

УДК 597.553.2.574.32

РУЧЬЕВАЯ МАЛЬМА *SALVELINUS MALMA* ПОЛУОСТРОВА КАМЧАТКА

© 2015 г. Е. В. Есин

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

E-mail: esinevgeniy@yandex.ru

Поступила в редакцию 26.09.2013 г.;
после доработки – 20.03.2014 г.

Изучены биологические особенности шести группировок жилой ручьевой мальмы *Salvelinus malma* из разных по условиям обитания водотоков Камчатки. Для ручьевой формы по всему полуострову характерна низкая скорость роста и сходный экстерьер на фоне разнообразия вариантов пedomорфной морфологической редукции. Продолжительность жизни в разных водотоках варьирует от 5 до 9 лет, число нерестовых циклов – от 1 до 4, плодовитость – от 85 до 470 икринок. В группировках мальмы с икрой мельче 3.5 мм наблюдается запаздывание закладки и дифференцировки костных структур в постэмбриогенезе. В водотоках с хроническим природным вулканогенным загрязнением у ручьевых рыб выявлены aberrации развития, высокая флуктуирующая асимметрия, дестабилизация аллометрического роста. В термальном водотоке юго-западной оконечности полуострова обнаружена наиболее специализированная популяция, по большинству биологических характеристик приближающаяся к ручьевой мальме южных Курил.

Ключевые слова: северная мальма *Salvelinus malma*, жилые популяции, ручьевая форма, изолят, пedomорфоз, карликовые самцы, Камчатка.

DOI: 10.7868/S0042875215020083

Северная мальма *Salvelinus malma* (Salmonidae) реализует на Камчатке разнообразные варианты жизненной стратегии, начиная с типично проходной и заканчивая осёдлой ручьевой (Савваитова, 1989; Черешнев и др., 2002; Павлов и др., 2012). Последняя остаётся наименее изученной, отрывочные сведения о ней содержатся в единственной работе (Савваитова, Романов, 1969). Более детально изученные ручьевые группировки южной мальмы *S. curilus* Сахалина и Курил характеризуются простой возрастной структурой и малой продолжительностью жизни, ранним торможением соматического роста и ускоренным созреванием, ювенильными морфологическими чертами половозрелых рыб, низкой плодовитостью и малым количеством желтка в икре, а также пониженным числом сериальных элементов в скелете (Гриценко, 2002; Савваитова и др., 2004а; Пичугин и др., 2006, 2008). Таким образом, по классификации гетерохроний развития Мак-Намары (McNamara, 1997), образование ручьевого морфотипа у гольцов можно связать с пedomорфозом.

Двуполые ручьевые популяции следует отличать от карликовых самцов, формирующихся в поколениях молоди мальмы проходной формы (Савваитова, 1960). Замедление роста карликов происходит лишь в связи с половым созреванием, черты пedomорфной морфологической редукции у них не выявляются (Волобуев, 1978; Пичугин

и др., 2006). Карликовые самцы встречаются у большинства видов лососёвых рыб (Fleming, Reynolds, 2004). Для атлантического лосося *Salmo salar* показана возможность смолтификации карликов после нереста, т.е. смена жизненной стратегии (Митанс, 1973; Лысенко, 1997). Появление самоподдерживающихся ручьевых популяций у лососёвых, напротив, результат изоляции (обособления) от проходных популяций и последующей специализации. Для южной мальмы показано, что скорость и направленность эволюционного процесса в ручьевых изолятах сильно различается, их появление не всегда носит простой эпигенетический характер (Омельченко и др., 2002). По результатам анализа реакций выборок гольцов северных Курил (метод случайных праймеров, RAPD-PCR) местную ручьевую мальму можно считать носителем компонентов предкового генома, а проходная форма в генетическом плане является более продвинутой и, вероятно, появилась вследствие пероморфоза (Рыбы ..., 2013). Разнообразие жилых популяций на Курилах и Сахалине формировалось как минимум со среднего плейстоцена и связано с несколькими климато-эвстатическими циклами, вулканизмом и многократным исчезновением проходной формы (Омельченко, 2005; Oleinik et al., 2007). Механизмы реализации онтогенетического канала, приводящего к образованию ручьевой формы северной мальмы на Камчатке, не исследованы.

Цель работы – выявить особенности биологии ручьевой формы из шести водотоков п-ова Камчатка в сравнении с карликовыми самцами и обосновать возможные пути появления самовоспроизводящихся педоморфных группировок.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Рыб отлавливали сачками, вентерями и неводами в летне-осенний период 2005–2010 гг. на шести водотоках южной и центральной Камчатки (рис. 1, табл. 1). Всего, учитывая повторные обловы в разные сезоны и годы, поймано и проанализировано около 1000 экз., в том числе 300 половозрелых особей из обоеполых популяций жилой формы и 47 карликовых самцов проходной формы из р. Начилова. В местах обловов проводили стандартные гидрологические измерения и собирали пробы воды для химического анализа.

У всех рыб определяли длину по Смитту (*FL*), массу тела, пол, стадию зрелости гонад и возраст по структуре приростов сагиттальных отолитов. На шлифах отолитов половозрелой мальмы с использованием окуляр-микрометра ($\times 32$) измеряли предельную длину и ширину. У взрослых самок (83 экз.) тотально просчитывали плодовитость. Дополнительно при помощи стандартных гистологических методик (Волкова, Елецкий, 1982) провели качественный анализ состояния ооцитов в яичниках преднерестовых рыб из ручьёв Нижнекошелевский, Тройной и р. Фальшивая (выборки по 10–13 экз.).

Морфометрические измерения по стандартной схеме линейных промеров проводили на фотографии левой стороны тела рыб в программе ImageJ. Свежепойманых рыб *FL* 8.4–11.6 см (5 выборок из разных водотоков по 30 экз.) фотографировали в стандартной проекции, непарные плавники расправляли в предельное положение. Морфологию костей черепа изучили у 36 самцов (4 выборки по 8–10 экз.) *FL* 12.7–23.0 см с гонадами III–IV стадии зрелости.

Особое внимание было уделено развитию костей у молоди *FL* 3.3–5.0 см. Использовали четыре одновременно собранные выборки сеголеток по 35 экз. из руч. Апачинский, р. Фальшивая, руч. Нижнекошелевский и р. Начилова. Зафиксированную в 4%-ном формальдегиде молодь окрашивали ализарином, просветляли и препарировали (Пичугин, 2009). Сравнивали длину, при которой происходит закладка и дифференцировка костных элементов осевого скелета, лопастей плавников и костей черепа. Во время анализа учитывали аномалии развития и морфологические отклонения, подсчитывали число позвонков.

У молоди *FL* 4.0–5.8 см и у половозрелых рыб (всего 8 выборок по 20 экз.) с разных сторон тела просчитывали число жаберных тычинок на 1-й дуж-

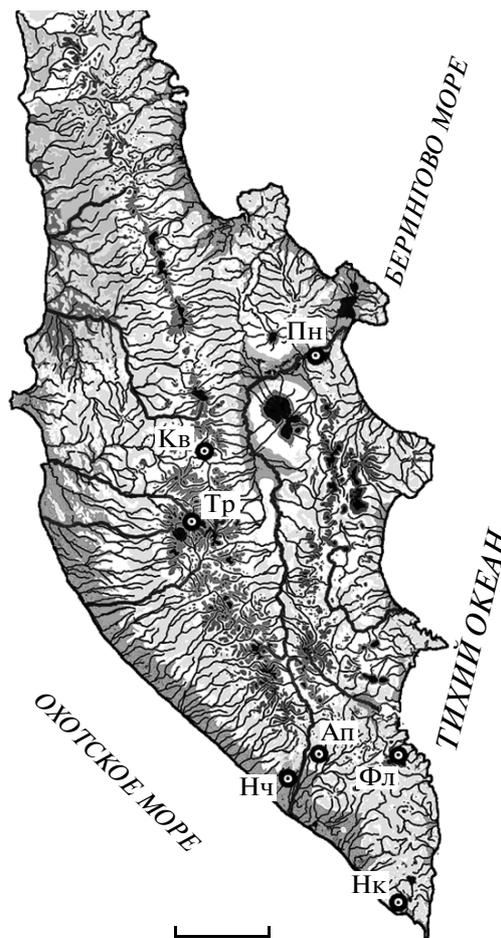


Рис. 1. Расположение мест сбора материала (●) на водотоках п-ова Камчатка: Пн – ручей Пономарский, Кв – р. Кававля, Тр – ручей Тройной, Ап – ручей Апачинский, Нч – р. Начилова, Фл – р. Фальшивая, Нк – ручей Нижнекошелевский. Масштаб: 100 км.

ке, жаберных лучей, лучей в грудных и брюшных плавниках. Жаберные тычинки (сформированные, а также краевые плоские окостенения) у рыб всех размеров просматривали под увеличением только после окрашивания ализарином. Невыступающие точечные закладки (Пичугин и др., 2008) не учитывали в связи с высокой вероятностью несистемной ошибки при расчёте. Выборки разного возраста и из разных мест сравнивали по доле асимметричных особей и дисперсии асимметрии (Романов, Ковалев, 2004). У рыб старшего возраста дополнительно просчитывали лучи в непарных плавниках и пилорические придатки.

Для сравнения группировок из разных мест использовали выборки, собранные в максимально приближенные сроки (в основном, августовские уловы 2007 г.). Статистический анализ проводили в приложениях Statsoft.

Таблица 1. Общая характеристика мест облова мальмы *Salvelinus malma* на Камчатке

Водоток (место впадения)	Преграды на пути миграции рыб	Координаты нижней границы зоны обитания	
		с.ш.	в.д.
Жилая форма (оба пола)			
Р. Кававля (р. Быстрая, бассейн р. Камчатка)	Водопад и система порогов	56°1'6"	159°9'39"
Руч. Апачинский (р. Гольцовка, бассейн р. Большая)	Сфагновый массив верхового болота	52°56'11"	157°2'53"
Р. Фальшивая	Сель из токсичного пирокластического материала	52°29'58"	158°14'19"
Руч. Тройной (р. Ича)	Задернованный каменный завал	55°16'52"	157°12'59"
Руч. Нижнекошелевский (р. Речка 3-я)	Участок с высокой температурой воды ниже впадения термального притока	51°22'6"	156°35'34"
Руч. Пономарский (оз. Азабачье, бассейн р. Камчатка)	Нет	56°11'36"	161°46'18"
Карликовые самцы проходной формы			
Р. Начилова (р. Большая)	Нет	52°7'4"	156°51'59"

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Места обитания. На Камчатке популяции ручьевой мальмы населяют разнообразные водотоки с преградами на пути миграции рыб или без них (табл. 1, рис. 2).

В бассейне р. Кававля тугорослые гольцы обитают выше непреодолимого водопада с высотой падения струи 3.5 м. Рыбы концентрируются в среднем течении реки на выположенном участке русла с пойменно-русловыми разветвлениями. В этом месте отчётливо проявляется чередование перекатов и плёсов, ширина основного русла до-

стигает 6–8 м. В целом популяции доступно более 15 км основного русла и притоков.

Ручей Апачинский имеет равнинное, сильно меандрирующее, врезанное русло шириной 1.0–1.5 м и длиной 6 км. На 2-й надпойменной террасе, в 1 км от главной реки, ручей пропадает в массиве верхового болота. Следы русла не прослеживаются даже в виде сухого лога.

Река Фальшивая шириной до 10–12 м берёт начало на склонах Мутновского вулкана и протекает в глубоком горном каньоне. Жилая мальма обитает на участке длиной около 7 км, ограничен-

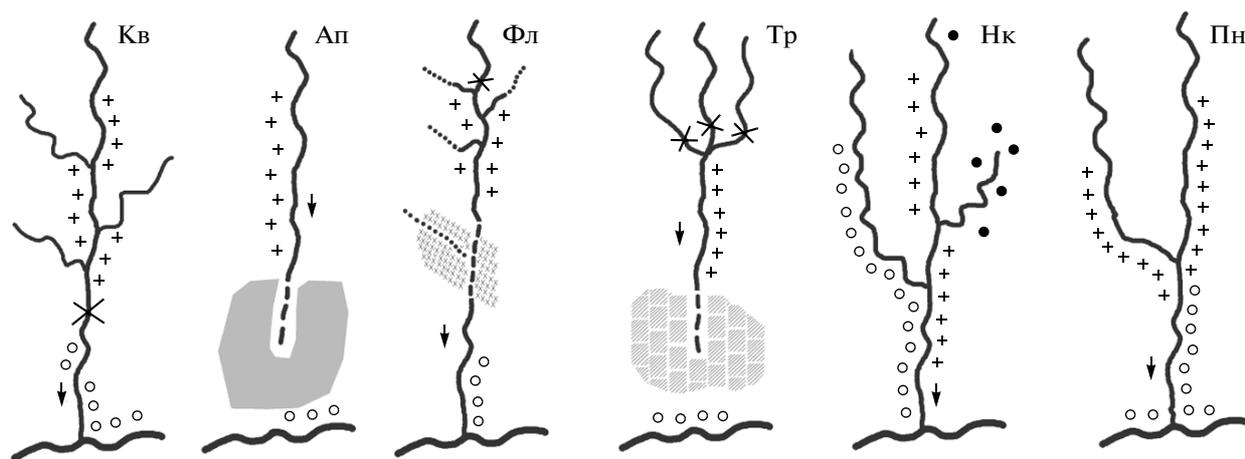


Рис. 2. Распространение ручьевой (+) и проходной (o) формы мальмы *Salvelinus malma* в пределах водной сети исследованных водотоков. Преграды на пути миграций рыб: (x) – водопад, (□) – болото, (▣) – сель, (▣) – каменный завал, (●) – термальный ключ, (↓) – направление течения; обозначения водотоков см. на рис. 1.

ном местом, где в каньон в 1996 г. сошёл сель из пирокластических пород. Вода реки характеризуется экстремальным превышением фоновых концентраций нескольких токсикантов (в среднем 0.143 мг/л марганца, 0.009 мг/л меди, 0.119 мг/л цинка) и высокой мутностью (в среднем 7 мг/л в межень, 100 мг/л в паводки) как в зоне обитания ручьевой мальмы, так и в нижнем течении, где нерестится проходная мальма (Есин и др., 2011, 2014).

Ручей Тройной имеет ступенчатое порожистое русло шириной 2–3 м. Рыбе доступно всего 3 км ручья: от порогов в верхнем течении до участка, где после выхода в долину главной реки русло полностью завалено древней задернованной осыпью. Вода ручья отличается меженной мутностью 19 мг/л (в паводки – до 150 мг/л) и пересыщена алюминат-ионом (0.062 мг/л), а также соединениями меди (0.032 мг/л) и цинка (0.037 мг/л).

Ручей Нижнекошелевский стекает с конуса вулкана Кошелевский и имеет термальную подпитку. Вода в среднем течении в августе прогревается до 17°C, среднесуточный показатель – 15°C. Поток насыщен токсичными соединениями (средняя концентрация меди 0.004 мг/л, цинка – 0.097 мг/л, свинца – 0.017 мг/л) (Есин, 2013). В нижнем течении ручей сливается с притоком, имеющим постоянную температуру воды 21°C, после чего впадает в главную реку с температурой воды в августе 9–11°C. Ручьевая мальма нерестится в среднем течении руч. Нижнекошелевский выше впадения термального притока, но на нагул и откорм также спускается в нижнее течение холодной главной реки (суммарная протяжённость участка обитания составляет 7 км). Помимо ручьевой мальмы в бассейне воспроизводятся проходная мальма и горбуша *Oncorhynchus gorbuscha*, которые эксплуатируют нерестовые площади в нижнем и среднем течениях главной реки и никогда не заходят в руч. Нижнекошелевский с термальной водой. Таким образом, в этом бассейне парapatрично воспроизводятся ручьевая и проходная мальма, при этом изоляция ручьевой формы обеспечивается наличием зоны с экстремально высокой температурой воды в нижнем течении нерестового водотока. Описанная ситуация является новым примером действия “температурного замка”, разделяющего, например, жилого и проходного атлантического лосося в водной системе Гамбо-понд на о-ве Ньюфаундленд (Leggett, Power, 1969).

Ручьевая мальма также известна из верхнего течения горных ручьёв, впадающих в оз. Азабачье. Подробно обследованный руч. Пономарский длиной около 10 км имеет преимущественно ключевое питание и крутой продольный уклон. Преград на пути катадромной миграции нет, в нижнем течении ручьевая форма нагуливается

вместе с молодью озёрно-речной формы. Разделение одноразмерных особей двух форм возможно на основе анализа функций гипофиза (Савваитова, Романов, 1969; Савваитова, 1989). Взрослые озёрно-речные гольцы в этот небольшой водоток не поднимаются. Ручьевая мальма нерестится в верховьях ручья, соответственно изоляция достигается благодаря эффекту расстояния.

Линейно-весовой рост. Несмотря на существенные различия в условиях обитания, исследованные популяции ручьевой мальмы характеризуются сходными пределами варьирования длины и массы тела в возрастных группах. Траектории линейного и весового роста у популяций близки. Самые крупные рыбы в своей возрастной группе – самцы из верхнего течения р. Начилова – растут несколько быстрее (рис. 3), но достоверные размерно-весовые различия между выборками одного возраста не выявлены (ANOVA-тесты, $p > 0.05$). Для популяций, которые облавливали в течение нескольких лет, установлены межгодовые изменения средней длины и массы рыб одного возраста в пределах 5–10%.

Наибольшей продолжительностью жизни и средними размерами половозрелой части популяции отличаются рыбы из р. Кававля. По этим показателям они близки к ручьевой мальме из притоков оз. Азабачье (Савваитова, Романов, 1969). Самые мелкие и рано созревающие гольцы обнаружены в руч. Тройной, по возрасту созревания и предельной продолжительности жизни эта популяция не отличается от карликовых самцов проходной формы (табл. 2). Достоверных половых различий по длине и массе тела у ручьевой мальмы из камчатских водотоков не выявлено (попарные t -тесты, $p > 0.05$), хотя в старших возрастных группах самцы повсеместно несколько крупнее самок. Возрастное изменение соотношения длина–масса тела в разных выборках не различается.

Сравнить темпы роста рыб можно косвенно по относительной длине отоликов (в % *FL*). Известно, что эти структуры растут в течение всей жизни и, несмотря на корреляцию между величиной приростов отоликов и тела, чем ниже скорость роста, тем больше конечные относительные размеры отоликов (Касумян, 2004; Пичугин и др., 2006). Максимальным значением данного показателя отличается выборка мальмы из руч. Нижнекошелевский, минимальным – мальма из р. Фальшивая. При этом постростральный радиус отоликов 4-леток из этих водотоков оказался очень близким, в среднем составив 1.2 (от 0.83 до 1.68) мм. По сравнению с ручьевой мальмой относительные размеры отоликов карликов из р. Начилова меньше (табл. 2), радиус отоликов 4-леток равняется 1.5 (0.95–1.77) мм.

Примечательно, что рост отоликов в разных популяциях характеризуется некоторыми алло-

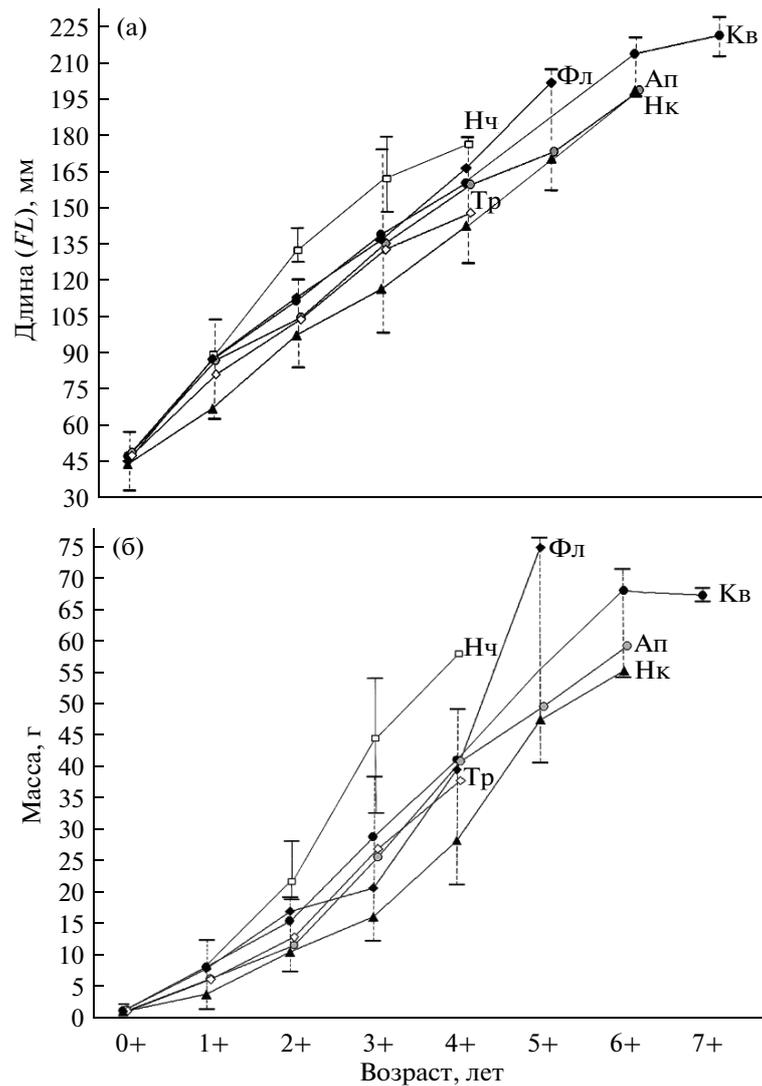


Рис. 3. Траектории линейного (а) и весового (б) роста ручьевой мальмы *Salvelinus malma* и карликовых самцов из исследованных водотоков Камчатки: (●) – р. Кававля (Кв), (○) – руч. Апачинский (Ап), (▲) – руч. Нижнекошелевский (Нк), (◇) – руч. Тройной (Гр), (◆) – р. Фальшивая (Фл), (□) – р. Начилова (Нч); (Т) – пределы варьирования показателя.

метрическими особенностями. У рыб из руч. Нижнекошелевский по достижению длины около 12 см происходит разрастание вентральной части отолитов на фоне торможения роста ростральной части с дорсальной стороны. В результате объём отолита увеличивается в постростральном направлении и у 6-леток он становится почти круглым. Структура годовых колец в задней части сохраняется, зернистых нарушений, как в отолитах жилой кунджи из термального притока Семячического лимана, нет (Есин, Сорокин, 2012). У рыб из руч. Апачинский отолиты имеют минимальную относительную ширину, вероятно, за счёт преимущественного разрастания ростральной части. Форма отолитов гольцов из рек Кававля и Фальшивая, а также карликов из р. Начилова очень похожа.

Половое созревание и размножение. В большинстве случаев в нересте участвуют рыбы начиная с 4-летнего возраста, но половое созревание (переход гонад на III стадию зрелости), особенно у самцов, начинается летом предыдущего года после достижения массы свыше 10 г, а в руч. Нижнекошелевский – свыше 7 г. В руч. Тройной и р. Фальшивая часть самцов и самок (около 20%) впервые нерестятся в возрасте 2+. Карликовые самцы из р. Начилова созревают после достижения массы 20 г, нерестятся в возрасте 3+.

Нерест жилых группировок повсеместно начинается во второй половине сентября (на 2–3 недели позже, чем у проходной формы) на гравийно-песчаном субстрате. В порожистых водотоках с валунно-галечным дном производители используют для нереста конусы выноса с подхо-

Таблица 2. Размерно-возрастные характеристики половозрелых особей мальмы *Salvelinus malma* из исследованных водотоков Камчатки

Показатель	Водоток*						
	Жилая форма (оба пола)						Проходная форма (карликовые самцы)
	Пн**	Кв	Ап	Фл	Тр	Нк	Нч
Длина (<i>FL</i>), см	9–24	11.7–22.9	10.3–19.8	10.8–20.6	11.5–14.9	10.4–19.8	12.7–19.3
	н/д	15.8	13.8	14.2	12.4	13.5	14.8
Масса тела, г	9–80	18.6–72.2	9.9–58.4	12.4–76.0	11.9–37.2	11.7–46.3	19.8–58.7
	н/д	38.9	28.1	27.4	22.6	24.1	35.1
Возраст, лет:							
– максимальный	9	8	7	6	5	7	5
– первого нереста	4	4	3–4	3	3	4	3
Максимальная длина отолита, % <i>FL</i>	н/д	1.57–1.78	1.34–1.79	1.24–1.74	1.31–1.70	1.26–2.08	1.21–1.77
		1.68	1.65	1.55	1.59	1.79	1.53
Отношение максимальной длины к ширине отолита	н/д	1.45–1.64	1.47–1.77	1.24–1.69	н/д	1.65–2.05	1.42–1.66
		1.54	1.62	1.56		1.35	1.56
Число особей, экз.	>100	30	42	63	30	47	55

Примечание. *Здесь и в табл. 3–6: Пн – ручей Пономарский, Кв – р. Кававля, Ап – ручей Апачинский, Фл – р. Фальшивая, Тр – ручей Тройной, Нк – ручей Нижнекошелевский, Нч – р. Начилова; ** по: Савваитова, Романов, 1969; н/д – нет данных; над чертой – пределы варьирования показателя, под чертой – средние значения.

дящим субстратом в устьях водотоков овражно-балочной сети. Обнаружить закономерную связь мест нереста и проникновения подруслового потока в дно, как на нерестилищах проходной мальмы, не удаётся. Восходящие токи воды на конусах выноса также не выявлены. Устойчивые нерестовые пары у ручьевых гольцов обычно не образуются. Выраженные гнёзда рыбы не роют, икра вымётывается на предварительно расширенные площадки и оседает между гравием. Средняя температура воды во время нереста обычно составляет 7–9°C. В термальном руч. Нижнекошелевский нерестилища локализованы в основном русле сразу выше основных термальных стоков, нерест начинается осенью после похолодания и снижения температуры воды до 13–14°C.

Абсолютная плодовитость самок варьирует в широких пределах, но во всех популяциях, кроме р. Фальшивая, показатель закономерно снижается с возрастом (табл. 3). Самой низкой плодовитостью отличаются рыбы из руч. Нижнекошелевский: у преднерестовых особей *FL* 13–15 см яичники суммарно содержат 125–155 зрелых икринок, у самых крупных самок *FL* 19–20 см – 85–90 икринок. Судя по числу возрастных групп половозрелых самок, изменению соотношения полов с возрастом, а также встречаемости остаточной икры в целом, самки из руч. Нижнекошелевский и р. Кававля могут нереститься не-

сколько раз в жизни (возможно до четырёх), самки из руч. Апачинский и Тройной – не более двух раз. У рыб из р. Фальшивая на фоне самой высокой плодовитости данный показатель, а также соотношение полов с возрастом меняются слабо. Вероятно, большинство самок из этой вулканической реки нерестятся один раз в жизни, а смещение возраста их размножения сопровождается дегенеративным преобразованием гонад – у 5- и 6-леток до 1/3 массы яичников составляют abortированные яйцеклетки и кровяные тромбы.

Способность самок из руч. Нижнекошелевский к многократному нересту подтверждает гетерогенность состава ооцитов у преднерестовых рыб возраста 4+–5+. В их яичниках в сходном численном соотношении присутствуют клетки разных стадий вителлогенеза, а также ооциты на последних фазах протоплазматического роста (генерации следующих лет размножения), часть из которых резорбируется. В яичниках рыб 3+ из руч. Тройной протоплазматические ооциты подверглись тотальной резорбции (множественные пустоты на месте погибших ооцитов), доля клеток стадии большого роста (диаметром более 2.0 мм) составляет 80%. У старших самок из р. Фальшивая мелких ооцитов больше половины, в среднем 10% половых клеток находится на разных стадиях апоптоза, встречаются ооциты с пикнозом в смещённых к периферии ядрах, с вакуо-

Таблица 3. Абсолютная плодовитость и соотношение полов у мальмы *Salvelinus malma* разного возраста из исследованных водотоков Камчатки

Возраст, лет	Водоток					
	Пн*	Кв	Ап	Фл	Тр	Нк
2+	<u>juv.</u> 1 : 1	<u>juv.</u> 1 : 1	<u>juv.</u> 1 : 1.3	<u>295–350 (0)</u> 1 : 1.1	<u>195–230 (6)</u> 1 : 1.1	<u>juv.</u> 1 : 1.2
3+	<u>165–345</u> 1 : 1	<u>220–360 (7)</u> 1 : 1.4	<u>195–385 (9)</u> 1 : 2.1	<u>180–470 (15)</u> 1 : 2.1	<u>95–130 (7)</u> 1 : 1.6	<u>125–155 (8)</u> 1 : 1.4
4+		<u>220–260 (4)</u> 1 : 2.7	<u>175–190 (4)</u> 1 : 3	<u>320 (1)</u> 1 : 2.3	– 0 : 1	<u>110–105 (6)</u> 1 : 2.3
5+		н/д	– 0 : 1	<u>205–235 (6)</u> 1 : 0	–	<u>90 (3)</u> 1 : 2.3
6+		<u>155 (1)</u> 1 : 1	– 0 : 1	–	–	<u>85 (1)</u> 1 : 0

Примечание. Над чертой – число зрелых клеток (число проанализированных самок, экз.), под чертой – самки : самцы; juv. – нет половозрелых самок, “–” – самки (или оба пола) не доживают до данного возраста; н/д – нет данных; * по: Савваитова, Романов, 1969.

лизованной цито- и кариоплазмой, с полностью разрушенными ядрами. Примечательно, что диаметр самых крупных икринок в яичниках самок из ручьев Нижнекошелевский и Тройной и р. Фальшивая составляет 3.1 мм, тогда как у самок из р. Кававля и руч. Апачинский – от 3.5 и 4.0 мм.

Для мальмы неоднократно подчёркивалась исключительная роль питания абортивной икрой проходных лососей (в особенности тихоокеанских лососей *Oncorhynchus*) в завершении собственного гаметогенеза (Волобуев, 1978; Гриценко, 2002; Пичугин и др., 2006). В ходе работ было обнаружено, что особи жилой мальмы из термального руч. Нижнекошелевский скатываются в 3–4-летнем возрасте в нижнее течение главной реки, где отъедаются икрой на нерестилищах горбуши. Пищеварительный тракт всех пойманных здесь рыб был заполнен икрой и фрагментами тел производителей. Тем не менее преднерестовые особи, пойманные в среднем течении вблизи нерестилищ, обладали минимальной среди обследованных популяций плодовитостью и диаметром икры. Летнее питание более плодovитой ручьевой мальмы из полностью изолированных р. Кававля и руч. Апачинский составлял бентос (в основном личинки Trichoptera и Chironomidae). В целом во всех обследованных водотоках летом отмечено изобилие кормового бентоса и околводных насекомых, а также высокие показатели накормленности рыб.

Морфология сеголеток. Только в р. Фальшивая и руч. Нижнекошелевский средняя длина и масса сеголеток в середине августа не превышает соответственно 45 мм и 1.0 г. Размеры молоди 0+ из

прочих водотоков в среднем составляют 47.4 мм и 1.1 г. При этом вариabельность размерно-весовых показателей у молоди из р. Фальшивая в 1.5 раза выше, чем в выборках из р. Кававля и ручьев Апачинский и Тройной. Вариация размеров сеголеток из руч. Нижнекошелевский, наоборот, в 1.5 раза ниже, чем в перечисленных водотоках. Обнаруженная закономерность, без сомнения, связана с вариabельностью и абсолютными размерами выметываемой икры. Ко второму году жизни разброс размерно-весовых показателей молоди в исследованных водотоках выравнивается.

С размерами зрелой икры также коррелирует степень морфологического развития ранней молоди лососей (Пичугин, 2002; Павлов, Осинov, 2004; Пичугин и др., 2006). В выборке сеголеток FL 3.3–5.0 см из руч. Апачинский закладка и дифференцировка большинства костных элементов по времени совпадает с таковой у ранней молоди проходной формы из р. Начилова (табл. 4). Сроки онтогенетической дифференцировки костей в этих выборках сходны с ранее изученной молодью проходной мальмы из других камчатских рек (Пичугин, 2002). Внутри выборок изменчивость по времени закладки костей относительно длины тела незначительна. Обнаруженные частные гетерохронии в развитии гольцов из руч. Апачинский проявляются в более раннем разрастании костных поверхностей, несущих зубы: дифференциации vomer на головку и рукоятку, преобразовании праеmaxillare из тонкого зачатка в пластинку, появлении фронтальных поверхностей palatinum при FL < 40 мм.

Таблица 4. Значения длины тела (*FL*, см) сеголеток мальмы *Salvelinus malma*, при которых происходит закладка и дифференцировка костных элементов в исследованных водотоках Камчатки

Признак	Жилая форма			Проходная форма
	водоток			
	Ап	Фл	Нк	Нч
Завершение замыкания тел позвонков в кольца и окостенение дуг	3.4–3.6	3.8–4.2	4.0–4.2	3.6–4.0
Закладка последнего медиального луча в лопасти брюшного плавника	4.2–4.4	4.6–5.0	>5.0	4.2–4.6
Появление 3–4-го членика в лучах лопастей в грудном и брюшном плавниках	3.4–4.0	4.2–4.8	4.4–5.0	3.4–4.2
Окостенение <i>hyobranchiale</i> в восходящей ветви жаберных дужек	3.3–3.4	3.6–4.4	4.2–4.6	3.4–3.6
Закладка ряда <i>predorsale</i>	3.6–3.8	>5.0	>5.0	3.8–4.0
Закладка чешуи	4.2–4.6	>5.0	>5.0	3.6–4.0
Череп:				
– смыкание саггитальных краёв <i>frontale</i> и примыкание к ним <i>parietale</i>	4.4–4.8	>5.0	>5.0	4.2–4.6
– разрастание и дифференцировка зачатка <i>supraethmoideum</i>	3.8–4.2	4.6–5.0	>5.0	3.6–4.0
– кальцификация пластины <i>suprapraeoperculum</i>	3.8–4.4	4.0–4.4	4.4–4.6	3.8–4.2
– закладка <i>orbitospenoideum</i>	4.0–4.2	>5.0	>5.0	4.0
– полное окостенение <i>hyomandibulare</i>	3.8–4.2	4.2–4.8	4.0–4.4	3.6–4.0
– дифференцировка зачатка <i>vomer</i>	<3.3	3.6–4.0	3.6–4.4	3.3–3.6

Примечание. Момент закладки билатеральных элементов определяли по более развитой стороне.

У ранней молодежи из р. Фальшивая и руч. Нижнекошелевский, где самки вымётывают икру в 1.5 раза меньшего размера, закладка костных структур выражено запаздывает. Особенно слабым окостенением скелета отличаются мелкие сеголетки из термального ручья. Несмотря на то что выход из грунта и переход на внешнее питание при повышенных значениях температуры должен происходить рано, у молодежи в августе не только не сформировались краевые жаберные тычинки (как минимум, по две—три сверху и снизу), но и каудальные пилорические придатки, медиальные лучи брюшных плавников и предорзалии; в черепе не произошло смыкание крышечных костей, не окостенели область орбиты и праеоперкулум (табл. 4). Все кости, несущие зубы, при этом развились полностью, и на них отчетливо заметны альвеолы премордиальных зубов. Обращают на себя внимание более сжатые сроки закладки большинства костных элементов по сравнению с сеголетками из р. Фальшивая.

Асимметрию числа жаберных лучей и тычинок, а также ветвистых лучей в грудных и брюшных плавниках с разных сторон тела анализировали у сеголеток *FL* > 40 мм после исключения особей с явными анатомическими аномалиями. В выборке из р. Фальшивая по четырём признакам в среднем было 3.0 асимметрии на особь, в

руч. Нижнекошелевский — 2.3, в руч. Апачинский — лишь 1.3. На фоне низкой и хаотичной направленности асимметрии средняя дисперсия показателя в р. Фальшивая составила 1.24, в руч. Нижнекошелевский — 0.79, в руч. Апачинский — 0.40. У 50% молодежи из первых двух водотоков число жаберных тычинок или лучей с разных сторон тела различалось на 2 единицы, 20–35% ранних мальков были асимметричны по всем признакам.

Вероятно, повышенная частота морфологических aberrаций (а также в определённой степени и торможение развития) у ранней молодежи из р. Фальшивая и руч. Нижнекошелевский связана с воспроизводством в неблагоприятных условиях. Показано, что смещение к границам толерантности по большинству факторов среды сопровождается у рыб нарушениями закладки и раннего морфогенеза сериальных, в том числе билатеральных, структур (Захаров, 1987; Кирпичников, 1987; Valentine et al., 1973; Романов, Ковалев, 2004). В отличие от руч. Апачинский и р. Начилова, которые удалены от территорий активного вулканизма, в водотоках, стекающих с вулканов, наблюдается хроническое загрязнение токсикантами и высоко минерализованными термальными водами. В частности, обнаруженные нами аномалии строения позвоночного столба — раздвоение остистых отростков, срастания тел по-

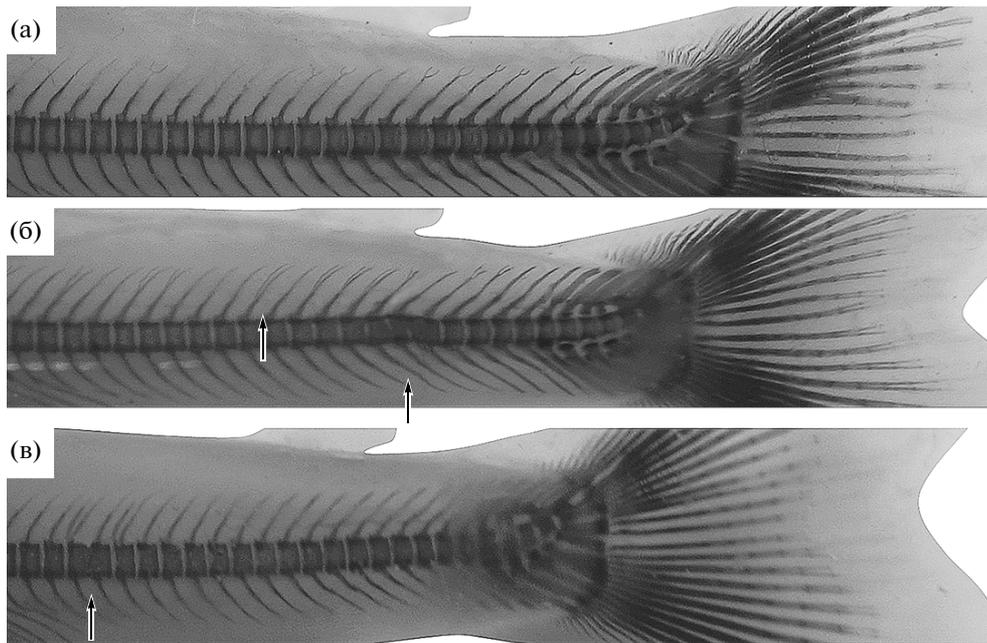


Рис. 4. Хвостовой отдел позвоночника сеголеток мальмы *Salvelinus malma* FL 4–5 см: а – норма, б – раздвоения остистых отростков (↑), в – сращения тел позвонков (↑).

звонков (рис. 4) — связывают с отравлением тяжёлыми металлами (Чеботарева, Савоскул, 1999), концентрация которых повышена в р. Фальшивая и руч. Нижнекошелевский (Есин, 2013; Есин и др., 2014).

Морфология старших рыб. Преднерестовые гольцы из всех обследованных водотоков в целом обладают сходным экстерьером. По сравнению с проходной мальмой они имеют пёструю окраску, крупную высокую голову с полунижним ртом, короткое туловище с высоким хвостовым стеблем, длинные непарные плавники (рис. 5). Межполовые различия выражены несущественно. Чаще самки имеют более короткую голову и удлинённую заднюю часть тела (соответственно, увеличенные постдорсальное и поствентральное расстояния и длину хвостового стебля). Такие различия проявляются во всех выборках по-разному, а их достоверность всегда минимальна, поэтому данные морфометрических промеров самцов и самок в ходе анализа были объединены (табл. 5).

Распределение большинства анализируемых индексов статистически не отличается от нормального (тесты Колмогорова–Смирнова), поэтому в анализе применяли стандартные параметрические критерии. Все выборки одноразмерных особей из разных водотоков статистически различаются между собой по нескольким пластическим признакам (MANOVA, $\lambda = 0.0021$, $F_{112} = 18.0$). Наибольшее отклонение в морфологии имеют рыбы из руч. Нижнекошелевский ($p =$

$= 0.083$). Их выделяют особо короткая и высокая голова, очень маленький рот, самый короткий и высокий хвостовой стебель, короткие плавники. Наименьший уровень дискриминации зафиксирован между рыбами из р. Кававля и руч. Апачинский ($p = 0.139$ и 0.140). При попарном сравнении (t -тест) достоверно эти выборки разделяются лишь по четырём признакам (наибольшая высота тела, длина основания спинного плавника, длина грудного и брюшного плавников). Примечательно, что именно в этих водотоках самцы перед нерестом приобретают выраженный брачный наряд: на нижней челюсти вырастает крюк, парные плавники удлиняются, непарные — краснеют, окраска темнеет.

В ходе морфометрического анализа обнаружено, что показатели разброса распределений индексов пластических промеров различаются между выборками отдельных водотоков на 1/4. В выборке из руч. Апачинский средние арифметические значения стандартного отклонения (σ^2) и коэффициента вариации (ρ) по 16 основным индексам (исключая метрику головы) составляют соответственно 0.85 и 0.16, в руч. Нижнекошелевский — 0.81 и 0.16, а в р. Фальшивая — 1.14 и 0.22. Учитывая строгое соблюдение процедуры анализа (выборки одного объёма, сходный размерный диапазон рыб), а также равномерное повышение внутривыборочного разброса за счёт всего комплекса признаков (величина разброса самих показателей σ^2 и ρ в выборках существенно не различается), обнаруженную закономерность можно интерпре-



Рис. 5. Половозрелые самцы ручьевой мальмы *Salvelinus malma* FL ~ 13.5 см из р. Кававля (а), руч. Тройной (б) и руч. Нижнекошелевский (в).

тировать как проявление различной стабильности аллометрического роста или, иными словами, онтогенетических траекторий морфологического развития (Fink, 1988). Можно предположить, что в р. Фальшивая неблагоприятные условия постэмбрионального развития вызывают у представителей молодого изолята (сход селя в 1996 г.) дестабилизацию закономерностей роста (частные гетерохронии, нескомпенсированные акселерации или ретардации и т.п.). Другой вариант увеличения вариабельности морфометрических индексов в выборке из загрязнённой реки — ослабление давления отбора по морфологическим параметрам в онтогенезе вследствие высокой смертности и сниженной конкуренции при физиологическом стрессе. В результате морфометрическое разнообразие среди выживших рыб сохраняется на относительно высоком уровне за счёт присутствия особей-носителей “условно безвредных” значений признаков. Низкая вариация и дисперсия распределений индексов в более древних изолятах из загрязнённых ручьёв Нижнекошелевский и

Тройной, напротив, указывают на специализацию и канализированность пути онтогенеза вопреки неизбежному возникновению высокой изменчивости при неблагоприятных условиях развития и повышенной температуре.

По форме хрящевого черепа обследованные выборки можно условно разделить на две группы. Рыб из руч. Апачинский и р. Кававля, а также жилых самцов из р. Начилова отличает раздвоенный (или слабо раздвоенный) роstrum с выраженной ямкой; ширина роstrума сопоставима с шириной хрящевого моста. Этмоидных фонтанелей в 60% случаев две; pteroticum достигает или налегает на sphenoticum; передний край supraoccipitale достигает дорсальных фонтанелей. У рыб из прочих водотоков педоморфные черты более выражены: роstrum узкий и скруглённый спереди; роstrальная ямка мелкая; этмоидная фонтанель чаще (80%) одна. Сам этмоидный отдел узкий и укороченный. Медиальных фонтанелей чаще нет. Pteroticum не налегает на sphenoticum, а отростки затылочной кости выступают над моз-

Таблица 5. Пластические признаки мальмы *Salvelinus malma* из исследованных водотоков Камчатки (выборки по 30 экз.)

Признак	Водоток				
	Кв	Ап	Фл	Тр	Нк
<i>FL</i> , см	$\frac{9.5}{8.7-10.5}$	$\frac{9.8}{8.7-10.6}$	$\frac{9.4}{8.5-10.3}$	$\frac{10.0}{8.5-11.6}$	$\frac{9.4}{8.4-10.4}$
	В % <i>FL</i>				
<i>c</i>	$\frac{22.2 \pm 0.13}{21.2-23.1}$	$\frac{22.8 \pm 0.12}{21.3-23.90}$	$\frac{22.1 \pm 0.10}{20.1-22.9}$	$\frac{22.6 \pm 0.11}{21.4-23.6}$	$\frac{19.7 \pm 0.10}{18.8-20.9}$
<i>ao</i>	$\frac{5.5 \pm 0.07}{4.9-5.9}$	$\frac{5.1 \pm 0.04}{4.6-5.5}$	$\frac{3.7 \pm 0.09}{3.0-5.1}$	$\frac{5.2 \pm 0.06}{4.6-5.6}$	$\frac{3.6 \pm 0.06}{2.8-4.2}$
<i>o</i>	$\frac{4.9 \pm 0.12}{4.0-5.8}$	$\frac{5.2 \pm 0.10}{4.5-6.4}$	$\frac{4.8 \pm 0.08}{3.9-5.5}$	$\frac{5.1 \pm 0.06}{4.6-5.6}$	$\frac{4.0 \pm 0.06}{3.4-4.6}$
<i>op</i>	$\frac{12.4 \pm 0.12}{11.4-13.4}$	$\frac{12.8 \pm 0.08}{11.9-13.8}$	$\frac{12.6 \pm 0.12}{11.3-14.1}$	$\frac{12.4 \pm 0.06}{12.0-13.2}$	$\frac{12.4 \pm 0.10}{11.1-13.4}$
<i>io</i>	$\frac{6.5 \pm 0.08}{5.9-7.1}$	$\frac{6.2 \pm 0.09}{5.3-7.0}$	—	$\frac{6.2 \pm 0.07}{5.7-6.8}$	—
<i>lmx</i>	$\frac{9.2 \pm 0.09}{8.4-9.7}$	$\frac{9.2 \pm 0.07}{8.5-10.1}$	$\frac{8.1 \pm 0.14}{6.9-9.7}$	$\frac{9.8 \pm 0.09}{9.3-11.5}$	$\frac{7.1 \pm 0.09}{6.0-7.9}$
<i>lmd</i>	$\frac{11.7 \pm 0.12}{10.5-12.8}$	$\frac{12.1 \pm 0.10}{11.3-13.3}$	$\frac{9.7 \pm 0.15}{8.3-11.2}$	$\frac{12.3 \pm 0.16}{11.3-13.8}$	$\frac{9.6 \pm 0.14}{11.1-12.4}$
<i>cH</i>	$\frac{14.2 \pm 0.16}{13.3-15.7}$	$\frac{14.9 \pm 0.16}{13.0-16.6}$	$\frac{15.2 \pm 0.17}{13.0-17.1}$	$\frac{13.9 \pm 0.10}{13.0-15.0}$	$\frac{16.0 \pm 0.11}{14.8-17.2}$
<i>H</i>	$\frac{18.2 \pm 0.17}{16.8-19.9}$	$\frac{16.8 \pm 0.20}{14.6-18.9}$	$\frac{19.1 \pm 0.19}{17.5-21.6}$	$\frac{17.2 \pm 0.21}{15.3-18.9}$	$\frac{19.5 \pm 0.18}{18.0-21.8}$
<i>h</i>	$\frac{7.9 \pm 0.14}{6.4-8.8}$	$\frac{7.7 \pm 0.08}{6.5-8.3}$	$\frac{8.6 \pm 0.09}{7.7-9.5}$	$\frac{8.1 \pm 0.12}{6.9-8.8}$	$\frac{10.0 \pm 0.09}{9.1-11.1}$
<i>lpc</i>	$\frac{18.2 \pm 0.23}{16.3-19.9}$	$\frac{18.4 \pm 0.14}{16.8-19.7}$	$\frac{16.6 \pm 0.37}{10.2-20.1}$	$\frac{17.4 \pm 0.18}{16.4-19.3}$	$\frac{14.8 \pm 0.12}{13.4-15.8}$
<i>lD</i>	$\frac{12.1 \pm 0.13}{10.9-13.9}$	$\frac{13.0 \pm 0.12}{11.4-14.0}$	$\frac{12.1 \pm 0.13}{10.9-13.4}$	$\frac{11.6 \pm 0.11}{10.8-12.5}$	$\frac{13.4 \pm 0.13}{12.2-14.6}$
<i>hD</i>	$\frac{15.3 \pm 0.20}{13.7-17.0}$	$\frac{16.1 \pm 0.18}{14.2-17.5}$	$\frac{15.7 \pm 0.17}{14.3-17.1}$	$\frac{15.5 \pm 0.14}{14.4-16.8}$	$\frac{13.7 \pm 0.15}{11.9-15.4}$
<i>lA</i>	$\frac{9.4 \pm 0.20}{7.4-11.5}$	$\frac{10.2 \pm 0.12}{8.9-11.4}$	$\frac{9.8 \pm 0.16}{7.9-11.3}$	$\frac{9.0 \pm 0.12}{8.0-10.1}$	$\frac{10.6 \pm 0.10}{9.5-11.6}$
<i>hA</i>	$\frac{13.0 \pm 0.18}{11.5-14.4}$	$\frac{13.7 \pm 0.15}{12.0-15.8}$	$\frac{14.1 \pm 0.13}{13.0-15.4}$	$\frac{13.5 \pm 0.18}{12.2-15.4}$	$\frac{11.6 \pm 0.12}{10.8-12.7}$
<i>lP</i>	$\frac{14.6 \pm 0.14}{13.3-16.3}$	$\frac{15.4 \pm 0.18}{14.1-17.7}$	$\frac{15.5 \pm 0.14}{14.3-17.0}$	$\frac{15.9 \pm 0.13}{14.7-16.8}$	$\frac{13.8 \pm 0.20}{11.2-15.3}$
<i>lV</i>	$\frac{11.4 \pm 0.12}{10.5-12.4}$	$\frac{12.1 \pm 0.09}{11.3-13.1}$	$\frac{11.9 \pm 0.11}{10.8-13.0}$	$\frac{12.6 \pm 0.13}{11.4-13.8}$	$\frac{11.0 \pm 0.12}{9.6-12.0}$
<i>aD</i>	$\frac{42.1 \pm 0.18}{40.7-43.1}$	$\frac{42.1 \pm 0.17}{39.8-43.9}$	$\frac{42.4 \pm 0.19}{40.4-44.8}$	$\frac{41.8 \pm 0.12}{40.5-43.4}$	$\frac{42.6 \pm 0.18}{40.4-44.2}$
<i>pD</i>	$\frac{39.8 \pm 0.23}{38.4-41.3}$	$\frac{39.4 \pm 0.21}{37.3-41.3}$	$\frac{39.5 \pm 0.31}{36.4-42.4}$	$\frac{38.1 \pm 0.16}{36.5-39.2}$	$\frac{36.5 \pm 0.21}{34.7-39.2}$

Таблица 5. Окончание

Признак	Водоток				
	Кв	Ап	Фл	Тр	Нк
<i>aV</i>	$\frac{46.1 \pm 0.21}{44.8-47.7}$	$\frac{46.2 \pm 0.17}{44.2-48.4}$	$\frac{44.8 \pm 0.25}{43.3-48.1}$	$\frac{45.6 \pm 0.18}{44.1-47.4}$	$\frac{46.1 \pm 0.16}{44.5-47.9}$
<i>pV</i>	$\frac{45.0 \pm 0.39}{42.9-47.9}$	$\frac{45.0 \pm 0.24}{42.8-47.8}$	$\frac{45.6 \pm 0.43}{39.9-49.0}$	$\frac{44.7 \pm 0.25}{42.7-47.7}$	$\frac{43.7 \pm 0.17}{42.1-45.5}$
<i>aA</i>	$\frac{64.0 \pm 0.28}{61.8-66.1}$	$\frac{63.7 \pm 0.15}{62.1-65.3}$	$\frac{63.6 \pm 0.32}{61.1-67.1}$	$\frac{63.4 \pm 0.21}{62.0-65.1}$	$\frac{65.2 \pm 0.17}{63.6-67.2}$
<i>P-V</i>	$\frac{26.9 \pm 0.24}{24.9-28.8}$	$\frac{26.2 \pm 0.15}{24.7-27.4}$	$\frac{25.8 \pm 0.21}{23.1-27.5}$	$\frac{26.3 \pm 0.16}{24.5-27.8}$	$\frac{28.6 \pm 0.20}{25.9-31.0}$
<i>V-A</i>	$\frac{18.8 \pm 0.25}{16.7-20.1}$	$\frac{18.1 \pm 0.16}{16.4-19.8}$	$\frac{19.2 \pm 0.22}{17.4-21.6}$	$\frac{18.7 \pm 0.14}{17.3-20.0}$	$\frac{19.4 \pm 0.16}{17.8-20.8}$

Примечание. *FL* – длина по Смитту, *c* – длина головы, *ao* – длина рыла, *o* – вертикальный диаметр глаза, *op* и *io* – заглазничное и межглазничное расстояния, *lmx* и *lmd* – длина верхней и нижней челюсти, *cH* – высота головы на уровне затылка, *H* и *h* – наибольшая и наименьшая высоты тела, *lpc* – длина хвостового стебля, *ID* и *hD* – длина основания и высота спинного плавника, *lA* и *hA* – то же анального плавника, *IP* и *IV* – длина грудного и брюшного плавников; расстояния: *aD* – антедорсальное, *pD* – постдорсальное, *aV* – антевентральное, *pV* – поствентральное, *aA* – антеанальное, *P-V* – пектоventральное, *V-A* – вентроанальное. Над чертой – среднее значение и его ошибка, под чертой – пределы варьирования показателя.

говыми фонтанелями (кроме рыб из руч. Нижнекошелевский с уменьшенной затылочной костью), в самой затылочной кости при этом вместо медиального гребня сохраняется хрящевой шов (рис. 6).

При высокой индивидуальной изменчивости костей черепа все исследованные группировки объединяет прямая широкая верхнечелюстная кость с короткой лопаткой, сошник с широкой головкой и короткой рукояткой, подвесок с сильно выемчатым передним гребнем, узкая крышечная кость. Зубы на всех костях очень мощные, в

местах их утраты сохраняются глубокие альвеолы. Для всех просмотренных рыб также характерна вытянутая форма supraethmoideum с менее заметной, чем у проходной мальмы, перетяжкой. Однако выборка из руч. Нижнекошелевский характеризуется особой клиновидной формой данной кости: перетяжка не выражена, а ширина супраэтноида в задней части примерно равна ширине головки (рис. 7).

По меристическим признакам ближе всего к описанной ранее ручьевой мальме из притока оз. Азабачье (Савваитова, Романов, 1969) оказа-

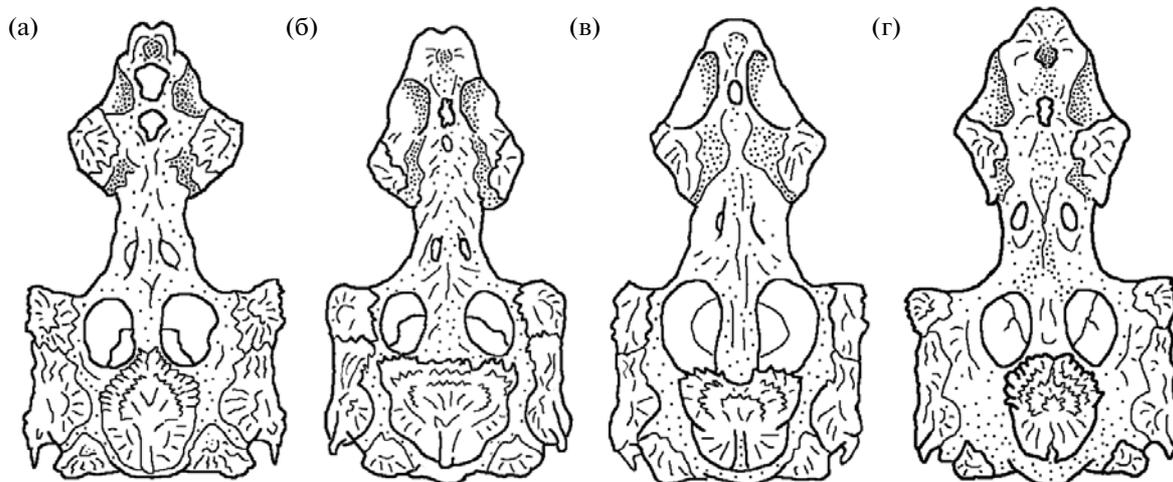


Рис. 6. Хондрокрании преднерестовых карликов и самцов ручьевой мальмы *Salvelinus malma*: а – р. Начилова, б – р. Кававля, в – руч. Тройной, г – руч. Нижнекошелевский.

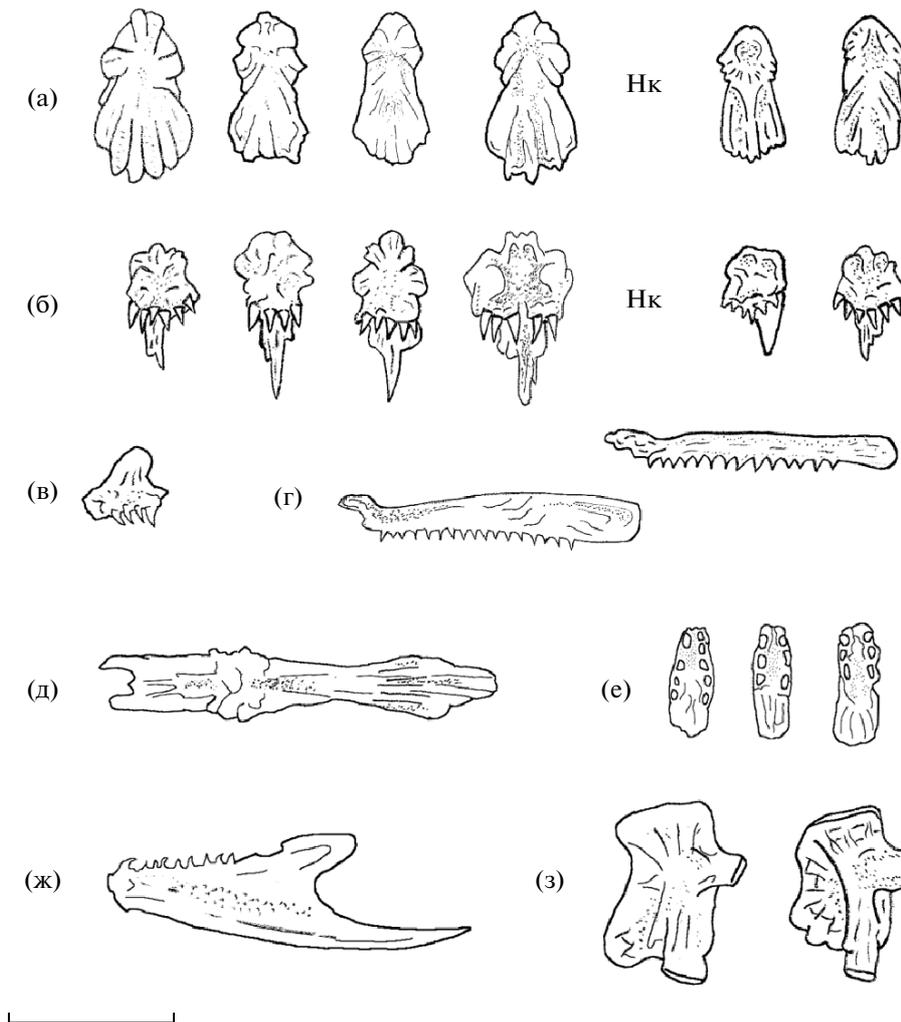


Рис. 7. Вариации в строении некоторых костей висцерального скелета ручьевой мальмы *Salvelinus malma* из исследованных водотоков Камчатки (Нк – руч. Нижнекошелевский): а – supraethmoideum, б – vomer, в – praemaxillare, г – maxillare, д – parasphenoideum, е – glossohyale, ж – dentale, з – hyomandibulare. Масштаб: 1 см.

лись рыбы из рек Кававля и Фальшивая. Различия между этими выборками статистически не значимы (парный тест Манна–Уитни, дисперсионный тест Краскала–Уоллиса). Наиболее низкое число жаберных тычинок у мальмы из руч. Пономарский, скорее всего, связано с несовершенством применённой авторами методики подсчёта. Рыбы из равнинного руч. Апачинский с тёмной, быстро прогревающейся водой отличаются пониженным числом сериальных элементов (табл. 6); статистически значимые отличия от выборок из рек Кававля и Фальшивая получены по четырём признакам: числу жаберных тычинок (*sp.br.*), пилорических придатков (*pc*), позвонков (*vert.*) и лучей в анальном плавнике (*A*). Снижение числа сериальных структур связывают с повышенными значениями температуры во время их закладки (Taning, 1952; Fowler, 1970) и с выраженностью пedomорфоза в онтогенезе (Пичугин и

др., 2006). В связи с этим закономерно, что самое обособленное положение по счётным признакам (достоверные отличия по *sp.br.*, *pc*, *vert.* и *A*; $p \leq 0.01$) занимает группировка с канализированным развитием из термального руч. Нижнекошелевский. Очень низкие значения *sp.br.*, *vert.* и *pc* сближают её с южной мальмой, причём с южных границ ареала. Для Камчатки меристическая формула мальмы из руч. Нижнекошелевский уникальна, число большинства меристических структур ниже, чем у ручьевых голец с северокурильских островов (Савваитова и др., 2004а). Карликовые самцы, развившиеся из молоди проходной формы, в сравнении со специализированными пedomорфными группировками отличаются высоким числом всех меристических структур, особенно *sp.br.* и *pc* (достоверные отличия в дисперсионных тестах).

Таблица 6. Меристические признаки мальмы *Salvelinus malma* из исследованных водотоков Камчатки (выборки по 20 экз.)

Признак	Жилая форма (оба пола)						Проходная форма (карликовые самцы)
	Водоток						
	Пн*	Кв	Ап	Фл	Нк	Нч	
<i>sp.br.</i>	20.0 ± 0.16 16–24	22.9 ± 0.35 19–27	22.1 ± 0.17 20–23	23.2 ± 0.12 21–25	21.7 ± 0.22 19–25	23.9 ± 0.16 19–25	
<i>rb</i>	11.4 ± 0.07 10–13	11.7 ± 0.10 11–13	11.3 ± 0.10 10–13	11.6 ± 0.08 11–13	11.3 ± 0.16 9–14	11.8 ± 0.11 10–13	
<i>pc</i>	28.8 ± 2.18 21–35	28.4 ± 0.76 20–36	26.7 ± 0.71 18–33	28.3 ± 0.64 20–35	24.7 ± 0.56 19–30	29.4 ± 1.19 20–36	
<i>vert.</i>	67.3 ± 0.13 62–70	66.6 ± 0.32 63–70	64.7 ± 0.35 62–67	66.4 ± 0.29 62–68	62.6 ± 0.29 61–66	67.1 ± 0.22 65–69	
<i>D</i>	10.6 ± 0.06 9–12	10.2 ± 0.11 9–11	10.0 ± 0.12 9–11	10.0 ± 0.08 9–11	10.2 ± 0.14 9–11	10.3 ± 0.8 9–11	
<i>A</i>	8.8 ± 0.5 7–10	8.8 ± 0.17 7–10	8.6 ± 0.22 7–10	8.9 ± 0.17 7–11	9.1 ± 0.12 8–10	8.8 ± 0.08 7–11	
<i>P</i>	12.4 ± 0.06 11–13	12.3 ± 0.14 11–13	12.3 ± 0.11 11–14	12.7 ± 0.06 11–14	12.4 ± 0.12 11–14	12.6 ± 0.08 11–14	

Примечание. *sp.br.* – число жаберных тычинок на 1-й жаберной дуге, *rb* – число жаберных лучей, *pc* – число пилорических придатков, *vert.* – число позвонков; *D*, *A* и *V* – число ветвистых лучей в спинном, анальном и грудном плавниках. Над чертой – среднее значение и его ошибка, под чертой – пределы варьирования показателя. * по: Савваитова, Романов, 1969.

Только в популяции из руч. Нижнекошелевский высокая асимметрия билатеральных структур сохраняется в старших возрастных группах. Суммарно по четырём признакам (числу жаберных лучей и тычинок, лучей в грудных и брюшных плавниках) в выборке половозрелых рыб учтено 2.2 асимметрии на особь ($\sigma^2 = 3.1$). В старших группах из р. Фальшивая этот показатель снизился до 1.3 ($\sigma^2 = 1.9$). Этот факт подтверждает предположение о высокой смертности молоди из-за загрязнения воды. В руч. Апачинский и р. Начилова асимметрия всех возрастных групп была стабильно низкой – 1.0–1.2 на особь ($\sigma^2 = 1.2–1.5$).

Дополнительно обнаружено, что у 12% рыб (во всех возрастных группах) из термального ручья при сохранении обычной асимметрии изгибов кишечника печень расположена справа от желудка. Подобные зеркальные инверсии в положении внутренних органов известны для ручьевого мальмы. Например, в изоляте из р. Фонтанка на о-ве Онекотан встречаются рыбы с правым изгибом тонкой кишки (Рыбы ..., 2013).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Появление ручевых популяций гольцов на Камчатке связано с множественным вселением неспециализированного экотипа мальмы в самые

верховья нерестовых бассейнов. Вероятно, этот процесс начался лишь в конце плейстоцена – начале голоцена при колонизации Камчатки из Берингийского ледникового рефугиума (Омельченко, 2005; Oleinik et al., 2007) и продолжается повсеместно до сих пор. Морфологическая однотипность ручьевых группировок указывает на наличие у северной мальмы специальной дискретной адаптивной нормы (по: Медников, 1987), проявляющейся при определённом сочетании условий. В основе обособления ручевых популяций лежат два комплекса факторов: воспроизводство в нетипичных и неблагоприятных условиях и изоляция (или удаление без географической изоляции) мест воспроизводства от путей миграции и основных нерестилищ проходной формы. Запуск онтогенетического канала, приводящего к тугорослой ручьевого формы, во всех бассейнах проходит со специализацией раннего морфогенеза. Генеральное направление такой специализации – педоморфоз, позволяющий с большей вероятностью закончить репродуктивный цикл в условиях повышенных рисков при существовании на границе адаптационных возможностей.

Наиболее педоморфные группировки обнаружены в ручьях с самыми нетипичными условиями, в то время как в других реках редуцированные изменения морфологии выражены в меньшей степени. Педоморфозу ручьевого мальмы сопут-

стает ранняя остановка анатомической дифференциации и канализация развития, приводящие к закладке относительно малого числа сериальных элементов, низкой рельефности черепа, торможению соматического роста и снижению плодовитости.

Процесс специализации в ручьевых популяциях продолжается, поэтому рыбы из разных водотоков различаются по меристическим признакам, скорости созревания, плодовитости и так далее. Ручьи Пономарский и Апачинский и р. Кававля населяет наименее морфологически обособленная ручьевая мальма с относительно длинным жизненным циклом. В р. Фальшивая на границе адаптационных возможностей воспроизводится молодой изолят с нестабильными биологическими характеристиками. Самой специализированной можно считать ручьевую мальму из руч. Нижнекошелевский. Воспроизводство этой группировки проходит при пороговых для вида значениях температуры воды 13–17°C (Пичугин и др., 2006). Воздействие этого фактора усугубляет хроническое загрязнение воды тяжёлыми металлами и минеральными взвесями (Есин, 2013). В итоге группировку отличает высокая частота флуктуирующей асимметрии у рыб всех возрастов и различные aberrации развития. Уникально низкое число сериальных элементов и вытянутый супраэтноид сближают этих рыб с ручьевыми гольцами Сахалина и южных Курил. Ранее подобную форму супраэтноида было предложено рассматривать как отличительную характеристику южной мальмы (Савваитова и др., 2004б). Учитывая близость известной зоны контакта северной и южной мальмы на о-ве Шумшу к юго-западной оконечности п-ова Камчатка (Савваитова и др., 2004б; Омельченко, 2005), для уточнения таксономической принадлежности рыб из руч. Нижнекошелевский у них был выполнен анализ полиморфизма контрольного региона мтДНК (Bruner et al., 2001). После секвенирования были выделены четыре типа последовательности общего участка гена *cyt b* – *D-loop*, принадлежащие TCS-кластеру типичной северной мальмы с центральным гаплотипом, аналогичным H29 (Павлов и др., 2013), и два уникальных гаплотипа, отличающиеся на одну замену. Наличие таких уникальных гаплотипов в небольшой жилой группировке, очевидно, подтверждает репродуктивную обособленность рыб от проходной формы из р. Речка 3-я, но также – их принадлежность к северной мальме. В этой ситуации клиновидную форму супраэтноида, как и уменьшенное число сериальных элементов скелета, скорее следует связывать с педоморфозом и развитием в специфических условиях. О связи формы костей черепа лососей с условиями развития и роста хорошо известно (Медведева, 1980). В частности, с ростом у лососей наблюдается закономерное увеличение

рельефности и ширины большинства покровных костей (Романов, 1980; Глубоковский, 1995). Все обследованные группировки ручьевой мальмы отличаются от проходных (Медведева, 1977) качественными характеристиками строения висцерального скелета и хондрокrania.

Работа выполнена при финансовой поддержке грантов РФФИ № 12-04-31118 “мол_а” и 14-04-01433 “а”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Волкова О.В., Елецкий Ю.К. 1982. Основы гистологии с гистологической техникой. М.: Медицина, 304 с.
- Волобуев В.В. 1978. О карликовых ручьевых гольцах рода *Salvelinus* (Nilson) Richardson материкового побережья Охотского моря // Систематика и биология пресноводных организмов северо-востока Азии. Т. 49. Владивосток: БПИ ДВО РАН. С. 96–111.
- Глубоковский М.К. 1995. Эволюционная биология лососевых рыб. М.: Наука, 343 с.
- Гриценко О.Ф. 2002. Проходные рыбы острова Сахалин (систематика, экология, промысел). М.: ВНИРО, 247 с.
- Есин Е.В. 2013. Карликовая ручьевая мальма *Salvelinus malma* W. (Salmonidae) из термальной реки юго-западной оконечности Камчатки // Сб. тр. Кроноцкого заповедника. Вып. 3. С. 51–65.
- Есин Е.В., Сорокин Ю.В. 2012. Жилая кунджа *Salvelinus leucomaenis* из термального ручья, впадающего в Семлячский лиман (Кроноцкий заповедник, Камчатка) // Вопр. ихтиологии. Т. 52. № 2. С. 207–214.
- Есин Е.В., Сорокин Ю.В., Леман В.Н. 2011. Особенности ихтиофауны и экстремальные условия обитания в дельте реки вулканического района (р. Фальшивая, юго-восточная Камчатка) // Там же. Т. 51. № 1. С. 34–41.
- Есин Е.В., Сорокин Ю.В., Метальникова К.В. 2014. Биология жилой мальмы *Salvelinus malma* (Salmonidae) из реки с повышенной природной концентрацией токсикантов и взвеси (восточный вулканический пояс Камчатки) // Там же. Т. 54. № 1. С. 68–77.
- Захаров В.М. 1987. Асимметрия животных. М.: Наука, 216 с.
- Касумян А.О. 2004. Вестибулярная система и чувство равновесия рыб: учебное пособие к курсу лекций “Физиология рыб”. М.: Изд-во МГУ, 99 с.
- Кирпичников В.С. 1987. Генетика и селекция рыб. Л.: Наука, 520 с.
- Лысенко Л.Ф. 1997. О структуре популяции атлантического лосося *Salmo salar* L. реки Варзуги (Кольский полуостров) // Вопр. ихтиологии. Т. 47. № 6. С. 475–482.
- Медведева Е.Д. 1977. Внутривидовая изменчивость хондрокrania и некоторых других остеологических признаков у гольца (род *Salvelinus*, Salmoniformes, Salmonidae) острова Беринга (Командорские о-ва) // Зоол. журн. Т. 56. № 4. С. 563–575.
- Медведева Е.Д. 1980. Популяционная и географическая изменчивость некоторых остеологических признаков у гольца (род *Salvelinus* Nilsson / Richardson, Salmonidae) // Лососевидные рыбы. Л.: Наука. С. 159–171.

- Медников Б.М. 1987. Проблема видообразования и адаптивные нормы // Журн. общ. биологии. Т. 48. № 1. С. 15–26.
- Митанс А.Р. 1973. О карликовых самцах и половой структуре популяции балтийского лосося *Salmo salar* L. // Вопр. ихтиологии. Т. 13. Вып. 2 (79). С. 231–237.
- Омельченко В.Т. 2005. Гольцы рода *Salvelinus* Richardson (Salmoniformes, Salmonidae): генетическая дивергенция популяций Северо-Востока и Дальнего Востока России // Чт. памяти В.Я. Леванидова. Вып. 3. С. 492–509.
- Омельченко В.Т., Салменкова Е.А., Шедько С.В. 2002. Аллозимная изменчивость и генетическая дивергенция мальмы (*Salvelinus malma* Walbaum) Курильских островов // Генетика. Т. 38. № 9. С. 1259–1269.
- Павлов Д.А. Осинов А.Г. 2004. Основные особенности раннего онтогенеза у лососевых рыб (Salmoniformes) и других представителей Protocantopterigii в связи с филологией // Вопр. ихтиологии. Т. 44. № 3. С. 293–312.
- Павлов Д.С., Груздева М.А., Кузицин К.В. и др. 2012. Разнообразие мигрантной жизненной стратегии мальмы *Salvelinus malma* (Walbaum) Камчатки на основе анализа соотношения ионов Str^{2+}/Ca^{2+} в отолитах // Матер. XIII Междунар. науч. конф. “Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей”. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 98–101.
- Павлов Д.С., Кузицин К.В., Груздева М.А. и др. 2013. Фенетическое разнообразие и пространственная структура гольцов (*Salvelinus*) озёрно-речной системы Кроноцкая (восточная Камчатка) // Вопр. ихтиологии. Т. 53. № 6. С. 645–670.
- Пичугин М.Ю. 2002. Закладка и развитие элементов скелета в раннем онтогенезе у гольцов *Salvelinus alpinus*–*S. malma* complex: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: МГУ, 25 с.
- Пичугин М.Ю. 2009. Развитие элементов скелета в эмбрионально-личиночный период у карликовой и мелкой симпатрических форм *Salvelinus alpinus* complex из оз. Даватчан (Забайкалье) // Вопр. ихтиологии. Т. 49. № 6. С. 763–780.
- Пичугин М.Ю., Сидоров Л.К., Гриценко О.Ф. 2006. О ручьевых гольцах южных Курильских островов и возможном механизме образования карликовых форм мальмы *Salvelinus malma curilus* // Там же. Т. 46. № 2. С. 224–239.
- Пичугин М.Ю., Гриценко О.Ф., Осинов А.Г. 2008. О морфологическом разнообразии южной мальмы *Salvelinus malma krascheninnikovi* из водоемов Сахалина // Там же. Т. 48. № 3. С. 337–360.
- Романов Н.С. 1980. Изменение покровных костей хондрокраниума нерки в постэмбриональном онтогенезе // Популяционная биология и систематика лососевых. Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР. С. 113–121.
- 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.
- Рыбы Курильских островов. 2013 / Под ред. Гриценко О.Ф.. М.: Изд-во ВНИРО, 384 с.
- Савваитова К.А. 1960. О карликовых самцах рода *Salvelinus* (Salmonidae) // ДАН СССР. Т. 135. № 1. С. 217–220.
- Савваитова К.А. 1989. Арктические гольцы (структура популяционных систем, перспективы хозяйственного использования). М.: Агропромиздат, 224 с.
- Савваитова К.А., Романов Н.С. 1969. Некоторые особенности систематики и биологии карликовой ручьевой формы молоди озёрно-речной формы арктического гольца *Salvelinus alpinus* (L.) из бассейна Азабачьего озера (Камчатка) // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки. № 5. С. 16–28.
- Савваитова К.А. Груздева М.А., Кузицин К.В. и др. 2004а. Ручьевые гольцы рода *Salvelinus* северных Курильских островов // Вопр. ихтиологии. Т. 44. № 1. С. 89–101.
- Савваитова К.А., Кузицин К.В., Кончакова С.А., Груздева М.А. 2004б. Вариации в строении черепа у гольцов (род *Salvelinus*) Камчатско-Курильской гряды и таксономический статус форм // Там же. Т. 44. № 3. С. 313–331.
- Чеботарева Ю.В., Савоскул С.П. 1999. Патоморфологические изменения в организме рыб как следствие стрессового воздействия // Разнообразие рыб Таймыра. М.: Наука. С. 155–158.
- Черешнев И.А., Волобуев В.В., Шестаков А.В., Фролов С.В. 2002. Лососевидные рыбы Северо-Востока России. Владивосток: Дальнаука, 496 с.
- 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.
- Fink W.L. 1988. Phylogenetics and the analysis of ontogenetic patterns // Heterochrony in evolution / Ed. McKinney M.L. N.Y.: Plenum Press. P. 71–91.
- Fleming I.A., Reynolds J.D. 2004. Salmonid breeding systems // Evolution illuminated: salmon and their relatives / Eds. Hendry A.P., Stearns S.C. Oxford: Oxford Univ. Press. P. 265–294.
- Fowler J.A. 1970. Control of vertebrae number of teleost – an embryological problem // Quart. Rev. Biol. V. 45. № 2. P. 148–167.
- Leggett W.C., Power G. 1969. Differences between two populations of landlocked Atlantic salmon (*Salmo salar*) in Newfoundland // J. Fish. Res. Board Can. V. 26. P. 1585–1596.
- McNamara K.J. 1997. Shapes of time: the evolution of growth and development. Baltimore; L.: John Hopkin’s Univ. Press, 342 p.
- Oleinik A.G., Skurikhina L.A., Brykov V.A. 2007. Divergence of *Salvelinus* species from northeastern Asia based on mitochondrial DNA // Ecol. Freshwat. Fish. V. 16. Iss. 1. P. 87–98.
- Taning A.V. 1952. Experimental study of meristic characters in fishes // Biol. Rev. Philos. Soc. V. 27. № 2. P. 169–193.
- Valentine D.V., Soule M.E., Samollov P. 1973. Asymmetry analysis in fishes: a possible statistical indicator of environmental stress // Nat. Mar. Fish. Serv. Fish Bull. V. 71. P. 357–370.