на дне перекатов, *ПНМ* всегда их избегают и предпочитают открытое пространство переката. *ПНМ* держатся группами по 3–5 экз., в большинстве случаев они располагаются на максимальном удалении от берега, в срединной части переката, как правило, на одном перекате имеется одна такая группа. При испуге группа мальмы распадается, особи поодиночке совершают броски в разных направлениях, через 25–30 мин снова собираются в группу. По нашим наблюдениям, группа *ПНМ* может перемещаться в течение светового дня по перекату на расстояние до нескольких десятков метров, тем самым весь перекат можно рассматривать как её местонахождение. При этом *ПНМ* отсутствуют на перекатах, используемых тихоокеанскими лососями (*Oncorhynchus* spp.) как нерестилища, и на которых отмечаются многочисленные нерестовые бугры. Вероятнее всего, это обусловлено присутствием на такого рода участках особей проходной микижи *Parasalmo mykiss*, которые используют перерывы лососями перекаты как места отдыха во время движения вверх по течению реки. По нашим наблюдениям, проходная микижа всегда проявляет агрессивное поведение по отношению к более мелким гольцам. *ПНМ* редко встречаются в нижнем течении реки, их существенно больше на перекатах, удалённых на расстояние > 42 км от устья реки.

Распределение *ПНГ* в русле реки мозаичное, и они встречаются гораздо реже, чем родительские виды (рис. 1). Их местообитания приурочены к местам слияния основного русла и небольшой боковой протоки (рис. 1а) или к крутым поворотам (75°–90°) плёса или длинного переката (рис. 1б). По данным многолетних наблюдений, *ПНГ* встречаются поодиночке (>95%), очень редко в непосредственной близости друг от друга по две особи. В то же время отмечено, что в сентябре–октябре гибриды перераспределяются внутри речного русла. Так, в 2021 г. в двух контрольных локальностях установлено, что после вылова одной особи *ПНГ* через 5–8 сут появляется другая. Очень редко *ПНГ* придерживаются участков русла реки с завалами из упавших в воду деревьев, в этих случаях рыбы используют навалы стволов и ветвей как укрытия.

В подавляющем большинстве случаев между местами расположения особей родительских видов и гибридов были протяжённые участки (длиной 30–100 м), на которых вообще не обна-

руживались какие-либо гольцы (рис. 1). Таким образом, в результате многолетних наблюдений установлено, что в сентябре–октябре наблюдается хорошо выраженное пространственное разобщение как между особями родительских видов, так и между ними и их гибридами.

Характеристика биотопов кунджи, мальмы и гибридов кунджа × мальма. В местах расположения *ПНК* на плёсах река имеет отчётливый асимметричный профиль поперечного сечения русла с крутым берегом с одной стороны и отмелью с другой (рис. 2а). Кунджа всегда придерживается отвесного или крутого берега, предпочитая максимальную глубину на участке реки или на крутом свале (рис. 2б). Глубина положения *ПНК* варьирует от 1.4 до 2.4 м, в среднем 1.8 ± 0.2 м, особи на всех плёсах предпочитают придонный слой воды, располагаются в 1–3 см над дном. Во все годы наблюдений *ПНК* избегали мелководных плёсов, глубина которых < 1 м. *ПНК* чаще встречаются над песчано-гравийным дном (~60%), реже — над песчаным (до 35%) и редко — в местах обнажения глины (менее 5%) (табл. 2). По нашим наблюдениям, *ПНК* ведут оседлый образ жизни, их перемещения узко локальные и составляют несколько метров в стороны, тем самым каждая особь *FL* 400–500 мм занимает площадь 5–6 м². После изъятия особи из реки в течение длительного времени (> 2 нед.) её участок пустует.

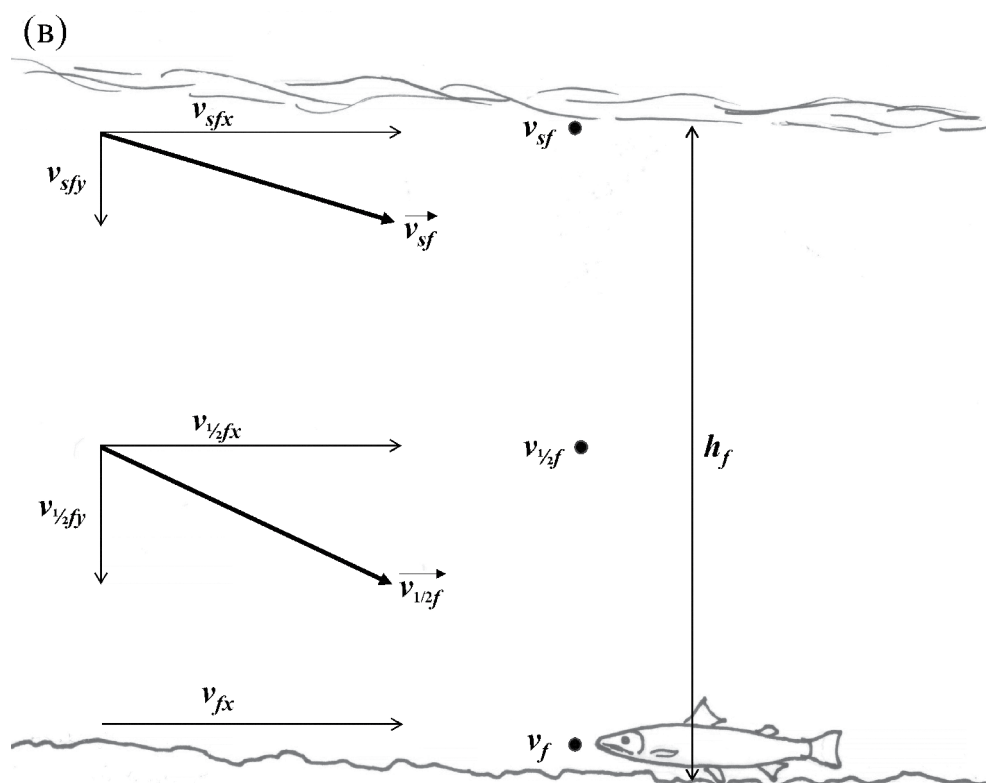
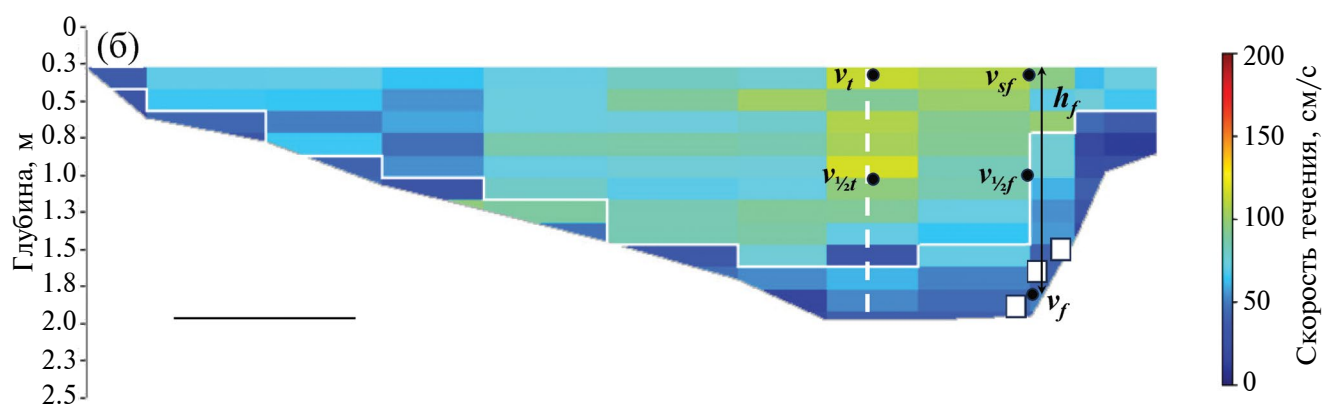
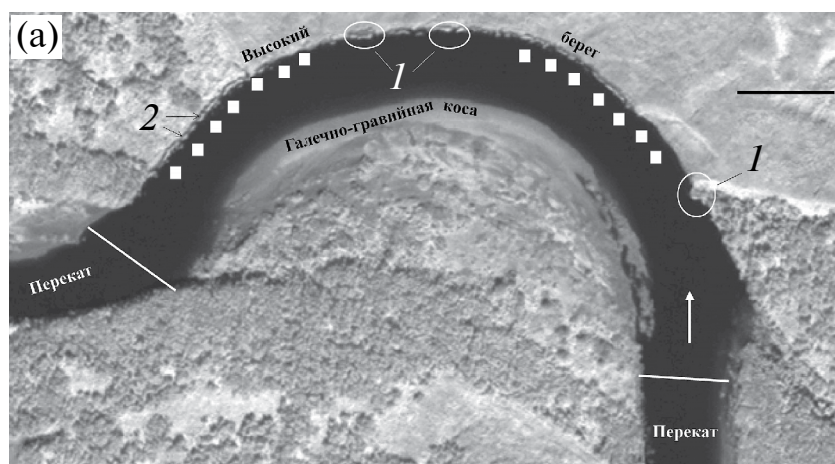
Точка стояния *ПНК* — это придонный слой воды со скоростью течения 0.33 (0.29–0.41) м/с, но на ½ глубины от дна к поверхности горизонтальная скорость течения возрастает до 0.49 (0.40–0.55) м/с, достигая максимума в приповерхностном слое. В большинстве случаев (>98%) над кунджей хорошо выражена нисходящая компонента водного потока (от поверхности к придонному слою), достигающая максимума на ½ водного столба. При этом в точке стояния *ПНК* нет выраженных восходящей и нисходящей компонент придонного потока (табл. 2, рис. 2б, 2в).

Таким образом, биотоп *ПНК* — узкий (~25 см) слой замедленного течения в придонной части столба воды на плёсах, в который за счёт нисходящей компоненты водного потока течением привносятся дрифтовые частицы, включающие в себя потенциальные кормовые объекты — личинок амфибиотических насекомых.

В точках стояния *ПНК*, на перекатах, ложе имеет корытообразный профиль или (реже) с обоими пологими берегами (рис. 3а). По данным обследования 11 перекатов, несколько чаще (54%) скорость течения и конфигурация водного потока более или менее сходная от берега до берега. Реже обнаружены перекаты, на которых отчётливо выражен стрежень со скоростью течения примерно на 15–17% выше, чем на соседних участках; в результате стрежень разбивает перекат на две части (рис. 3б). По нашим наблюдениям, *ПНК* могут пересекать стрежень несколько раз в течение светового дня.

Глубина перекатов в точках расположения *ПНК* варьирует от 0.5 до 1.2 м, в среднем 0.67 ± 0.2 м. Такие параметры перекатов сохраняются на всём протяжении нижнего и среднего течения реки вплоть до верхней точки проведения наблюдений, удалённой на 63 км от устья. Но при этом прослеживается тенденция: чем ниже по течению, тем короче перекаты, а уклон ложа и скорость потока на них меньше (табл. 2). *ПНК* всегда располагаются в придонном слое воды, в непосредственной близости у дна (рис. 3в). По многолетним наблюдениям, подавляющее большинство *ПНК* (78–83%) стремятся располагаться на перекатах, сложенных крупной галькой (размер в поперечнике 80–100 мм) и валунами (>100 мм), предпочитая более крупные фракции (коэффициент корреляции Пирсона $r = 0.66$, $p < 0.01$). *ПНК* не обнаружены на перекатах, в составе донного субстрата которых имеется множество крупных кусков древней плотной глины (размеры варьируют от 30 × 50

Рис. 2. Схема распределения посленерестовых особей кунджи *Salvelinus leucomaenis* и гидрологическая характеристика её биотопов на участке реки Утхолок: а — плёс, вид сверху; б — поперечное сечение участка плёса по данным программы RiverSurveyor, вид “вниз по течению”, правый берег высокий; в — продольная проекция участка плёса: (□) — местоположение особей кунджи, (—) — граница плёса, (—>) — направление течения; 1 — крупные кочки, лежащие в русле реки; 2 — мелкие травяные кочки, выступающие над водой; (⊞) — стрежень, h_f — глубина реки в месте расположения особи, v_f , v_{sf} , $v_{1/2f}$ — скорость течения соответственно в месте расположения особи, над точкой её стояния у поверхности и на глубине ½ от этой точки; v_t , $v_{1/2t}$ — скорость течения на стрелке (в тальвеге) реки соответственно у поверхности и на ½ глубины; v_{fx} , $v_{1/2fx}$, v_{sfx} — горизонтальная составляющая скорости потока соответственно в точке стояния особи, на ½ глубины и у поверхности над этой точкой; v_{sfy} , v_{sfy} — вертикальная составляющая скорости потока над точкой стояния особи соответственно на ½ глубины и у поверхности. \vec{v}_f , \vec{v}_{sf} , $\vec{v}_{1/2f}$ — результирующий вектор скорости течения соответственно в точке стояния особи, на ½ глубины и у поверхности над точкой стояния особи. Масштаб: а — 100, б — 10 м.



до 60×100 мм), попавших в реку в результате эрозии коренных берегов.

Абсолютные значения горизонтальной скорости потока в точках стояния *ПНМ* варьируют в широких пределах в зависимости от строения переката и уклона ложа реки. На перекатах нижнего течения реки, с меньшим уклоном ложа по сравнению с таковыми среднего течения, рыбы находятся в условиях более слабого течения (табл. 2). На некоторых крутых перекатах среднего течения в отдельных случаях *ПНМ* обитают в условиях скорости потока, превышающей 1 м/с. В случае если на перекате выражен стрежень с повышенными скоростями течения, то почти всегда *ПНМ* располагаются в непосредственной близости от стрежня, но по бокам от него. По нашим данным, почти на всех перекатах горизонтальная скорость потока более или менее сходна в придонном слое, на $\frac{1}{2}$ глубины над точкой стояния особи и у поверхности (рис. 3в). Поток в придонном слое и над точками стояния *ПНМ* всегда имеет выраженную восходящую компоненту, а вертикальная составляющая скорости в ряде случаев превышает 0.3 м/с.

Таким образом, типичный биотоп *ПНМ* в р. Утхолок в сентябре–октябре — это придонный слой воды на перекатах с сильным течением среди крупнообломочного донного субстрата в условиях сильной восходящей компоненты потока. Восходящий поток на перекатах характеризуется высоким обилием личинок амфибиотических насекомых, способствует их отрыву от субстрата и переходу в состояние дрифта (Богатов, 1994; Turner, Williams, 2000; Чебанова, 2009). Тем самым *ПНМ* располагаются в местах активного перехода кормовых организмов из труднодоступного состояния (прикреплены к субстрату) в дрейф, что обеспечивает эффективное питание рыб.

Поимки *ПНГ* приурочены к местам, в которых рядом с основным потоком (тальвегом) реки над эрозионным котлом образуется противотечение (водоворотка) (рис. 4а, 4б), а на границе водоворотки и основного течения — узкая зона системы мелких гидродинамических вихрей, которая по модулю переноса направлена по течению, но её скорость составляет не более $\frac{1}{2}$ скорости основного потока в русле реки. Такую зону иногда называют барьер водоворотки (eddy's fence — по: Thompson et al., 2001; Poole, 2002; Bisson et al., 2007). В р. Утхолок на дне под барьером водоворотки иногда обнаруживаются продольные гребни из аллювиальных наносов (рис. 4в). Барьер водоворотки образуется в местах резкого

перехода длинного переката в подперекатную яму (эрозионный котёл), по краям небольших речных протоков или в местах очень крутых (75° – 90°) поворотов речного русла (рис. 1).

В среднем и нижнем течении р. Утхолок таких мест в целом немного, гораздо меньше, чем в реках предгорного типа. Глубина в местах барьера водоворотки варьирует от 50–60 см до 1 м и более, но такого рода вихревая зона никогда не образуется на участках с глубиной <40 см. Размеры барьеров водоворотки также варьируют в зависимости от места, в котором они формируются. Там, где обнаружены *ПНГ*, барьер водоворотки имеет форму овала или изогнутого овала длиной 12–15 м и шириной ~ 1 м (рис. 4а, 4б). *ПНГ* никогда не обнаруживаются в небольших барьерах водоворотки длиной <10 м.

Точка положения *ПНГ* — непосредственно в зоне вихрей и в середине столба воды, то есть на равноудалённом расстоянии от дна до поверхности (табл. 2, рис. 4г). Донный субстрат в месте действия барьера водоворотки, как правило, песчаный или гравийно-песчаный, и, по всей видимости, характер донного субстрата не имеет для *ПНГ* большого значения. По нашим наблюдениям, чаще (до 80%) *ПНГ* предпочитают располагаться ближе к передней части барьера водоворотки, реже — к средней её части и никогда не приближаются к задней.

Горизонтальная скорость потока в точке стояния *ПНГ* сходна в разных местах — она составляет в большинстве случаев 0.32–0.44 м/с. При этом у поверхности над точкой стояния *ПНГ* горизонтальная скорость потока выше — в среднем 0.42 ± 0.10 (0.32–0.50) м/с, у дна она несколько ниже, чем в точке стояния рыбы. Особенностью расположения *ПНГ* является характер вертикальной составляющей водного потока: у поверхности над точкой стояния особи он нисходящий (от поверхности к дну), тогда как в придонном слое, наоборот, восходящий (табл. 2, рис. 4г). Такая конфигурация водного потока обеспечивает привнесение течением дрейфовых частиц, в том числе и кормовых организмов, именно к точке нахождения особи как из придонного слоя воды, так и со стороны поверхности.

Таким образом, биотоп *ПНГ* имеет наиболее специфическое строение: он приурочен к строго определённым участкам речного русла, имеет сложную систему взаимодействующих течений и в отличие от биотопов родительских видов характеризуется расположением особей в тол-

Таблица 2. Общая характеристика мест поимки посленерестовых производителей кунджи *Salvelinus leucomaenis*, мальмы *S. malma* и гибридов кунджа × мальма в сентябре–октябре в р. Утхолок, Северо-Западная Камчатка

Показатель	Кунджа	Мальма	Гибриды
Местоположение в реке	На плёсах, на глубине, вдоль высокого (отвесного) берега	На перекатах, на небольшой глубине и сильном течении, на удалении от берегов	Турбулентная зона, барьер водоворотки по краю эрозионных котлов на крутых поворотах русла или в местах впадения боковых проток
Приуроченность к укрытиям и крупным объектам в русле	Нет	Нет	Наблюдается, если в русле есть укрытия в виде завалов древесного материала
Уклон ложа в точке местонахождения особи, см/100 м	0.20 ± 0.09 (0.17–0.22)	0.57 ± 0.10 (0.48–0.62)* 0.72 ± 0.12 (0.63–1.07)**	0.21 ± 0.10 (0.18–0.22)
Донный субстрат	Песок, песчано-гравийная смесь, редко выходы коренной глины	Крупная галька, валуны	Песок и песчано-гравийная смесь
Глубина реки в месте расположения особи (h_p), м	1.81 ± 0.20 (1.4–2.4)	0.77 ± 0.08 (0.7–1.1)* 0.59 ± 0.07 (0.5–1.0)**	1.21 ± 0.21 (0.8–1.6)
Расположение особи в столбе воды (глубина местоположения, в % глубины участка реки)	В придонном слое, не более 1–3 см над дном (95–97)	В придонном слое, не более 1–3 см над дном (98–99)	В толще водного столба (~ 50)
Тип распределения	Одиночный, без визуального контакта с особями своего вида	Редко одиночный, чаще групповой по 2–4 экз.	Одиночный (>95%), не более 1 экз. в каждом местонахождении
Общие особенности поведения	Оседлый образ жизни, минимальные перемещения на 1–3 м	Бродячий образ жизни в пределах одного переката, перемещения на 10–50 м	Оседлый образ жизни, локальные перемещения по барьеру водоворотки на 2–5 м
Составляющие скорости потока в точке расположения особи, м/с:			
– горизонтальная (v_{fx})	0.33 ± 0.02 (0.29–0.41)	0.68 ± 0.10 (0.61–0.75)* 0.89 ± 0.11 (0.80–0.98)**	0.38 ± 0.02 (0.32–0.44)
– вертикальная (v_{fy})	<0.01 по модулю	0.20 ± 0.08 (0.18–0.30)* 0.24 ± 0.10 (0.19–0.32)**	0.25 ± 0.10 (0.20–0.33)
Составляющие скорости потока на ½ глубины над точкой расположения особи, м/с:			
– горизонтальная ($v_{\frac{1}{2}fx}$)	0.49 ± 0.09 (0.40...0.55)	0.69 ± 0.11 (0.62–0.75)* 0.90 ± 0.12 (0.80–0.98)**	0.27 ± 0.11 (0.22–0.33)***
– вертикальная ($v_{\frac{1}{2}fy}$)	-0.18 ± 0.10 (–0.11...–0.24)	0.23 ± 0.10 (0.18–0.32)* 0.25 ± 0.12 (0.21–0.33)**	0.28 ± 0.11 (0.23–0.35)***
Составляющие скорости потока у поверхности над точкой расположения особи, м/с:			
– горизонтальная (v_{sfx})	0.58 ± 0.10 (0.51–0.68)	0.70 ± 0.13 (0.64–0.76)* 0.93 ± 0.15 (0.85–1.01)**	0.42 ± 0.10 (0.32–0.50)
– вертикальная (v_{sfy})	-0.11 ± 0.07 (–0.07...–0.15)	-0.08 ± 0.01 (–0.04...–0.11)* -0.10 ± 0.01 (–0.07...–0.12)**	-0.26 ± 0.10 (–0.22...–0.31)

Примечание. * На перекатах нижнего течения (11 наблюдений), ** на перекатах среднего течения (77 наблюдений); *** приведены горизонтальная (v_{bfx}) и вертикальная (v_{bfy}) составляющие скорости потока в придонном слое под особью – см. рис. 4г. Знаком “–” обозначены нисходящие (от поверхности ко дну) вертикальные составляющие скорости потока.

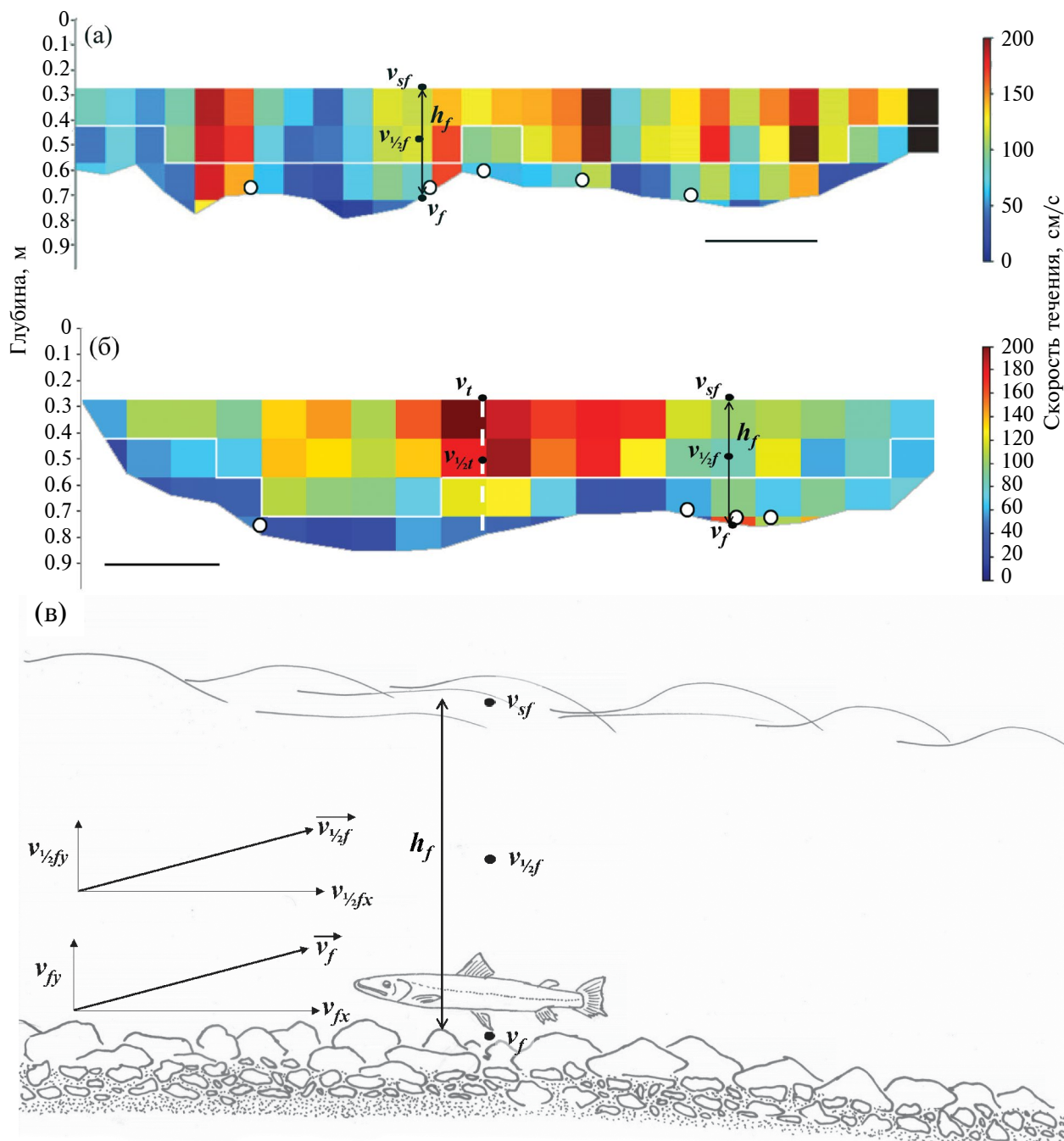


Рис. 3. Схема биотопов мальмы *Salvelinus malma* и местоположения её особей: а, б – биотопы (перекаты) в поперечном сечении реки по данным программы RiverSurveyor, вид “вверх по течению”: а – без выраженного стрежня, б – с выраженным стрежнем, в – продольная проекция участка переката. (о) – местоположение особей мальмы. Ост. обозначения см. на рис. 2. Масштаб: а, б – 5 м.

ще водного столба. Как и в случаях с кунджей и мальмой, точка стояния гибридов обеспечивает им наиболее эффективное потребление основного корма в осенний период – личинок амфибиотических насекомых.

Сравнительный статистический анализ параметров водного потока в местоположениях родительских видов и гибридов с применением

критериев Манна–Уитни и Краскела–Уоллиса показал наличие высокодостоверных ($p < 0.01$) различий почти во всех случаях (табл. 3). И лишь по значению вертикальной скорости потока в местоположении особи между мальмой и гибридами (по критерию Манна–Уитни) различия значимы при $p < 0.05$, а по уклону ложа между кунджей и гибридами (по критериям Манна–Уитни и Краскела–Уоллиса) различия недо-

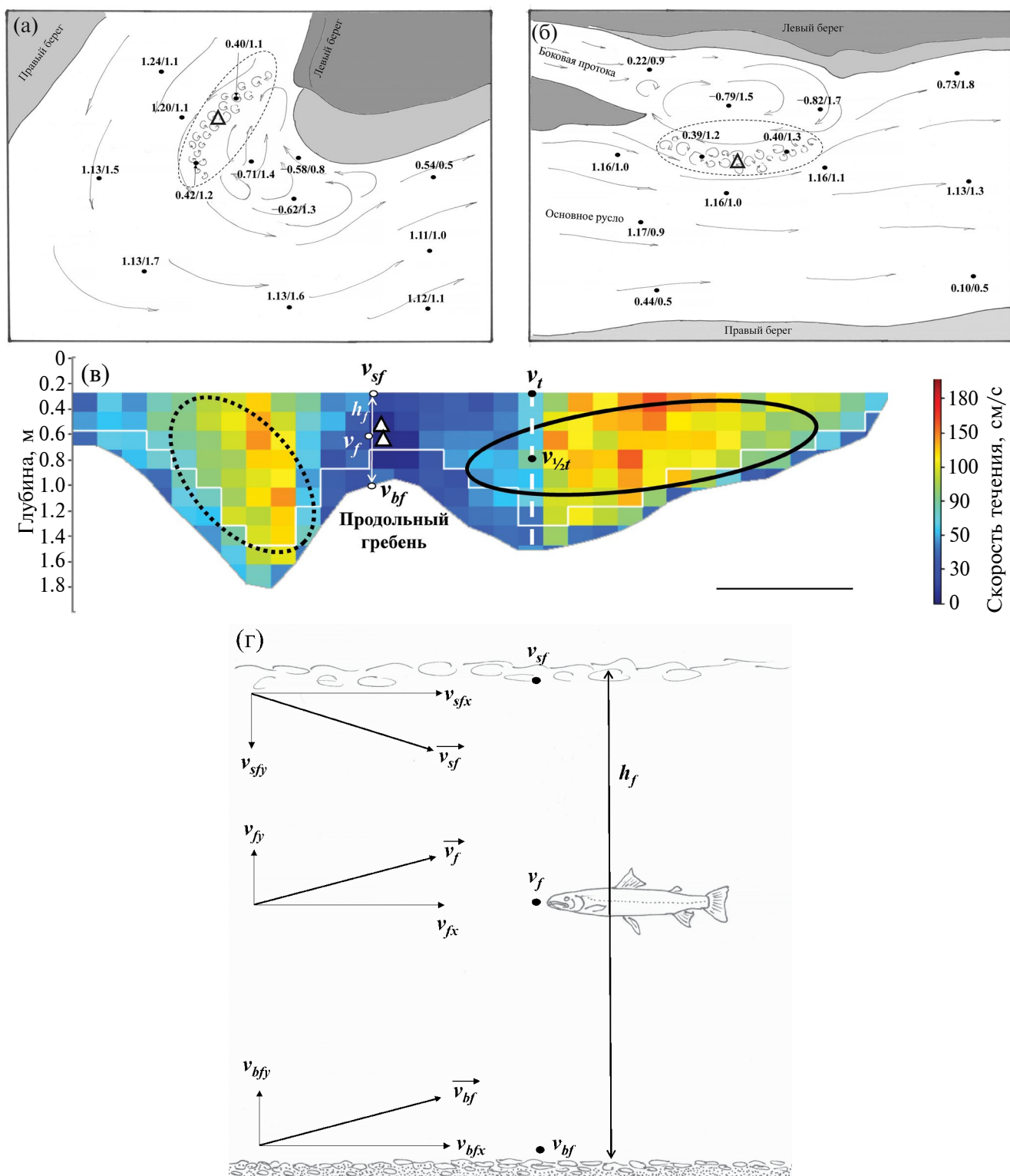


Рис. 4. Схема биотопов и местонахождения гибридов кунджа *Salvelinus leucomaenis* × мальма *S. malma*; биотопы: на крутом повороте русла (а) и в месте впадения боковой протоки (б); (Δ) — местоположение особей-гибридов, (→) — направление струй течения; до черты — скорость течения, м/с (знаком “—” обозначены скорости обратного течения), после черты — глубина, м; (---) — границы барьера водоворотки; в — поперечное сечение участка реки с местообитанием гибридов по данным программы RiverSurveyor, вид “вниз по течению, левый берег высокий”; (○) — примерные границы стрежня основного потока, (---) — примерные границы воротного течения над эрозийным котлом; г — продольная проекция участка реки с местом расположения гибридов, (→) — направление струй течения; v_{bf} , v_{bfz} , v_{bfy} , v_{bfz} — соответственно скорость течения в придонном слое воды под местоположением гибрида, её горизонтальная и вертикальная составляющие и результирующий вектор. Ост. обозначения см. на рис. 2. Масштаб: в — 10 м.

Таблица 3. Результаты однофакторного дисперсионного анализа и значения критериев Манна–Уитни (U) и Краскела–Уоллиса (H) при попарной оценке различий параметров речного потока в местоположениях посленерестовых производителей кунджи *Salvelinus leucomaenis*, мальмы *S. malma* и их гибридов в сентябре–октябре в р. Утхолок, Северо-Западная Камчатка

Параметр	Дисперсионный анализ			Попарное сравнение					
	F -критерий Фишера		H	кунджа : мальма		кунджа : гибриды		мальма : гибриды	
	F -критическое	Уровень значимости		U	H	U	H	U	H
v_{fx}	3.071	3.98×10^{-11}	75.27	0.0001	52.47	0.0024	18.81	0.0009	49.06
v_{fy}	3.082	1.71×10^{-10}	79.25	0.0067	52.60	0.0059	56.37	0.0133*	9.73
$v_{1/2fx}$	3.083	7.56×10^{-10}	93.76	0.0008	52.50	0.0075	55.78	0.0006	48.81
$v_{1/2fy}$	3.082	8.35×10^{-8}	82.35	0.0089	52.61	0.0073	56.31	0.0090	19.30
v_{sfx}	3.083	7.45×10^{-7}	93.95	0.0064	52.46	0.0085	56.18	0.0009	48.83
v_{sfy}	3.083	3.99×10^{-9}	93.13	0.0069	53.15	0.0088	54.03	0.0007	49.37
Уклон ложа	3.083	3.20×10^{-9}	68.11	0.0005	53.17	0.1049**	2.82**	0.0010	49.09
\vec{v}_f	3.083	4.60×10^{-9}	92.39	0.0057	52.27	0.0087	53.18	0.0062	48.64
$\vec{v}_{1/2f}$	3.082	2.70×10^{-8}	84.05	0.0008	52.24	0.0098	36.73	0.0005	48.59
\vec{v}_{sf}	3.083	8.07×10^{-6}	92.92	0.0009	52.27	0.0087	54.23	0.0008	48.61

Примечание. \vec{v}_f , $\vec{v}_{1/2f}$, \vec{v}_{sf} — длина результирующего вектора скорости течения соответственно в точке стояния особи, на $1/2$ глубины и у поверхности над точкой стояния особи; ост. обозначения параметров см. в табл. 2. Во всех случаях сравнения для кунджи $n = 187$; для мальмы использованы данные для участков среднего течения, на которых обнаружено $> 90\%$ особей мальмы, $n = 79$; для гибридов $n = 49$. *Различия значимы при $p < 0.05$, **различия не значимы, все остальные значения критериев U и H значимы при $p < 0.01$.

верны. В ряде случаев наблюдается отсутствие трансгрессии и хиатус вариационных кривых (например, по скорости горизонтального потока между кунджей и мальмой) и обусловленные этим достоверные оценки различий. Более того, достоверность различий выявлена даже в случае частичного перекрытия вариационных кривых (табл. 2, 3).

Многомерный анализ по методу главных компонент биотопов родительских видов и гибридов показал наличие обособленных нетрансгрессирующих факторных областей (рис. 5). Столь резкое расхождение областей может быть обусловлено непересекающимися распределениями ряда признаков, качественными различиями по некоторым из них (например, характер донного субстрата) и сильно выраженным положительным эксцессом распределений по большинству параметров (значения коэффициента эксцесса для биотопов кунджи, мальмы и гибридов не менее +1.01, +1.03 и +0.90 соответственно). Примечательно, что для всех без исключения признаков, характеризующих места поимок разных группировок, отмечены высокие нагрузки собственных векторов хотя бы на одну из первых двух главных компонент, т.е. они

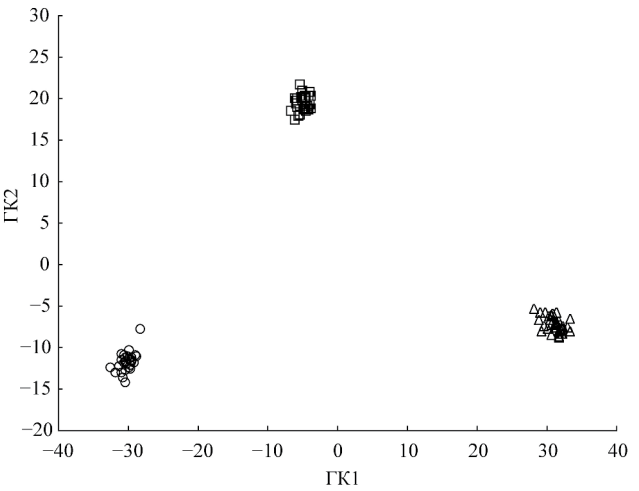


Рис. 5. Анализ с помощью метода главных компонент (ГК) распределений выборок кунджи *Salvelinus leucomaenis* ($n = 132$), мальмы *S. malma* ($n = 38$) и их гибридов ($n = 16$) по совокупности 13 характеризующих биотоп параметров (см. в табл. 4). Обозначения см. на рис. 1.

вносят существенный вклад в дискриминацию (табл. 4). Таким образом, результаты статистического анализа дают основания говорить о качественных различиях параметров водного потока в местоположениях родительских видов и гибридов.

Таблица 4. Значения нагрузок на две первые главные компоненты (ГК) собственных векторов характеристик (параметров) мест поимки отнерестившихся производителей кунджи *Salvelinus leucomaenis*, мальмы *S. malma* и гибридов кунджа × мальма в сентябре–октябре в р. Утхолок, Северо-Западная Камчатка

Параметр	ГК1	ГК2
v_{fx}	−0.9795	−0.1577
v_{fy}	−0.3202	−0.9236
h_f	0.8695	0.4655
Глубина местоположения особи, в % глубины реки на участке	−0.8632	0.7675
$v_{\frac{1}{2}fx}$	−0.9781	0.1582
$v_{\frac{1}{2}fy}$	−0.2925	−0.9377
v_{sfx}	−0.9358	0.3177
v_{sfy}	−0.9658	0.1504
Уклон ложа	−0.9721	−0.8125
Донный субстрат	−0.9466	−0.7301
\vec{v}_f	−0.9891	0.7533
$\vec{v}_{\frac{1}{2}f}$	−0.9454	0.8660
\vec{v}_{sf}	−0.9246	0.6800

Примечание. Обозначения параметров см. в табл. 2, 3. Полужирным шрифтом выделены значения нагрузок признаков, внёсших существенный вклад (> 0.81) в дискриминацию.

ОБСУЖДЕНИЕ

Изучение сообществ лососёвых рыб, выявление биотопов и характеристика ниш отдельных видов в водоёме даже в настоящее время, с появлением современной инструментальной базы, представляет значительные трудности. Это положение особенно актуально для рек, в которых предпочитаемые нагульные и зимовальные биотопы рыбы меняют в процессе развития (Gowan, Fausch, 2002; Petty, Grossman, 2010; Koizumi et al., 2013; Fukui et al., 2018; Fukui, Koizumi, 2020).

Наше исследование охватывает узкий и специфический период года и короткий этап жизненного цикла кунджи, мальмы и их гибридов — от посленерестового расселения по реке до ледостава. Особенность данного периода в р. Утхолок — низкая численность рыб других видов в русле. Тихоокеанские лососи — горбуша *O. gorbuscha* и кета *O. keta* — заканчивают нерест и гибнут на исходе первой недели сентября, а кижуч *O. kisutch* в подавляющей своей массе уходит в верховья реки и её притоков на нерест. С середины сентября и до ледостава в русле нижнего и среднего течения помимо гольцов встречаются только проходная микижа, совершающая анадромную миграцию из моря к местам зимовки, и резидентная микижа, которая в р. Утхолок ма-

лочисленна (Павлов и др., 2016, Кузищин и др., 2020). Фактически гольцы и гибриды являются преобладающими компонентами рыбного сообщества в предзимний период. Таким образом, выполненное исследование является в полной мере стандартизованным: изученные рыбы находятся на сходной стадии жизненного цикла (восстановительный период после нереста), обладают сходными размерными характеристиками (табл. 1) и отловлены в определённый период года (предзимний).

В литературе данные, посвящённые биологии гольцов в реках севера Дальнего Востока в предзимний и зимний периоды года, фрагментарны, изученность вопроса остаётся неполной (Волобуев, 1975; Черешнев, Штундюк, 1987; Черешнев и др., 2002). Известно, что мальма и кунджа на Камчатке и в реках материкового побережья Охотского моря — виды с многократным нерестом (до 5–6 раз, чаще 3) в течение жизни (Черешнев и др., 1989, 2002; Гудков, 1996; Тиллер, 2007, 2013), и, как показали наши исследования, их гибриды из р. Утхолок также фертильны и способны к повторному нересту (Кузищин и др., 2024). В связи с этим трудно переоценить значение предзимнего периода в жизни изучаемых видов. Анализ пространственного расхождения видов в русле реки

позволяет более точно оценивать межвидовые отношения и систему адаптаций на уровне сообщества рыб и экосистемы лососёвой реки.

Полученные результаты говорят о высокой видовой специфичности биотопов родительских видов и гибридов в речном русле. Фактически в осенний и предзимний периоды, после нереста, выявлено полное пространственное разобщение особей. Различия в строении биотопов, которые предпочитают гольцы и их гибриды, качественные, что подтверждается математическим анализом. Иногда такого рода принципиальные расхождения между видами в экосистеме с выраженными непересекающимися биотопами называют лептокуртическими ядрами расселения (видов) (*leptokurtic dispersal kernels* — по: Detenbeck et al., 1992; Albanese et al., 2009) или дискретными функциональными элементарными биотопическими единицами (Kocik, Ferreri, 1998).

Анализ характеристик биотопов кунджи, мальмы и их гибридов в р. Утхолок указывает на принципиальные различия в стратегии их выбора, причём ведущую роль играет структура водного потока. Наши данные хорошо соответствуют описанным в литературе особенностям распределения разных видов гольцов рода *Salvelinus* в речном континууме: например, описана существенная разница в выборе биотопов мальмой и кунджей в реках Японских о-вов (Fausch et al., 1994, 2021; Nakano et al., 1996; Taniguchi, Nakano, 2000; Morita, 2022). Более того, приверженность к определённому биотопу рассматривают как свойство вида, например мальмы, обитание которой в определённом биотопе характерно как в случае совместного обитания и конкуренции с другими видами, так и в моновидовых популяциях (Morita et al., 2005; Kishi, Maekawa, 2009; Bozeman, Grossman, 2019).

В то же время, несмотря на выявленные весьма существенные различия в строении биотопов родительских видов и гибридов, можно выделить и одну общую для всех особенность. Посленерестовые особи располагаются в водном потоке таким образом, что он обеспечивает им привнесение дрейфовых частиц точно в место нахождения. Известно, что в речной период жизни потребление дрейфа является одним из важнейших элементов пищевого поведения взрослой мальмы и кунджи, а личинки автохтонных амфибиотических насекомых составляют подавляющую долю в пищевых комках этих видов (Fausch, 1984; Nakano, Furukawa-Tanaka, 1994; Nakano, 1995a, 1995b; Nakano et al., 1999, 2020). Наши

данные в полной мере подтверждают исключительную важность и главенствующую роль личинок амфибиотических насекомых в осеннем рационе всех рыб р. Утхолок и, соответственно, их стремление занять наиболее выгодные биотопы в реке с точки зрения питания дрейфом.

Присутствие в составе пищевого комка икры тихоокеанских лососей также, скорее всего, обусловлено выхватыванием её рыбами из дрейфа, так как биотопы родительских видов и гибридов, особенно кунджи, располагаются вдали от русловых нерестилищ горбуши и кеты. Более того, нерест этих видов в р. Утхолок завершается к началу сентября, до расселения кунджи, мальмы и гибридов после их собственного нереста. Поэтому питание посленерестовых рыб икрой связано с размыванием и разрушением бугров горбуши и кеты и сносом обнажившейся икры речным потоком. Выявленная в сравнении с родительскими видами более высокая доля икры в пищевых комках гибридов обусловлена, скорее всего, тем, что их биотопы (барьер водоворотки) расположены ниже перекатов с массовыми нерестилищами горбуши и ранней кеты (Груздева, 2010; Павлов и др., 2016). По-видимому, именно близкое положение гибридов к нерестилищам делает возможным регулярное питание высококалорийным кормом — икрой лососей.

Высокая специфика требований к биотопу и как следствие существенное пространственное расхождение в русле р. Утхолок особей двух видов гольцов и их гибридов указывают на стратегию эффективного восстановительного питания путём минимизации межвидовой конкуренции. Тем самым полученные нами данные согласуются со взглядами исследователей, которые рассматривают межвидовую конкуренцию как мощный фактор для перераспределения видов между биотопами (Harvey, Stewart, 1991; Krueger, May, 1991; Fausch et al., 1997; Taniguchi, Nakano, 2000; Railsback, Harvey, 2002; Taniguchi et al., 2002; Hasegawa et al., 2004). Как показывает анализ комплекса абиотических факторов (структура водного потока и физические характеристики места нахождения особей), биотопы родительских видов и гибридов имеют ярко выраженные специфические свойства. Наши данные согласуются с данными других исследователей и указывают на то, что выбор биотопов (или микростаций — по: Harvey, Stewart, 1991; Railsback et al., 1999; Rosenfeld, Taylor, 2009; Hayes et al., 2016) основан на учёте параметров водного потока и направлен в конечном счёте на

оптимизацию процесса питания и использования жизненного пространства реки при симпатрии нескольких видов, сходных по своим биологическим особенностям (Schlosser, 1991; Hayes et al., 2007, 2016; Harvey, Railsback, 2009; Railsback et al., 2009, 2016; Rosenfeld, Taylor, 2009).

Особо обращают на себя внимание строение биотопа гибридов и их встречаемость в реке. Биотоп уникален и резко отличен от таковых у родительских видов. Способность гибридов к выбору принципиально иного, нового биотопа является ярко выраженным результатом экологической адаптации к освоению жизненного пространства в условиях симпатрии и конкуренции с родительскими видами (Taniguchi, Nakano, 2000; Taniguchi et al., 2002; Hasegawa et al., 2004). В определённом смысле уже сейчас можно говорить об экологической дивергенции между двумя видами гольцов и их гибридами и эффективной интеграции гибридов кунджа × мальма в сообщество рыб р. Утхолок как результат успешного микроэволюционного процесса формирования нового генного пула, возникшего в результате гибридизации и интрогрессии (Груздева и др., 2020).

В то же время в р. Утхолок количество участков с барьером водоворотки, особенно в нижнем течении, невелико, общая площадь потенциальных биотопов гибридов существенно меньше, чем таковых кунджи и мальмы. Несколько больше участков барьер водоворотки в среднем и верхнем течении реки. В связи с этим есть основания полагать, что в р. Утхолок небольшое количество таких биотопов может быть лимитирующим фактором для существования гибридов, как это было показано для ряда других видов (Schiemer et al., 1991; Dunning et al., 1992; Schlosser, 1995). Характер распределения гибридов кунджа × мальма и предпочитаемый ими тип биотопа имеют значительные черты сходства с таковыми другого вида лососёвых рыб — резидентной микижи (Кузищин, 2010). В реках предгорного типа (Коль, Кихчик и других) резидентная микижа почти исключительно встречается в биотопе барьер водоворотки. Однако в локальной популяции микижи р. Утхолок резко преобладают проходные рыбы, которые в реке не питаются и имеют особое распределение в не пересекающихся с гольцами биотопах (Павлов и др., 2016; Кузищин и др., 2020). Численность же резидентной (жилой) микижи в р. Утхолок невысока, особенно в участках нижнего и среднего течения. По нашим наблюдениям, в биотопе

барьер водоворотки располагается или гибрид, или резидентная микижа. В подавляющем большинстве случаев в таком биотопе встречаются гибриды кунджа × мальма, а не микижа. Выявленное нами явление отличается от описанных в литературе ситуаций. Так, по данным разных авторов, микижа — весьма агрессивный вид, который вытесняет гольцов разных видов из их биотопов (Nakano, Furukawa-Tanaka, 1994; Nakano et al., 1999; Taniguchi et al., 2002; Hasegawa et al., 2004; Morita et al., 2004; Baxter et al., 2007; Misawa et al., 2007). Однако необходимо уточнение, что в приведённых выше работах речь идёт об инвазиях микижи и её натурализации в водоёмах, претерпевших антропогенную трансформацию. Тем самым факт нахождения гибридов кунджа × мальма в биотопах микижи чрезвычайно интересен. Пока преждевременно говорить о вытеснении или победе в конкурентной борьбе кого-то из них, анализ их межвидовых конкурентных взаимоотношений в условиях первозданной экосистемы требует дальнейшего пристального изучения.

Фактически в настоящее время в р. Утхолок, несмотря на её относительно небольшие размеры, два родительских вида гольцов и гибриды смогли снизить напряжённость взаимоотношений на основе пространственного распределения. При этом особое значение имеет выявленная способность гибридов выработать новую, не свойственную родительским видам стратегию использования пространства реки. Однако в двух соседних реках — Квачина и Снатолвеем, в которых были также обнаружены гибриды кунджа × мальма (Кузищин и др., 2023), ситуация иная, пространственной обособленности гибридов не выявлено. По нашим наблюдениям, в 2016–2021 гг. гибриды в р. Квачина встречались в разных биотопах, иногда совместно с родительскими видами: на перекатах, плёсах и в барьерах водоворотки, регулярно отмечались поимки гибридов совместно с мальмой на перекатах или в конце плёсов в непосредственной близости от кунджи.

Отсутствие у гибридов своих специфических биотопов в реках Квачина и Снатолвеем обусловлено, вероятнее всего, недавним нарушением межвидовой изоляции и появлением гибридов начиная с 2009 г. (Кузищин и др., 2023). В р. Утхолок гибридизация идёт уже давно — гибридные особи отмечаются с 1970 г. и вполне возможно, что гибридизация началась ещё раньше. По-видимому, в настоящее время мы

можем наблюдать в реках Квачина и Снатолвеем самые первые этапы последствий межвидовой гибридизации, когда у гибридов ещё не сформировался комплекс адаптаций, направленный на использование собственного биотопа и выхода из-под действия межвидовой конкуренции. Тогда как в р. Утхолок, в которой родительские виды и гибриды сосуществуют уже на протяжении многих поколений, можно видеть переход системы на следующий этап, проявляющийся в пространственном разобщении и выработке видоспецифичной стратегии использования жизненного пространства реки как итога сложных межвидовых взаимодействий (Fausch, 1988; Fausch et al., 1994; Nakano, 1995a, 1995b; Taniguchi et al., 1998, 2002; Rieman et al., 2006; Railsback et al., 2009; Bozeman, Crossman, 2019).

Изучение обнаруженного нами редкого случая массовой гибридизации у гольцов в реках Северо-Западной Камчатки в конечном счёте направлено на выяснение микроэволюционного значения уникальной природной ситуации, которая имеет черты начальных этапов сетчатого видообразования (Груздева и др., 2018, 2020; Кузищин и др., 2023, 2024). Полученные ранее данные по морфологическому и генетическому разнообразию гибридов, а также особенностям их гаметогенеза дают основания полагать, что гибридная группировка гольцов в р. Утхолок обладает чертами устойчивости по ряду причин: 1) гибридные особи встречаются в реке на протяжении многих лет, не имеют видимых уродств или существенных девиантов по морфологическим и краниологическим признакам (Груздева и др., 2018); 2) помимо гибридов F₁, ежегодно выявляются гибриды F₂ и F_{>2} (Груздева и др., 2020); 3) гибриды фертильны, их гаметогенез проходит без отклонений, рыбы принимают участие в нересте и способны к повторному размножению (Кузищин и др., 2024); 4) выявлено расширение гибридной зоны, охватывающей две соседние реки, в которых гибриды по своим морфологическим и генетическим особенностям не отличаются от утхолокской группировки, но происходят от гибридизации внутри своих локальных популяций мальмы и кунджи (Кузищин и др., 2023).

По мнению многих исследователей, выявление этапов дивергенции и формообразования помимо изучения морфологических и генетических процессов должно включать работы по видоспецифическому расхождению в экосистеме и выяснению, как у новых форм или видов

образуется собственная ниша (Schluter, 1994; Grant, Grant, 2006; Arnegard et al., 2014; Stuart et al., 2014; Pyron et al., 2015; Nakano et al., 2020). Более того, многие исследователи проблемы формо- и видообразования считают, что видоспецифическое расхождение в экосистеме при симпатрии должно рассматриваться как финальная завершающая стадия эволюционного цикла при адаптивной радиации (Schluter, 2000; Ackermann, Doebeli, 2004; Snorrason, Skúlason, 2004; Wiens, 2004; Arnegard et al., 2014; Pyron et al., 2015; Nakano et al., 2020).

Процесс выбора специфических биотопов и формирования собственной ниши рассматривается как исключительно важный этап при гибридизации, причём не только в свете проблем теоретической биологии (дивергенции, видообразования, адаптациоморфоза), но и в прикладном аспекте, так как имеет далеко идущие последствия, связанные с сохранением природного биоразнообразия. Многие исследователи подчёркивают, что проблема гибридизации рыб в природе и закрепление гибридных линий неизбежно связаны с вопросами выбора зоны обитания, расхождения по видоспецифическим биотопам и снижения напряжённости взаимоотношений между родительскими видами и гибридами (Suzuki, Fukuda, 1971; Arnold, 1997; Allendorf et al., 2001; Taniguchi et al., 2002; Mallet, 2007; Aboim et al., 2010; Abbott et al., 2013; Rahman et al., 2018). В свою очередь способность гибридов к выбору биотопа и формированию собственной ниши позволяет в качестве подхода для оценки и прогнозирования эффекта гибридизации в будущем выявлять различия в адаптивном потенциале (фитнесе) между гибридами и родительскими видами в природных условиях (Grant, Grant, 2002; Muhlfeld et al., 2009; Taylor et al., 2015; Fukui, Koizumi, 2020).

Результаты нашего исследования показывают целый ряд уникальных особенностей существования гибридной группировки в р. Утхолок и двух других реках Северо-Западной Камчатки. Так, в условиях первозданной речной системы Утхолок гибриды демонстрируют высокий адаптивный потенциал, смогли найти и освоить специфический, качественно новый по сравнению с родительскими видами биотоп и тем самым нивелировать напряжённость межвидовых отношений в критический предзимний период года. Гибриды кунджа × мальма р. Утхолок демонстрируют высокую способность не только осваивать специфические биотопы, но

и успешно конкурировать с другими видами, как с родительскими, так и с микижей, проявляя высокую активность в потреблении корма. Наблюдаемая в р. Утхолок ситуация своеобразна и проводить аналогии с описанными в литературе затруднительно. Так, разные авторы приводят свидетельства в пользу меньшей приспособленности гибридов по сравнению с родительскими видами и давления отбора против гибридов в природных условиях (Muhlfeld et al., 2009, 2014; Kitano et al., 2014; Fukui et al., 2016, 2018; Fukui, Koizumi, 2020). С другой стороны, известны ситуации, когда гибриды имеют более высокую миграционную активность, большую агрессивность и в итоге замещают родительские виды (Leary et al., 1995; Fitzpatrick, Shaffer, 2007; Muhlfeld et al., 2009; Fitzpatrick et al., 2010). В р. Утхолок наблюдается несколько иное явление — гибриды освоили новый биотоп, не пересекающийся с таковыми родительских видов, и в настоящее время нет признаков вытеснения родительских видов, равно как нет объективных свидетельств давления в сторону вытеснения гибридов.

Выявленные особенности распределения гибридов и родительских видов в сентябре—октябре имеют ограниченную ценность. Для выстраивания картины взаимоотношений между ними требуется расширенный анализ распределения и поведения рыб в другие сезоны года. В частности, пока остаётся открытым вопрос о разнообразии миграционной стратегии обоих родительских видов и особенностей гибридной группировки, особенностях их морских миграций и взаимоотношениях в период покатной и анадромной миграций. Результаты настоящего исследования могут быть дополнительным доказательством успешного протекания микроэволюционных процессов в природной экосистеме. Уже сейчас есть основания полагать, что межвидовые отношения между гибридами и родительскими видами в р. Утхолок неантагонистические, есть вероятность устойчивого существования группировки гольцов во времени и тем самым продолжения процессов отбора и закрепления выработанных адаптаций. Изучаемая система гольцов в р. Утхолок в определённом смысле может быть охарактеризована как этап роя гибридов (hybrid swarm) в понимании ряда авторов (Allendorf et al., 2001; Hewitt, 2001, 2011; Abbott et al., 2013; Hasselman et al., 2014; Taylor, Larson, 2019). Для более точных оценок необходимы дальнейшие исследования и новые данные по разным аспектам биологии гибридов и родительских видов — репродуктив-

ной биологии, миграционным особенностям, биологии молоди и другим. Однако на основании имеющихся на настоящий момент массивов разноплановых данных можно говорить, что процесс сетчатого видообразования далеко не завершён, но имеются перспективы его реализации в будущем.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность П.И. Кириллову (ИПЭЭ РАН), Е.А. Кирилловой (КамчатНИРО, ИПЭЭ РАН), А.А. Турушеву, Д.В. Турушевой, А.А. Андриюхину, П.А. Козлову, В.А. Козлову, Д.С. Навроцкому (ООО “Kamchatka Trophy Hunts”, г. Елизово, Камчатский край) и всем участникам экспедиций за помощь и содействие в сборе полевого материала в р. Утхолок в 2003—2006 и 2016—2023 гг.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Исследование выполнено за счёт гранта Российского научного фонда № 23-24-00021 (<https://rscf.ru/project/23-24-00021/>).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Богатов В.В. 1994. Экология речных сообществ российского Дальнего Востока. Владивосток: Дальнаука, 218 с.
- Васильева Е.Д., Васильев В.П. 2019. Естественная гибридизация щиповок родов *Cobitis* и *Sabanejewia* (Cobitidae) // Вопр. ихтиологии. Т. 59. № 5. С. 590—599. <https://doi.org/10.1134/S0042875219050229>
- Волобуев В.В. 1975. Некоторые особенности биологии проходного гольца (р. *Salvelinus*) р. Тауй // Гидробиологические исследования внутренних водоёмов Северо-Востока СССР. Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР. С. 321—336.
- Груздева М.А. 2010. Нерестовое поведение горбуши и кеты в бассейне р. Утхолок (Западная Камчатка) в годы высокой численности видов // Матер. докл. IV Всерос. конф. “Поведение рыб”. М.: Акварос. С. 57—60.
- Груздева М.А., Кузищин К.В., Павлов Е.Д. и др. 2017. Морфофизиологические закономерности формирования жизненных стратегий мальмы *Salvelinus malma* Камчатки // Вопр. ихтиологии. Т. 57. № 5. С. 534—552. <https://doi.org/10.7868/S0042875217050101>
- Груздева М.А., Кузищин К.В., Семенова А.В. и др. 2018. Редкий случай перманентной интрогрессивной гибридизации у гольцов рода *Salvelinus* (Salmonidae: Salmoniformes) в реке Утхолок, Западная Камчатка // Биология моря. Т. 44. № 6. С. 381—389. <https://doi.org/10.1134/S0134347518060025>

- Груздева М.А., Семенова А.В., Кузищин К.В. и др. 2020. Генетическая изменчивость мальмы (*Salvelinus malma*), кунджи (*S. leucomaenis*) и межвидовых гибридов из реки Утхолок (Северо-Западная Камчатка) // Генетика. Т. 56. № 1. С. 78–88.
<https://doi.org/10.31857/S0016675819090066>
- Гудков П.К. 1996. Формирование жизненной стратегии мальмы *Salvelinus malma* (Walbaum) (Salmonidae) в условиях различных широт // Вопр. ихтиологии. Т. 36. № 3. С. 348–356.
- Кузищин К.В. 2010. Формирование и адаптивное значение внутривидового экологического разнообразия у лососёвых рыб (семейство Salmonidae): Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М.: МГУ, 49 с.
- Кузищин К.В., Семёнова А.В., Груздева М.А., Павлов Д.С. 2020. Закономерности формирования разнообразия жизненной стратегии и генетическая изменчивость камчатской микижи *Parasalmo mykiss* в локальной популяции // Вопр. ихтиологии. Т. 60. № 6. С. 636–654.
<https://doi.org/10.31857/S004287522006003X>
- Кузищин К.В., Груздева М.А., Малютина А.М., Павлов Д.С. 2022. “Пресноводные компоненты” в популяциях кунджи *Salvelinus leucomaenis* на севере ареала вида (Камчатка) // Там же. Т. 62. № 5. С. 541–555.
<https://doi.org/10.31857/S0042875222050125>
- Кузищин К.В., Груздева М.А., Семенова А.В. 2023. О расширении зоны гибридизации гольцов рода *Salvelinus* — кунджи *S. leucomaenis* и северной мальмы *S. malma* (Salmonidae) — в реках Камчатского полуострова // Там же. Т. 63. № 6. С. 704–722.
<https://doi.org/10.31857/S0042875223060140>
- Кузищин К.В., Емельянова Н.Г., Груздева М.А. 2024. Состояние гонад производителей кунджи *Salvelinus leucomaenis*, северной мальмы *S. malma* и гибридов кунджа × мальма реки Утхолок в свете проблемы межвидовой гибридизации у гольцов рода *Salvelinus* (Salmonidae) // Там же. Т. 64. № 5. С. 562–577.
<https://doi.org/10.31857/S0042875224050032>
- Лакин Г.Ф. 1990. Биометрия. М.: Высш. шк., 352 с.
- Павлов Д.С., Савваитова К.А., Кузищин К.В. и др. 2009. Состояние и мониторинг биоразнообразия лососёвых рыб и среды их обитания на Камчатке (на примере территории заказника “Река Коль”). М.: Т-во науч. изд. КМК, 156 с.
- Павлов Д.С., Кузищин К.В., Груздева М.А. и др. 2013. Разнообразие жизненной стратегии мальмы *Salvelinus malma* (Walbaum) (Salmonidae, Salmoniformes) Камчатки: онтогенетические реконструкции по данным рентгенофлуоресцентного анализа микроэлементного состава регистрирующих структур // Докл. РАН. Т. 450. № 2. С. 240–244.
<https://doi.org/10.7868/S0869565213150267>
- Павлов Д.С., Поляков М.П., Кузищин К.В. и др. 2014. Вариации проходного образа жизни мальмы *Salvelinus malma* и кунджи *Salvelinus leucomaenis* реки Коль (Западная Камчатка) по данным соотношения ионов $\text{Sr}^{2+}/\text{Ca}^{2+}$ в отолитах // Тез. докл. XV Междунар. конф. “Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей”. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 349–352.
- Павлов Д.С., Кириллов П.И., Кириллова Е.А. и др. 2016. Состояние и мониторинг биоразнообразия рыб, рыбообразных и среды их обитания в бассейне реки Утхолок. М.: Т-во науч. изд. КМК, 197 с.
- Савваитова К.А. 1989. Арктические гольцы (структура популяционных систем, перспективы хозяйственного использования). М.: Агропромиздат, 223 с.
- Тиллер И.В. 2007. Проходная мальма (*Salvelinus malma*) Камчатки // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. Вып. 9. С. 79–95.
- Тиллер И.В. 2013. Структура популяции проходной мальмы *Salvelinus malma* р. Кихчик (Западная Камчатка) // Тез. докл. XIV Междунар. науч. конф. “Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей”. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 118–122.
- Чалов Р.С. 2008. Русловедение: теория, география, практика. Т. 1. М.: ЛКИ, 608 с.
- Чебанова В.В. 2009. Бентос лососевых рек Камчатки. М.: Изд-во ВНИРО, 172 с.
- Черешнев И.А., Штундюк Ю.В. 1987. К изучению биологии гольцов (*Salvelinus*, Salmonidae) бассейна реки Анадырь. Материалы по систематике и биологии проходного гольца-мальмы *Salvelinus malma* (Walbaum) // Биология пресноводных рыб Дальнего Востока. Владивосток: Изд-во ДВО АН СССР. С. 55–78.
- Черешнев И.А., Гудков П.К., Нейман М.Ю. 1989. Первые данные по биологии проходной мальмы бассейна р. Чегитунь (арктическое побережье Восточной Чукотки) // Вопр. ихтиологии. Т. 29. Вып. 1. С. 68–83.
- Черешнев И.А., Волобуев В.В., Шестаков А.В., Фролов С.В. 2002. Лососевидные рыбы северо-востока России. Владивосток: Дальнаука, 496 с.
- Abbott R., Albach D., Ansell S. et al. 2013. Hybridization and speciation // J. Evol. Biol. V. 26. № 2. P. 229–246.
<https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2012.02599.x>
- Aboim M.A., Mavárez J., Bernatchez L., Coelho M.M. 2010. Introgressive hybridization between two Iberian endemic cyprinid fish: a comparison between two independent hybrid zones // Ibid. V. 23. № 4. P. 817–828.
<https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2010.01953.x>
- Ackermann M., Doebe M. 2004. Evolution of niche width and adaptive diversification // Evolution. V. 58. № 12. P. 2599–2612.
<https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2004.tb01614.x>
- Albanese B., Angermeier P.L., Peterson J.T. 2009. Does mobility explain variation in colonisation and population recovery among stream fishes? // Freshw. Biol. V. 54. № 7. P. 1444–1460.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2009.02194.x>
- Allendorf F.W., Leary R.F., Spruell P., Wenburg J.K. 2001. The problems with hybrids: setting conservation guidelines // Trends Ecol. Evol. V. 16. № 11. P. 613–622.
[https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(01\)02290-X](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(01)02290-X)

- Armstrong J.D., Grant J.W.A., Forsgren H.L. et al. 1998. The application of science to the management of Atlantic salmon (*Salmo salar*): integration across scales // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 55. Suppl. 1. P. 303–311. <https://doi.org/10.1139/d98-014>
- Arnegard M.E., McGee M.D., Matthews B. et al. 2014. Genetics of ecological divergence during speciation // Nature. V. 511. № 7509. P. 307–311. <https://doi.org/10.1038/nature13301>
- Arnold M.L. 1997. Natural hybridization and evolution. Oxford: Oxford Univ. Press, 231 p.
- Baxter C.V., Fausch K.D., Murakami M., Chapman P.L. 2007. Invading rainbow trout usurp a terrestrial prey subsidy from native charr and reduce their growth and abundance // Oecologia. V. 153. № 2. P. 461–470. <https://doi.org/10.1007/s00442-007-0743-x>
- Berbel-Filho W.M., Pacheco G., Lira M.G. et al. 2022. Additive and non-additive epigenetic signatures of natural hybridization between fish species with different mating systems // Epigenetics. V. 17. № 13. P. 2356–2365. <https://doi.org/10.1080/15592294.2022.2123014>
- Bisson P.A., Montgomery D.R., Buffington J.M. 2007. Valley segments, stream reaches, and channel units // Methods in stream ecology. San Diego: Acad. Press. P. 23–49. <https://doi.org/10.1016/B978-012332908-0.50004-8>
- Bisson P.A., Dunham J.B., Reeves G.H. 2009. Freshwater ecosystems and resilience of Pacific salmon: habitat management based on natural variability // Ecol. Soc. V. 14. № 1. Article 45. <https://doi.org/10.5751/ES-02784-140145>
- Bolnick D.I. 2009. Hybridization and speciation in centrarchids // Centrarchid fishes: diversity, biology, and conservation. Hoboken: Blackwell Publ. P. 39–69. <https://doi.org/10.1002/9781444316032.ch2>
- Boyer M.C., Muhlfeld C.C., Allendorf F.W. 2008. Rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) invasion and the spread of hybridization with native westslope cutthroat trout (*Oncorhynchus clarkii lewisi*) // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 65. № 4. P. 658–669. <https://doi.org/10.1139/f08-001>
- Bozeman B., Grossman G. 2019. Foraging behaviour and optimal microhabitat selection in Yukon River Basin nonanadromous Dolly Varden Charr (*Salvelinus malma*) // Ecol. Freshw. Fish. V. 28. № 4. P. 586–601. <https://doi.org/10.1111/eff.12477>
- Broughton R.E., Vedala K.C., Cowl T.M., Ritterhouse L.L. 2011. Current and historical hybridization with differential introgression among three species of cyprinid fishes (genus *Cyprinella*) // Genetica. V. 139. № 5. P. 699–707. <https://doi.org/10.1007/s10709-011-9578-9>
- Campton D.E. 1987. Natural hybridization and introgression in fishes: methods of detection and genetic interpretations // Population genetics and fishery management. Caldwell: Blackburn Press. P. 161–192.
- Chevassus B. 1979. Hybridization in salmonids: results and perspectives // Aquaculture. V. 17. № 2. P. 113–128. [https://doi.org/10.1016/0044-8486\(79\)90047-4](https://doi.org/10.1016/0044-8486(79)90047-4)
- Cunjak R.A. 1988. Behaviour and microhabitat of young Atlantic salmon (*Salmo salar*) during winter // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 45. № 12. P. 2156–2160. <https://doi.org/10.1139/f88-250>
- DeMarais B.D., Dowling T.E., Douglas M.E. et al. 1992. Origin of *Gilaseminuda* (Teleostei: Cyprinidae) through introgressive hybridization: implications for evolution and conservation // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. V. 89. № 7. P. 2747–2751. <https://doi.org/10.1073/pnas.89.7.2747>
- Detenbeck N.E., DeVore P.W., Niemi G.J., Lima A. 1992. Recovery of temperate-stream fish communities from disturbance: a review of case studies and synthesis of theory // Environ. Manag. V. 16. № 1. P. 33–53. <https://doi.org/10.1007/BF02393907>
- Dunning J.B., Danielson B.J., Pulliam H.R. 1992. Ecological processes that affect populations in complex landscapes // Oikos. V. 65. № 1. P. 169–175. <https://doi.org/10.2307/3544901>
- Epifanio J., Philipp D. 2000. Simulating the extinction of parental lineages from introgressive hybridization: the effects of fitness, initial proportions of parental taxa, and mate choice // Rev. Fish Biol. Fish. V. 10. № 3. P. 339–354. <https://doi.org/10.1023/A:1016673331459>
- Fausch K.D. 1984. Profitable stream positions for salmonids: relating specific growth rate to net energy gain // Can. J. Zool. V. 62. № 3. P. 441–451. <https://doi.org/10.1139/z84-067>
- Fausch K.D. 1988. Test of competitions between native and introduced salmonids in streams: what have we learned? // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 45. № 12. P. 2238–2246. <https://doi.org/10.1139/f88-260>
- Fausch K.D., Young, M.K. 1995. Evolutionary significant units and movement of resident stream fishes: a cautionary tale // Am. Fish. Soc. Symp. V. 17. P. 360–370.
- Fausch K.D., Nakano S., Ishigaki K. 1994. Distribution of two congeneric charrs in streams of Hokkaido Island, Japan: considering multiple factors across scales // Oecologia. V. 100. № 1. P. 1–12. <https://doi.org/10.1007/BF00317124>
- Fausch K.D., Nakano S., Kitano S. 1997. Experimentally induced foraging mode shift by sympatric charrs in a Japanese mountain stream // Behav. Ecol. V. 8. № 4. P. 414–420. <https://doi.org/10.1093/beheco/8.4.414>
- Fausch K.D., Nakano S., Kitano S. et al. 2021. Interspecific social dominance networks reveal mechanisms promoting coexistence in sympatric charrs in Hokkaido, Japan // J. Anim. Ecol. V. 90. № 2. P. 515–527. <http://doi.org/10.1111/1365-2656.13384>
- Fitzpatrick B.M., Shaffer H.B. 2007. Hybrid vigor between native and introduced salamanders raises new challenges for conservation // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. V. 104. № 40. P. 15793–15798. <https://doi.org/10.1073/pnas.0704791104>
- Fitzpatrick B.M., Johnson J.R., Kump D.K. et al. 2010. Rapid spread of invasive genes into a threatened native species // Ibid. V. 107. № 8. P. 3606–3610. <https://doi.org/10.1073/pnas.0911802107>

- Fukui S., Koizumi I. 2020. Hybrids as potential mediators spreading non-native genes: comparison of survival, growth, and movement among native, introduced and their hybrid salmonids // *Ecol. Freshw. Fish.* V. 29. № 2. P. 280–288. <https://doi.org/10.1111/eff.12513>
- Fukui S., May-McNally S.L., Katahira H. et al. 2016. Temporal change in the distribution and composition of native, introduced, and hybrid charrs in northern Japan // *Hydrobiologia.* V. 783. № 1. P. 309–316. <https://doi.org/10.1007/s10750-016-2688-8>
- Fukui S., May-McNally S.L., Taylor E.B., Koizumi I. 2018. Maladaptive secondary sexual characteristics reduce the reproductive success of hybrids between native and non-native salmonids // *Ecol. Evol.* V. 8. № 23. P. 12173–12182. <https://doi.org/10.1002/ece3.4676>
- Gowan C., Fausch K.D. 2002. Why do foraging stream salmonids move during summer? // *Environ. Biol. Fish.* V. 64. № 1. P. 139–153. <https://doi.org/10.1023/A:1016010723609>
- Grant P.R., Grant B.R. 2002. Unpredictable evolution in a 30-year study of Darwin's finches // *Science.* V. 296. № 5568. P. 707–711. <https://doi.org/10.1126/science.1070315>
- Grant P.R., Grant B.R. 2006. Evolution of character displacement in Darwin's finches // *Ibid.* V. 313. № 5784. P. 224–226. <https://doi.org/10.1126/science.1128374>
- Grossman G.D., Hill J., Petty J.T. 1995. Observations on habitat structure, population regulation, and habitat use with respect to evolutionary significant units: a landscape perspective for lotic systems // *Am. Fish. Soc. Symp.* V. 17. P. 381–391.
- Harvey B.C., Railsback S.F. 2009. Exploring the persistence of stream-dwelling trout populations under alternative real-world turbidity regimes with an individual-based model // *Trans. Am. Fish. Soc.* V. 138. № 2. P. 348–360. <https://doi.org/10.1577/T08-068.1>
- Harvey B.C., Stewart A.J. 1991. Fish size and habitat depth relationships in headwater streams // *Oecologia.* V. 87. № 3. P. 336–342. <https://doi.org/10.1007/BF00634588>
- Hasegawa K., Yamamoto T., Murakami M., Maekawa K. 2004. Comparison of competitive ability between native and introduced salmonids: evidence from pairwise contests // *Ichthyol. Res.* V. 51. № 3. P. 191–194. <https://doi.org/10.1007/s10228-004-0214-x>
- Hasselman D.J., Argo E.E., McBride M.C. et al. 2014. Human disturbance causes the formation of a hybrid swarm between two naturally sympatric fish species // *Mol. Ecol.* V. 23. № 5. P. 1137–1152. <https://doi.org/10.1111/mec.12674>
- Hayes D.B., Ferreri C.P., Taylor W.W. 1996. Linking fish habitat to their population dynamics // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* V. 53. Suppl. 1. P. 383–390. <https://doi.org/10.1139/f95-273>
- Hayes J.W., Hughes N.F., Kelly L.H. 2007. Process-based modelling of invertebrate drift transport, net energy intake and reach carrying capacity for drift-feeding salmonids // *Ecol. Model.* V. 207. № 2–4. P. 171–188. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2007.04.032>
- Hayes J.W., Goodwin E., Shearer K.A. et al. 2016. Can weighted useable area predict flow requirements of drift-feeding salmonids? Comparison with a net rate of energy intake model incorporating drift-flow processes // *Trans. Am. Fish. Soc.* V. 145. № 3. P. 589–609. <https://doi.org/10.1080/00028487.2015.1121923>
- Heggenes J., Borgström R. 1991. Effect of habitat types on survival, spatial distribution and production of an allopatric cohort of Atlantic salmon, *Salmo salar* L., under conditions of low competition // *J. Fish Biol.* V. 38. № 2. P. 267–280. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1991.tb03113.x>
- Hewitt G.M. 2001. Speciation, hybrid zones and phylogeography – or seeing genes in space and time // *Mol. Ecol.* V. 10. № 3. P. 537–549. <https://doi.org/10.1046/j.1365-294x.2001.01202.x>
- Hewitt G.M. 2011. Quaternary phylogeography: the roots of hybrid zones // *Genetica.* V. 139. № 5. P. 617–638. <https://doi.org/10.1007/s10709-011-9547-3>
- Keller I., Wagner C.E., Greuter L. et al. 2013. Population genomic signatures of divergent adaptation, gene flow and hybrid speciation in the rapid radiation of Lake Victoria cichlid fishes // *Mol. Ecol.* V. 22. № 11. P. 2848–2863. <https://doi.org/10.1111/mec.12083>
- Kirczuk L., Domagała J., Dziewulska K. 2012. Spermatogenesis in reciprocal hybrids of Atlantic salmon (*Salmo salar* L., 1758) and sea trout (*Salmo trutta trutta* L., 1758) during their freshwater period // *J. Appl. Ichthyol.* V. 28. № 6. P. 906–913. <https://doi.org/10.1111/jai.12081>
- Kishi D., Maekawa K. 2009. Stream-dwelling Dolly Varden (*Salvelinus malma*) density and habitat characteristics in stream sections installed with low-head dams in the Shiretoko Peninsula, Hokkaido, Japan // *Ecol. Res.* V. 24. № 4. P. 873–880. <https://doi.org/10.1007/s11284-008-0562-5>
- Kitano S., Ohdachi S., Koizumi I., Hasegawa K. 2014. Hybridization between native white-spotted charr and nonnative brook trout in the upper Sorachi River, Hokkaido, Japan // *Ichthyol. Res.* V. 61. № 1. P. 1–8. <https://doi.org/10.1007/s10228-013-0362-y>
- Kocik J.F., Ferreri C.P. 1998. Juvenile production variation in salmonids: population dynamics, habitat, and the role of spatial relationships // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* V. 55. Suppl. 1. P. 191–200. <https://doi.org/10.1139/d98-015>
- Kocik J.F., Taylor W.W. 1995. Effect of juvenile steelhead (*Oncorhynchus mykiss*) on age-0 and age-1 brown trout (*Salmo trutta*) survival and growth in a sympatric nursery stream // *Ibid.* V. 52. № 1. P. 105–114. <https://doi.org/10.1139/f95-444>

- Kocik J.F., Taylor W.W. 1996. Effect of juvenile steelhead on juvenile brown trout habitat use in a low-gradient Great Lakes tributary // *Trans. Am. Fish. Soc.* V. 125. № 2. P. 244–252.
[https://doi.org/10.1577/1548-8659\(1996\)125<0244:EOJS OJ>2.3.CO;2](https://doi.org/10.1577/1548-8659(1996)125<0244:EOJS OJ>2.3.CO;2)
- Koizumi I., Kanazawa Y., Tanaka Y. 2013. The fishermen were right: experimental evidence for tributary refuge hypothesis during floods // *Zool. Sci.* V. 30. № 5. P. 375–379.
<https://doi.org/10.2108/zsj.30.375>
- Kovach R.P., Muhlfeld C.C., Boyer M.C. et al. 2015. Dispersal and selection mediate hybridization between a native and invasive species // *Proc. R. Soc. B.* V. 282. № 1799. Article 20142454.
<https://doi.org/10.1098/rspb.2014.2454>
- Krueger C.C., May B. 1991. Ecological and genetic effects of salmonid introductions in North America // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* V. 48. Suppl. 1. P. 66–77.
<https://doi.org/10.1139/f91-305>
- Leary R.F., Allendorf F.W., Sage G.K. 1995. Hybridization and introgression between introduced and native fish // *Am. Fish. Soc. Symp.* V. 15. P. 91–101.
- Mallet J. 2007. Hybrid speciation // *Nature.* V. 446. № 7133. P. 279–283.
<https://doi.org/10.1038/nature05706>
- Misawa K., Yoneda T., Inoue S. et al. 2007. Interspecific competition for food resources between Dolly Varden (*Salvelinus malma*) and rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) in the Satsunai River reservoir, upper Tokachi River System, Hokkaido // *Jpn. J. Ichthyol.* V. 54. № 1. P. 1–13.
<https://doi.org/10.11369/jji1950.54.1>
- Morita K. 2022. Ups and downs of non-native and native stream-dwelling salmonids: lessons from two contrasting rivers // *Ecol. Res.* V. 37. № 2. P. 188–196.
<https://doi.org/10.1111/1440-1703.12288>
- Morita K., Tsuboi J.-I., Matsuda H. 2004. The impact of exotic trout on native charr in a Japanese stream // *J. Appl. Ecol.* V. 41. № 5. P. 962–972.
<https://doi.org/10.1111/j.0021-8901.2004.00927.x>
- Morita K., Arai T., Kishi D., Tsuboi J. 2005. Small anadromous Dolly Varden *Salvelinus malma* at the southern limits of its distribution // *J. Fish Biol.* V. 66. № 4. P. 1187–1192.
<https://doi.org/10.1111/j.0022-1112.2005.00672.x>
- Muhlfeld C.C., McMahon T.E., Belcer D., Kershner J.L. 2009. Spatial and temporal spawning dynamics of native westslope cutthroat trout, *Oncorhynchus clarkii lewisi*, introduced rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss*, and their hybrids // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* V. 66. № 7. P. 1153–1168.
<https://doi.org/10.1139/F09-073>
- Muhlfeld C.C., Kovach R.P., Jones L.A. et al. 2014. Invasive hybridization in a threatened species is accelerated by climate change // *Nat. Clim. Change.* V. 4. № 7. P. 620–624.
<https://doi.org/10.1038/nclimate2252>
- Muhlfeld C.C., D'Angelo V.S., Downs C. et al. 2016. Genetic status and conservation of westslope cutthroat trout in Glacier National Park // *Trans. Am. Fish. Soc.* V. 145. № 5. P. 1093–1109.
<https://doi.org/10.1080/00028487.2016.1173587>
- Muhlfeld C.C., Kovach R.P., Al-Chokhachy R. et al. 2017. Legacy introductions and climatic variation explain spatiotemporal patterns of invasive hybridization in a native trout // *Glob. Change Biol.* V. 23. № 11. P. 4663–4674.
<https://doi.org/10.1111/gcb.13681>
- Muka T. 2001. Hybridization and introgression in the speciation process of fishes // *Jpn. J. Ichthyol.* V. 48. № 1. P. 1–18.
<https://doi.org/10.11369/jji1950.48.1>
- Nakano S. 1995a. Competitive interactions for foraging microhabitats in a size-structured interspecific dominance hierarchy of two sympatric stream salmonids in a natural habitat // *Can. J. Zool.* V. 73. № 10. P. 1845–1854.
<https://doi.org/10.1139/z95-217>
- Nakano S. 1995b. Individual differences in resource use, growth and emigration under the influence of a dominance hierarchy in fluvial red-spotted masu salmon in a natural habitat // *J. Anim. Ecol.* V. 64. № 1. P. 75–84.
<https://doi.org/10.2307/5828>
- Nakano S., Furukawa-Tanaka T. 1994. Intra- and interspecific dominance hierarchies and variation in foraging tactics of two species of stream-dwelling charrs // *Ecol. Res.* V. 9. № 1. P. 9–20.
<https://doi.org/10.1007/BF02347237>
- Nakano S., Kitano F., Maekawa K. 1996. Potential fragmentation and loss of thermal habitats for charrs in the Japanese archipelago due to climatic warming // *Freshw. Biol.* V. 36. № 3. P. 711–722.
<https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.1996.d01-516.x>
- Nakano S., Miyasaka H., Kuhara N. 1999. Terrestrial–aquatic linkages: riparian arthropod inputs alter trophic cascades in a stream food web // *Ecology.* V. 80. № 7. P. 2435–2441.
[https://doi.org/10.1890/0012-9658\(1999\)080\[2435:TALR AI\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(1999)080[2435:TALR AI]2.0.CO;2)
- Nakano S., Fausch K.D., Koizumi I. et al. 2020. Evaluating a pattern of ecological character displacement: charr jaw morphology and diet diverge in sympatry versus allopatry across catchments in Hokkaido, Japan // *Biol. J. Linn. Soc.* V. 129. № 2. P. 356–378.
<https://doi.org/10.1093/biolinnean/blz183>
- Nathan R. 2001. The challenges of studying dispersal // *Trends Ecol. Evol.* V. 16. № 9. P. 481–483.
[https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(01\)02272-8](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(01)02272-8)
- Petty J.T., Grossman G.D. 2010. Giving-up densities and ideal pre-emptive patch use in a predatory benthic stream fish // *Freshw. Biol.* V. 55. № 4. P. 780–793.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2009.02321.x>
- Pianka E.R. 1969. Habitat specificity, speciation, and species density in Australian desert lizards // *Ecology.* V. 50. № 3. P. 498–502.
<https://doi.org/10.2307/1933908>
- Pocheville A. 2015. The ecological niche: history and recent controversies // *Handbook of evolutionary thinking in the sciences.* N.Y.: Springer. P. 547–586.
https://doi.org/10.1007/978-94-017-9014-7_26

- Poole G.C. 2002. Fluvial landscape ecology: addressing uniqueness within the river discontinuum // *Freshw. Biol.* V. 47. № 4. P. 641–660.
<https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.2002.00922.x>
- Pyron R.A., Costa G.C., Patten M.A., Burbrink F.T. 2015. Phylogenetic niche conservatism and the evolutionary basis of ecological speciation // *Biol. Rev.* V. 90. № 4. P. 1248–1262.
<https://doi.org/10.1111/brv.12154>
- Rahman M.A., Lee S.-G., Yusoff F.M. et al. 2018. Hybridization and its application in aquaculture // *Sex control in aquaculture*. Chichester: John Wiley and Sons Ltd. P. 163–178.
<https://doi.org/10.1002/9781119127291.ch7>
- Railsback S.F., Harvey B.C. 2002. Analysis of habitat-selection rules using an individual-based model // *Ecology*. V. 83. № 7. P. 1817–1830.
[https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2002\)083\[1817:AOHS RU\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2002)083[1817:AOHS RU]2.0.CO;2)
- Railsback S.F., Lamberson R.H., Harvey B.C., Duffy W.E. 1999. Movement rules for individual-based models of stream fish // *Ecol. Model.* V. 123. № 2–3. P. 73–89.
[https://doi.org/10.1016/S0304-3800\(99\)00124-6](https://doi.org/10.1016/S0304-3800(99)00124-6)
- Railsback S.F., Harvey B.C., Jackson S.K., Lamberson R.H. 2009. InStream: the individual-based stream trout research and environmental assessment model // *Gen. Techn. Rep. PSW-GTR-218*. Albany: U.S. Department of Agriculture et al., 254 p.
<https://doi.org/10.2737/PSW-GTR-218>
- Railsback S.F., Harvey B.C., Kupferberg S.J. et al. 2016. Modeling potential river management conflicts between frogs and salmonids // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* V. 73. № 5. P. 773–784.
<https://doi.org/10.1139/cjfas-2015-0267>
- Rholf J.F. 1993. NTSYS-pc: numerical taxonomy and multivariate analysis system. Version 2.2. N.Y.: Exeter Softw. Publ., 43 p.
- Rhymer J.M., Simberloff D. 1996. Extinction by hybridization and introgression // *Annu. Rev. Ecol. Syst.* V. 27. P. 83–109.
<https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.27.1.83>
- Rieman B.E., Peterson J.T., Myers D.L. 2006. Have brook trout (*Salvelinus fontinalis*) displaced bull trout (*Salvelinus confluentus*) along longitudinal gradients in central Idaho streams? // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* V. 63. № 1. P. 63–78.
<https://doi.org/10.1139/f05-206>
- Rosenfeld J.S., Taylor J. 2009. Prey abundance, channel structure and the allometry of growth rate potential for juvenile trout // *Fish. Manag. Ecol.* V. 16. № 3. P. 202–218.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2400.2009.00656.x>
- Schiemer F., Spindler T., Wintersberger H. et al. 1991. Fish fry associations: important indicators for the ecological status of large rivers // *SIL Proc.*, 1922–2010. V. 24. № 4. P. 2497–2500.
<https://doi.org/10.1080/03680770.1989.11899997>
- Schlosser I.J. 1991. Stream fish ecology: a landscape perspective // *BioScience*. V. 41. № 10. P. 704–712.
<https://doi.org/10.2307/1311765>
- Schlosser I.J. 1995. Critical landscape attributes that influence fish population dynamics in headwater streams // *Hydrobiologia*. V. 303. № 1. P. 71–81.
<https://doi.org/10.1007/BF00034045>
- Schluter D. 1994. Experimental evidence that competition promotes divergence in adaptive radiation // *Science*. V. 266. № 5186. P. 798–801.
<https://doi.org/10.1126/science.266.5186.798>
- Schluter D. 2000. The ecology of adaptive radiation. N.Y.: Oxford Univ. Press, 296 p.
- Schoener T.W. 1989. The ecological niche // *Ecological concepts: the contribution of ecology to an understanding of the natural world*. Cambridge: Blackwell Sci. Publ. P. 79–113.
- Seehausen O. 2004. Hybridization and adaptive radiation // *Trends Ecol. Evol.* V. 19. № 4. P. 198–207.
<https://doi.org/10.1016/j.tree.2004.01.003>
- Snorrason S.S., Skúlason S. 2004. Adaptive speciation in northern freshwater fishes // *Adaptive speciation*. Cambridge: Cambridge Univ. Press. P. 210–228.
- Stanford J.A., Lorang M.S., Hauer F.R. 2005. The shifting habitat mosaic of river ecosystems // *SIL Proc.*, 1922–2010. V. 29. № 1. P. 123–136.
<https://doi.org/10.1080/03680770.2005.11901979>
- Stuart Y.E., Campbell T.S., Hohenlohe P.A. et al. 2014. Rapid evolution of a native species following invasion by a congener // *Science*. V. 346. № 6208. P. 463–466.
<https://doi.org/10.1126/science.1257008>
- Suzuki R., Fukuda Y. 1971. Growth and survival of F1 hybrids among salmonid fishes // *Bull. Freshw. Res. Lab. Tokyo*. V. 21. № 2. P. 117–138.
<https://doi.org/10.11501/1746059>
- Taniguchi Y., Nakano S. 2000. Condition-specific competition: implications for the altitudinal distribution of stream fishes // *Ecology*. V. 81. № 7. P. 2027–2039.
[https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2000\)081\[2027:CSCI FT\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2000)081[2027:CSCI FT]2.0.CO;2)
- Taniguchi Y., Rahel F.J., Novinger D.C., Gerow K.G. 1998. Temperature mediation of competitive interactions among three fish species that replace each other along longitudinal stream gradients // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* V. 55. № 8. P. 1894–1901.
<https://doi.org/10.1139/f98-072>
- Taniguchi Y., Kishi D., Kawaguchi Y. 2002. The current status of stream salmonids in 37 streams of Shiretoko Peninsula, Hokkaido, Japan: effects of instream artificial structures // *Bull. Shiretoko Mus.* V. 23. P. 37–46
- Taylor S.A., Larson E.L. 2019. Insights from genomes into the evolutionary importance and prevalence of hybridization in nature // *Nat. Ecol. Evol.* V. 3. № 2. P. 170–177.
<https://doi.org/10.1038/s41559-018-0777-y>

Taylor S.A., Larson E.L., Harrison R.G. 2015. Hybrid zones: windows on climate change // Trends Ecol. Evol. V. 30. № 7. P. 398–406.

<https://doi.org/10.1016/j.tree.2015.04.010>

Thompson J.R., Taylor M.P., Fryirs K.A., Brierley G.J. 2001. A geomorphological framework for river characterization and habitat assessment // Aquat. Conserv. Mar. Freshw. Ecosyst. V. 11. № 5. P. 373–389.

<https://doi.org/10.1002/aqc.467>

Turner D., Williams D.D. 2000. Invertebrate movements within a small stream: density dependence or compensating for drift? // Int. Rev. Hydrobiol. V. 85. № 2–3. P. 141–156.

[https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1522-2632\(200004\)85:2/3<141::AID-IROH141>3.0.CO;2-P](https://doi.org/10.1002/(SICI)1522-2632(200004)85:2/3<141::AID-IROH141>3.0.CO;2-P)

Wiens J.J. 2004. Speciation and ecology revisited: phylogenetic niche conservatism and the origin of species // Evolution. V. 58. № 1. P. 193–197.

<https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2004.tb01586.x>

SPATIAL DIFFERENTIATION OF WHITESPOTTED CHAR × DOLLY VARDEN HYBRIDS (*SALVELINUS LEUCOMAENIS* × *S. MALMA*, SALMONIDAE) AND THEIR PARENTAL CHAR SPECIES IN THE UTKHOLOK RIVER (NORTHWESTERN KAMCHATKA). SPECIFIC BIOTOPES AS AN INDICATOR OF MICROEVOLUTIONARY PROCESSES DURING MASS INTERSPECIFIC HYBRIDIZATION IN NATURAL CONDITIONS

K. V. Kuzishchin¹, * and M. A. Gruzdeva¹

¹Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia

*E-mail: KK_office@mail.ru

The results of the study of the distribution of whitespotted char × Dolly Varden hybrids (*Salvelinus leucomaenis* × *S. malma*) and their parental species in the Utkholok River (northwestern Kamchatka) are given. The localization of sexually mature individuals after spawning in the river channel in the pre-winter period (September–October) is presented. Qualitative differences have been revealed in the characteristics of the water flow and bottom substrate in the biotopes preferred by the chars and their hybrids. A characteristic feature of fish distribution is the position of individuals in a water flow, which provides maximum access to drift food particles for effective post-spawning recovery and preparation for wintering. It has been found that the biotope of whitespotted char × Dolly Varden hybrids is unique and differs from those of their parental species: the three groups were able to reduce the tension of feeding relationships based on spatial distribution. The results provide additional evidence of the successful course of microevolutionary processes, including the adaptation of the hybrids to their own biotope in the ecosystem. There is reason to believe that the interspecific relationships of the hybrids and parental species in the Utkholok River are nonantagonistic and their stable coexistence with continued selection, as well as the stabilization of the developed adaptations, are possible.

Keywords: hybrids, chars of the genus *Salvelinus*, biotopes, distribution, differentiation, geomorphology, northwestern Kamchatka.