

УДК 597.553.2.574.32

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

© 2015 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 — 03.12.2013 г.

Гольцы рода *Salvelinus* из верховьев бассейна р. Шумная нагуливаются в мелководном термальном водоёме, на нерест в начале осени спускаются в вытекающую из озера реку и её притоки. Рыбы живут не более 11 лет, максимальная длина 55 см, масса — 1.6 кг. Численность нерестовой группировки составляет около 350–400 экз. Популяция является носителем единственного, не специфического для мальмы *S. malma*, гаплотипа региона *Cyt b-D-loop* митохондриальной ДНК. Морфологически гольцы из оз. Центральное близки к гольцам оз. Дальнее, что указывает на происхождение узонских популяций от общего предка. От проходной мальмы они отличаются крупной головой с удлинённой жаберной крышкой, высоким хвостовым стеблем, большим числом лучей в непарных плавниках и пилорических придатков. По форме костей черепа изолированные популяции из кальдеры Узон выделяются узким подвеском и головкой сошника, укороченной передней частью парасфеноида, длинной верхней челюстью. Все различия носят частотный характер, однозначных дискриминирующих параметров между изолированными популяциями и проходной мальмой не обнаружено.

Ключевые слова: гольцы *Salvelinus*, изолированная популяция, озёрно-речная мальма *S. malma*, Узон, оз. Центральное, р. Шумная, Кроноцкий заповедник, Камчатка.

DOI: 10.7868/S004287521501004X

Согласно современным представлениям, северная мальма *Salvelinus malma malma* окончательно сформировалась как самостоятельная система популяций (самостоятельный таксон) в беринговоморском рефугиуме в ходе последнего ледникового периода (Brunner et al., 2001; Олейник, 2013). Расселение нового таксона по освободившимся ото льда верховьям речных бассейнов Камчатки в начале голоцена происходило в условиях активной вулканической деятельности. Катастрофические изменения вулканических ландшафтов новейшего постледникового периода приводили к появлению уникальных изолированных популяций. Авторам статьи известно более чем о 10 подобных изолятах из озёр-мааров Крокур и Дальнее, озёр Сево в бассейне р. Валагина, Зелёное (бассейн р. Тополовая), Гольцовое (бассейн р. Гольцовка), Утиное (бассейн р. Шануч), а также из ручьёв с непреодолимыми водопадами. Выявление специфических особенностей биологии подобных популяций крайне актуально в свете поиска механизмов формо- и видообразования у лососей, однако опубликованные данные по ним до сих пор отсутствуют, за исключением множества работ по “букету” форм Кроноцкого озера (Викторовский, 1978; Глубо-

ковский, 1995; Черешнев и др., 2002; Osberg et al., 2009).

В настоящей статье приводится первое описание популяции озёрно-речных гольцов, обнаруженных в водной системе одного из крупнейших вулканических центров восточной Камчатки — Узон-Гейзерной депрессии; в сравнительном аспекте рассматриваются особенности биологии узонского изолята из системы оз. Центральное—р. Шумная, кратерного оз. Дальнее и проходной мальмы из нижнего течения рек Кроноцкого залива.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Ранее не исследованная популяция гольца населяет оз. Центральное и верхнее течение вытекающей из него р. Шумная с притоками (рис. 1). Центральный водоём кальдеры расположен на высоте 650 м над уровнем моря в окружении низовых болот. Эвтрофное озеро площадью 3.0 км² (максимальная длина 1.8 км) имеет низкие сплавинные берега и средние глубины около 1.2 м; максимальная глубина — 3 м. Дно оз. Центральное сложено пемзой галькой и песком, заилено

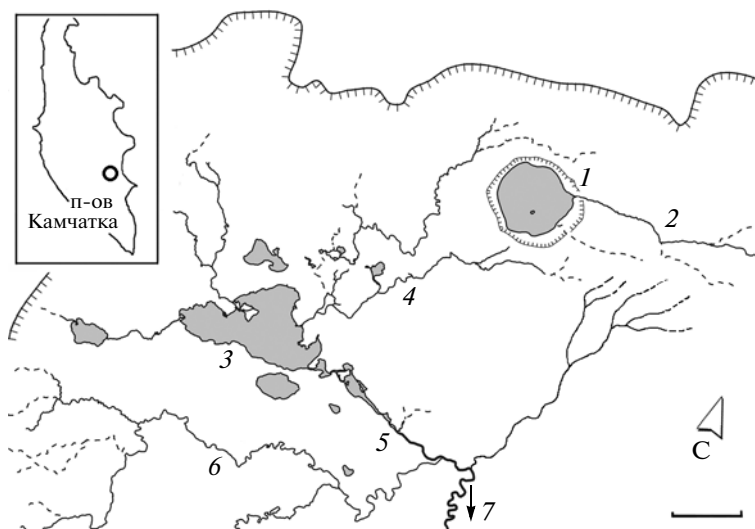


Рис. 1. Схема водной сети кальдеры Узон: 1 — оз. Дальнее, 2 — руч. Дальний, 3 — оз. Центральное, 4 — руч. Весёлый, 5 — р. Шумная, 6 — руч. Западный, 7 — водопад в 12 км ниже истока, (○) — положение кальдеры на п-ове Камчатка. Масштаб: 1 км.

и местами густо заросло нитчаткой и высшей водной растительностью. В водоём впадают три ручья, собирающие стоки с сольфаторных и термальных полей. Термальная подпитка обуславливает отсутствие постоянного ледового покрова в зимние месяцы на большей части акватории.

Река Шумная в верхнем течении имеет равнинное меандрирующее русло, сложенное окатанной галькой с одиночными глыбами на плёсах и гравием на редких перекатах. Меженный расход в истоке $1.0 \text{ м}^3/\text{с}$. Ширина водотока в верхнем течении составляет в среднем 12 м, глубина — 0.3 м. Уклон дна не более 1.5–2.0 м/км, скорость течения на стрежне не выше 0.5 м/с. В 10 км от истока река входит в каньон и обрывается 50-метровым водопадом.

Обследование озёрно-речной системы провели 18–25.08.2010 и 02.08–02.09.2011 гг. В августе вода оз. Центральное прогрелась до 22°C , прозрачность составляла около 2.5–3.0 м, мутность — 3.0 г/м^3 , насыщенность воды кислородом — 120–140%, $\text{pH} = 7.1$, минерализация — 21.0 мг/л . Валовое содержание в воде фосфора и азота в августе составляло соответственно 0.098 и 0.526 мг/л , что в три и два раза выше, чем в соседнем олиготрофном кратерном оз. Дальнее. В озере гольцов ловили спиннингами и ставными сетями, в реке — 10-метровым мальковым неводом, спиннингами и сачками. Численность молоди в реке определяли по методике Зиппина (Zippin, 1958), дополнительно на нерестилищах проводили визуальный учёт производителей.

Всего выловили и проанализировали 135 экз. молоди и 81 взрослую особь. У рыб определили

длину по Смитту (FL), массу, пол, упитанность по Кларку, стадию зрелости гонад, возраст и ширину годовых приростов сагиттальных отолитов, количественно оценили содержимое желудков. Изучение морфологии тела по 27 пластическим и 9 меристическим признакам провели на выборках молоди 1+ и преднерестовых рыбах по схеме Правдина (1966). Для билатеральных меристических структур определили дисперсию (σ^2_{1-r}) и направленность (Md_{1-r}) асимметрии (Романов, Ковалев, 2004). Форму хондрокrania и 17 костей черепа взрослых особей без нерестовых изменений оценивали по общепринятым методикам (Васильева, 1980). Полиморфизм митохондриальной ДНК определили для последовательностей участков *Cyt b* и *D-loop*, выделенных стандартным солевым методом от 10 экз. Для амплификации и секвенирования участка *D-loop* использовали праймер Trp2 (Brunner et al., 2001), для гена *Cyt b* — праймеры L14795 и H15844 (Радченко, 2004). Пойманных гольцов сравнивали с рыбами из оз. Дальнее и проходной мальмой из нижнего течения р. Шумная. В анализе использовали средства статистики, доступные в программных пакетах Statsoft.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Образ жизни, численность. Взрослые рыбы нагуливаются в оз. Центральное, но единично встречаются на ямах в русле р. Шумная. Озёрные гольцы держатся стаями по 30–40 экз., активно передвигаются по акватории и атакуют любые потенциальные пищевые объекты, включая птенцов

уток. В августе в уловах отмечены особи *FL* 35–55 (в среднем 44.2) см и массой 430–1600 (781) г.

Нерест гольцов, нагуливающих и зимующих в оз. Центральное, происходит во второй половине августа–начале сентября на крупнейших перекатах р. Шумная и её притока – руч. Западный. Нерестовые гнёзда устраиваются на пологих гравийных площадках за галечными гребнями в зоне выхода подруслового потока. Обязательной составляющей нерестового участка является проточная подперекатная яма глубиной более 1 м, где гольцы отстаиваются перед нерестом 1–2 недели. Всего обнаружено четыре нерестилища, крупнейшее – в руч. Западный на 3.3 км выше устья. В период размножения температура воды на нерестилище в руч. Западный составляла 9.4–9.7°C, насыщенность воды кислородом – 102–149%, мутность – 1.2 мг/л, pH = 6.3. Нерестовые гнёзда площадью 0.4–0.5 м² рыбы соорудили на глубине 0.3–0.4 м при скорости течения 0.45 м/с. Икру закапывали на глубину 0.15–0.2 м. В состав нерестового субстрата входило 25% крупной гальки и валунов (размер частиц >50 мм), 15% средней и мелкой гальки (10–50 мм), 50% гравия (1–10 мм), 10% песка (0.1–1.0 мм) и минимальное количество ила.

Суммарная численность гольцов на нерестилищах в 2011 г. составила около 350–400 экз., т.е. нерестовая группировка по численности в 2–3 раза меньше, чем в соседнем оз. Дальнее. Сразу после размножения подавляющая часть рыб вернулась в оз. Центральное.

Вышедшие из грунта сеголетки мигрируют с отmelей в окрестностях нерестилищ к истоку р. Шумная, где проводят несколько лет. В августе–сентябре здесь отмечались скопления молоди всех возрастов плотностью до 10–15 экз/м², средняя плотность заселения русла на этом участке составляла 0.7 экз/м². Примечательно, что в вулканической воде истока реки была повышена концентрация нескольких потенциально токсичных элементов: лития (0.190 мг/л), алюминия (0.048 мг/л), ванадия (0.004 мг/л), мышьяка (0.051 мг/л), бора (0.805 мг/л). Вниз по течению заселённость реки стремительно падала: уже в 2.5 км от истока в районе устья руч. Западный средняя плотность молоди сократилась в четыре раза, в 5.5 км от истока молодь встречалась единично, перед началом каньона выше водопада рыбы не обнаружены.

В 4-летнем возрасте гольцы начинают выходить из реки в озеро и вести озёрный образ жизни. Судя по состоянию гонад, на следующий год после выхода в озеро по достижению массы свыше 400 г у рыб начинается половое созревание. Часть самцов нерестится первый раз в тот же год, все самки в возрасте 4+ в начале сентября имели яичники III стадии развития.

Помимо старшей молоди в озеро выходит небольшая часть 2- и 3-леток. Они мигрируют по вулканическим притокам выше участков дренажа термальных полей. В чистых истоках ручьёв с богатой кормовой базой небольшое количество самцов остаётся на нагул, созревая при *FL* 16–30 см и массе свыше 50 г. Примечательно, что в период нереста крупных рыб карлики из ручьёв не выходили, на нерестилищах они не встречались.

Возраст и рост. Рост молоди значительно ускоряется после достижения *FL* 13–15 см и при переходе с питания мелким эпибентосом на крупных личинок амфибиотических насекомых и бокоплавов. После выхода в озеро с богатыми кормовыми ресурсами наблюдается второй кратковременный скачок скорости соматического роста созревающих 5-леток. Судя по составу уловов, нерестовое стадо включает четыре возрастные группы самок (5+–8+) и семь возрастных групп самцов (4+–10+), при этом самок в 1.5 раза больше. Максимальная длина (*FL*) рыб в уловах оз. Центральное составляет 55 см, масса – 1.6 кг (табл. 1). Скорость роста гольцов из озёрно-речной системы сопоставима с этим показателем у проходной мальмы и выше, чем у гольцов в оз. Дальнее: по тесту Стьюдента между модальными возрастными группами узонских гольцов получены достоверные ($p \leq 0.05$) весовые различия. Созревающие и половозрелые самцы и самки из оз. Центральное по размерно-весовым показателям достоверно не различаются ($p > 0.05$), хотя в старших возрастных группах самцы несколько крупнее.

Судя по ширине годовых приростов отолитов, в первый год жизни голец из истока р. Шумная растёт медленнее, чем молодь проходной формы из нижнего течения этой же реки. На 2–3-й год скорость роста выравнивается, но после первого скачка в море в возрасте 3+ проходная мальма начинает расти в 1.5 раза быстрее, чем молодь жилой формы, ушедшая в оз. Центральное. На приростах отолитов узонского гольца кратковременный скачок скорости роста 5-леток не отражается (табл. 2). Ширина приростов отолитов плохо коррелирует с длиной тела: при построении аллометрической зависимости коэффициент корреляции равен 0.52.

Питание. Главными компонентами летнего рациона крупных озёрных рыб являются бокоплав *Gammarus lacustris* и клопы-гребляки *Callicorixa producta* (табл. 3). Личинки хирономид (*Tanytarsus* sp., *T. lugens*, *Cricotopus* gr. *silvestris*) и моллюски *Pisidium* sp., образующие основу богатого озёрного бентоса, в желудках встречались сравнительно редко. Небольшую, но устойчивую долю корма составляют пиявки *Glossiphonia complanata*. Рыбная пища в желудках не обнаружена. Молодь в истоке реки питается как типичная мальма – в основном бентосом.

Таблица 1. Длина, масса и соотношение полов у гольца *Salvelinus malma* разного возраста из оз. Центральное—р. Шумная, 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+	57	$\frac{4.7-7.3}{6.1}$	$\frac{4.2-6.6}{5.5}$	$\frac{1.08-4.80}{2.87}$	$\frac{0.92-4.09}{2.39}$	1.5 : 1
1+	45	$\frac{8.3-11.8}{9.9}$	$\frac{7.6-10.9}{9.1}$	$\frac{6.57-19.95}{11.76}$	$\frac{5.52-16.65}{9.99}$	1 : 1.3
2+	16	$\frac{11.8-17.8}{13.4}$	$\frac{10.8-16.6}{12.4}$	$\frac{19.53-55.00}{30.61}$	$\frac{16.68-46.61}{25.89}$	1 : 1.3
3+	17	$\frac{18.3-29.6}{23.8}$	$\frac{17.3-27.4}{22.0}$	$\frac{65.1-240.0}{130.6}$	—	1 : 1.7
	7*	$\frac{16.1-21.0}{18.4}$	$\frac{15.0-19.4}{17.0}$	$\frac{47.8-99.6}{70.9}$	$\frac{42.4-80.3}{59.6}$	1 : 0
4+	4	$\frac{34.8-38.0}{36.5}$	$\frac{31.8-35.4}{33.8}$	$\frac{435-480}{450.0}$	$\frac{375-445}{400.0}$	1 : 1
5+	16	$\frac{36.2-46.4}{42.2}$	$\frac{33.5-42.9}{39.0}$	$\frac{480-835}{688.4}$	$\frac{370-720}{553.1}$	1 : 1.7
6+	32	$\frac{38.8-47.4}{43.8}$	$\frac{31.0-43.5}{40.2}$	$\frac{545-865}{752.7}$	$\frac{400-720}{605.8}$	1 : 1.9
7+	14	$\frac{44.0-48.9}{47.0}$	$\frac{41.0-45.6}{43.3}$	$\frac{775-955}{866.4}$	$\frac{630-870}{722.1}$	1 : 1.3
8+	5	$\frac{46.1-47.9}{46.9}$	$\frac{42.7-44.0}{43.2}$	$\frac{725-990}{905.0}$	$\frac{615-830}{752.5}$	1 : 1.5
9+	1	50	46	975	840	1 : 0
10+	2	$\frac{52.4-55.1}{53.8}$	$\frac{48.1-49.5}{48.8}$	$\frac{1220-1600}{1410}$	$\frac{1090-1430}{1260}$	1 : 0

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; * характеристика карликовых половозрелых самцов из руч. Весёлый.

Таблица 2. Ширина приростов сагиттальных отолитов на постростральном радиусе у гольцов *Salvelinus malma* возраста 6+—7+ из оз. Центральное—р. Шумная и проходной мальмы Кроноцкого залива, август 2011 г.

Популяция (число рыб, экз.)	Годовые приросты, мм					
	0—1	1—2	2—3	3—4	4—5	5—6
Озёрно-речной голец (32)	$\frac{0.49 \pm 0.037}{0.37-0.88}$	$\frac{0.23 \pm 0.015}{0.14-0.43}$	$\frac{0.15 \pm 0.010}{0.09-0.30}$	$\frac{0.14 \pm 0.008}{0.06-0.24}$	$\frac{0.12 \pm 0.010}{0.07-0.22}$	$\frac{0.10 \pm 0.008}{0.07-0.025}$
Проходная мальма (24)	$\frac{0.64 \pm 0.026}{0.48-0.90}$	$\frac{0.21 \pm 0.017}{0.15-0.36}$	$\frac{0.15 \pm 0.07}{0.11-0.24}$	$\frac{0.20 \pm 0.05}{0.08-0.37}$	$\frac{0.19 \pm 0.03}{0.13-0.31}$	н/д

Примечание. Над чертой — среднее значение и его ошибка, под чертой — пределы варьирования признака.

Наполненность желудков взрослых рыб в августе в среднем составляла 3.8 балла в 2010 г. и 3.5 балла — в 2011 г.; гольцы с пустыми желудками в озере не попадались. Уходящие в реку на нерест гольцы перестают питаться. Упитанность производителей в среднем высокая — 0.92 (0.87—1.15).

Морфометрические особенности. Гонец из оз. Центральное отличается от проходной мальмы более крупной головой и длинными челюстями, укороченным хвостовым стеблем и длинным, смещённым назад спинным плавником (табл. 4). Тело очень массивное, высокое и вальковатое. Вы-

Таблица 3. Состав пищи голец *Salvelinus malma* из оз. Центральное—р. Шумная, август 2010—2011 гг.

Компоненты пищи	Речная молодь 18–20.08.2010 г.		Взрослые озёрно-речные рыбы			
			18–25.08.2010 г.		10–15.08.2011 г.	
	доля массы, %	ЧВ, %	доля массы, %	ЧВ, %	доля массы, %	ЧВ, %
Бокоплавцы	7	8	34	45	20	29
Клопы-гребляки	—	—	36	37	47	50
Моллюски	—	—	6	8	10	9
Пиявки	4	7	2	3	3	3
Имаго насекомых	17	24	5	4	9	7
Личинки и куколки хирономид	25	22	17	3	10	1
Личинки мошек, подёнок, веснянок, ручейников и типулид	47	39	—	—	1	1
Длина (FL), см	7–20		36–48		34–52	
Число исследованных рыб, экз.	20		16		22	

Примечание. ЧВ — частота встречаемости.

емка на хвостовом плавнике не выражена (рис. 2). Межполовые различия у молоди не выражены, у взрослых рыб они проявляются в длине головы и челюстей, а также в длине парных плавников; всего зрелые самцы и самки достоверно (t -тест, $p \leq 0.05$) различаются по 21 из 27 индексов пластических промеров.

Молодь озёрно-речной формы из верхнего течения р. Шумная и проходной формы из нижнего

течения статистически различается по 16 пластическим признакам из 26 изученных. В наибольшей степени выборки дискриминируют длина верхней челюсти ($t = 8.9$, $df = 48$) и заглазничной области головы (8.4), высота головы и постдорсальное расстояние (7.0). Преднерестовые самки двух популяций достоверно различаются по 14 из 27 признаков, в наибольшей степени — по длине верхней челюсти ($t_{44} = 17.4$), рыла (10.9), заглаз-



Рис. 2. Гонец *Salvelinus malma* оз. Центральное—р. Шумная, IV стадия зрелости гонад: а — самец FL 46 см; б — самка FL 48 см.

Таблица 4. Пластические признаки молоди (II стадия зрелости гонад) и половозрелых особей (IV стадия) гольца *Salvelinus malma* из оз. Центральное—р. Шумная и проходной мальмы Кронцкого залива

Признак	Озёрно-речной голец			Проходная мальма		
	молодь	половозрелые		молодь	половозрелые	
	оба пола (25 экз.)	самки (23 экз.)	самцы (21 экз.)	оба пола (25 экз.)	самки (24 экз.)	самцы (19 экз.)
<i>FL</i> , см	$\frac{10.6 \pm 1.02}{9.4-11.6}$	$\frac{42.9 \pm 0.55}{36.2-47.4}$	$\frac{44.9 \pm 0.84}{38.0-52.4}$	$\frac{8.9 \pm 0.20}{7.2-10.8}$	$\frac{31.1 \pm 0.99}{25.0-43.2}$	$\frac{43.4 \pm 0.95}{37.1-47.7}$
В % <i>FL</i>						
<i>c</i>	$\frac{22.7 \pm 0.12***}{21.7-23.8}$	$\frac{19.6 \pm 0.10***}{16.8-20.4}$	$\frac{22.2 \pm 0.25***}{20.5-24.6}$	$\frac{21.6 \pm 0.12}{20.5-24.6}$	$\frac{18.7 \pm 0.10}{18.0-19.6}$	$\frac{19.1 \pm 0.21}{18.5-19.9}$
<i>ao</i>	$\frac{4.8 \pm 0.04}{4.5-5.2}$	$\frac{5.6 \pm 0.07***}{5.0-6.2}$	$\frac{7.2 \pm 0.14***}{6.0-8.6}$	$\frac{4.7 \pm 0.07}{3.8-5.3}$	$\frac{4.2 \pm 0.11}{3.1-5.4}$	$\frac{5.3 \pm 0.19}{4.5-6.1}$
<i>o</i>	$\frac{4.9 \pm 0.05}{4.6-5.6}$	$\frac{2.9 \pm 0.04***}{2.5-3.3}$	$\frac{2.9 \pm 0.06**}{2.6-3.6}$	$\frac{5.0 \pm 0.05}{4.4-5.4}$	$\frac{3.1 \pm 0.05}{2.5-3.6}$	$\frac{3.0 \pm 0.05}{2.7-3.3}$
<i>op</i>	$\frac{13.0 \pm 0.08***}{12.2-13.8}$	$\frac{11.7 \pm 0.08***}{10.9-12.3}$	$\frac{12.6 \pm 0.11***}{11.6-13.4}$	$\frac{12.1 \pm 0.07}{11.5-13.0}$	$\frac{10.7 \pm 0.09}{9.8-11.6}$	$\frac{10.9 \pm 0.11}{10.1-11.9}$
<i>io</i>	$\frac{6.4 \pm 0.007***}{5.6-7.0}$	$\frac{6.7 \pm 0.06***}{6.2-7.3}$	$\frac{7.0 \pm 0.07***}{6.5-7.5}$	$\frac{5.8 \pm 0.05}{5.2-6.4}$	$\frac{6.3 \pm 0.08}{5.5-7.0}$	$\frac{6.3 \pm 0.08}{5.5-7.0}$
<i>cH</i>	$\frac{14.1 \pm 0.10***}{12.7-15.0}$	$\frac{12.6 \pm 0.12}{11.6-13.8}$	$\frac{13.1 \pm 0.19}{11.6-15.0}$	$\frac{13.0 \pm 0.12}{11.6-15.0}$	$\frac{12.6 \pm 0.11}{11.6-13.3}$	$\frac{12.7 \pm 0.13}{11.7-14.2}$
<i>lmx</i>	$\frac{9.6 \pm 0.06***}{9.1-10.1}$	$\frac{10.1 \pm 0.14***}{8.7-11.2}$	$\frac{12.7 \pm 0.25***}{10.8-15.1}$	$\frac{9.0 \pm 0.07}{8.3-9.5}$	$\frac{9.3 \pm 0.16}{7.9-11.5}$	$\frac{11.4 \pm 0.15}{9.7-13.7}$
<i>lm</i>	$\frac{7.5 \pm 0.07***}{6.6-8.0}$	$\frac{8.1 \pm 0.10***}{7.2-8.9}$	$\frac{9.7 \pm 0.18**}{8.3-11.1}$	$\frac{7.2 \pm 0.08}{6.5-7.5}$	$\frac{7.2 \pm 0.09}{6.3-7.9}$	$\frac{9.3 \pm 0.13}{8.3-9.9}$
<i>hmx</i>	—	$\frac{1.4 \pm 0.02}{1.1-1.6}$	$\frac{1.4 \pm 0.02}{1.1-1.6}$	—	$\frac{1.3 \pm 0.04}{1.0-1.6}$	$\frac{1.3 \pm 0.04}{0.9-1.7}$
<i>lmd</i>	$\frac{12.0 \pm 0.07***}{11.3-12.6}$	$\frac{12.0 \pm 0.11**}{10.8-13.0}$	$\frac{15.2 \pm 0.28***}{12.7-17.7}$	$\frac{11.4 \pm 0.08}{10.7-12.2}$	$\frac{11.4 \pm 0.08}{10.7-12.2}$	$\frac{13.1 \pm 0.21}{12.5-14.1}$
<i>H</i>	$\frac{18.6 \pm 0.21***}{16.9-20.3}$	$\frac{19.1 \pm 0.18**}{17.4-20.9}$	$\frac{18.7 \pm 0.20***}{16.0-20.6}$	$\frac{17.9 \pm 0.33}{16.0-20.6}$	$\frac{17.6 \pm 0.32}{15.6-21.1}$	$\frac{18.0 \pm 0.34}{15.6-22.0}$
<i>h</i>	$\frac{8.4 \pm 0.11**}{7.7-9.5}$	$\frac{7.2 \pm 0.07***}{6.7-8.0}$	$\frac{7.3 \pm 0.09***}{6.6-8.1}$	$\frac{7.8 \pm 0.11}{6.9-8.6}$	$\frac{6.6 \pm 0.09}{6.0-7.4}$	$\frac{6.6 \pm 0.009}{6.0-7.3}$
<i>lpc</i>	$\frac{16.2 \pm 0.17*}{14.7-17.6}$	$\frac{17.9 \pm 0.15***}{16.2-19.1}$	$\frac{18.3 \pm 0.15**}{17.1-19.8}$	$\frac{16.1 \pm 0.17}{14.6-17.5}$	$\frac{18.7 \pm 0.19}{17.5-20.5}$	$\frac{19.0 \pm 0.27}{17.7-21.0}$
<i>hD</i>	$\frac{12.6 \pm 0.13***}{11.1-13.8}$	$\frac{11.3 \pm 0.10}{10.3-12.4}$	$\frac{12.0 \pm 0.15}{10.7-13.1}$	$\frac{11.7 \pm 0.13}{10.2-12.9}$	$\frac{11.2 \pm 0.13}{9.8-12.4}$	$\frac{11.0 \pm 0.12}{9.9-11.9}$
<i>lD</i>	$\frac{16.3 \pm 0.15***}{14.7-17.5}$	$\frac{12.4 \pm 0.27}{9.8-14.8}$	$\frac{13.1 \pm 0.18}{11.9-14.8}$	$\frac{15.1 \pm 0.21}{12.6-16.9}$	$\frac{11.9 \pm 0.14}{10.4-13.0}$	$\frac{12.0 \pm 0.15}{11.5-12.7}$
<i>hA</i>	$\frac{9.0 \pm 0.10}{8.0-9.8}$	$\frac{8.4 \pm 0.09}{7.4-9.1}$	$\frac{8.5 \pm 0.10}{7.4-9.2}$	$\frac{8.8 \pm 0.08}{8.0-9.4}$	$\frac{8.4 \pm 0.13}{7.2-9.2}$	$\frac{8.3 \pm 0.18}{7.7-9.1}$
<i>lA</i>	$\frac{13.6 \pm 0.13**}{12.0-14.6}$	$\frac{13.0 \pm 0.17}{10.8-14.2}$	$\frac{12.9 \pm 0.17}{11.5-14.3}$	$\frac{12.6 \pm 0.13}{10.9-13.8}$	$\frac{12.1 \pm 0.26}{10.1-14.1}$	$\frac{12.0 \pm 0.27}{10.4-13.3}$
<i>lP</i>	$\frac{15.0 \pm 0.11}{13.8-15.9}$	$\frac{13.1 \pm 0.16}{10.8-14.1}$	$\frac{15.1 \pm 0.18}{13.5-16.3}$	$\frac{14.8 \pm 0.28}{11.4-17.0}$	$\frac{13.2 \pm 0.20}{11.6-15.3}$	$\frac{14.0 \pm 0.26}{12.3-15.3}$

Таблица 4. Окончание

Признак	Озёрно-речной голец			Проходная мальма		
	молодь	половозрелые		молодь	половозрелые	
	оба пола (25 экз.)	самки (23 экз.)	самцы (21 экз.)	оба пола (25 экз.)	самки (24 экз.)	самцы (19 экз.)
<i>IV</i>	$12.2 \pm 0.09^{***}$ 11.1–13.0	$11.0 \pm 0.12^{**}$ 10.0–12.4	$13.6 \pm 0.22^{**}$ 12.2–15.4	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>	16.5 ± 0.15 15.0–17.7	13.8 ± 0.15 12.7–15.7	13.9 ± 0.20 11.7–15.4	15.6 ± 0.16 14.3–17.2	—	—
<i>aD</i>	43.1 ± 0.12 42.0–44.1	40.9 ± 0.20 39.5–43.1	41.6 ± 0.17 40.7–44.1	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>	$36.9 \pm 0.16^{***}$ 35.1–38.5	$40.7 \pm 0.14^{***}$ 39.6–42.2	$39.3 \pm 0.25^{***}$ 37.3–41.1	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>	45.9 ± 0.18 43.1–47.3	45.7 ± 0.30 43.3–49.4	46.7 ± 0.23 44.7–48.4	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>	43.2 ± 0.17 41.7–45.7	47.4 ± 0.18 45.7–49.4	46.3 ± 0.18 44.3–47.5	42.1 ± 0.30 38.5–44.4	—	—
<i>aA</i>	$64.1 \pm 0.24^*$ 60.0–66.3	$66.1 \pm 0.25^{***}$ 6.3–68.8	$65.4 \pm 0.22^{**}$ 62.8–67.2	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>	26.6 ± 0.19 23.5–28.2	27.9 ± 0.19 26.2–30.1	27.9 ± 0.29 25.5–30.8	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>	19.0 ± 0.25 17.5–21.2	21.6 ± 0.17 19.9–23.0	20.2 ± 0.15 19.1–21.3	18.4 ± 0.25 15.7–21.2	21.7 ± 0.30 18.7–23.7	21.2 ± 0.38 18.9–22.1

Примечания. 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, *IC* — длина верхней лопасти хвостового плавника, *IP* и *IV* — длина грудного и брюшного плавников; расстояния: *aD* — антедорсальное, *pD* — постдорсальное, *aV* — антевентральное, *pV* — поствентральное, *aA* — антеанальное, *P–V* — пектодорсальное, *V–A* — вентроанальное; различия с проходной мальмой по *t*-тесту достоверны при: * $0.05 \leq p \leq 0.01$, ** $0.01 \leq p \leq 0.001$, *** $p < 0.001$.

ничному (7.7) и постдорсальному (6.9) расстоянию. Взрослые самцы различаются по 14 из 27 показателей, важнейшие среди них — длина головы ($t_{38} = 10.9$), верхняя и нижняя челюсти (8.7 и 7.4), наибольшая и наименьшая высота тела (7.1, 6.5).

Сравнение морфометрии выборок из оз. Центральное, оз. Дальнее и нижнего течения р. Шумная посредством дисперсионного анализа (критерий Тьюки, ANOVA) показало некоторую обособленность узонских голец от проходной мальмы. Достоверно значимые различия между самками двух узонских популяций и проходной мальмой получены по пяти индексам (*ao*, *o*, *lmx*, *lmd*, *h*), тогда как выборки самок из озёр Центральное и Дальнее (Есин и др., 2014. Табл. 4) самостоятельно выделяются из совокупности по четырём показателям (соответственно *c*, *op*, *P–V*, *V–A* и *H*, *lpc*, *IA*, *aA*). Самцы из водоёмов Узона имеют значимые различия с проходной мальмой по шести индексам (*c*, *ao*, *op*, *lmx*, *lmd*, *h*), самцы из оз. Даль-

нее выделяются по пяти показателям (*o*, *hmx*, *H*, *IV*, *P–V*) а из оз. Центральное — по четырём (*hD*, *ID*, *IA* и *IP*). Использование критерия Тьюки при сравнении молодежи выявило значимые различия между узонскими 2-летками и выборкой из нижнего течения р. Шумная по пяти признакам (*op*, *cH*, *lmx*, *ID* и *hD*).

Экстерьерную близость преднерестовых узонских голец на фоне отличий от проходной мальмы также подтверждают результаты анализа их пластических признаков с помощью метода главных компонент (рис. 3). Учитывая, что первая компонента в большей степени разделяет совокупность морфометрических индексов по аллометрическим пропорциям (Burnaby, 1966), полученный результат можно интерпретировать как наличие сходных траекторий аллометрического роста у узонских голец, отличных от морфометрической аллометрии проходной мальмы. Наиболее отчётливо разделяются выборки молодежи (2–5-я

главные компоненты суммарно описывают 37.96% общей вариации). Выборки самок из трёх локальностей разделяются контрастнее самцов (37.05 против 36.38% общей вариации).

У гольца из оз. Центральное по сравнению с проходной мальмой больше число ветвистых лучей в непарных плавниках, пилорических придатков и жаберных лучей с левой стороны тела, а число позвонков и чешуй в боковой линии — меньше (табл. 5). Статистически значимые (тест Манна—Уитни) различия по меристическим признакам выявлены по числу: лучей в анальном плавнике ($Z_{66} = 5.0$), пилорических придатков (4.8), жаберных лучей (4.5), лучей в спинном плавнике (3.7) и жаберных тычинок слева (3.0). В исследованной выборке узонских гольцов наблюдается устойчивая асимметрия числа жаберных лучей, тогда как прочие билатеральные счётные признаки имеют флуктуирующую асимметрию. Межполовые различия по данной группе признаков не выявлены.

От дальнеозёрского гольца рыбы из оз. Центральное достоверно отличаются числом прободённых чешуй в боковой линии ($Z_{69} = 4.7$), пилорических придатков (4.2), позвонков (3.1) и лучей в грудных плавниках (2.1).

Использование непараметрического дисперсионного теста Краскала—Уоллиса (MANOVA) при сравнении трёх локальностей показало обособленность гольца из оз. Центральное лишь по числу пилорических придатков ($F_{KW} = 2.9$). Дальнеозёрский голец выделяется числом чешуй в боковой линии (5.9) и позвонков (2.8). Вместе узонские популяции отличаются от проходной мальмы по числу лучей в анальном (4.4) и спинном (3.1) плавниках, числу жаберных лучей (2.9) и жаберных тычинок (1.1).

Окраска. Гольцы из оз. Центральное отличаются яркой контрастной окраской: спина тёмно-коричневая, бока фиолетовые с оливковым отливом, брюхо жёлтое или оранжевое. Плавники коричневые, молочная полоса на неветвистых лучах есть только на анальном и брюшных плавниках. Мелкие розовые и белёлые пятнышки имеются не только на теле, но также на жаберной крышке и основаниях спинного и хвостового плавников. Ниже боковой линии от 62 до 75 пятнышек. Ротовая полость и брюшина белые, мышцы светло-розовые.

Преднерестовые изменения у рыб из оз. Центральное в отличие от дальнеозёрских гольцов выражены отчётливо. Брачный наряд сходен с одним из вариантов нерестовой окраски проходной мальмы, который наиболее часто встречается у мелких, впервые нерестящихся особей из нижнего течения. Бока рыб тёмно-серые, с фиолетовым отливом; брюхо жёлтое или светло-оранжевое; плавники тёмно-коричневые, с красной окантов-

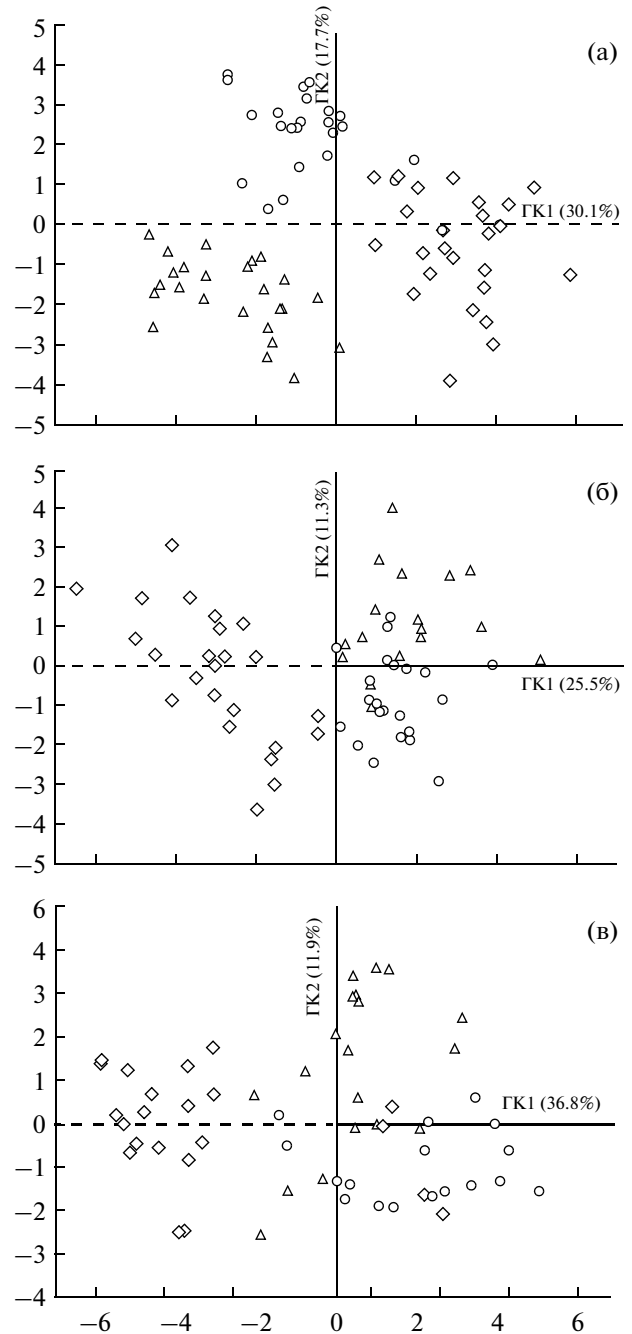


Рис. 3. Морфометрические отношения гольцов *Salvelinus malma* из озёр Центральное (○), Дальнее (△) и нижнего течения р. Шумная (◇) в пространстве главных компонент: а — молодёжь, II стадия зрелости; б — самки, IV стадия зрелости; в — самцы, IV стадия зрелости.

кой. Челюсти удлиняются и искривляются, окрашиваются в оранжевый цвет.

Строение черепа. Chondrocranium с длинным и узким этmoidным отделом (в среднем 0.5 длины черепа) (табл. 6). Рострум обычно не раздвоен (67% выборки) или с неглубокой выемкой. Ро-

Таблица 5. Меристические признаки озёрно-речного гольца *Salvelinus malma* из оз. Центральное-р. Шумная, озёрного гольца из оз. Дальнее и проходной мальмы Кронцового залива

При- знак	Озёрно-речной голец (36 экз.)					Озёрный голец (35 экз.)		Проходная мальма (32 экз.)	
	$M \pm m$	M слева/ справа	min—max	σ^2_{1-r}	Md_{1-r}	M слева/ справа	min—max	M слева/ справа	min—max
<i>sp.br.</i>	21.5 ± 0.17	21.4/21.6	(19)20—24	1.02	0.14	21.4/20.9	19—23(24)	22.4/22.0	20—24
<i>r.br.</i>	11.9 ± 12	12.3/11.6	11—14	0.21	0.72	12.2/11.5	10—13(14)	11.4/11.9	11—13
<i>P</i>	12.8 ± 0.09	12.7/12.8	12—14	0.33	0.11	12.3/12.4	(10)11—14	12.9/12.8	11—14
<i>V</i>	8.1 ± 0.06	8.1/8.1	(7)8—9	0.17	0	7.9/7.9	7—9	8	8—8
<i>D</i>	10.2 ± 0.09		9—11			10.5	10—12	9.7	8—11
<i>A</i>	8.8 ± 0.06		8—9			8.9	8—10	8.2	7—9(10)
<i>ll</i>	129.2 ± 0.44	129.2/—	125—133(134)	0.28	0.11	136.6/135.7	130—140(141)	129.4/—	127—134
<i>pc</i>	32.4 ± 0.51		26—39			29.1	(24)25—38	27.7	(20)23— 34(35)
<i>vert.</i>	63.9 ± 0.45		62—67			64.3	63—67	64.1	61(62)—67

Примечания. *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^2_{1-r} и Md_{1-r} — дисперсия и направленность асимметрии.

Таблица 6. Индексы хондрокrania самок и самцов гольца *Salvelinus malma* из оз. Центральное-р. Шумная (FL 41—49 см, гонады III—IV стадии зрелости)

Признак	Самки (4 экз.)		Самцы (8 экз.)	
	$M \pm m$	min—max	$M \pm m$	min—max
<i>Lhcr</i> , мм	50.8 ± 1.98	45.0—53.6	65.8 ± 2.61	62.8—69.4
		В % <i>Lhcr</i>		
<i>Leth</i>	46.5 ± 0.45	45.1—47.1	51.0 ± 0.59	49.1—53.1
<i>Lcr</i>	46.2 ± 0.62	44.9—47.3	44.1 ± 0.34	42.4—45.4
<i>Weth</i>	45.2 ± 1.12	42.9—48.1	42.4 ± 0.80	38.4—46.2
<i>Wcr</i>	56.4 ± 0.27	55.8—56.9	51.0 ± 0.90	46.8—54.6
<i>Lr</i>	14.0 ± 0.51	13.1—15.4	18.8 ± 0.37	17.1—19.9
<i>Wr</i>	21.1 ± 0.78	20.0—23.4	17.8 ± 0.86	14.0—22.1
<i>Sch</i>	18.7 ± 0.32	17.8—19.2	15.7 ± 0.34	14.2—17.2
<i>Weo</i>	38.2 ± 0.43	37.5—39.3	36.0 ± 0.35	34.2—37.1
<i>Lfn</i>	14.8 ± 0.45	13.6—15.7	13.7 ± 0.28	12.7—14.5
<i>Hch</i>	36.7 ± 0.63	35.3—38.4	32.4 ± 0.47	30.6—34.4

Примечание. *Lhcr* — длина основания черепа, *Leth* и *Lcr* — длина этмоидного и мозгового отделов, *Weth* и *Wcr* — максимальная ширина этмоидного и мозгового отделов, *Lr* и *Wr* — длина и ширина роострума, *Sch* — ширина хрящевого моста, *Weo* — расстояние между epioticum, *Lfn* — длина левой дорсальной фонтанели, *Hch* — высота хондрокrania; ост. обозначения см. в табл. 5.

стральная ямка отчётливо выражена только у самых крупных рыб. Этмоидная фонтанель одна (67%) или две, причём первая фонтанель бо́льшая. Мозговой отдел короткий (0.45 длины черепа) и широкий (0.53); pteroticum чаще лишь достигает spenoticum. Дорсальные фонтанели не-

большие, передний край затылочной кости у половины рыб достигает их каудального края. Верхнезатылочная кость с выраженной передней выемкой (67%) или округлая. Задний край мозгового отдела образован хрящом мозговой капсулы, кость значительно не достигает его. Несмотря на

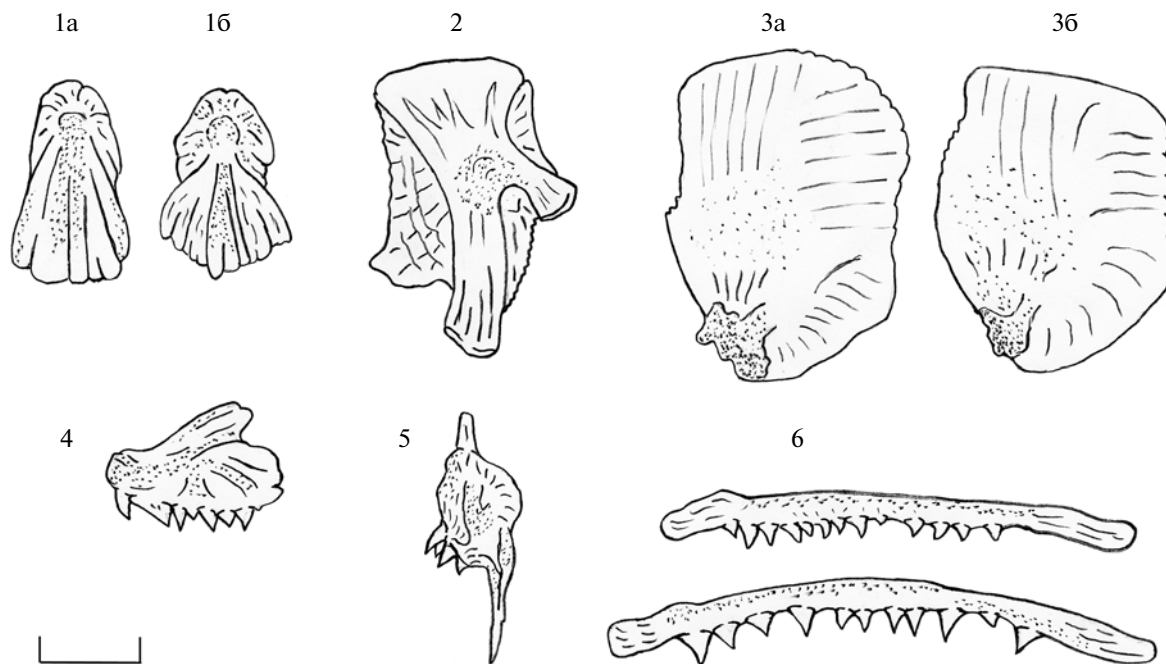


Рис. 4. Некоторые кости черепа гольца *Salvelinus malma* оз. Центральное: 1 – варианты формы supraethmoideum (а – узкое клиновидное, ширина основания составляет 52–55% максимальной длины кости (17% выборки), б – широкое с выраженной перетяжкой, ширина 57–76% длины); 2 – hyomandibulare с выраженными гребнями (единственный вариант); 3 – варианты operculum (а – узкое со скруглённым нижним краем, максимальная ширина 67–70% длины кости (33% выборки), б – широкое с прямым нижним краем, ширина 73–80% длины); 4 – praemaxillare; 5 – vomer; 6 – варианты maxillare. Масштаб: 1 см.

небольшое число проанализированных черепов, в форме хондрокраниев выявлены межполовые различия.

На фоне высокой изменчивости индексов покровных и висцеральных костей черепа у гольца из оз. Центральное выделены два варианта supraethmoideum и operculum (рис. 4). В отличие от дальнеозёрского гольца и проходной мальмы ширина основания клиновидного варианта супраэтномоида меньше, чем варианта с перетяжкой. Обрезанный вариант крышечной кости в выборках гольцов из других локальностей не отмечен. Нюомандибulare у обследованных рыб встречалось только с развитыми гребнями.

Гольца из оз. Центральное отличает от проходной мальмы высокое и мощное праемаксилларе, соответственно длинный сочленовный отросток максилларе; низкое артикуларе и узкое нюомандибulare. Супраэтномоидеум со слабой головкой, фронтале очень широкое, парасфеноидеум с короткой передней частью, но достаточно широким перехватом, оперкулум широкое (табл. 7). Крышечные кости крупнее, чем у проходной мальмы, но значения индексов костей перекрываются: максимальная длина оперкулум составляет 43–68% (в среднем – 49) длины хондрокрания против 33–61% (44.6) у проходного гольца, длина праеоперкулум – 49–60%

(55.4) против 36–72% (54.0), suboperculum – 37–47% (41.3) против 31–48% (36.3).

Статистические (тест Манна–Уитни, поправка Бонферрони) различия между самцами из оз. Центральное и нижнего течения р. Шумная получены по 11 из 32 краниометрических индексов. Наибольшие отличия наблюдаются в ширине нюомандибulare в средней ($Z_{27} = 4.2$) и верхней (3.8) частях, длине отростка максилларе (3.9), длине передней части парасфеноидеум (3.8), высоте праемаксилларе и ширине оперкулум (2.6). От дальнеозёрского гольца (Есин и др., 2014. Табл. 7) исследуемая выборка отличается по 13 признакам, среди которых наиболее значимы ширина suboperculum ($Z_{22} = 4.1$), ширина нюомандибulare и frontale (4.0), высота праемаксилларе и длина отростка максилларе (3.4).

Дисперсионный анализ (тест Краскала–Уоллиса) индексов костей гольцов из трёх локальностей выделил рыб из оз. Центральное по ширине нюомандибulare ($F_{KW} = 25.6$), длине отростка максилларе (17.3) и ширине frontale (14.0). Дальнеозёрский голец отличается от прочих выборок прежде всего шириной suboperculum (23.4), длиной максилларе (19.8) и головки vomer (15.0), а также шириной перехвата парасфеноидеум (14.8). Вместе узонские гольцы отличаются от проходной мальмы шириной верхней части нюомандибulare (24.8),

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

Признак	Озёрно-речной голец, оба пола (8 самцов и 4 самки)		Проходная мальма, самцы (17 экз.)	
	$M \pm m$	min–max	$M \pm m$	min–max
<i>FL</i> , см	44.9 ± 1.31	41–49	43.4 ± 1.01	37–44
В % максимальной длины кости				
<i>PmxH</i>	$67.9 \pm 1.74^*$	58.6–81.9	59.0 ± 2.85	45.8–87.5
<i>Pmxlf</i>	93.6 ± 1.91	82.4–100.9	91.5 ± 2.21	76.9–106.7
	85.5 ± 1.00	83.1–88.0		
<i>Mxls</i>	$21.0 \pm 0.45^*$	19.1–22.8	17.2 ± 0.38	14.8–20.0
	19.1 ± 0.45	17.9–19.9		
<i>Mxlcб</i>	84.6 ± 1.73	68.2–89.7	87.3 ± 0.45	84.1–90.5
<i>Mxld</i>	61.1 ± 0.94	55.6–67.6	61.5 ± 1.21	52.2–71.2
<i>MxH</i>	7.1 ± 0.21	6.2–8.3	7.7 ± 0.56	4.5–13.3
<i>Vlg</i>	48.1 ± 1.18	42.2–55.4	53.7 ± 1.68	40.1–65.5
<i>Vwg</i>	$31.3 \pm 1.20^*$	22.9–37.8	30.4 ± 2.28	18.2–49.8
<i>PltH</i>	$28.7 \pm 0.73^*$	24.4–33.7	32.2 ± 1.07	24.2–42.1
<i>DH</i>	25.3 ± 0.84	20.5–29.5	25.7 ± 0.56	21.3–29.8
<i>Dld</i>	58.5 ± 0.81	54.3–63.9	59.7 ± 1.56	41.2–68.0
<i>AH</i>	26.9 ± 0.61	23.0–29.9	28.3 ± 0.59	24.8–33.5
<i>Ah</i>	15.7 ± 0.59	13.0–19.4	16.8 ± 0.64	13.1–22.2
<i>HmW</i>	52.7 ± 0.42	50.9–54.2	55.6 ± 0.65	53.9–60.3
	49.2 ± 0.94	47.3–51.6		
<i>Hmwl</i>	$47.3 \pm 0.91^*$	40.7–51.8	57.0 ± 1.64	47.9–63.4
<i>Hmlf</i>	$69.8 \pm 0.91^*$	62.4–73.4	71.3 ± 1.27	62.5–78.9
<i>Hmlb</i>	42.8 ± 1.08	37.7–48.9	44.8 ± 1.42	34.8–54.2
<i>Qw</i>	100.8 ± 1.70	91.0–10.8	н/д	н/д
<i>Sethl</i>	$42.9 \pm 1.01^*$	36.8–47.9	46.1 ± 1.74	32.8–58.4
<i>SethW</i>	62.6 ± 2.10	52.4–76.0	70.4 ± 2.45	50.6–83.8
<i>FW</i>	$44.5 \pm 0.57^*$	41.0–47.2	48.4 ± 1.28	37.3–55.4
<i>Fw</i>	34.1 ± 0.37	32.1–36.2	36.7 ± 1.26	26.6–46.3
<i>Eclf</i>	56.2 ± 1.31	49.9–64.0	58.3 ± 1.63	47.2–74.1
<i>Mtlf</i>	63.3 ± 1.20	58.2–69.9	н/д	н/д
<i>Mtlb</i>	$77.9 \pm 5.30^*$	58.0–114.5	103.1 ± 10.41	55.7–149.9
<i>EnW</i>	31.7 ± 0.60	27.9–31.5	29.8 ± 0.92	22.5–38.5
	35.6 ± 0.28	36.1–34.8		
<i>PsLf</i>	$64.7 \pm 0.36^*$	63.4–67.4	69.4 ± 0.78	64.4–74.0
<i>PsWf</i>	17.0 ± 0.32	15.7–18.9	15.9 ± 0.49	12.2–18.9
<i>PsWp</i>	10.2 ± 0.26	8.6–11.6	10.6 ± 0.27	8.9–12.3
<i>PsW</i>	20.7 ± 0.54	18.3–23.9	20.0 ± 0.39	17.8–23.4
<i>OpW</i>	$73.5 \pm 1.2^*$	67.0–80.0	67.8 ± 1.74	59.3–84.2
<i>PopW</i>	32.4 ± 0.92	28.4–37.2	36.1 ± 0.96	29.3–44.8
<i>Iophb</i>	63.5 ± 1.02	59.4–68.2	64.1 ± 2.98	48.7–78.6
<i>SopH</i>	49.5 ± 0.92	44.8–53.5	51.2 ± 1.21	44.7–60.8

Примечания. *FL* – длина по Смитту, *PmxH* и *Pmxlf* – высота и длина переднего края праemaxillare; *Mxls*, *Mxlcб*, *Mxld* и *MxH* – длина сочленовной, свободной части, озубленной частей 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; *Qw* – длина переднего края quadratum; *Sethl* и *SethW* – длина головки и максимальная ширина supraethmoideum; *FW* и *Fw* – максимальная и минимальная ширина frontale; *Eclf* – длина передней части ectopterygoideum; *Mtlf* и *Mtlb* – длина переднего и заднего края metapterygoideum; *EnW* – ширина передней части entopterygoideum; *PsLf*, *PsWf*, *PsWp* и *PsW* – длина передней части, ширина передней части, ширина перехвата и расстояние между отростками parasphenoideum; *OpW* – ширина operculum; *PopW* – ширина праoperculum; *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 $p \leq 0.05$; ост. обозначения см. в табл. 5.

Таблица 8. Специфические признаки узонских гольцов *Salvelinus malma*

Признак	Общие отличительные особенности узонских популяций	Популяция	
		оз. Дальнее—руч. Дальний	оз. Центральное—р. Шумная
Образ жизни	Созревание и нагул в озере, ранний нерест	Озёрный нерест, питание планктоном	Ручьевой нерест на выходах подруслового потока, слабая выраженность денатантного расселения у молоди
Морфометрия	Удлинённая голова (длинные рыло и жаберная крышка), большой рот, высокий хвостовой стебель	Маленькие глаза, низкое тело, короткие и сдвинутые вперёд брюшные плавники	Высокое тело, короткий хвостовой стебель, длинный и сдвинутый назад спинной плавник, длинный анальный плавник, слабоусечённый хвостовой плавник
Меристические признаки	Увеличенное число лучей в непарных плавниках, много жаберных лучей, мало жаберных тычинок	Много чешуй в боковой линии, много позвонков	Много пилорических придатков
Генетический полиморфизм	Обеднённое разнообразие мтДНК, отсутствие уникальных гаплотипов	Два неспецифических гаплотипа контрольного участка мтДНК	Единственный неспецифический гаплотип
Строение хондрокrania	Вытянутый этмоидный отдел	Преобладание педоморфных черт, слабые межполовые различия	Преобладание педоморфных черт, очень крупные этмоидные фонтанели
Строение покровных и висцеральных костей черепа	Высокое praemaxillare и длинный отросток maxillare, узкий верхний край hyomandibulare, узкая головка vomer, короткая передняя часть parasphenoideum, крупные крышечные кости	Гипертрофированные крышечные кости, длинное maxillare, маленькая головка vomer, узкий перехват parasphenoideum, тонкие и прозрачные кости	Узкое в средней части hyomandibulare, узкое supraethmoideum, широкое frontale, наличие варианта operculum с обрезанным нижним краем

шириной головки vomer (20.5) и длинной передней части parasphenoideum (18.0).

Контрольный регион мтДНК. Полученные от 10 рыб последовательности участков *Cyt b* и *D-loop* мтДНК после множественного выравнивания имеют длину соответственно 1015 и 580 пар нуклеотидов. Данные секвенирования выявили наличие единственного неспецифического гаплотипа, тождественного редкому гаплотипу рыб из оз. Дальнее и типичного для проходной мальмы восточной Камчатки.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Водную сеть кальдеры Узон гольцы могли заселить 8–10 тыс. лет назад через юго-восточный прорыв в окаймляющем гребне, возникшем в процессе выхода из депрессии мощных лохаров (Леонов и др., 1991; Жемчужина Камчатки ..., 2009). Спуск больших подпруженных озёр через единственную реку в следующем тысячелетии привёл к выработке на месте прорыва глубокого речного каньона. В экструзивном прижиме (возраст лав 12–15 тыс. лет) в центре каньона образовался 50-метровый водопад (Леонов, 1982). С изо-

ляцией популяции мальмы в верховьях бассейна по времени могло совпасть (около 7.7 тыс. лет назад) образование бессточного озера во взрывном кратере в северо-восточной части кальдеры (Пономарева, Брайцева, 1990). Другая датировка образования маара оз. Дальнее соответствует отметке в 3.3 тыс. лет назад (Belousov, 2006). Новый водоём, вероятно, был заселён уже специализированным изолированным узонским гольцом через временный водный путь, соединяющий озёрный приток с верховьями дренирующей кальдеру реки.

Таким образом, наиболее вероятной гипотезой происхождения двух самостоятельных популяций узонских гольцов можно считать первоначальную изоляцию рыб в верховьях бассейна Палео Шумной с последующим вторичным разделением на дочерние популяции оз. Дальнее и верховьев р. Шумная. При этом обособившиеся группировки параллельно утратили полиморфизм мтДНК, сохранив один (популяция оз. Центральное) и два (более многочисленная популяция оз. Дальнее) гаплотипа северной мальмы. Гипотезу о наличии у узонских гольцов общего предка подтверждает сходство двух изолятов по вектору аллометрического роста и некоторым специфическим морфологическим

чертам, которые вряд ли могут быть простым следствием независимой параллельной адаптации к озёрным условиям. Среди таких признаков узкая кость-подвесок, короткий парасфеноид, узкая головка сошника, увеличенные жаберные кости, увеличенное число лучей в непарных плавниках и пилорических придатков (табл. 8). С другой стороны, высокий хвостовой стебель, длинная голова и большой рот, высокое праемахилларе отмечаются также и у других озёрных гольцов Камчатки (Глубоковский, 1995). Различия в числе позвонков и чешуй в боковой линии, скорее всего, являются следствием развития при разных температурных условиях.

В целом голец, обитающий в наиболее специфических условиях оз. Дальнее, отличается и более специфическим экстерьером, который контрастно проявляется даже на стадии пестрятки. Голец оз. Центральное обладает более типичным мальмоидным морфотипом, но также отличается от дальнеозёрского большим числом пedomорфных признаков в строении хондрокrania. По сути, этот изолят интересен скоростью и направлением дивергенции в условиях среды, близких к оптимальным для популяционных систем boreальной мальмы. У этой группировки специализация морфологии происходила при акселерации соматического роста (высокий темп роста у молодых) и пedomорфозе.

По нашему мнению, специфичность биологии популяций узонских гольцов недостаточна для присвоения им самостоятельного таксономического статуса. Этот вывод подтверждает отсутствие уникальных вариантов гаплотипов мтДНК у рыб из обоих изолированных озёр. Тем не менее очевидно, что имеет место начальный этап аллопатрического видообразования и локальные популяции могут быть описаны как самостоятельные экологические формы мальмы. Экземпляры узонских гольцов из оз. Дальнее и оз. Центральное хранятся в коллекции Зоологического музея МГУ (ЗММУ № Р-23088, Р-23089).

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарны Д.В. Зленко (МГУ) за помощь в сборе материала, В.В. Чебановой (ВНИРО) за определение видового состава жертв гольцов, Е.Д. Васильевой (Зоологический музей МГУ) за конструктивную критику выводов работы, научные консультации и редакцию текста. Отдельные благодарности руководству Кроноцкого биосферного заповедника за помощь в проведении экспедиции.

Работа выполнена при поддержке грантов МК № 775.2010-4 и РФФИ № 12-04-31118.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- 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, 112 с.
- Глубоковский М.К. 1995. Эволюционная биология лососевых рыб. М.: Наука, 343 с.
- Есин Е.В., Мюге Н.С., Коваль О.О., Сорокин Ю.В. 2014. Изолированные гольцы рода *Salvelinus* (Salmonidae) из озёр кальдеры Узон на Камчатке. I. Голец озера Дальнее // Вопр. ихтиологии. Т. 54. № 6. С. 704–716.
- Жемчужина Камчатки — долина Гейзеров. 2009. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс, 108 с.
- Леонов В.Л. 1982. Геологическое строение каньона р. Шумной и Узонско-Гейзерная депрессия Камчатки // Вулканология и сейсмология. № 2. С. 100–103.
- Леонов В.Л., Гриб Е.Н., Карпов Г.А. и др. 1991. Кальдера Узон и Долина Гейзеров // Действующие вулканы Камчатки. Т. 2. М.: Наука. С. 94–141.
- Олейник А.Г. 2013. Молекулярная эволюция гольцов рода *Salvelinus*: филогенетические и филогеографические аспекты: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Владивосток: ИБМ ДВО РАН, 48 с.
- Пономарева В.В., Брайцева О.А. 1990. Вулканическая опасность для района Кроноцкого озера—Узон—Долина Гейзеров // Вулканология и сейсмология. № 1. С. 27–42.
- Правдин И.Ф. 1966. Руководство по изучению рыб. М.: Пищепромиздат, 270 с.
- Радченко О.А. 2004. Изменчивость нуклеотидных последовательностей гена цитохрома *b* митохондриальной ДНК гольцов рода *Salvelinus* // Генетика. Т. 40. № 3. С. 322–333.
- 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.
- Черешнев И.А., Волобуев В.В., Шестаков А.В., Фролов С.В. 2002. Лососевидные рыбы Северо-Востока России. Владивосток: Дальнаука, 496 с.
- Belousov A.B. 2006. Distribution and eruptive mechanism of maars in the Kamchatka Peninsula // Dokl. Earth Sci. V. 406. № 1. P. 24–27.
- 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.
- Burnaby T.P. 1966. Growth-invariant discriminant functions and generalized distances // Biometrics. V. 22. P. 96–110.
- Osberg C.O., Pavlov S.D., Hauser L. 2009. Evolutionary relationships among sympatric life history forms of Dolly Varden inhabiting the landlocked Kronotskoe lake, Kamchatka, and a neighboring anadromous population // Trans. Amer. Fish. Soc. V. 138. P. 1–14.
- Zippin C. 1958. The removal method of population estimation // J. Wildlife Manag. № 22. P. 82–90.