

СООТНОШЕНИЕ ЛЕЙКОЦИТОВ ПЕРИФЕРИЧЕСКОЙ КРОВИ И ИММУНОКОМПЕТЕНТНЫХ ОРГАНОВ ГОЛЬЦОВ РОДА *SALVELINUS* (SALMONIDAE) БАССЕЙНА ОЗЕРА КРОНОЦКОЕ

© 2023 г. И. И. Гордеев^{1, 2}, Д. В. Микряков^{3, *}, Л. В. Балабанова³,
Т. А. Суворова³, С. В. Кузьмичева³, О. Ю. Бусарова⁴

¹Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии – ВНИРО, Москва, Россия

²Московский государственный университет, Москва, Россия

³Институт биологии внутренних вод РАН – ИБВВ РАН, пос. Борок, Ярославская область, Россия

⁴Дальневосточный государственный технический рыбохозяйственный университет, Владивосток, Россия

*E-mail: daniil@ibiw.ru

Поступила в редакцию 06.06.2022 г.

После доработки 22.06.2022 г.

Принята к публикации 23.06.2022 г.

Исследован клеточный состав лейкоцитов периферической крови, головной почки и селезёнки особей трёх видов гольцов рода *Salvelinus* – белого *S. albus*, длинноголового *S. kronocius* и носатого *S. schmidti*, а также двух форм – малоротого и большеротого гольцов, обитающих в оз. Кроноцкое. У исследованных особей среди лейкоцитов периферической крови значительную долю занимали лимфоциты. Между собой формы (виды) гольцов различались процентным содержанием типов клеток, размерами лейкоцитов, а также интенсивностью лейкопоза. Наиболее значимые отличия доли различных форм лейкоцитов отмечены у большеротого гольца по сравнению с другими видами и малоротым гольцом: высокое содержание лимфоцитов в мазках крови, низкое – моноцитов во всех тканях и органах, бластных форм в крови и нейтрофилов в пронефрозе.

Ключевые слова: гольцы рода *Salvelinus*, лейкоциты, периферическая кровь, головная почка, селезёнка, оз. Кроноцкое, Камчатка.

DOI: 10.31857/S0042875223020078, **EDN:** EYEQUX

Озеро Кроноцкое, расположенное на п-ове Камчатка, имеет особенную морфологию бассейна, оно изолировано от заходов проходных рыб системой порогов и водопадов в верхнем течении р. Кроноцкая, вытекающей из озера. Сложившиеся условия в водоёме и охранный статус Кроноцкого государственного природного биосферного заповедника, на территории которого он расположен, делают его уникальным местом для изучения эволюции изолированных популяций пресноводных костистых рыб (Teleostei). Как было показано, численность симпатрических видов/морф рыб тесно связана с размером экосистемы, т.е. с площадью и глубиной водоёма, из-за большего разнообразия реализуемых пищевых ниш в более крупных или глубоких озёрах (Doenz et al., 2019). Справедливость этого заключения была показана и на примере Кроноцкого озера (Маркевич et al., 2021). В бассейне водоёма симпатрично обитают полиморфная жилая форма нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum, 1792) – кокани и не менее шести репродуктивно изолированных форм (видов) гольцов рода *Salvelinus* (Маркевич, Есин, 2018; Esin et al.,

2020). Эти виды и формы рыб эволюционно адаптировались для снижения внутривидовой конкуренции и освоили разные пищевые ниши и места нереста. Носатый *S. schmidti* Viktorovsky, 1978, белый *S. albus* Glubokovsky, 1977 и длинноголовый *S. kronocius* Viktorovsky, 1978 гольцы нерестятся в притоках озера, а нагуливаются в самом озере. Носатый голец населяет мелководные прибрежные участки, питается рачками-бокоплавами (Amphipoda) или личинками насекомых (Insecta). Молодь белого гольца питается беспозвоночными, с возрастом переходя на рыбную пищу. Длинноголовый голец – хищник, населяет обширные открытые пространства озера; его основной объект питания – кокани. Помимо форм с мигрантной жизненной стратегией в озере обитают две оседлые формы: малоротые и глубоководные большеротые гольцы (Маркевич и др., 2017; Esin et al., 2020). Большеротые гольцы – специализированные бентофаги, малоротые имеют широкую пищевую нишу. От эндемичных кроноцких гольцов изолирована мальма *S. malma* (Walbaum, 1792) из нижнего течения р. Кроноцкая. Все формы (виды) гольцов бассей-

на оз. Кроноцкое отличаются друг от друга морфологически, возрастной структурой, темпами роста, типом питания, а также степенью заражённости паразитами (Викторовский, 1978; Буторина и др., 2008; Павлов и др., 2013; Маркевич, Есин, 2018; Esin et al., 2020).

Наличие в одном водоёме нескольких близкородственных и, по-видимому, недавно обособившихся форм (видов) (Senchukova et al., 2013) делает интересным проведение у них сравнительного анализа различных показателей, отражающих в процессе развития физиологическое состояние и адаптацию рыб к биотическим и абиотическим факторам. Ранее мы исследовали лейкоцитарный состав крови, головной почки и селезёнки белого гольца (Гордеев и др., 2021). В лейкограмме обнаружены аналогичные другим видам рыб клетки (лимфоциты, моноциты, нейтрофилы и бластные формы клеток), но отсутствовали базофилы и эозинофилы. Процентное содержание лимфоцитов и нейтрофилов в периферической крови белого гольца существенно отличается от такового у половозрелых особей мальмы из р. Радуга – правого притока нижнего течения р. Камчатка (Мазур и др., 2021). Эти отличия могут быть связаны с влиянием различных экологических факторов. Различия в уровне окислительных процессов и иммунных комплексов в иммунокомпетентных органах разных видов гольцов из оз. Кроноцкое мы установили ранее (Гордеев и др., 2022).

Цель работы – проанализировать в сравнительном аспекте размеры клеток белой крови и процентное соотношение лейкоцитов в иммунокомпетентных тканях и органах у гольцов, обитающих в оз. Кроноцкое.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Рыб отлавливали жаберными сетями по всей акватории озера в июне–августе 2013 г. Всего исследовано 16 половозрелых особей носатого (средние масса 383 ± 39 г, общая длина 300 ± 17 мм), 28 – белого (410 ± 84 г, 311 ± 25 мм), 5 – длинноголового (875 ± 139 г, 425 ± 54 мм), 15 – большеротого (139 ± 12 г, 254 ± 11 мм) и 9 – малоротого (57 ± 6 г, 182 ± 5 мм) гольцов, у которых сразу после вылова отбирали кровь из хвостовой вены, головной отдел почки и селезёнку. Мазки крови и мазки-отпечатки органов наносили на обезжиренное предметное стекло, фиксировали в 96%-м этаноле в течение 30 мин, а затем окрашивали по Романовскому–Гимзе (Иванова, 1983) в лабораторных условиях. Микроскопическое исследование мазков проводили под световым микроскопом Биомед-6ПР1-ФК (“Биомед”, Россия) с использованием иммерсионного объектива (увел. $\times 100$). В каждом препарате анализировали 200 лейкоцитов, которые идентифицировали, используя общепринятую методику (Иванова, 1983). При косвенной оценке

уровня содержания лейкоцитов в единице объёма крови использовали индекс обилия лейкоцитов (частоту встречаемости клеток белой крови), для определения которого в мазке периферической крови просматривали 100 полей зрения на различных участках препарата при увеличении $\times 40$. В каждом поле зрения подсчитывали число лейкоцитов, полученные данные суммировали и делили на 100, получая среднее число в одном поле зрения (ед/п.зр.). Измерения клеток выполняли с использованием Digital Microscope EVENCE VHX-1000 (“Keyence”, Japan).

Статистическую обработку результатов проводили по стандартным алгоритмам, реализованным в пакете программ Statistica v6.0, с использованием *t*-теста. Различия считали значимыми при $p \leq 0.05$.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В мазках крови и мазках-отпечатках органов гольцов обнаружены типичные для большинства видов рыб типы лейкоцитов (табл. 1). Белая кровь имеет лимфоидный характер, т.е. среди лейкоцитов доминируют лимфоциты, что характерно для рыб разных видов (Иванова, 1983; Головина, Тромбицкий, 1989; Яхненко, Клименков, 2009; Гордеев и др., 2019), в том числе лососёвых (Изергина и др., 2014; Гордеев и др., 2021; Мазур и др., 2021). В лейкограмме периферической крови исследованных форм (видов) гольцов преобладали лимфоциты, их содержание варьировало в пределах 83.50–92.08%. Следующими по численности были бластные формы (4.91–12.00%), далее – моноциты (1.08–2.50%), эозинофилы (0.94–1.66%) и нейтрофилы (0.42–1.00%), базофилы отсутствовали. Большеротый голец значимо отличался от малоротого и длинноголового высокими показателями лимфоцитов и низкими – моноцитов и бластных форм клеток.

В мазках-отпечатках головной почки и селезёнки по сравнению с кровью отмечены более низкая доля лимфоцитов (соответственно 60.44–65.44 и 57.00–63.66%) и увеличение доли бластных форм (29.88–36.66 и 32.00–39.00%), что связано с гемопозитической функцией этих органов. Значимое различие зафиксировано между двумя группами рыб: низкое процентное содержание моноцитов в обоих органах и нейтрофилов в профиле у большеротого и носатого гольцов по сравнению с другими формами (видами).

Выявлено различие размеров клеток разных пулов у исследуемых форм (видов) гольцов (табл. 2). Лимфоциты – небольшие клетки (большой и малый диаметры соответственно 7.64–8.38 и 7.00–7.77 мкм), имеют типичное округлое строение: большую часть занимает ядро, окружённое тонким кольцом цитоплазмы, обычно с псевдоподиями. Наибольший размер этих клеток зафиксиро-

Таблица 1. Соотношение лейкоцитов в периферической крови, головной почке и селезёнке гольцов рода *Salvelinus* оз. Кроноцкое, %

Форма, вид	Лимфоциты	Моноциты	Нейтрофилы	Эозинофилы	Бластные формы
Периферическая кровь					
Большеротый (а)	92.08 ± 1.44	1.08 ± 0.19	0.66 ± 0.41	1.25 ± 0.32	4.91 ± 0.79
Носатый (б)	90.00 ± 2.22	1.42 ± 0.36	0.42 ± 0.20	1.28 ± 0.28	6.85 ± 1.80
Белый (в)	88.89 ± 1.14	1.52 ± 0.20	0.78 ± 0.23	0.94 ± 0.22	7.84 ± 0.92 ^а
Малоротый (г)	83.50 ± 2.50 ^а	2.50 ± 0.50 ^а	1.00 ± 1.00	1.00 ± 0.00	12.00 ± 1.00 ^а
Длинноголовый	85.83 ± 1.24 ^а	1.83 ± 0.16 ^а	0.50 ± 0.22	1.66 ± 0.33	10.16 ± 1.16 ^а
Головная почка					
Большеротый (а)	61.63 ± 2.43	0.54 ± 0.24	0.27 ± 0.14	1.09 ± 0.36	36.27 ± 2.80
Носатый (б)	60.44 ± 4.60	1.33 ± 0.37	0.44 ± 0.17	1.11 ± 0.20	36.66 ± 4.91
Белый (в)	61.95 ± 1.12	2.00 ± 0.22 ^а	1.25 ± 0.20 ^{а, б}	1.08 ± 0.16	33.66 ± 1.35
Малоротый (г)	65.44 ± 1.51	2.00 ± 0.37 ^а	1.22 ± 0.27 ^{а, б}	1.44 ± 0.24	29.88 ± 1.09
Длинноголовый	61.83 ± 1.07	2.50 ± 0.22 ^{а, б}	0.83 ± 0.16 ^а	1.50 ± 0.34	33.33 ± 1.28
Селезёнка					
Большеротый (а)	57.84 ± 1.88	1.23 ± 0.23	0.69 ± 0.20	1.00 ± 0.25	39.00 ± 2.28
Носатый (б)	59.90 ± 2.03	1.00 ± 0.25	0.70 ± 0.26	1.20 ± 0.29	37.20 ± 2.54
Белый (в)	60.80 ± 1.88	1.85 ± 0.23 ^б	1.25 ± 0.17	1.35 ± 0.19	34.75 ± 2.07
Малоротый (г)	57.00 ± 1.91	2.33 ± 0.21 ^{а, б}	1.00 ± 0.00	1.66 ± 0.33	37.83 ± 1.97
Длинноголовый	63.66 ± 1.81 ^г	2.16 ± 0.16 ^{а, б}	0.83 ± 0.16	1.33 ± 0.21	32.00 ± 1.84

Примечание. Здесь и в табл. 2: приведены среднее значение и его ошибка, ^{а-г} различия между формами (видами) достоверны при $p \leq 0.05$.

Таблица 2. Размеры (мкм) клеток белой крови и индекс обилия лейкоцитов (ед/в поле зрения) в периферической крови гольцов рода *Salvelinus* оз. Кроноцкое

Форма, вид	Лимфоциты	Моноциты	Нейтрофилы	Эозинофилы	Бластные формы	Индекс обилия
Большеротый (а)	<u>8.25 ± 0.11</u>	<u>16.04 ± 0.25</u>	<u>13.90 ± 0.24</u>	<u>14.66 ± 0.36</u>	<u>13.60 ± 0.21</u>	5.4 ± 0.8
	7.77 ± 0.15	14.30 ± 0.67	13.04 ± 0.18	12.84 ± 0.49	11.66 ± 0.46	
Носатый (б)	<u>8.38 ± 0.07</u>	<u>16.50 ± 0.47</u>	<u>13.04 ± 0.37</u>	<u>13.86 ± 0.12</u>	<u>15.42 ± 0.48^а</u>	10.4 ± 3.7
	7.61 ± 0.15	14.60 ± 0.58	12.26 ± 0.18 ^а	12.18 ± 0.39	12.96 ± 0.75	
Белый (в)	<u>7.64 ± 0.12^{а, б}</u>	<u>16.30 ± 0.30</u>	<u>13.50 ± 0.24</u>	<u>14.02 ± 0.23</u>	<u>13.48 ± 0.24^б</u>	7.7 ± 1.2
	7.00 ± 0.14 ^{а, б}	8.90 ± 0.80 ^{а, б}	12.34 ± 0.31	12.31 ± 0.40	12.32 ± 0.22	
Малоротый (г)	<u>8.09 ± 0.06^{б, в}</u>	<u>15.70 ± 0.33</u>	<u>13.00 ± 0.21^а</u>	<u>14.06 ± 0.21</u>	<u>14.04 ± 0.64</u>	20.0 ± 1.7 ^{а, в}
	7.37 ± 0.17	14.34 ± 0.50 ^б	12.04 ± 0.28 ^а	12.60 ± 0.22	12.50 ± 0.31	
Длинноголовый	<u>8.20 ± 0.09^б</u>	<u>16.24 ± 0.16</u>	<u>12.51 ± 0.33^{а, в}</u>	<u>14.28 ± 0.38</u>	<u>13.80 ± 0.14^б</u>	7.9 ± 1.2 ^г
	7.51 ± 0.10 ^б	15.04 ± 0.12 ^г	11.38 ± 0.33 ^а	12.74 ± 0.33	12.30 ± 0.39	

Примечание. Над чертой – большой диаметр, под чертой – малый.

ван у носатого гольца, а наименьший – у белого. В отличие от лимфоцитов моноциты – популяция самых крупных клеток. Их размер (большой и малый диаметры) у гольцов варьировал в пределах 15.70–16.50 и 8.90–15.04 мкм. Ядро моноцитов расположено эксцентрично, бобовидной или овальной формы, в цитоплазме часто содержатся вакуоли и части других клеток. Стоит отметить, что у белого гольца большой диаметр этих клеток

почти в два раза превышает малый диаметр, тогда как у других видов различия незначительны. Аналогичная овальная форма моноцитов обнаружена нами у горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum, 1792) (Gordeev et al., 2022).

Гранулоциты – крупные клетки с эксцентрично расположенным ядром. При этом у нейтрофилов в цитоплазме мелкие гранулы, у эозинофилов –

крупные. Среди нейтрофилов наибольший размер (13.90 ± 0.24 и 13.04 ± 0.18 мкм) зарегистрирован у большеротого гольца, наименьший (12.51 ± 0.33 и 11.38 ± 0.33 мкм) – у длинноголового. Значимых различий размеров эозинофилов между исследованными формами (видами) гольцов не обнаружено, и они варьировали в пределах 13.86 – 14.66 и 12.18 – 12.84 мкм. У бластных клеток большой диаметр составлял 13.48 – 15.42 , малый диаметр – 11.66 – 12.96 мкм; значительную часть занимает ядро, окружённое узким слоем цитоплазмы. Самые крупные клетки по большому и малому диаметру отмечены у носатого гольца.

Обнаружены различия индекса обилия лейкоцитов между исследованными формами (видами) гольцов (табл. 2). Наиболее высокая частота встречаемости клеток белой крови (20.0 ± 1.7 ед/п.зр.) отмечена у малоротого гольца. Это значение в два раза выше по сравнению с носатым гольцом и достоверно больше, чем у белого, длинноголового и большеротого, что косвенно указывает на более интенсивные процессы лейкопоэза у малоротого гольца по сравнению с другими формами (видами).

Проведённое ранее исследование лейкоцитов кеты *O. keta* (Walbaum, 1792) и горбуши (Gordeev et al., 2022), а также изучение клеточного состава крови молоди и половозрелой мальмы из р. Радуга (Мазур и др., 2021) показало сходства и различия между разными видами лососёвых рыб. В мазках крови всех видов отмечено отсутствие эозинофилов, а также небольшое количество базофилов в крови кеты и в крови половозрелых особей мальмы. Низкую долю или отсутствие базофилов и эозинофилов в крови дальневосточных лососёвых рыб также отмечали другие исследователи (Хованский, Хованская, 1994; Калинина, 1997; Пустовит, Пустовит, 2005; Изергина и др., 2014). Размеры лейкоцитов гольцов в основном соответствовали размерам аналогичных клеток других видов лососёвых рыб (Изергина и др., 2014; Gordeev et al., 2022). Индекс обилия лейкоцитов у носатого, белого и длинноголового гольца незначительно отличался от аналогичного показателя кеты и горбуши (в пределах 9–10 ед/п.зр.).

Таким образом, получены новые данные о составе, размерах, доле содержания различных форм лейкоцитов в периферической крови и иммунокомпетентных органах гольцов разных форм (видов), обитающих в оз. Кроноцкое. Установлено преобладание лимфоцитов, незначительное содержание других форм лейкоцитов, отсутствие базофилов. Между собой виды различались процентным содержанием типов клеток в крови и в тканях, размерами лейкоцитов, интенсивностью лейкопоэза. Выявленные различия, вероятно, видоспецифичны и обусловлены особенностями распределения форм (видов) гольцов в водоёме, локализацией нерестилищ и сроками нереста,

предпочитаемыми объектами питания, исходным иммунологическим состоянием, а также генетическими особенностями.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена в рамках государственного задания № 121050500046-8.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Буторина Т.Е., Шедько М.Б., Горовая О.Ю. 2008. Особенности экологии гольцов рода *Salvelinus* (Salmonidae) бассейна озера Кроноцкое (Камчатка) по паразитологическим данным // Вопр. ихтиологии. Т. 48. № 5. С. 652–667.
- Викторовский Р.М. 1978. Механизмы видообразования у гольцов. М.: Наука, 106 с.
- Головина Н.А., Тромбицкий И.Д. 1989. Гематология прудовых рыб. Кишинев: Штиинца, 156 с.
- Гордеев И.И., Микряков Д.В., Балабанова Л.В., Микряков В.Р. 2019. Клеточный состав периферической крови и некоторых органов кроветворения ската *Amblyraja georgiana* (Norman, 1938) (Rajiformes: Rajidae) из моря Скоша // Биология моря. Т. 45. № 6. С. 422–427. <https://doi.org/10.1134/S0134347519060032>
- Гордеев И.И., Балабанова Л.В., Суворова Т.А. и др. 2021. Состав лейкоцитов периферической крови и иммунокомпетентных органов белого гольца озера Кроноцкое (Камчатка) // Рыбоводство и рыб. хоз-во. № 9. С. 42–49. <https://doi.org/10.33920/sel-09-2109-04>
- Гордеев И.И., Микряков Д.В., Силкина Н.И. и др. 2022. Окислительные процессы и содержание иммунных комплексов в иммунокомпетентных органах гольцов бассейна Кроноцкого озера // Изв. РАН. Сер. биол. № 1. С. 102–107. <https://doi.org/10.31857/S1026347022010073>
- Иванова Н.Т. 1983. Атлас клеток крови рыб: сравнительная морфология и классификация форменных элементов крови рыб. М.: Лег. и пищ. пром-сть, 184 с.
- Изергина Е.Е., Изергин И.Л., Изергин Л.И. 2014. Атлас клеток крови лососевых рыб материкового побережья северной части Охотского моря. Магадан: Кордис, 127 с.
- Калинина М.В. 1997. Гемограммы молоди тихоокеанских лососей в онтогенезе: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток: ВГМУ, 20 с.
- Мазур О.Е., Буторина Т.Е., Бусарова О.Ю. 2021. Клеточный состав крови *Salvelinus malma* (Salmonidae) реки Радуга (Камчатка) // Изв. ТИНРО. Т. 201. № 2. С. 371–384. <https://doi.org/10.26428/1606-9919-2021-201-371-384>
- Маркевич Г.Н., Есин Е.В. 2018. Речные дериваты эндемичных форм гольца *Salvelinus malma* (Salmonidae) оз. Кроноцкое (Россия, Камчатка) // Nat. Conserv. Res. Заповедная наука. Т. 3. № 3. С. 61–69. <https://doi.org/10.24189/ncr.2018.041>
- Маркевич Г.Н., Есин Е.В., Салтыкова Е.А. и др. 2017. Новые эндемичные формы глубоководных гольцов рода *Salvelinus* (Salmoniformes: Salmonidae) озера Кроноцкое (Камчатка) // Биология моря. Т. 43. № 3. С. 188–194.

- Павлов С.Д., Кузищин К.В., Груздева М.А. и др. 2013. Фенетическое разнообразие и пространственная структура голецов (*Salvelinus*) озерно-речной системы Кроноцкая (восточная Камчатка) // Вопр. ихтиологии. Т. 53. № 6. С. 645–670.
<https://doi.org/10.7868/S004287521306009X>
- Пустовит Н.С., Пустовит О.П. 2005. Некоторые гематологические показатели камчатской микижи *Parasalmo mykiss* // Вопр. ихтиологии. Т. 45. № 5. С. 680–688.
- Хованский И.Е., Хованская Л.Л. 1994. Роль гематологических показателей в определении физиологической полноценности заводской молоди лососевых // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. Вып. 308. С. 171–184.
- Яхненко В.М., Клименков И.В. 2009. Особенности состава и структуры клеток крови рыб пелагиали и прибрежья озера Байкал // Изв. РАН. Сер. биол. № 1. С. 46–54.
- Doenz C.J., Krähenbühl A.K., Walker J. et al. 2019. Ecological opportunity shapes a large Arctic charr species radiation // Proc. Royal Soc. B. V. 286. № 1913. Article 20191992.
<https://doi.org/10.1098/rspb.2019.1992>
- Gordeev I.I., Balabanova L.V., Suvorova T.A., Mikryakov D.V. 2022. Composition of peripheral blood leukocytes of pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* and chum salmon *O. keta* (Salmonidae) during the marine life period // J. Ichthyol. V. 62. № 2. P. 322–326.
<https://doi.org/10.1134/S0032945222020060>
- Esin E.V., Bocharova E.S., Borisova E.A., Markevich G.N. 2020. Interaction among morphological, trophic and genetic groups in the rapidly radiating *Salvelinus* fishes from Lake Kronotskoe // Evol. Ecol. V. 34. № 4. P. 611–632.
<https://doi.org/10.1007/s10682-020-10048-y>
- Markevich G.N., Zlenko D.V., Shkil F.N. et al. 2021. Natural barriers and internal sources for the reproductive isolation in sympatric salmonids from the lake–river system // Evol. Biol. V. 48. № 4. P. 407–421.
<https://doi.org/10.1007/s11692-021-09546-w>
- Senchukova A.L., Mugue N.S., Pavlov S.D., Mel'nikova M.N. 2013. On the origin of charrs of the genus *Salvelinus* of the Kronotskoe Lake and their relationships with other charr populations of the Kamchatka peninsula // J. Ichthyol. V. 53. № 10. P. 840–848.
<https://doi.org/10.1134/S0032945213100093>