

УДК 597.553.2.574.32

ИЗОЛИРОВАННЫЕ ГОЛЬЦЫ РОДА *SALVELINUS* (SALMONIDAE) ИЗ ОЗЁР КАЛЬДЕРЫ УЗОН НА КАМЧАТКЕ. I. ГОЛЕЦ ОЗЕРА ДАЛЬНЕЕ

© 2014 г. Е. В. Есин, Н. С. Мюге, О. О. Коваль*, Ю. В. Сорокин

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

*Камчатский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии – КамчатНИРО, Петропавловск-Камчатский

E-mail: esinevgeniy@yandex.ru

Поступила в редакцию 17.04.2013 г.;
после доработки – 25.11.2013 г.

Для гольцов рода *Salvelinus* из ультраолиготрофного кратерного оз. Дальнее характерна увеличенная по сравнению с проходной мальмой *S. malma* голова с длинными челюстями и большой жаберной крышкой, низкое тело с высоким хвостовым стеблем и сдвинутыми вперёд короткими брюшными плавниками, большое число чешуй в боковой линии и лучей в непарных плавниках. От материнской популяции мальмы озёрных гольцов также отличаются большая длина свободной части верхне-челюстной кости, меньшая ширина крышечных костей и узкий подвесок. Полиморфизм мтДНК понижен, уникальные гаплотипы контрольного региона *D-loop* не выявлены. Озёрные гольцы доживают до 11 лет, достигая длины 47 см и массы 820 г. Нерест осенний, происходит на склоне дна вблизи устья единственного впадающего в озеро ручья. Численность нерестовой группировки составляет немногим более 1000 особей, её пополняет молодь, ушедшая в раннем возрасте на нагул в ручей с лимитированными ресурсами, тогда как более многочисленная озёрная молодь до полового созревания не доживает. Основными источниками пищи взрослых гольцов в летние месяцы становятся планктонные ракообразные, имаго насекомых и собственная молодь.

Ключевые слова: гольцы *Salvelinus*, изолированная популяция, озёрная мальма *S. malma*, Узон, оз. Дальнее, Кроноцкий заповедник, Камчатка.

DOI: 10.7868/S0042875214060046

Мальма *Salvelinus malma* – самый широко распространённый на Камчатке вид рыб. Этот лосось захватывает все возможные пресноводные местообитания за счёт чрезвычайной экологической пластичности и способности к реализации разнообразных вариантов жизненной стратегии (Савваитова, 1989). На полуострове описаны несколько группировок озёрных и озёрно-речных гольцов. Среди них “букет” форм Кроноцкого озера (Викторовский, 1978), хищник (белый голец) и бентофаг оз. Азабачье (Савваитова и др., 1992; Глубоковский, 1995), малотычинковые гольцы Верхнеавачинских озёр (Маркевич, 2011), голец оз. Ушковское (Буторина и др., 2009) и другие. Изучение путей обособления многочисленных озёрных популяций камчатской мальмы далеко от завершения, часто не ясна степень репродуктивной изоляции форм. В связи с этим определённый интерес представляют относительно простые случаи формообразования с полной географической изоляцией популяций. В частности, две изолированные группировки гольцов обнаружены в озёрах кальдеры Узон, относящихся к бассейну р. Шумная в Кроноцком заповеднике (Аверин, 1948). Первая населяет кратер-

ное озеро, вторая – верховья озёрно-речной системы, отделённые от мест нагула и размножения типичной мальмы 50-метровым водопадом. Гольцы – единственные представители ихтиофауны кальдеры.

Цель работы – выявление биологических особенностей мальмоидного гольца из бессточного оз. Дальнее и его сравнение с проходной восточно-камчатской мальмой.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Изолированная популяция гольца населяет ультраолиготрофное оз. Дальнее, расположенное в восточной части кальдеры Узон (рис. 1) на территории Кроноцкого биосферного заповедника. Водоём находится на высоте 700 м над уровнем моря в мааре (взрывном кратере), сформированном раннеголоценовым извержением. Озеро диаметром 0.93 км (площадь водного зеркала 2.8 км²) имеет ярко выраженную литораль и склон, глубина достигает 45 м в 100 м от берега; максимальная глубина – около 50 м. пляж и литораль сложены пемзовым гравием с примесью песка, глубже дно образовано неокатанными лавовыми глыбами,

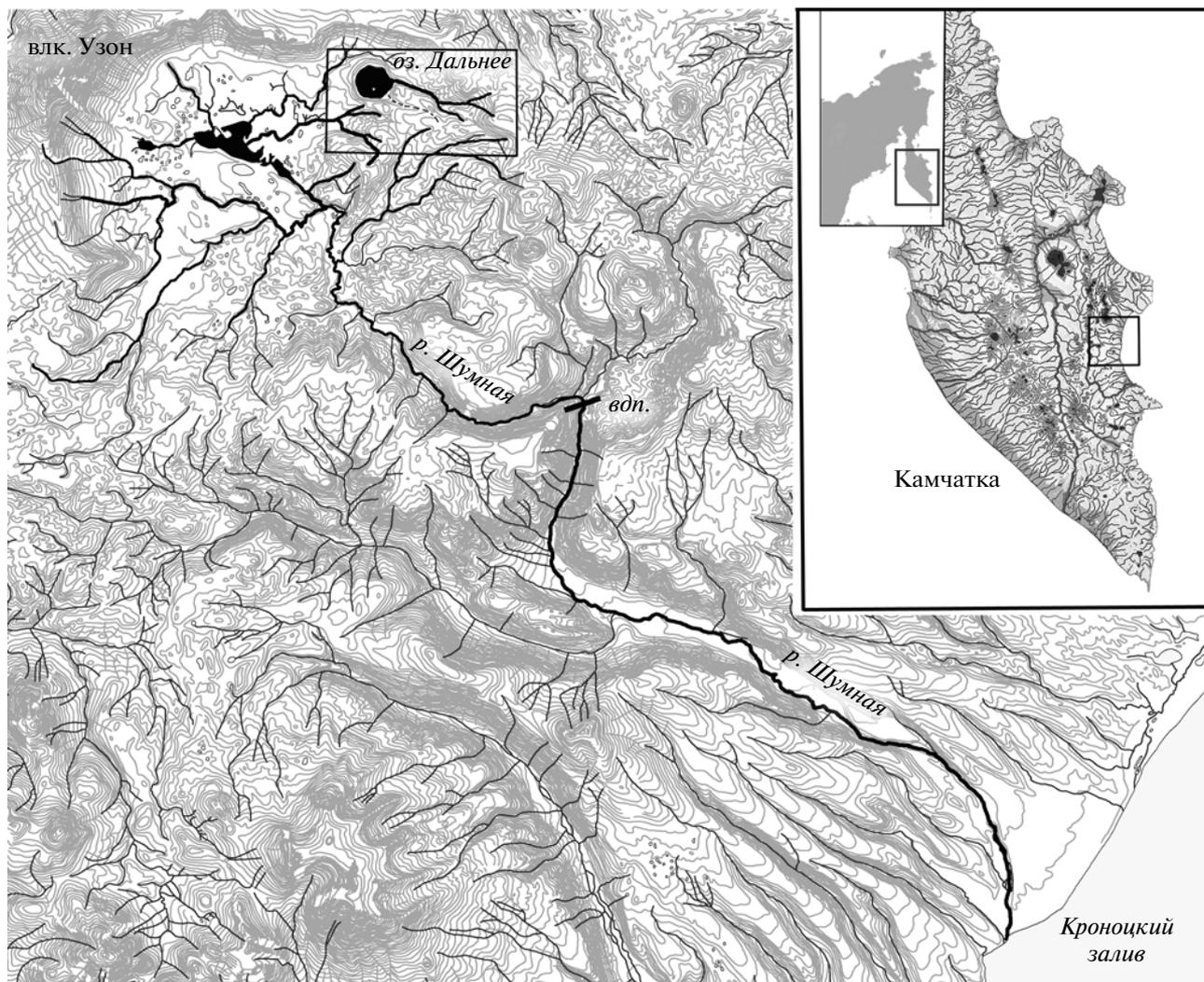


Рис. 1. Схема расположения оз. Дальнее (координаты: 54°30'27" с.ш. 160°2'24" в.д.) и водной сети бассейна р. Шумная.

пространство между которыми заполнено плотными глинистыми отложениями. По центру озера возвышается небольшой остров — лавовый останец.

Обследование водоёма провели 20–27.08.2010 и 02.08–02.09.2011. В августе в прибрежье вода прогревалась до 21°C, но на глубине 10 м и глубже сохранялась температура 8–10°C. Прозрачность воды составляла не менее 12 м, мутность — 1.0 г/м³, рН = 7.5. Насыщенность воды кислородом на глубине — около 110%, у поверхности — до 130%. Минерализация воды повышалась от 5.8 мг/л у поверхности до 9.3 мг/л у дна. По наблюдениям сотрудников Кроноцкого заповедника, в начале ноября озеро полностью покрывается льдом, от которого освобождается лишь в начале июля.

В водоём впадает единственный постоянный ручей длиной 2.5 км с меженным расходом в устье 0.1 м³/с. Ручей отделён от водной сети кальдеры

выраженным водоразделом высотой до 30 м. Русло водотока в верхнем и среднем течениях горное, порожищенное, в нижнем — полугорное, с протоками, многочисленными древесными заломами и промоинами. Температура ручьевого воды в августе колебалась от 6.5 до 11°C, мутность была минимальна, рН = 7.1, минерализация составляла 16 мг/л. Содержание валового (органического) фосфора и азота в воде ручья достигало соответственно 0.074 (0.047) мг/л и 0.62 (0.52) мг/л, что в 2.5 раза выше, чем в поверхностном слое озера.

В ручье гольцов ловили сачком-ловушкой с входным отверстием 0.9 × 0.9 м, в озере — неводом и сетями. Обловы 10-метровым мальковым неводом провели в прибрежье по 25% периметра водоёма. Численность молоди определяли в ходе серий повторных неводных обловов (Zippin, 1956) и визуальных учётов. Сетями ловили на трёх удалённых друг от друга участках озера с различным

характером свала дна, используя комплект из четырёх 20-метровых придонных сетей с ячейёй 18, 22, 27 и 32 мм. Порядок поочерёдно устанавливали на ночь вдоль берега на глубинах 1.5–4.0 м (дважды), 6–10 и 30–40 м с экспозицией 10–12 ч. Подобный алгоритм лова позволил оценить численность гольцов в озере (Курношенко, Лугарев, 1985; Есин и др., 2009). При её расчёте приняли, что период смены направления прямолинейного движения при “диффузном” поисковом (кормовом) перемещении гольцов составляет 0.75 с (Blackwell, 1997), а вероятность прохождения рыбы из зоны облова через полотно сетного порядка равна 1. Коэффициент уловистости с учётом небольшой величины уловов для всех сетей составлял около 0.8, коэффициент селективности для мелкочейстых сетей приближался к 0.9, для крупночейстых – к 0.7.

Всего выловили 148 экз. молоди и 55 взрослых рыб, у которых определили длину по Смитту (FL), массу тела (общую и без внутренностей), пол, упитанность по Кларк, стадию зрелости гонад (Мурза, Христофоров, 1991) и возраст (по левым сагиттальным отолитам). Для расчёта аллометрической зависимости длины тела от пострострального радиуса отолита у 25 крупных особей оценили ширину годовых приростов. Обработку содержимого желудков выполнили по общепринятой методике (Руководство ..., 1986) у 19 экз. молоди и 49 взрослых рыб. Изучение морфологии тела по 27 пластическим признакам провели на выборках молоди 1+, преднерестовых самцов и самок (по 20–25 экз.) по схеме Правдина (1966); 9 меристических показателей исследовали у 35 экз., число билатеральных структур просчитывали с двух сторон тела. Для двусторонних признаков определили дисперсию (σ_{1-r}^2) и направленность (Md_{1-r}) асимметрии (Романов, Ковалев, 2004). Форму хондрокrania и 17 костей черепа изучили у 8 самцов и 4 самок без нерестовых изменений согласно общепринятым методикам (Васильева, 1980; Павлов и др., 2001); помимо качественных признаков анализировали 9 промеров черепа и 33 промера покровных и висцеральных костей.

Для изучения полиморфизма митохондриальной ДНК были получены последовательности контрольного региона (D -loop) от 10 экз.; ДНК выделяли стандартным солевым методом (Aljanabi, Martinez, 1997). Для амплификации участка D -loop использовали олигонуклеотидные праймеры $HN20$ GTGTTATGCTTTAGTTAAGC и $Tpro2$ AC-CCTTAACCCCAAAGC (Brunner et al., 2001). Для секвенирования участка D -loop использовали праймер $Tpro2$, секвенирование провели на автоматическом аппарате ABI 3130 с использованием набора проб BigDye v.1.1. Обработку продуктов секвенирования и множественное выравнивание осуществляли в программе DNASTar (Lasergene

Inc.). Для представления филогенетических отношений между гаплотипами использовали метод максимальной экономии (Templeton et al., 1992), реализованный в программе TCS (Clement et al., 2000).

Озёрных гольцов сравнили с проходной мальмой из нижнего течения рек Кронуцкого залива. На проходных рыбах выполнили тот же комплекс морфологических промеров, что и на озёрных. Численность выборок была соизмеримой (суммарно соответственно 70 и 68 экз.). Помимо собственного материала в анализе использовали результаты пластических и меристических промеров 27 экз. проходных самцов и самок, а также результаты промеров черепов 17 экз. проходных самцов из р. Кронуцкая. При сравнении выборок использовали статистические методы, доступные в R-statistics и программных пакетах Statsoft.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Образ жизни, численность. Половозрелая часть популяции включает рыб FL 35–48 (в среднем 42.1) см и массой 320–820 (540) г. Средние размеры рыб в сетных уловах 2011 г. составляют 37.3 см и 490 г. Основная часть гольцов в августе держится разрозненно у поверхности и в толще воды над глубинами 5–20 м. На глубине более 20 м рыбы не ловятся. В ночные часы гольцы подходят ближе к берегу. Их поведение вялое, неактивное. Благодаря прозрачной воде удалось примерно оценить крейсерскую скорость плавания рыб – не более 2.0–2.5 длины тела за 1 с (в среднем для озера 0.8 м/с). Зацепившись за сетное плотно краем верхней челюсти или одним плавником, большинство особей прекращали сопротивляться и оставались в таком положении до извлечения.

При расчёте численности рыб в озере площадь облова сетного порядка оценена равной 35.5–41.0 тыс. м². Средняя уловистость мелкочейстых сетей составляла 0.012 экз/м² ч, крупночейстых – 0.017 экз/м² ч. Численность взрослых особей в 2011 г. определена на уровне 1.1 ± 0.25 тыс. экз., средняя биомасса гольца в озере – 2.1 кг/га.

В процессе обловов в восточной части водоёма было обнаружено озёрное нерестилище гольцов. Оно располагается на пологом гравийно-песчаном свале, образованном конусом выноса притока. В 2011 г. размножение шло на локальном участке дна на глубине 4–5 м (в 30 м от устья притока) при температуре воды 7–9°C. Возможно, рыбы концентрировались в месте выклинивания грунтовых вод, так как по составу донного субстрата и микрорельефу участок нереста никак не выделяется. Размножение началось в конце августа. Одиночные пары забрасывали икру гравием (размер частиц 5–10 мм), но классических нерестовых

стовых гнёзд с рытвём ям, как проходная мальма, не сооружали.

Вышедшая из грунта молодь ещё в начале лета разделяется на две группировки: большая часть сеголеток распределяется по литорали вдоль всего периметра озера, остальные мигрируют в ручьи, где проводят 3 года. Численность озёрных сеголеток в конце августа в оба года наблюдений составляла около 3 тыс. экз., ручьевых — 0.5 тыс. экз. На озёрных побережьях молодь остаётся до полового созревания, однако, судя по составу уловов, численность молоди ко второму—третьему году жизни здесь катастрофически сокращается; в августе 3-летки составляли <5% уловов молоди. На глубине они также не ловились. В ручье мальки концентрируются в устьевой области. Летом средняя плотность обитания 2–3-леток достигает здесь 1.2 экз/м² дна. На участок горного русла (550 м от устья) гольцы не поднимаются. В возрасте 3+, после достижения *FL* 17–20 см, рыбы начинают выходить из ручья и расселяются по озеру, и к сентябрю 4-леток в водотоке не остаётся. Карликовые самцы в ручье не отмечены, взрослые гольцы в приток не заходят.

Возраст и рост. Молодь ручьевой группировки становится крупнее озёрной ещё на первом году жизни (табл. 1). Значительное увеличение скорости роста наблюдается на пятом году жизни — после откочёвки от побережья и из ручья в глубь озера. В этом же возрасте при достижении массы свыше 300 г начинается половое созревание. Максимальная длина (*FL*) рыб в уловах из оз. Дальнее достигает 47 см, масса — 820 г. Предельная продолжительность жизни 11 лет, причём среди рыб в возрасте 9+ и 10+ отмечены только самцы. В остальных возрастных группах, за исключением сеголеток, самцы преобладают. Судя по состоянию гонад, значительная часть самок нерестится не ежегодно, но присутствие остаточной икры в полости тела старших рыб указывает на возможность многократного нереста. Варьирование оценок длины и массы в возрастных группах широкое. Достоверные (по критерию Стьюдента для независимых выборок) межполовые размерно-весовые различия не выявлены ($p > 0.05$) как для молоди, так и для взрослых рыб, хотя среди старших производителей самцы несколько крупнее самок.

По ширине первых двух годовых приростов отолитов между рыбами из озера и ручья обнаружены достоверные (тест Манна—Уитни с поправкой Бонферрони, $p \leq 0.01$) различия, причём эти различия отслеживаются на шлифах отолитов половозрелых гольцов (табл. 2). По таким шлифам установлено, что основу нерестовой группировки образуют рыбы с ручьевым периодом жизни (76%). Вероятно, мы обнаружили единичный случай перехода озёрного годовика на нагул в ручьи,

когда на второй год жизни произошёл скачок компенсаторного роста и прирост отолита составил 0.30 мм. После полового созревания скорость роста отолитов у потомков двух “биографических” групп не различается. Для карликовой мальмы показано (Пичугин и др., 2006), что у медленно растущих рыб относительные размеры отолитов больше, чем у быстрорастущих. Однако в нашей выборке у ручьевой молоди в возрасте 2+ отолиты составляли в среднем 0.8% *FL*, а у озёрной — всего 0.6% *FL*. Вероятно, медленный рост отолитов у озёрной молоди связан с подавленным анаболическим обменом и чрезвычайно низкой минерализацией воды в побережье.

Производители двух “биографических” групп в итоге различаются полным радиусом отолитов (в среднем у рыб 6+ с ручьевым этапом — 1.49 мм, без него — 1.16 мм), однако достоверные размерно-весовые различия между рыбами не выявляются. Коэффициент корреляции (r) лог-линейной аллометрической зависимости длины тела от постстрального радиуса отолита (R) равен 0.52. Исключение из анализа потомков озёрной группировки повышает r в 1.6 раза, зависимость приобретает вид $FL = 33.8 R^{0.5}$.

Питание. Основу летнего рациона крупных озёрных гольцов составляют планктонные ракообразные *Daphnia dentifera*, имаго роящихся неамфибиотических насекомых, а также личинки и куколки трёх видов комаров-звонцов: *Sergenia coracina*, *Paracladius converses* и *Heterotrissocladius* gr. *subpilosus*. Во время всплесков численности каждая из этих групп может становиться доминирующей в рационе. За два года исследований рыбные остатки чаще всего встречались в желудках у созревающих особей. В ручье молодь питается как типичная мальма — в основном бентосом (табл. 3). В озере бентос крайне беден, поэтому молодь на отмелях в августе 2011 г. питалась дафниями.

Наполненность желудков взрослых рыб в августе была невысокой — в среднем 2.1 балла в 2010 г. и 2.8 — в 2011 г. Примечательно, что приступающие к нересту рыбы не переставали питаться: в их желудках встречались дафнии и хирономиды. Низкая упитанность рыб указывает на недостаточную обеспеченность кормом в конце лета (в среднем 0.73 (0.47–0.91) у половозрелых и 0.84 (0.59–0.94) у созревающих гольцов против 0.91 (0.82–0.96) у ручьевой молоди).

Морфометрические особенности. Внешне гонец из оз. Дальнее заметно отличается от типичной проходной мальмы Кроноцкого залива. Озёрные рыбы имеют удлинённую и широкую коническую голову с очень большой жаберной крышкой, крупным ртом и сравнительно небольшими глазами. Тело низкое, стреловидное. Преднерестовые гольцы напоминают “вальчаков” типичной мальмы. У молоди хвостовой стебель

Таблица 1. Длина, масса и соотношение полов у гольца *Salvelinus malma* разного возраста из оз. Дальнее, август 2010–2011 гг.

Возраст, лет	Число рыб, экз.	Длина, см		Масса, г		Самцы : самки
		<i>FL</i>	<i>SL</i>	<i>W</i>	<i>w</i>	
0+	29	$\frac{3.1-5.1}{3.9}$	—	$\frac{0.20-0.95}{0.45}$	$\frac{0.17-0.80}{0.39}$	1 : 1.2
	26*	$\frac{4.1-7.1}{5.8}$	$\frac{3.7-6.5}{5.2}$	$\frac{0.75-3.32}{1.78}$	$\frac{0.64-2.83}{1.46}$	1 : 1.4
1+	14	$\frac{6.7-8.3}{7.5}$	$\frac{6.1-7.5}{6.9}$	$\frac{2.60-4.82}{3.75}$	$\frac{2.30-4.07}{3.26}$	1.8 : 1
	31*	$\frac{7.4-10.9}{8.7}$	$\frac{6.7-9.8}{7.9}$	$\frac{3.80-9.96}{6.44}$	$\frac{3.09-8.61}{5.34}$	1.1 : 1
2+	3	$\frac{11.2-12.8}{12.1}$	$\frac{10.5-12.0}{11.2}$	$\frac{13.74-20.38}{17.21}$	$\frac{12.37-17.69}{14.67}$	2 : 1
	29*	$\frac{13.1-18.1}{15.5}$	$\frac{12.2-17.0}{14.3}$	$\frac{18.74-48.70}{32.66}$	$\frac{16.13-44.30}{27.39}$	1.2 : 1
3+	16	$\frac{17.5-23.7}{19.5}$	$\frac{16.1-21.8}{18.1}$	$\frac{48.54-116.30}{69.03}$	$\frac{41.28-102.60}{58.57}$	1.3 : 1
4+	8	$\frac{32.8-41.4}{38.2}$	$\frac{31.1-39.0}{35.8}$	$\frac{300-580}{464.4}$	$\frac{245-470}{388.6}$	3 : 1
5+	9	$\frac{37.1-43.0}{40.8}$	$\frac{34.5-40.4}{38.2}$	$\frac{305-640}{476.3}$	$\frac{—}{394.2}$	1.3 : 1
6+	21	$\frac{39.8-46.7}{42.8}$	$\frac{37.0-43.4}{39.8}$	$\frac{290-735}{552.0}$	$\frac{250-630}{462.9}$	1.3 : 1
		$\frac{39.4-47.7}{42.8}$	$\frac{36.5-44.4}{40.5}$	$\frac{425-700}{565.8}$	$\frac{340-620}{481.2}$	
8+	2	$\frac{45.2-46.5}{45.9}$	$\frac{42.1-43.3}{42.7}$	$\frac{525-770}{647.5}$	$\frac{430-645}{537.5}$	1 : 1
9+	1	47.5	44.4	525	440	1 : 0
10+	2	$\frac{47.0-47.3}{47.2}$	—	$\frac{765-820}{792.5}$	$\frac{680-730}{705}$	1 : 0
			43.3			

Примечание. *FL* — длина по Смитту, *SL* — стандартная длина (до конца чешуйного покрова), *W* — общая масса тела, *w* — масса тела без внутренностей; над чертой — пределы варьирования показателя, под чертой — его среднее значение; * характеристики молоди, пойманной в ручье.

длинный и узкий, но с возрастом он становится шире, чем у проходной мальмы. Взрослые гольцы отличаются сдвинутыми вперёд, короткими брюшными плавниками; *aV* и *P-V* уменьшенные (табл. 4). Хвостовой плавник довольно сильно вырезан (рис. 2). Межполовые различия у молоди не выражены, у взрослых рыб они проявляются в метрике головы и длине парных плавников, всего зрелые самцы и самки достоверно (тест Стьюден-

та, $p \leq 0.05$) различаются по 13 из 25 индексов пластических промеров.

Молодь из руч. Дальний статистически отличается от одноразмерной молоди проходной формы по 19 пластическим признакам из 25 изученных. В наибольшей степени выборки дискриминируют длина хвостового стебля ($t = 13.7$, $df = 48$), диаметр глаза (13.4), длина верхней и нижней челюстей (10.4 и 8.5). Преднерестовые самки двух

Таблица 2. Ширина приростов сагиттальных отолитов на постростральном радиусе у гольцов *Salvelinus malma* из оз. Дальнее длиной (*FL*) 38–48 см в возрасте 6+...7+

Биографическая группа (число рыб, экз.)	Годовой прирост, мм					
	0–1	1–2	2–3	3–4	4–5	5–6
Озёрная (6)	$\frac{0.46 \pm 0.021}{0.37-0.52}$	$\frac{0.11 \pm 0.32}{0.08-0.12}$	$\frac{0.10 \pm 0.013}{0.06-0.11}$	$\frac{0.11 \pm 0.008}{0.09-0.14}$	$\frac{0.13 \pm 0.003}{0.13-0.15}$	$\frac{0.10 \pm 0.008}{0.06-0.12}$
Ручьевая (19)	$\frac{0.76 \pm 0.027}{0.60-0.93}$	$\frac{0.18 \pm 0.020}{0.11-0.30^*}$	$\frac{0.14 \pm 0.006}{0.10-0.19}$	$\frac{0.10 \pm 0.003}{0.07-0.12}$	$\frac{0.12 \pm 0.002}{0.11-0.14}$	$\frac{0.10 \pm 0.004}{0.06-0.13}$

Примечание. Над чертой – среднее значение и его ошибка, под чертой – пределы варьирования признака; * прирост отолита особи, которая, вероятно, в годовалом возрасте перешла на нагул из озера в ручей, при определении среднего значения не учитывали.

Таблица 3. Состав пищи гольцов *Salvelinus malma* из оз. Дальнее по основным группам жертв, август 2010–2011 гг.

Компонент пищи	Ручьевая молодь 05–15.08.2011 г.		Взрослые рыбы			
			05–15.08.2011 г.		20–25.08.2010 г.	
	доля массы, %	ЧВ, %	доля массы, %	ЧВ, %	доля массы, %	ЧВ, %
Планктонные ракообразные	–	–	48	84	3	22
Имаго неамфибиотических насекомых	21	23	20	25	70	78
Личинки и куколки хирономид	12	100	25	68	12	61
Личинки мошек, подёнок, веснянок, ручейников и типулид	67	86	–	–	–	–
Рыба	–	–	5	8	9	11
Прочее (грызуны, перья птиц)	–	–	2	4	6	6
Длина (<i>FL</i>), см	7–20		33–44		35–41	
Доля рыб с пустыми желудками, %	4		11		10	
Число исследованных рыб, экз.	23		27		20	

Примечание. ЧВ – частота встречаемости.

популяций достоверно различаются по 14 из 27 признаков, в наибольшей степени – по длине верхней челюсти ($t_{42} = 14.9$), заглазничному расстоянию (9.7), длине рыла (7.8) и ширине головы (6.5). Взрослые самцы различаются по 15 из 25 показателей, важнейшие среди них – длина жаберной крышки ($t_{42} = 10.8$), челюстей (9.9) и рыла (7.9).

У изолированного гольца по сравнению с проходной мальмой больше чешуй в боковой линии и ветвистых лучей в непарных плавниках (табл. 5). Достоверные различия (тест Манна–Уитни, по убыванию статистической значимости) по меристическим признакам между изолятом и проходной формой выявлены по числу: чешуй в боковой линии с левой стороны тела ($Z_{65} = 6.4$), лучей в анальном и спинном плавниках (4.8 и 4.6), жаберных лучей слева (4.1, при этом справа число лучей практически совпадает), лучей в левом грудном плавнике (2.9) и жаберных тычинок (2.5). В выборке озёрных гольцов наблюдается устойчивая

асимметрия билатеральных структур головы, при этом асимметрия числа лучей в плавниках и чешуй в боковой линии скорее носит флуктуирующий характер. Межполовые различия по счётным признакам не выявлены.

Окраска. Голова и спина взрослых гольцов серовато-фиолетовые, бока светло-серебристые с фиолетовым отливом, брюхо белое. Тело покрыто бледно-жёлтыми и светло-розовыми пятнышками. Пятнистость относительно высокая – ниже боковой линии от 72 до 95 пятнышек. На голове и плавниках пятнышек нет, либо они выходят на основания спинного и хвостового плавников (30% выборки). Плавники тёмные, их первые лучи молочно-белого цвета.

Брачный наряд выражен очень слабо: несколько темнеют бока, усиливается фиолетовый отлив, но цвет рыла не меняется; рыло разрастается слабо, крюк на нижней челюсти выражен плохо даже

Таблица 4. Пластические признаки молоди (II стадия зрелости гонад) и половозрелых особей (IV стадия) гольца *Salvelinus malma* из оз. Дальнее и проходной мальмы Кронцового залива

Признаки	Озёрный голец			Проходная мальма		
	молодь, оба пола (25 экз.)	половозрелые		молодь, оба пола (25 экз.)	половозрелые	
		самки (20 экз.)	самцы (25 экз.)		самки (24 экз.)	самцы (19 экз.)
<i>FL</i> , см	$\frac{8.4 \pm 0.14}{7.6-9.7}$	$\frac{41.4 \pm 0.42}{38.9-46.5}$	$\frac{43.4 \pm 0.55}{37.1-47.7}$	$\frac{8.9 \pm 0.20}{7.2-10.8}$	$\frac{31.1 \pm 0.99}{25.0-43.2}$	$\frac{43.4 \pm 0.95}{37.1-47.7}$
	В % <i>FL</i>					
<i>c</i>	$\frac{23.4 \pm 0.17***}{20.9-24.5}$	$\frac{20.4 \pm 0.24***}{18.8-23.6}$	$\frac{22.0 \pm 0.23***}{19.7-24.0}$	$\frac{21.6 \pm 0.12}{20.5-22.8}$	$\frac{18.7 \pm 0.10}{18.0-19.6}$	$\frac{19.1 \pm 0.21}{18.5-19.9}$
<i>ao</i>	$\frac{5.1 \pm 0.006***}{4.5-5.7}$	$\frac{5.6 \pm 0.15***}{4.6-7.6}$	$\frac{6.8 \pm 0.13***}{5.4-7.8}$	$\frac{4.7 \pm 0.07}{3.8-5.3}$	$\frac{4.2 \pm 0.11}{3.1-5.4}$	$\frac{5.3 \pm 0.19}{4.5-6.1}$
<i>o</i>	$\frac{4.8 \pm 0.06***}{4.4-5.4}$	$\frac{2.8 \pm 0.007***}{2.2-3.2}$	$\frac{2.7 \pm 0.004**}{2.3-3.3}$	$\frac{5.0 \pm 0.05}{4.4-5.4}$	$\frac{3.1 \pm 0.05}{2.5-3.6}$	$\frac{3.0 \pm 0.05}{2.7-3.3}$
<i>op</i>	$\frac{12.9 \pm 0.12***}{11.4-14.0}$	$\frac{12.2 \pm 0.13***}{11.1-13.4}$	$\frac{12.8 \pm 0.13***}{11.8-14.3}$	$\frac{12.1 \pm 0.07}{11.5-13.0}$	$\frac{10.7 \pm 0.09}{9.8-11.6}$	$\frac{10.9 \pm 0.11}{10.1-11.9}$
<i>io</i>	$\frac{6.0 \pm 0.005**}{5.4-6.6}$	$\frac{7.0 \pm 0.08***}{6.2-7.8}$	$\frac{7.2 \pm 0.08***}{6.6-8.3}$	$\frac{5.8 \pm 0.05}{5.2-6.4}$	$\frac{6.3 \pm 0.08}{5.5-7.0}$	$\frac{6.3 \pm 0.08}{5.9-7.0}$
<i>cH</i>	$\frac{13.9 \pm 0.12***}{12.7-14.9}$	$\frac{12.5 \pm 0.13}{11.2-13.4}$	$\frac{13.1 \pm 0.16*}{11.6-14.4}$	$\frac{13.0 \pm 0.12}{11.8-14.2}$	$\frac{12.6 \pm 0.11}{11.6-13.3}$	$\frac{12.7 \pm 0.13}{11.7-14.2}$
<i>lmx</i>	$\frac{9.8 \pm 0.006***}{8.8-10.2}$	$\frac{10.4 \pm 0.21***}{9.0-13.4}$	$\frac{12.3 \pm 0.23***}{10.1-14.7}$	$\frac{9.0 \pm 0.07}{8.3-9.5}$	$\frac{9.3 \pm 0.16}{7.9-11.5}$	$\frac{11.4 \pm 0.15}{9.7-13.7}$
<i>lm</i>	$\frac{7.7 \pm 0.07***}{6.9-8.2}$	$\frac{8.6 \pm 0.17***}{7.0-10.5}$	$\frac{9.8 \pm 0.19***}{8.0-11.5}$	$\frac{7.2 \pm 0.08}{6.5-7.5}$	$\frac{7.2 \pm 0.09}{6.3-7.9}$	$\frac{9.3 \pm 0.13}{8.3-9.9}$
<i>hmx</i>	—	$\frac{1.4 \pm 0.02}{1.3-1.6}$	$\frac{1.5 \pm 0.04}{1.1-1.7}$	—	$\frac{1.3 \pm 0.04}{1.0-1.6}$	$\frac{1.3 \pm 0.04}{0.9-1.7}$
<i>lmd</i>	$\frac{12.4 \pm 0.08***}{11.9-13.4}$	$\frac{12.4 \pm 0.23***}{11.3-15.8}$	$\frac{14.5 \pm 0.24***}{12.1-17.1}$	$\frac{11.4 \pm 0.08}{10.7-12.2}$	$\frac{11.4 \pm 0.11}{10.8-12.5}$	$\frac{13.1 \pm 0.21}{12.5-14.1}$
<i>H</i>	$\frac{15.2 \pm 0.18**}{13.6-17.4}$	$\frac{17.0 \pm 0.35}{13.9-20.4}$	$\frac{17.3 \pm 0.40}{13.3-20.1}$	$\frac{17.9 \pm 0.33}{15.6-20.9}$	$\frac{17.6 \pm 0.32}{15.6-21.1}$	$\frac{18.0 \pm 0.34}{15.6-22.0}$
<i>h</i>	$\frac{7.1 \pm 0.09**}{6.2-7.9}$	$\frac{7.1 \pm 0.13**}{5.8-7.9}$	$\frac{7.2 \pm 0.09*}{6.2-7.8}$	$\frac{7.8 \pm 0.11}{6.9-8.6}$	$\frac{6.6 \pm 0.09}{6.0-7.4}$	$\frac{6.6 \pm 0.09}{6.0-7.3}$
<i>lpc</i>	$\frac{18.9 \pm 0.16***}{17.5-20.5}$	$\frac{18.4 \pm 0.16*}{16.8-19.4}$	$\frac{18.8 \pm 0.15***}{17.6-20.0}$	$\frac{16.1 \pm 0.17}{14.6-17.5}$	$\frac{18.7 \pm 0.19}{17.5-20.5}$	$\frac{19.0 \pm 0.27}{17.7-21.0}$
<i>hD</i>	$\frac{12.4 \pm 0.17**}{10.8-13.6}$	$\frac{11.1 \pm 0.13}{10.1-12.2}$	$\frac{11.3 \pm 0.13}{9.8-12.3}$	$\frac{11.7 \pm 0.13}{10.2-12.9}$	$\frac{11.2 \pm 0.13}{9.8-12.4}$	$\frac{11.0 \pm 0.12}{9.9-11.9}$
<i>lD</i>	$\frac{16.0 \pm 0.17**}{14.4-17.6}$	$\frac{11.9 \pm 0.24}{10.6-14.4}$	$\frac{12.0 \pm 0.19}{10.6-14.4}$	$\frac{15.1 \pm 0.21}{12.6-16.9}$	$\frac{11.9 \pm 0.14}{10.4-13.0}$	$\frac{12.0 \pm 0.15}{11.5-12.7}$
<i>hA</i>	$\frac{9.2 \pm 0.10**}{8.5-10.0}$	$\frac{8.2 \pm 0.13}{7.4-9.4}$	$\frac{8.0 \pm 0.10}{7.0-8.6}$	$\frac{8.8 \pm 0.08}{8.0-9.4}$	$\frac{8.4 \pm 0.13}{7.2-9.2}$	$\frac{8.3 \pm 0.18}{7.7-9.1}$
<i>lA</i>	$\frac{13.8 \pm 0.10***}{13.0-15.1}$	$\frac{12.0 \pm 0.21}{9.3-13.5}$	$\frac{12.1 \pm 0.14}{11.2-13.5}$	$\frac{12.6 \pm 0.13}{10.9-13.8}$	$\frac{12.1 \pm 0.26}{10.1-14.1}$	$\frac{12.0 \pm 0.27}{10.4-13.3}$
<i>lP</i>	$\frac{15.1 \pm 0.15}{13.4-17.0}$	$\frac{13.1 \pm 0.15}{12.0-14.3}$	$\frac{14.2 \pm 0.14}{13.2-16.0}$	$\frac{14.8 \pm 0.28}{11.4-17.0}$	$\frac{13.2 \pm 0.20}{11.6-15.3}$	$\frac{14.0 \pm 0.26}{12.3-15.3}$

Таблица 4. Окончание

Признаки	Озёрный голец			Проходная мальма		
	молодь, оба пола (25 экз.)	половозрелые		молодь, оба пола (25 экз.)	половозрелые	
		самки (20 экз.)	самцы (25 экз.)		самки (24 экз.)	самцы (19 экз.)
<i>IV</i>	11.6 ± 0.08 10.9–12.5	$10.6 \pm 0.14^{***}$ 9.4–12.3	$11.9 \pm 0.14^{***}$ 11.1–14.4	11.6 ± 0.13 10.1–12.8	11.8 ± 0.20 10.2–13.9	12.7 ± 0.28 11.9–13.7
<i>IC</i>	15.8 ± 0.20 13.3–17.5	13.6 ± 0.36 11.1–15.0	14.6 ± 0.49 13.4–18.8	15.6 ± 0.16 14.3–17.2	–	–
<i>aD</i>	42.2 ± 0.22 40.0–44.4	40.9 ± 0.22 38.8–42.7	41.3 ± 0.25 38.3–43.2	42.0 ± 0.15 40.7–43.7	41.0 ± 0.18 39.4–42.6	41.1 ± 0.20 39.8–42.3
<i>pD</i>	$37.9 \pm 0.24^{***}$ 36.7–41.0	$41.5 \pm 0.26^{**}$ 38.8–43.5	$40.4 \pm 0.26^{**}$ 37.5–43.4	37.3 ± 0.25 35.0–40.1	42.6 ± 0.27 40.6–45.2	42.3 ± 0.36 40.7–44.9
<i>aV</i>	$45.3 \pm 0.21^{**}$ 43.0–46.6	$45.6 \pm 0.28^*$ 44.0–48.4	$47.0 \pm 0.33^*$ 44.0–50.6	46.5 ± 0.30 43.5–49.9	46.4 ± 0.20 45.1–48.3	47.9 ± 0.24 46.5–49.5
<i>pV</i>	–	47.7 ± 0.33 44.9–50.0	46.3 ± 0.28 43.7–48.8	42.1 ± 0.30 38.5–44.4	–	–
<i>aA</i>	$62.6 \pm 0.17^{***}$ 61.0–64.2	67.2 ± 0.33 64.7–70.1	66.6 ± 0.28 64.4–69.3	62.8 ± 0.21 60.9–65.3	67.6 ± 0.25 66.2–70.4	67.1 ± 0.28 66.6–69.3
<i>P-V</i>	$25.4 \pm 0.22^{***}$ 23.5–28.1	$26.7 \pm 0.31^{***}$ 24.5–29.0	$26.1 \pm 0.17^{***}$ 24.5–28.1	27.3 ± 0.31 25.2–32.0	28.6 ± 0.32 26.4–32.2	28.6 ± 0.36 26.9–31.9
<i>V-A</i>	18.1 ± 0.09 17.2–19.0	22.1 ± 0.29 24.5–29.0	20.1 ± 0.23 16.6–22.4	18.4 ± 0.25 15.7–21.2	21.7 ± 0.30 18.7–23.7	21.2 ± 0.38 18.9–22.1

Примечание. Над чертой – среднее значение и его ошибка, под чертой – пределы варьирования признака. Признаки: *FL* – длина по Смитту, *c* – длина головы, *ao* – длина рыла, *o* – горизонтальный диаметр глаза, *op* и *io* – заглазничное и межглазничное расстояния, *cH* – высота головы на уровне затылка; *lmx*, *lm* и *lmd* – длина верхней челюсти, верхнечелюстной кости и нижней челюсти; *H* и *h* – наибольшая и наименьшая высоты тела, *lpc* – длина хвостового стебля, *hD* и *ID* – длина основания и высота спинного плавника, *hA* и *IA* – то же анального плавника, *IP* и *IV* – длина грудного и брюшного плавников, *IC* – длина верхней лопасти хвостового плавника; расстояния: *aD* – антедорсальное, *pD* – постдорсальное, *aV* – антевентральное, *pV* – поствентральное, *aA* – антеанальное, *P-V* – пекто-вентральное и *V-A* – вентроанальное; различия с проходной мальмой по *t*-тесту достоверны при: * $0.05 \leq p \leq 0.01$, ** $0.01 \leq p \leq 0.001$, *** $p < 0.001$.

у самых крупных самцов, парные плавники не удлиняются.

Ротовая полость взрослых рыб пигментирована в ярко-зелёный цвет, чего никогда не отмечалось у проходной мальмы Кронцкогского залива. Брюшина и целомический эпителий – с ярким фиолетовым отливом. Мускулатура красная, рыхлая.

Строение черепа. Chondrocranium с большим этmoidным отделом (в среднем 0.48 длины черепа) и узким мостом (ширина менее 0.16 длины черепа) (табл. 6). В исследованной выборке роstrum был всегда раздвоен, ямка на его дорсальной поверхности выражена отчётливо. Длина роstrума превышает его ширину у обоих полов.

Этmoidная фонтанель одна (70%) или две. Мозговой отдел короткий (0.45 длины черепа) и широкий (0.52), pteroticum налегает на sphenoticum. Передний край затылочной кости чаще достигает дорсальных фонтанелей (80% выборки); в

кости имеется глубокая выемка (80%) либо она почти овальная. Задний край мозгового отдела образован хрящом мозговой капсулы, но затылочная кость почти достигает его. Межполовые различия в метрических пропорциях хондрокrania, за исключением длины роstrума, не выявлены.

Несмотря на небольшой объём проанализированных черепов, можно утверждать, что в строении висцерального скелета и покровных костей наблюдается высокая изменчивость. Для supraethmoideum, hyomandibulare и interoperculum выделены два варианта формы с собственной индивидуальной изменчивостью (рис. 3), причём их встречаемость не зависит от размера рыб. Похожие морфологические варианты костей обнаружены и у самцов проходной мальмы. Примечательно, что ширина межкрышечной кости обоих вариантов у дальнеозёрского гольца имеет межполовые различия. Также у самцов и самок различается длина отростка praemaxillare, длина сочле-



Рис. 2. Голец *Salvelinus malma* оз. Дальнее, IV стадия зрелости гонад: а – самец FL 44 см; б – самка FL 42 см.

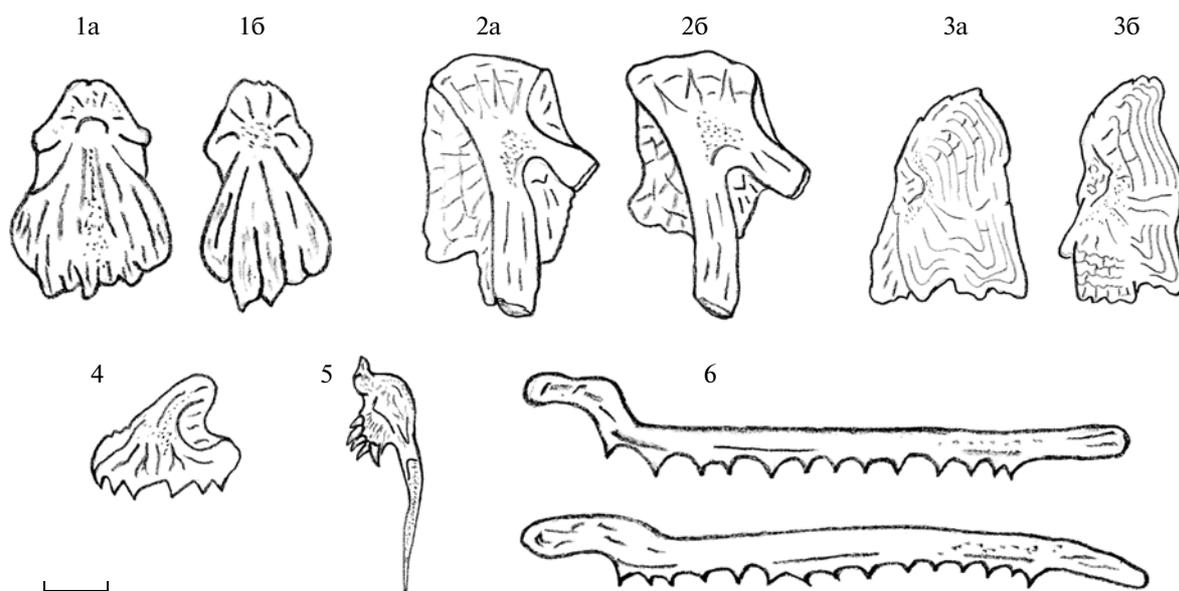


Рис. 3. Некоторые кости черепа гольца *Salvelinus malma* из оз. Дальнее: 1 – варианты формы supraethmoideum (а – клиновидное с широким основанием, ширина основания составляет 73–77% максимальной длины кости (45% выборки); б – узкое с выраженной перетяжкой, ширина 61–69% длины); 2 – hyomandibulare (а – с выраженными гребнями, длина переднего края 71–76% максимальной длины кости (80% выборки); б – с неразвитыми гребнями, длина переднего края 62–63% длины); 3 – interoperculum (а – широкое с выраженными гребнями, максимальная ширина 62–68% длины кости, б – узкое, ширина 51–54% длины (70% выборки)); 4 – праемахилларе; 5 – vomer с длинной шейкой; 6 – варианты maxillare. Масштаб: 1 см.

новного отростка maxillare, длина головки vomer и ширина entoterigoideum.

При высокой индивидуальной изменчивости всех признаков исследованную популяцию отличает форма праемахилларе, которое имеет высокий, слабо загнутый назад восходящий отросток. Мах-

илларе без дорсального гребня, со слабой лопаткой, но достаточно мощным сочленовным отростком. Профиль кости прямой или слегка изогнутый (1 : 1), тогда как у проходной мальмы эта кость толще и изогнута сильнее. Vomer с маленькой узкой головкой и толстой рукояткой. Слабые зубы числом 4–

Таблица 5. Меристические признаки гольца *Salvelinus malma* из оз. Дальнее и проходной мальмы Кроноцкого залива

Признак	Озёрный голец (35 экз.)					Проходная мальма (32 экз.)		
	$M \pm m$	M слева/справа	min–max	σ_{1-r}^2	Md_{1-r}	$M \pm m$	M слева/справа	min–max
<i>sp.br.</i>	21.1 ± 0.21	21.4/20.9	19–23(24)	1.11	0.57	22.2 ± 0.21	22.4/22.0	20–24
<i>r.br.</i>	11.9 ± 0.13	12.2/11.5	10–13(14)	0.29	0.69	11.6 ± 0.11	11.4/11.9	11–13
<i>P</i>	12.4 ± 0.14	12.3/12.4	(10)11–14	0.78	0.11	12.9 ± 0.09	12.9/12.8	11–14
<i>V</i>	7.9 ± 0.07	7.9/7.9	7–9	0.23	0.09	8.0 ± 0.00	8.0/8.0	
<i>D</i>	10.5 ± 0.10		10–12			9.7 ± 0.12		8–11
<i>A</i>	8.9 ± 0.10		8–10			8.2 ± 0.08		7–9(10)
<i>ll</i>	136.2 ± 0.49	136.6/135.7	130–140(141)	0.39	0.09	129.4 ± 0.30	129.4/–	127–134
<i>pc</i>	29.1 ± 0.59		(24)25–38			27.7 ± 0.67		(20)23–34(35)
<i>vert.</i>	64.3 ± 0.17		63–67			64.1 ± 0.23		61(62)–67

Примечание. *sp.br.* – число жаберных тычинок на 1-й жаберной дуге, *r.br.* – число жаберных лучей; *P*, *V*, *D* и *A* – число ветвистых лучей соответственно в грудном, брюшном, спинном и анальном плавниках, *ll* – число прободённых чешуй в боковой линии, *pc* – число пилорических придатков, *vert.* – число позвонков; $M \pm m$ – среднее значение и его ошибка, min–max – пределы варьирования показателя (в скобках – крайние значения, встретившиеся единственный раз), σ_{1-r}^2 и Md_{1-r} – дисперсия и направленность асимметрии.

7 (в среднем 5.8) располагаются на нём в прямой ряд. Supraethmoideum отличается небольшой головкой, hyomandibulare узкое, но с широкой передней частью. Praeoperculum, interoperculum и suboperculum уже, чем у проходных самцов (табл. 7). При этом крышечные кости значительно длиннее (крупнее), чем в выборке анадромной мальмы. Максимальная длина operculum относительно длины черепа у озёрных гольцов составляет 55.7 (49–66)% против 44.6 (33–61)% у проходных, длина praeperculum – 62.1 (56–67)% против 54.0 (36–72)%, длина suboperculum – 56.3 (47–77)% против 36.3 (31–48)%. Относительная длина interoperculum не различается и изменяется в обеих выборках в пределах 25–39% длины черепа. Также к особенностям строения черепа дальнеозёрского гольца следует отнести недоразвитие подглазничных косточек. В целом все покровные кости головы тонкие, полупрозрачные; гребни и борозды на них выражены намного слабее, чем у проходных рыб того же размера.

Статистические (тест Манна–Уитни, поправка Бонферрони) различия между самцами из оз. Дальнее и нижнего течения Кроноцких рек выявлены по 14 из 32 краниометрических индексов. Наибольшие различия наблюдаются в длине свободной части maxillare ($Z_{26} = 4.4$), длине переднего края praemaxillare (3.6), ширине suboperculum (4.4), ширине hyomandibulare (4.3) и ширине перехвата передней части parasphenoideum (3.4).

Контрольный регион мтДНК. Полученные последовательности мтДНК (*D-loop*) после множественного выравнивания имеют длину 580 п.н.

Данные секвенирования выявили наличие двух гаплотипов, различающихся на одну замену и принадлежащих кластеру гаплотипов северной мальмы, характерному для проходной и озёрной мальмы Камчатки. Т.е. оба гаплотипа не являются уникальными, они выявлены в других популяциях северной мальмы. Пониженное гаплотипное разнообразие гольца оз. Дальнее (8 особей являются носителями одного гаплотипа и 2 особи – другого), вероятно, является следствием длительной самостоятельной истории существования популяции.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Обнаруженную популяцию изолированного озёрного гольца можно рассматривать как уникальный объект биоразнообразия восточной Камчатки; изолят представляет интерес в плане оценки направления и скорости филогенетической дивергенции после попадания небольшой группы представителей полиморфного таксона в новые крайне специфические для юго-восточной Камчатки условия.

Маар оз. Дальнее в кальдере Узон возник в процессе фреатомагматического извержения 7.7–7.6 тыс. лет назад (Пономарева, Брайцева, 1990) на месте остатков постледниковой озёрно-речной сети р. Палео Шумная (Мелекесцев и др., 2001). Новообразовавшееся озеро могло быть заселено жилой мальмой уже 7.0–7.5 тыс. лет назад после прекращения катастрофической вулканической активности в районе (Брайцева и др., 1985; Мелекесцев и др., 1997). Наиболее вероятный

Таблица 6. Индексы хондрокrania гольца *Salvelinus malma* из оз. Дальнее (самцы и самки FL 33–48 см с годами III–IV стадии зрелости, 11 экз.)

Признак	$M \pm m$	Min–max
<i>Lhcr</i> , мм	51.7 ± 2.07	40.6–64.9
	$B \% Lhcr$	
<i>Leth</i>	47.6 ± 0.64	44.1–50.8
<i>Lcr</i>	45.2 ± 0.55	42.4–47.7
<i>Weth</i>	43.0 ± 0.43	41.0–44.6
<i>Wcr</i>	52.3 ± 0.63	49.1–54.8
<i>Lr</i>	18.8 ± 0.42	17.5–19.7
	16.6 ± 0.32	15.6–17.6
<i>Wr</i>	17.4 ± 0.49	15.9–20.2
<i>Sch</i>	14.1 ± 0.34	13.0–15.6
<i>Weo</i>	38.2 ± 0.47	35.4–39.7
<i>Lfn</i>	15.7 ± 0.38	13.6–16.8
<i>Hch</i>	33.7 ± 0.52	31.3–37.1

Примечание. *Lhcr* – длина основания черепа, *Leth* и *Lcr* – длина этмоидного и мозгового отделов, *Weth* и *Wcr* – максимальная ширина этмоидного и мозгового отделов, *Lr* – длина рострума, *Wr* – ширина рострума, *Sch* – ширина хрящевого моста, *Weo* – расстояние между ериотическим, *Lfn* – длина левой дорсальной фонтанели, *Hch* – высота хондрокrania; над чертой – параметры самцов, под чертой – самок; ост. обозначения см. в табл. 5.

путь проникновения рыбы в озеро – через правый исток р. Палео Шумная, соединявшейся в тот момент с восточными притоками нового озера. Разрыв связи истоков с образованием нового изолята, вероятно, произошёл в процессе обвала со склона кальдеры, так как существующий водораздел высотой около 30 м представляет собой задернованную слежавшуюся осыпь возрастом более 1 тыс. лет. Крупные тектонические подвижки происходили в северо-восточной части Узона около 7.0, 3.3 и 1.4 тыс. лет назад (Брайцева и др., 1985). Популяция произошла от небольшого числа предшественников, так что наличие всего двух гаплотипов контрольного региона мтДНК закономерно. За последние 2–3 тыс. лет существенных климатических изменений и колебаний уровня озера, а следовательно, и изменений условий воспроизводства не происходило.

Специфичность среды кратерного водоёма привела к ускоренному преобразованию биологии мальмоидного гольца. В связи с отсутствием достаточно крупных притоков нерест сместился на участок дна с выходами грунтовых вод. В рационе гольцов при недостатке бентоса важное место заняли планктонные ракообразные и имаго неамфибиотических насекомых. Судя по низкой упитанности рыб, этих источников корма недостаточно (по крайней мере, в августе) и рыбы переходят на факультативный каннибализм. Характер

питания привёл к переходу особей на малоактивный пелагический образ жизни.

Регулировка численности популяции достигается посредством элиминации озёрной молоди (от недостатка корма и выедания созревающими рыбами), а пополнение нерестовой группировки происходит за счёт молоди, укрывшейся до полового созревания в ручье с ограниченными ресурсами среды.

Голец в оз. Дальнее доживает до 11 лет, достигая длины 47 см и массы 820 г. От проходной восточно-камчатской мальмы он отличается вытянутой головой с большим ртом и удлинённой жаберной крышкой, низким телом с высоким хвостовым стеблем и сдвинутыми вперёд короткими брюшными плавниками, а также большим числом чешуй в боковой линии, позвонков и лучей в непарных плавниках. Жаберные тычинки относительно редкие, несмотря на важную роль планктона в рационе. Окраска блёклая, во время нереста интенсифицируется незначительно. В строении черепа специализация прослеживается прежде всего в изменении пропорций озубленных костей, укорочении гребней подвески, а также в увеличении размеров и расширении нижних и преджаберных костей. Покровные кости в слабоминерализованной среде остаются тонкими и прозрачными на протяжении всей жизни, однако в строении хондрокrania преднерестовых рыб пероморфные признаки замещают педоморфные (Alekseev, Power, 1995; Савваитова и др., 2000).

Морфологические признаки и генетические маркёры не позволяют однозначно дискриминировать дальнеозёрского гольца и типичную мальму. Тем не менее имеется множество частотных морфометрических и меристических различий, достоверно проявляющихся при многомерном статистическом сравнении выборок. Наряду с географической изоляцией и специфической экологией размножения морфологические особенности обнаруженного гольца указывают на его обособленность от северной мальмы. Статус формы в составе тихоокеанской филогенетической группы *S. malma* complex может быть оценён на уровне, сопоставимом с эндемиками оз. Кроноцкое.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарны Д.В. Зленко (МГУ) за помощь в сборе материала, С.Э. Френкель (ВНИРО) и А.А. Котову (ИПЭЭ РАН) за определение видового состава жертв гольцов, Г.Н. Маркевичу и Е.А. Салтыковой (МГУ) за предоставленные данные по промерам черепов и морфометрии проходной мальмы. Отдельная благодарность Е.Д. Васильевой (Зоологический музей МГУ) за конструктивную критику выводов работы, научные

Таблица 7. Краниометрические индексы гольца *Salvelinus malma* из оз. Дальнее и проходной мальмы Кроноцкого залива (все особи в выборках с гонадами III–IV стадии зрелости)

Признак	Озёрный голец		Проходная мальма	
	оба пола (8 самцов и 4 самки)		самцы (17 экз.)	
	$M \pm m$	min–max	$M \pm m$	min–max
<i>FL</i> , см	41.5 ± 1.23	33–47	43.4 ± 1.01	37–44
	В % максимальной длины кости			
<i>PmxH</i>	$72.1 \pm 1.88^*$ 62.0 ± 0.25	62.3–74.1 61.3–62.8	59.0 ± 2.85	45.8–87.5
<i>Pmxlf</i>	$106.5 \pm 1.59^*$ 96.8 ± 0.87	101.8–113.9 94.7–98.3	91.5 ± 2.21	76.9–106.7
<i>Mxls</i>	$17.4 \pm 0.27^*$ 18.7 ± 0.17	17.0–17.7 18.5–18.7	17.2 ± 0.38	14.8–20.0
<i>Mxlcб</i>	79.8 ± 0.48*	77.5–82.8	87.3 ± 0.45	84.1–90.5
<i>Mxld</i>	57.2 ± 2.12*	47.9–72.6	61.5 ± 1.21	52.2–71.2
<i>MxH</i>	6.2 ± 0.14	5.5–6.9	7.7 ± 0.56	4.5–13.3
<i>Vlg</i>	$42.3 \pm 0.41^*$ 49.4 ± 2.17	40.9–44.4 45.4–54.8	53.7 ± 1.68	40.1–65.5
<i>Vwg</i>	27.4 ± 0.58	24.4–29.5	30.4 ± 2.28	18.2–49.8
<i>PltH</i>	31.1 ± 0.49	29.0–33.5	32.2 ± 1.07	24.2–42.1
<i>DH</i>	27.7 ± 0.42	25.7–30.5	25.7 ± 0.56	21.3–29.8
<i>Dld</i>	59.7 ± 1.08*	53.1–65.1	59.7 ± 1.56	41.2–68.0
<i>AH</i>	25.7 ± 0.43*	23.8–25.8	28.3 ± 0.59	24.8–33.5
<i>Ah</i>	15.5 ± 0.35	12.4–16.3	16.8 ± 0.64	13.1–22.2
<i>HmW</i>	51.6 ± 0.30*	50.2–52.9	55.6 ± 0.65	53.9–60.3
<i>Hmwl</i>	53.1 ± 0.44	51.4–56.5	57.0 ± 1.64	47.9–63.4
<i>Hmlf</i>	71.0 ± 1.44	61.9–76.4	71.3 ± 1.27	62.5–78.9
<i>Hmlb</i>	42.8 ± 0.61	40.0–45.7	44.8 ± 1.42	34.8–54.2
<i>Sethl</i>	44.2 ± 0.65*	41.2–47.6	46.1 ± 1.74	32.8–58.4
<i>SethW</i>	68.9 ± 1.80	60.8–77.1	70.4 ± 2.45	50.6–83.8
<i>FW</i>	50.0 ± 0.35	48.2–51.8	48.4 ± 1.28	37.3–55.4
<i>Fw</i>	38.4 ± 0.59	35.9–40.9	36.7 ± 1.26	26.6–46.3
<i>Eclf</i>	58.9 ± 0.71	54.0–62.3	58.3 ± 1.63	47.2–74.1
<i>Milf</i>	89.9 ± 7.88	48.4–113.3	н/д	н/д
<i>Milb</i>	77.3 ± 5.11*	57.1–104.7	103.1 ± 10.41	55.7–149.9
<i>EnW</i>	32.9 ± 0.63 36.3 ± 0.63	30.9–34.6 35.5–37.5	29.8 ± 0.92	22.5–38.5
<i>PsLf</i>	65.6 ± 0.55	61.4–68.7	69.4 ± 0.78	64.4–74.0
<i>PsWf</i>	16.9 ± 0.28	15.6–18.1	15.9 ± 0.49	12.2–18.9
<i>PsWp</i>	9.0 ± 0.19*	8.0–9.8	10.6 ± 0.27	8.9–12.3
<i>PsW</i>	20.0 ± 0.38	18.5–22.2	20.0 ± 0.39	17.8–23.4
<i>OpW</i>	70.4 ± 0.32	69.0–71.8	67.8 ± 1.74	59.3–84.2
<i>PopW</i>	31.2 ± 0.38	29.2–32.6	36.1 ± 0.96	29.3–44.8
<i>Iophb</i>	$60.2 \pm 1.80^*$ 61.7 ± 3.07	50.9–64.6 54.3–68.4	64.1 ± 2.98	48.7–78.6
<i>SopH</i>	39.7 ± 0.17*	39.0–40.7	51.2 ± 1.21	44.7–60.8

Примечание. *FL* – длина по Смитту, *PmxH* и *Pmxlf* – высота и длина переднего края праемаксилляре; *Mxls*, *Mxlcб*, *Mxld* и *MxH* – длина сочленовой части, длина свободной части, длина озубленной части и высота maxillare; *Vlg* и *Vwg* – длина и ширина головки vomer; *PltH* – максимальная высота palatinum; *DH* и *Dld* – наибольшая высота и длина озубленной части dentale; *AH* и *Ah* – наибольшая высота и высота заднего края articulare; *HmW*, *Hmwl*, *Hmlf* и *Hmlb* – ширина верхнего края, ширина в средней части, длина переднего и заднего края hyomandibulare; *Sethl* и *SethW* – длина головки и максимальная ширина supraethmoideum; *FW* и *Fw* – максимальная и минимальная ширина frontale; *Eclf* – длина передней части ectopterigoideum; *Milf* и *Milb* – длина переднего и заднего края metapterigoideum; *EnW* – ширина передней части entopterigoideum; *PsLf*, *PsWf*, *PsWp* и *PsW* – длина передней части, ширина передней части, ширина перехвата и расстояние между отростками parasphenoideum; *OpW*, *PopW* – ширина operculum и праеорегкулум; *Iophb* – высота заднего края interoperculum; *SopH* – высота suboperculum; при наличии межполовых различий: над чертой – самцы, под чертой – самки; * отличия от проходной мальмы по тесту Манна–Уитни достоверны при $p \leq 0.05$.

консультации и редакцию текста. Исследования не состоялись бы без помощи руководства Кроноцкого биосферного заповедника.

Работа выполнена при поддержке грантов МК № 775.2010-4 и РФФИ № 12-04-3118.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аверин Ю.В.* 1948. Наземные позвоночные Восточной Камчатки // Тр. Кроноц. гос. заповедника. Вып. 1. С. 1–223.
- Брайцева О.А., Флоренский И.В., Пономарева В.В., Литасова С.Н.* 1985. История активности вулкана Кихпинч в голоцене // Вулканология и сейсмология. № 6. С. 3–19.
- Буторина Т.Е., Горовая О.Ю., Журба В.А., Романов Н.С.* 2009. Ушковская мальма – молодой эндемик Камчатки: паразитофауна, экология, морфология, генетика // Тр. КФТИГ ДВО РАН. Вып. 7. С. 72–90.
- Васильева Е.Д.* 1980. Опыт использования остеологических признаков в систематике гольцов рода *Salvelinus* (Salmoniformes, Salmonidae) // Зоол. журн. Т. 59. № 11. С. 1671–1682.
- Викторовский Р.М.* 1978. Механизмы видообразования у гольцов. М.: Наука, 106 с.
- Глубоковский М.К.* 1995. Эволюционная биология лососевых рыб. М.: Наука, 343 с.
- Есин Е.В., Чебанова В.В., Леман В.Н.* 2009. Экосистема малой лососевой реки западной Камчатки (среда обитания, донное население и ихтиофауна). М.: Т-во науч. изд. КМК, 170 с.
- Курношенко А.И., Лугарев Е.С.* 1985. Оценки численности рыб по уловам пассивными орудиями лова // Информационное и математическое обеспечение исследований сырьевой базы. М.: ВНИРО. С. 113–121.
- Маркевич Г.Н., Лепская Е.В., Исаев В.А. и др.* 2011. Природные условия, микрофлора и фауна Верхнеавачинских озер (Камчатка) // Изв. ТИНРО. Т. 164. С. 312–329.
- Мелекесцев И.В., Брайцева О.А., Пономарева В.В., Сулержицкий Л.Д.* 1997. Крупнейшие эксплозивные извержения на Камчатке за последние 10 тысяч лет // Вестн. РФФИ. № 1. С. 21–29.
- Мелекесцев И.В., Брайцева О.А., Пономарева В.В.* 2001. Новый подход к определению понятия “действующий вулкан”. Геодинамика и вулканизм Курило-Камчатской островодужной системы. Петропавловск-Камчатский: ИВГиГ ДВО РАН, 428 с.
- Мурза И.Г., Христофоров О.Л.* 1991. Определение степени зрелости гонад и прогнозирование возраста достижения половой зрелости у атлантического лосося и кумжи. Методические указания. Л.: ГосНИОРХ, 102 с.
- Павлов Д.С., Савваитова К.А., Кузицин К.В. и др.* 2001. Тихоокеанские благородные лососи и форели Азии. М.: Науч. мир, 200 с.
- Пичугин М.Ю., Сидоров Л.К., Гриценко О.Ф.* 2006. О ручьевых гольцах южных Курильских островов и возможном механизме образования карликовых форм мальмы *Salvelinus malma curilus* // Вопр. ихтиологии. Т. 46. № 2. С. 224–239.
- Пономарева В.В., Брайцева О.А.* 1990. Вулканическая опасность для района Кроноцкое озеро–Узон–Долина Гейзеров // Вулканология и сейсмология. № 1. С. 27–42.
- Правдин И.Ф.* 1966. Руководство по изучению рыб. М.: Пищепромиздат, 270 с.
- Романов Н.С., Ковалев М.Ю.* 2004. Флуктуирующая асимметрия серебряного караса *Carassius auratus gibelio* (Cyprinidae) из некоторых водоемов Дальнего Востока // Вопр. ихтиологии. Т. 44. № 1. С. 109–117.
- Руководство по изучению питания рыб. 1986. Владивосток: ТИНРО, 31 с.
- Савваитова К.А.* 1989. Арктические гольцы (структура популяционных систем, перспективы хозяйственного использования). М.: Агропромиздат, 224 с.
- Савваитова К.А., Пичугин М.Ю., Груздева М.А., Максимов В.А.* 1992. К проблеме формообразования у пресноводных гольцов рода *Salvelinus* из бассейна реки Камчатка // Вопр. ихтиологии. Т. 32. Вып. 6. С. 33–40.
- Савваитова К.А., Гриценко О.Ф., Кузицин К.В., Груздева М.А.* 2000. Жизненная стратегия и фенетическое разнообразие гольцов (род *Salvelinus*) из оз. Черное (остров Онекотан, Курильские о-ва) // Там же. Т. 40. № 6. С. 743–763.
- Alekseev S.S., Power G.* 1995. Ontogenic changes in skull morphology of *Salvelinus fontinalis* and *S. namaycush* with comments on heterochronies in evolution of Salmonids // Nord. J. Freshw. Res. V. 71. P. 128–149.
- Aljanabi S.M., Martinez I.* 1997. Universal and rapid salt-extraction of high quality genomic DNA for PCR-based techniques // Nucl. Acids Res. V. 25 № 20. P. 4692–4693.
- Blackwell P.G.* 1997. Random diffusion models for animal movement // Ecol. Modelling. V. 100. P. 87–102.
- Brunner P.C., Douglas M.R., Osinov A.G. et al.* 2001. Holarctic phylogeography of arctic charr (*Salvelinus alpinus* L.) inferred from mitochondrial DNA sequences // Evolution. V. 55. № 3. P. 573–586.
- Clement M., Posada D., Crandall K.A.* 2000. TCS: a computer program to estimate gene genealogies // Mol. Ecol. V. 9. P. 1657–1659.
- Templeton A.R., Crandall K.A., Sing C.F.* 1992. A cladistic analysis of phenotypic associations with haplotypes inferred from restriction endonuclease mapping and DNA sequence data. III. Cladogram estimation // Genetics. V. 132. P. 619–633.
- Zippin C.* 1956. An evaluation of the removal method of estimating animal populations // Biometrics. V. 12. № 2. P. 163–189.