

СОХРАНЕНИЕ БИОРАЗНООБРАЗИЯ КАМЧАТКИ И ПРИЛЕГАЮЩИХ МОРЕЙ

**Доклады
XV международной
научной конференции,
18–19 ноября 2014 г.**

**Conservation of biodiversity of Kamchatka
and coastal waters**

Proceedings of XV international scientific conference
Petropavlovsk-Kamchatsky, 18–19 November 2014



**СОХРАНЕНИЕ БИОРАЗНООБРАЗИЯ
КАМЧАТКИ И ПРИЛЕГАЮЩИХ МОРЕЙ**

Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : Доклады XV международной научной конференции, посвященной 80-летию со дня основания Кроноцкого государственного природного биосферного заповедника. – Петропавловск-Камчатский : Камчатпресс, 2015. – 136 с. : ил.

ISBN 978-5-9610-0254-6

Сборник включает отдельные доклады состоявшейся 18–19 ноября 2014 г. в Петропавловске-Камчатском XV международной научной конференции по проблемам сохранения биоразнообразия Камчатки и прилегающих к ней морских акваторий. Рассматривается история изучения и современное биоразнообразие отдельных групп флоры и фауны полуострова и прикамчатских вод. Обсуждаются различные аспекты сохранения биоразнообразия в условиях возрастающего антропогенного воздействия.

УДК 57 (265.53)
ББК 28.688

Редакционная коллегия:

В. Ф. Бугаев, д.б.н., А. М. Токранов, д.б.н. (отв. редактор), О. А. Чернягина

Перевод на английский язык Е. М. Ненашевой

Издано по решению Ученого Совета КФ ТИГ ДВО РАН

ЖИЛЫЕ ГОЛЬЦЫ (*SALVELINUS*, SALMONIDAE) ЛЕДНИКОВЫХ ОЗЕР КАМЧАТКИ: ЭНДЕМИЧНЫЕ РЕЛИКТОВЫЕ ВИДЫ ИЛИ ФОРМЫ АРКТИЧЕСКОГО ГОЛЬЦА?

Е. В. Есин*, **, Г. Н. Маркевич**, ***, Е. С. Бочарова*, Е. А. Салтыкова***

*Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного
хозяйства и океанографии (ВНИРО), Москва

**Кроноцкий природный биосферный заповедник, Петропавловск-Камчатский

***Биологический факультет МГУ им. М. В. Ломоносова

Ряд ледниковых озер полуострова Камчатка (Аяогытгын, Двухюрточное, Копылье, Большой Сокоч, Начикинское, Дальнее) населяют две симпатричные группировки гольцов рода *Salvelinus* с явно выраженными морфологическими различиями. Озерно-речная мальма *S. malma* во всех случаях достоверно отличается от рыб, которых можно проассоциировать с озерной формой *S. taranetzi* Чукотки или с *S. neiva* материкового побережья Охотского моря. Арктоидных гольцов из шести камчатских озер отличают сдвинутые назад непарные плавники и низкий хвостовой стебель; высокое число пилорических придатков и жаберных тычинок. В отличие от мальмы, фонтанели на хондрокрании мелкие и округлые, зубы на сошнике расположены в несколько рядов; брачный наряд с преобладанием красных и желтых тонов. На фоне морфологической близости популяции из разных озер заметно различаются образом жизни и особенностями роста. Предполагается, что описываемые жилые формы являются реликтами арктической группы, распространившейся на юг в конце последнего ледникового периода.

LACUSTRINE CHARRS (*SALVELINUS*, SALMONIDAE) OF GLACIAL LAKES IN THE KAMCHATKA PENINSULA: ENDEMIC TAXON OR FORMS OF ARCTIC CHARR COMPLEX?

E. V. Esin*, **, G. N. Markevich**, ***, E. S. Bocharova*, E. A. Saltikova***

*Russian Federal Research Institute of Fisheries & Oceanography (VNIRO), Moscow

**Kronotsky Biosphere Reserve, Petropavlovsk-Kamchatsky

***Moscow State University (MSU) by M. V. Lomonosov

In the six of Kamchatka glacial lakes (Ayagytygyn, Dvuchjurtchnoe, Kopyl'ye, Big Sokoch, Nachikinskoe, Dal'nee) two sympatric groups of chars of genus *Salvelinus* were found. Complex of morphological traits clearly separates these groups, among which the first one should be attributed to northern Dolly Varden *S. malma*, while another is more similar to the lacustrine form of *S. taranetzi* from the Chukotka Peninsula or *S. neiva* from the South Kolyma. Artic morphotype chars from the six Kamchatka lakes are characterized by back-shifted unpaired fins and low caudal peduncle, as well as high number of pyloric caeca and gill rakers. In the contrast to Dolly Varden, fontanelles on chondrocranium are smaller and rounded, teeth on the vomer are located in several rows; spawning coloration with a predominance of red and yellow tones. Against the background of the morphological proximity lacustrine populations noticeably differ by the lifespan and growth rates. Ways of Kamchatka's lakes colonization are obviously associated with invasion of the anadromous form of Arctic char to the south by the end of Pleistocene last glacial period.

Рыбы рода *Salvelinus* (Salmonidae) демонстрируют самое высокое внутривидовое разнообразие среди позвоночных (Klemetsen, 2013). Обладая уникальным экологическим и адаптационным полиморфизмом, гольцы образуют бесчисленное множество географических форм, экологических морф, онтогенетических экотипов и т. п. (Савваитова, 1989; Johnson, Johnson, 2001; Klemetsen, 2010). Сложность популяционной структуры гольцов и большой интерес специалистов к этой группе сделали ее моделью для исследования закономерностей эволюционного процесса и биологической специализации.

Одним из центров разнообразия гольцов в Северо-Восточной Азии является полуостров Камчатка. Окончательные представления о филогенетической структуре местных популяций до сих пор не сформировались. Согласно двум наиболее распространенным концепциям, помимо хорошо обособленного вида *S. leucomaenis*, все разнообразие гольцов полуострова следует рассматривать внутри единого супер-вида *S. alpinus-malma* complex (Савваитова, 1989; Бугаев и др., 2007) или разделять на *S. malma* и ряд узкоареальных самостоятельных видов (Глубоковский, 1995; Черешнев и др., 2002). Особое место во всех филогенетических схемах принадлежит популяциям из озер Дальнее и Начикинское. Морфологически и генетически эти жилые гольцы оказались ближе к гольцам арктического сектора Берингии, а не к камчатской мальме (Глубоковский, 1995; Frolov, 2005; Oleinik, Skurochina, 2007). В результате один из них был даже описан как самостоятельный эндемичный вид – *S. kro-*

giusae. Отсутствие цепи промежуточных популяций между озерными эндемиками с юга Камчатки и ареалом арктоидного *S. taranetzi*, распространенного до р. Хатырка (Черешнев, 2008), долгое время оставалось зоогеографическим казусом.

В последние годы нами были найдены и исследованы 4 ранее неизвестные камчатские популяции озерных гольцов, по морфологии и образу жизни близкие к гольцам из озер Начикинское и Дальнее. Еще 2 популяции арктоидного морфотипа были обнаружены в Восточной Корее. Эти находки являются тем самым «недостающим звеном» между арктическими гольцами севера Беренгии и эндемиками юга Камчатки. Они позволяют уточнить схему расселения азиатских представителей рода *Salvelinus* и проливают свет на происхождение современной ихтиофауны полуострова. В данном сообщении обсуждается самостоятельность статуса озерных гольцов Камчатки в условиях симпатрии с озерно-речной мальмой, приводится первоописание ранее неизвестных популяций, высказывается гипотеза о возможном пути проникновения предка озерных гольцов на полуостров.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В ходе обследований ихтиофауны камчатских озер в мае–сентябре 2009–2014 гг. было обнаружено, что ледниковые водоемы региона различаются разнообразием жилых гольцов. В таких озерах как Ближнее, Верхнеавачинское, Безымянное озерно-речные гольцы представлены единственным морфотипом, который можно проассоциировать с типичной озерно-речной мальмой. В оз. Большой Сокоч, Копылье, Двухюрточное, Аяогытгын, так же, как и в описанных ранее случаях для оз. Дальнее и Начикинское (Савваитова, 1976; Черешнев и др., 2002), гольцы разделяются на 2 группировки по внешним признакам.

Обследованные озера располагаются на всем протяжении водораздельного хребта Камчатки по обе его стороны и соединяются протоками с нерестовыми лососевыми реками. Водоемы различаются площадью и глубиной (табл. 1), их объединяет димектический водный режим и олиготрофность, а также общность происхождения. В современных очертаниях эти озера сформировались в результате таяния ледников в конце плейстоцена.

В тех водоемах, где удалось провести инструментальные исследования, прозрачность по диску Секки в центральной части в августе изменялась от 7 до 10 м. Основу зоопланктона составляли Rotifera, Cladocera (*Daphnia* spp.) и Copepoda (*Cyclops scutifer*, *Leptodiptomus angustilobus*). Доминантами бентосных сообществ являлись представители Oligochaeta, личинки Chironomidae, Gastropoda (*Limnea* spp, *Anisus* spp.) и Bivalvia (*Pisidium* spp.). Помимо жилых гольцов, в озерах и их притоках воспроизводится нерка *Oncorhynchus nerka* и/или кижуч *O. kisutch*, в отдельных случаях трехиглая колюшка *Gasterosteus aculeatus* и девятииглая колюшка *Pungitius pungitius*. В реках, куда впадают озерные протоки, нерестится проходная мальма.

Таблица 1. Характеристики камчатских озер, населенных двумя группами жилых гольцов

Озеро	Координаты, °N, W	S, км ²	Побережье	Глубина, м		Расстояние водного пути до моря, км	Высота над ур. м.
				макс.	средняя		
Аяогытгын	59° 13.7' 160° 50.0'	1.25	3	>10	н/д	53	245
Копылье	55° 23.2' 157° 58.2'	0.45	3	19	10.1	210	685
Б. Сокоч	53° 15.1' 157° 45.1'	0.44	3	9	5.9	186	495
Начикинское	52° 59.8' 157° 51.0'	7.44	3	36	14.0	194	350
Двухюрточное	56° 48.7' 160° 3.5'	11.3	В	29	20.3	250	265
Дальнее	52° 56.0' 158° 20.9'	1.27	В	60	31.5	25	25

Гольцов из уловов ставных жаберных сетей (ячея 18, 25 и 30 мм) на месте разделяли на 2 группы по качественным признакам. За рыб с арктоидным морфотипом считали особей с редкими светлыми пятнышками на боках (диаметр пятнышек больше зрачка глаза), глубокой вырезкой хвостового плавника, розовой или оранжевой окраской челюстей, ярко-красной или оранжевой нерестовой окраской. За гольцов с мальмоидным морфотипом считали особей с частыми красными пятнышками на боках (диаметр меньше зрачка), усеченным хвостовым плавником, темной нерестовой окраской боков (рис. 1). Однозначное разделение рыб на две группы было возможно в 95 % случаев.

Для количественного подтверждения существования двух морфологических группировок провели их сравнение по длине тела (FL), 27 внешним пластическим признакам, измеренным по стандартной схеме (Алексеев и др., 2014) на половозрелых особях (всего 253 экз.) без предварительной фиксации, а также по числу пилорических придатков и жаберных тычинок на первой левой жаберной дуге.

У особей с подтвержденным диагнозом арктоидного морфотипа (всего 172 экз.; рыб из оз. Дальнего в анализе не использовали в связи с малочисленностью выборки) определили полную массу тела (W), возраст по отолитам, стадию зрелости гонад и внешние меристические признаки. Дополнительно по стандартной схеме выполнили 12 стандартных промеров на очищенных хондрокраниях и 22 промера на челюстных костях (Васильева, 1980; Павлов и др., 2001).

Сравнение выборок провели общепринятыми методами статистического анализа, доступными в программных пакетах Statsoft. При одномерном анализе оценивали значимость различий средних по тесту Стьюдента (пластические признаки) и Манна-Уитни (меристические признаки). Достоверность различий между морфотипами по комплексу морфометрических признаков оценили с использованием пошагового дискриминантного анализа. Влияние аллометрических особенностей роста на результаты анализа данных минимизировали преобразованием по формуле $\hat{y}_i = \lg y_i + b (\lg FL_{cp} - \lg FL_i)$, где y_i – исходное значение промера у i -той рыбы, b – линейный аллометрический коэффициент, FL_{cp} – средняя длина рыбы (36.3 см), FL_i – длина i -той рыбы. Такое преобразование считается одним из наиболее адекватных методов устранения влияния размера тела (Reist, 1986). Выборки гольцов арктоидного морфотипа также сравнивали между собой методами параметрической (тест Туки индексов промеров в % от длины) и непараметрической (тест Краскола-Уоллиса) ANOVA. Анализ изменчивости пластических признаков в группе провели методом главных компонент, собственные вектора корреляционных матриц нормировали на квадратный корень собственных значений.



Рис. 1. Внешний вид гольцов арктоидного (вверху) и мальмоидного (внизу) морфотипа

РЕЗУЛЬТАТЫ

Идентификация арктоидных гольцов. Гольцы двух групп различались по длине тела, хотя перекрытие диапазонов длин в выборках было значительным. FL арктоидных гольцов в наших уловах в среднем составляла 36.2 (от 18 до 59) см, мальмоидных – 23.8 (14–35) см. Анализ комплекса стандартизованных пластических промеров (без учета межполовой изменчивости) показал высоко достоверные различия между выделенными группами. В функцию дискриминации включилось 19 из 27 показателей, в пространстве канонических корней $D_M = 23.6$ при $\lambda W = 0.165$ ($F_{19,23} = 62.19$, $p < 0.001$). Точность классификации составила 99.6 % (одна ошибка из 253 определений). Наиболее выраженные различия между морфотипами наблюдались по антедорсальному (aD) и антевентральному (aV) расстояниям. Среднее

значение aD (в % FL) у арктоидных гольцов составило 44.2 ± 0.09 (от 41.0 до 48.7), у мальмоидных – 41.5 ± 0.09 (38.6–55.2); индекс aV – 51.2 ± 0.13 (46.9–57.1) и 46.7 ± 0.13 (43.3–50.8) соответственно. Хотя в пространстве aD – aV между группами наблюдалось незначительное перекрытие (рис. 2а), различия достоверны (для aD $t = 19.6$, для aV $t = 24.0$, $p < 0.01$ при $df = 251$).

Гольцы арктоидного морфотипа также имели большее число жаберных тычинок (sb): в среднем 25.8 ± 0.13 (от 22 до 31) против 22.3 ± 0.13 (20–26) и пилорических придатков (pc): 43.8 ± 0.46 (33–63) против 28.9 ± 0.48 (19–42) соответственно. Меристические различия между группами достоверны (М-W-тест, для sb $U = 9.7$, для pc $U = 10.0$, $p < 0.001$ при $df = 249$). Из 250 проанализированных рыб лишь 9 было нельзя однозначно идентифицировать по соотношению sb – pc (рис. 2б). Таким образом, подтверждено существование в обследованных озерах двух симпатричных группировок гольцов. Арктоидные гольцы отличаются от мальмы окраской, отставленными назад непарными плавниками, высоким числом жаберных тычинок и пилорических придатков.

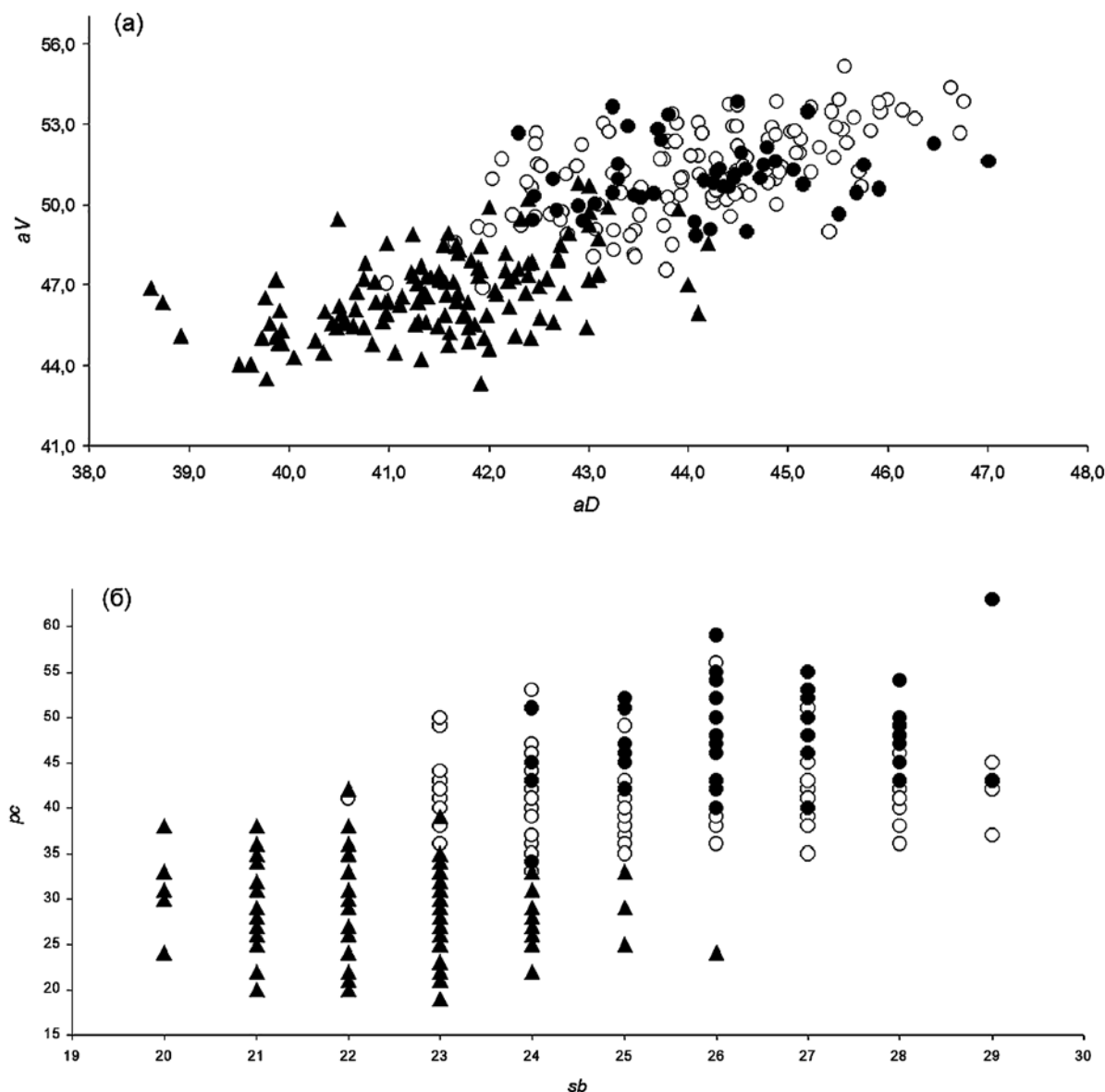


Рис. 2. Соотношение индексов (% FL) антедорсального и антевентрального расстояния (а), а также числа жаберных тычинок и пилорических придатков (б) у озерных гольцов Камчатки: ● – арктоидные гольцы водоемов восточного стока, ○ – арктоидные гольцы из водоемов западного стока, ▲ – мальмоидные гольцы

Пропорции тела. Арктоидные гольцы Камчатки характеризуются массивным телом с относительно короткими плавниками и низким, коротким хвостовым стеблем. Голова коническая, средней длиной 0.17–0.22 от тела; ее высота составляет 66–79 % длины. Между рыбами из разных озер имеются неко-

торые экстерьерные различия. Так, гольцы из оз. Копылье отличаются высоким телом, а из оз. Б. Сокоч – низким сигаровидным телом. Гольцы из оз. Начикинское имеют удлиненное рыло. У гольцов из оз. Аяогытгын при переходе к хищничеству происходят аллометрические изменения пропорций за счет преимущественного роста передней части тела (табл. 2). По всем индексам морфометрических промеров между отдельными выборками наблюдаются достоверные различия (HSD-тест ANOVA), что, вероятно, связано с аллометрическими особенностями роста. Максимальный вклад в дискриминацию вносят индексы hD , AD , cH , o , hA , а также pV , lpc , lmd и pD . Наиболее морфологически обособленными оказались гольцы из оз. Копылье (попарные t-тесты, достоверные отличия от всех выборок – по 5 индексам, от трех выборок – по 13) и гольцы из оз. Двухюрточное (те же отличия по 9 и 7 индексам). Минимальные различия наблюдались между гольцами из соседних озер Начикинское и Б. Сокоч (по 15 индексам).

Между самцами и самками арктоидных гольцов обнаружены стойкие различия по вентро-анальному расстоянию и длине верхней челюсти (t-тест, во всех выборках $p < 0.01$) (табл. 2). Максимальные межполовые различия наблюдались у гольцов из оз. Двухюрточное, где помимо индексов $V-A$ и lmx t-тест показал минимальные достоверные различия ($p < 0.05$) по IV (в среднем 12.3 % FL у самцов и 11.3 % у самок), а также большинству промеров головы (o – 15.8 и 17.7 %, cH – 73.0 и 66.1 %, lmd – 63.4 и 59.5 % соответственно). Самцы и самки из оз. Копылье были морфологически близки, помимо $V-A$ и lmx t-тест показал достоверные различия по IP (15.5 и 14.8 %) и pD (40.7 и 41.4 %).

Анализ изменчивости формы тела рыб по стандартизованным экстерьерным промерам методом главных компонент демонстрирует трансгрессию областей выборок. Максимальные нагрузки на первую компоненту оказывают такие показатели как pD , aA , aV и AD ; на вторую – lmd , lmx , c и h . Разделение выборок по второй компоненте отражает степень пироморфности экстерьерных признаков в популяциях, нижнее положение заняли гольцы из оз. Копылье, верхнее – гольцы из оз. Двухюрточное и хищники из оз. Аяогытгын; гольцы из оз. Начикинское и Б. Сокоч имеют промежуточное положение (рис. 3а).

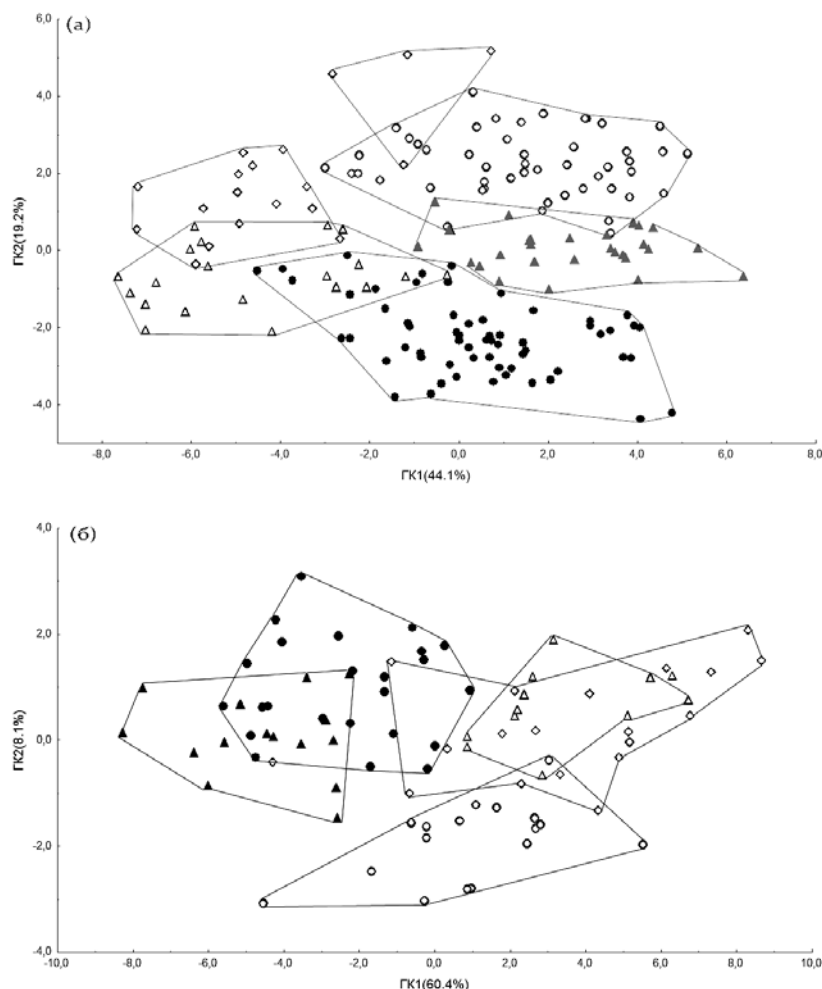


Рис. 3. Распределение арктоидных гольцов Камчатки в пространстве первых двух главных компонент по совокупности стандартизованных признаков внешней морфометрии (а) и краниометрии (б): $\diamond$ – оз. Аяогытгын, $\circ$ – оз. Двухюрточное, $\bullet$ – оз. Копылье, $\blacktriangle$ – оз. Начикинское, $\triangle$ – оз. Б. Сокоч

Таблица 2. Пластические признаки (над чертой – среднее ± ошибка, под чертой – пределы варьирования) половозрелых озерных голец арктоидного морфотипа на Камчатке

Признак	Аюгыттын		Двух- зубчатое (49 экз.)	Копылье, «нормальная» форма (61 экз.)	Б. Сокоч (15 экз.)	Начикинское (28 экз.)	Дальнее*** (5 экз.)
FL, см*	бентофаг (15 экз.)	хищник (4 экз.)					
FL, см*	24.1 (19.4–28.2)	34.5 (31.3–40.1)	43.2 (29.3–57.5)	35.2 (24.6–46.6)	26.6 (21.0–33.1)	42.2 (31.5–56.9)	—
B % от FL							
AD	<u>91.9 ± 0.20</u> 90.5–93.4	<u>92.0 ± 0.09</u> 91.8–92.2	<u>92.9 ± 0.08</u> 91.9–93.8	<u>95.3 ± 0.08</u> 93.8–96.5	<u>94.3 ± 0.07</u> 93.9–94.7	<u>94.3 ± 0.07</u> 93.6–94.9	-
c	<u>18.0 ± 0.23</u> 16.7–19.6	<u>22.3 ± 0.75</u> 20.6–24.2	<u>19.9 ± 0.16</u> 17.7–22.2	<u>17.0 ± 0.13</u> 15.0–18.7	<u>18.0 ± 0.19</u> 17.1–18.9	<u>18.4 ± 0.19</u> 17.0–20.1	<u>19.0</u> 18.2–23.1
cH	<u>14.1 ± 0.18</u> 12.8–15.2	<u>16.0 ± 0.94</u> 15.0–18.9	<u>15.0 ± 0.12</u> 13.1–17.6	<u>16.8 ± 0.11</u> 14.8–18.4	<u>14.2 ± 0.07</u> 13.7–14.5	<u>16.2 ± 0.12</u> 15.4–17.5	- 13.1–15.2
H	<u>17.1 ± 0.48</u> 14.3–20.9	<u>17.5 ± 1.51</u> 13.5–20.8	<u>20.1 ± 0.34</u> 16.8–26.6	<u>24.4 ± 0.27</u> 20.8–31.5	<u>19.7 ± 0.35</u> 18.3–23.2	<u>23.7 ± 0.33</u> 19.2–27.1	- 15.6–21.6
h	<u>7.2 ± 0.07</u> 6.8–7.7	<u>6.7 ± 0.38</u> 6.1–7.8	<u>7.3 ± 0.05</u> 6.6–8.1	<u>8.2 ± 0.05</u> 7.3–9.3	<u>7.2 ± 0.06</u> 6.9–7.6	<u>7.5 ± 0.04</u> 7.0–8.0	- 6.0–6.8
lpc	<u>16.4 ± 0.23</u> 14.8–17.5	<u>16.1 ± 0.59</u> 14.8–17.3	<u>15.4 ± 0.10</u> 13.8–16.4	<u>16.7 ± 0.11</u> 15.1–18.1	<u>17.8 ± 0.13</u> 17.0–18.5	<u>16.4 ± 0.13</u> 15.2–17.4	<u>17.3</u> 16.9–18.0
ID	<u>11.0 ± 0.19</u> 9.7–12.7	<u>10.6 ± 0.57</u> 9.0–11.6	<u>11.4 ± 0.09</u> 10.0–13.0	<u>12.3 ± 0.10</u> 10.2–14.3	<u>11.2 ± 0.15</u> 10.2–11.8	<u>11.3 ± 0.12</u> 10.4–12.3	- 10.3–10.8
hD	<u>15.2 ± .32</u> 13.6–17.8	<u>16.1 ± 1.01</u> 14.4–18.4	<u>12.6 ± 0.12</u> 11.1–14.7	<u>14.3 ± 0.11</u> 12.3–16.4	<u>9.9 ± 0.43</u> 7.7–12.2	<u>13.0 ± 0.13</u> 11.7–14.0	- 10.3–13.1
lA	<u>7.8 ± .046</u> 6.4–13.7	<u>7.8 ± 0.13</u> 7.5–8.0	<u>8.4 ± 0.10</u> 7.1–10.1	<u>8.7 ± 0.07</u> 7.6–10.0	<u>7.9 ± 0.14</u> 6.9–8.6	<u>7.3 ± 0.09</u> 6.3–8.1	- 7.5–7.6
hA	<u>10.2 ± 0.43</u> 6.2–11.9	<u>11.6 ± 0.37</u> 10.6–12.3	<u>11.4 ± 0.13</u> 9.6–13.8	<u>11.0 ± 0.11</u> 9.1–12.4	<u>6.8 ± 0.27</u> 5.5–8.5	<u>9.6 ± 0.14</u> 8.0–10.9	- 11.2–11.8
lP	<u>15.1 ± 0.34</u> 13.2–18.2	<u>17.5 ± 0.73</u> 16.1–19.5	<u>16.7 ± 0.16</u> 15.1–20.1	<u>15.1 ± 0.16</u> 12.9–18.1	<u>12.7 ± 0.26</u> 11.2–14.1	<u>14.9 ± 0.18</u> 13.2–16.8	- 16.4–18.1
IV	<u>10.8 ± 0.31</u> 8.5–13.7	<u>11.9 ± 0.61</u> 10.6–13.5	<u>11.8 ± 0.13</u> 10.3–14.1	<u>11.1 ± 0.08</u> 9.4–12.5	<u>9.4 ± 0.14</u> 8.2–9.9	<u>10.4 ± 0.12</u> 9.5–11.9	- 12.2–13.4
lC	<u>17.1 ± 0.15</u> 16.3–18.2	<u>17.2 ± 0.56</u> 15.9–18.3	<u>15.5 ± 0.17</u> 13.1–17.5	<u>13.4 ± 0.12</u> 11.3–14.9	<u>15.0 ± 0.14</u> 14.2–15.9	<u>13.8 ± 0.12</u> 12.5–14.9	-
aD	<u>43.2 ± 0.29</u> 41.0–44.6	<u>45.7 ± 1.00</u> 44.5–48.7	<u>44.3 ± 0.17</u> 42.0–48.0	<u>44.0 ± 0.14</u> 41.9–45.8	<u>43.3 ± 0.20</u> 42.0–44.8	<u>45.2 ± 0.18</u> 43.9–46.8	<u>43.7</u> 43.3–44.5
pD	<u>38.5 ± 0.41</u> 35.1–41.1	<u>37.7 ± 0.88</u> 36.0–39.8	<u>37.9 ± 0.14</u> 35.9–39.8	<u>41.1 ± 0.15</u> 38.2–44.0	<u>40.6 ± 0.17</u> 39.3–41.5	<u>39.0 ± 0.19</u> 36.9–41.2	<u>38.9</u> 37.5–40.3

Характеристика черепа. Хондрокрании арктоидных гольцов Камчатки имеют скругленный (60 %) или слабо раздвоенный роstrum, его основание чаще шире моста; ямка выражена отчетливо. Передняя этmoidная фонтанель в среднем по популяциям имеется у 30 % рыб, задняя – у 60 %. Фонтанели маленькие, правильной формы. На мосту у 45 % рыб имеются асимметричные фонтанели. На мозговом отделе pteroticum чаще достигает sphenoticum; supraoccipitale не достигает (45 %), достигает (40 %) или заходит за края дорсальных фонтанелей.

Форма черепа и челюстных костей слабо различалась между полами (t-тест, $p > 0.05$), при этом распределения краниометрических индексов статистически не отличались от нормального (тест Колмагорова-Смирнова). По пропорциям хрящевого черепа различия между популяциями выражены сравнительно слабо. Наиболее изменчивым показателем оказалась длина мозгового отдела, по этому признаку получены достоверные различия между всеми выборками (HSD-тест, $MS = 3.4$ при $df = 83$, $p < 0.05$). Гольцы из оз. Копылье минимально достоверно выделялись по ширине моста, supraoccipitale и мозговой части между epioticum; гольцы из оз. Двухюрточное – по ширине и длине роstrума, из оз. Аяогытгын – по длине этmoidного отдела и ширине мозговых фонтанелей, из оз. Начикинское – по длине роstrума и ширине черепа между epioticum (парные t-тесты). Хондрокрании гольцов из оз. Б. Сокоч достоверно не выделялись из генеральной совокупности (табл. 3).

Форма челюстных костей оказалась высоко изменчивой. Наиболее выраженные различия между всеми выборками зафиксированы по длине заднего края praemaxillare ($MS = 39.4$, $p < 0.01$) и оzubленной части dentale ($MS = 10.8$, $p = 0.01$). Гольцы из оз. Б. Сокоч при этом достоверно выделялись по длине сочленовной части articulare, глубиной вырезки dentale и длиной оzubленной части maxillare; гольцы из оз. Копылье – наибольшей высотой dentale, maxillare и praemaxillare; из оз. Двухюрточное – высотой заднего края articulare (табл. 3).

В пространстве главных компонент максимальную нагрузку на первую ось оказали стандартизованные длины свободных частей maxillare и articulare, а также переднего края praemaxillare и мозговой части хондрокrania; на вторую – ширина хрящевого моста, длина и ширина роstrума, а также высота заднего края articulare. По первой компоненте наиболее удалены оказались выборки из оз. Начикинское и Аяогытгын; по второй, в большей степени зависящей от формы хондрокrania, сильнее всего различались пироморфные гольцы из оз. Двухюрточное и более педоморфные гольцы из оз. Копылье (рис. 3б).

Таблица 3. Пропорции хрящевого черепа и челюстных костей (% от максимальной длины, над чертой – среднее $\pm$ ошибка, под чертой – пределы варьирования) половозрелых озерных гольцов арктоидного морфотипа на Камчатке

Элемент	Признак	Аяогытгын (19 экз.)	Двухюрточное (18 экз.)	Копылье (23 экз.)	Б. Сокоч (12 экз.)	Начикинское (15 экз.)
<i>Chondrocranium</i>	<i>Sch</i>	15.1 ± 0.41 12.2–18.0	14.9 ± 0.26 12.7–16.3	17.8 ± 0.42 15.2–23.4	15.3 ± 0.53 13.4–20.4	15.2 ± 0.65 11.4–18.5
	<i>Wr</i>	16.1 ± 0.39 12.1–19.5	11.6 ± 0.39 6.4–14.0	16.2 ± 0.47 12.1–21.2	16.0 ± 0.34 14.1–17.7	17.4 ± 0.35 15.7–19.6
	<i>Lr</i>	8.9 ± 0.31 6.7–10.8	6.5 ± 0.20 5.2–8.3	9.5 ± 0.38 5.8–12.4	8.6 ± 0.47 5.8–12.8	10.8 ± 0.33 9.2–13.3
	<i>Leth</i>	39.4 ± 0.51 33.7–43.5	40.6 ± 0.49 37.1–44.9	43.4 ± 0.65 37.0–49.2	42.7 ± 0.74 39.1–46.8	44.4 ± 0.72 38.2–49.5
	<i>Lcr</i>	42.3 ± 0.43 38.3–46.2	44.3 ± 0.32 41.8–46.9	46.1 ± 0.47 42.3–52.3	42.6 ± 0.66 39.2–46.2	45.1 ± 0.26 43.6–46.8
	<i>Loc</i>	22.6 ± 0.53 18.6–27.4	24.6 ± 0.33 22.5–27.0	26.6 ± 0.59 21.0–35.7	22.8 ± 0.51 19.8–26.0	24.3 ± 0.62 20.6–29.2
	<i>Weo</i>	34.9 ± 0.48 30.9–38.7	36.4 ± 0.23 34.7–38.5	36.6 ± 0.48 32.1–42.6	34.8 ± 0.41 32.6–37.3	37.1 ± 0.42 34.6–40.8
	<i>Weth</i>	35.9 ± 0.59 32.1–40.5	37.5 ± 0.45 34.1–40.2	38.2 ± 0.58 34.0–47.4	38.6 ± 0.78 34.1–43.2	41.0 ± 0.68 36.0–47.0
	<i>Lfn</i>	18.5 ± 0.48 14.0–22.3	18.6 ± 0.29 16.2–20.3	18.2 ± 0.31 16.1–20.8	19.1 ± 0.33 17.3–21.3	18.6 ± 0.41 16.3–21.0
	<i>Hfn</i>	11.8 ± 0.43 8.3–15.9	11.6 ± 0.25 9.5–13.3	11.3 ± 0.29 7.9–13.9	11.1 ± 0.35 8.6–13.0	11.5 ± 0.28 9.4–12.8
	<i>Hch</i>	28.2 ± 1.62 15.6–39.7	—	28.6 ± 0.36 24.9–33.0	29.0 ± 1.15 15.8–41.5	34.1 ± 1.10 26.7–42.0

Продолжение таблицы 3

<i>Articulare</i>	<i>AH</i>	$\frac{27.6 \pm 0.45}{24.9-32.5}$	$\frac{26.5 \pm 0.48}{20.8-29.7}$	$\frac{29.6 \pm 0.46}{25.9-35.8}$	$\frac{28.8 \pm 0.50}{26.0-31.7}$	$\frac{28.1 \pm 0.56}{24.4-32.5}$
	<i>Ah</i>	$\frac{16.6 \pm 0.36}{14.2-19.1}$	$\frac{14.1 \pm 0.33}{10.8-16.1}$	$\frac{17.6 \pm 0.44}{14.4-23.5}$	$\frac{18.1 \pm 0.39}{16.2-20.7}$	$\frac{16.3 \pm 0.45}{13.0-18.6}$
	<i>Alecf</i>	$\frac{51.1 \pm 0.59}{46.8-56.8}$	$\frac{52.2 \pm 0.47}{48.3-55.9}$	$\frac{52.7 \pm 0.69}{46.4-58.3}$	$\frac{48.8 \pm 0.97}{42.0-54.6}$	$\frac{51.8 \pm 0.47}{48.5-55.0}$
	<i>Alcb</i>	$\frac{56.9 \pm 0.47}{53.2-60.4}$	$\frac{56.6 \pm 0.47}{53.8-59.8}$	$\frac{57.8 \pm 0.72}{52.1-64.0}$	$\frac{59.5 \pm 0.69}{54.3-63.9}$	$\frac{57.3 \pm 0.56}{53.0-60.9}$
<i>Dentale</i>	<i>DH</i>	$\frac{28.9 \pm 0.49}{25.9-33.3}$	$\frac{28.4 \pm 0.32}{26.2-31.3}$	$\frac{30.8 \pm 0.47}{27.2-35.9}$	$\frac{27.9 \pm 0.64}{23.1-30.6}$	$\frac{30.3 \pm 0.55}{26.4-33.9}$
	<i>Ds</i>	$\frac{36.7 \pm 0.65}{31.2-41.0}$	$\frac{39.4 \pm 0.63}{35.6-45.1}$	$\frac{38.0 \pm 0.73}{30.3-43.3}$	$\frac{41.4 \pm 0.76}{36.2-44.2}$	$\frac{37.1 \pm 0.47}{34.2-39.7}$
	<i>Dld</i>	$\frac{55.9 \pm 0.80}{51.7-62.5}$	$\frac{51.9 \pm 0.89}{45.4-58.4}$	$\frac{53.7 \pm 0.60}{48.3-58.7}$	$\frac{49.0 \pm 0.73}{44.6-53.7}$	$\frac{57.3 \pm 0.91}{49.2-61.9}$
	<i>DI</i>	$\frac{78.1 \pm 0.66}{71.2-85.0}$	$\frac{75.1 \pm 0.68}{71.0-80.3}$	$\frac{76.6 \pm 0.66}{72.3-84.2}$	$\frac{72.4 \pm 1.02}{67.2-77.3}$	$\frac{76.3 \pm 0.64}{72.2-80.3}$
<i>Maxillare</i>	<i>Mxls</i>	$\frac{14.2 \pm 0.45}{11.8-17.9}$	$\frac{13.5 \pm 0.37}{11.5-16.4}$	$\frac{13.3 \pm 0.38}{9.5-15.9}$	$\frac{13.4 \pm 0.54}{10.6-15.9}$	$\frac{14.4 \pm 0.57}{10.1-17.2}$
	<i>MxlcB</i>	$\frac{87.1 \pm 0.54}{83.2-90.5}$	$\frac{88.9 \pm 0.81}{84.6-95.8}$	$\frac{87.7 \pm 0.46}{83.5-91.2}$	$\frac{87.4 \pm 0.69}{83.2-91.5}$	$\frac{86.6 \pm 0.66}{82.0-91.0}$
	<i>Mxld</i>	$\frac{67.9 \pm 1.31}{53.5-76.8}$	$\frac{70.4 \pm 1.26}{60.2-81.9}$	$\frac{69.8 \pm 1.18}{54.4-79.1}$	$\frac{61.2 \pm 0.95}{53.6-66.0}$	$\frac{68.2 \pm 0.90}{62.3-73.7}$
	<i>MxH</i>	$\frac{10.6 \pm 0.26}{7.9-12.0}$	$\frac{10.1 \pm 0.38}{7.3-14.1}$	$\frac{12.5 \pm 0.35}{9.4-15.2}$	$\frac{11.1 \pm 0.32}{9.6-13.4}$	$\frac{9.6 \pm 0.23}{8.0-11.0}$
<i>Praemaxillare</i>	<i>PmxH</i>	$\frac{72.3 \pm 0.76}{65.1-77.3}$	$\frac{76.7 \pm 1.69}{63.1-96.4}$	$\frac{90.3 \pm 1.92}{72.7-105.7}$	$\frac{75.0 \pm 1.53}{65.5-82.0}$	$\frac{69.0 \pm 1.25}{60.7-76.1}$
	<i>Pmxlf</i>	$\frac{87.5 \pm 1.55}{74.3-98.6}$	$\frac{88.6 \pm 1.62}{79.4-106.9}$	$\frac{84.5 \pm 2.37}{64.9-108.5}$	$\frac{84.1 \pm 1.86}{75.5-96.7}$	$\frac{77.2 \pm 2.01}{61.7-87.1}$
	<i>Pmxlb</i>	$\frac{67.8 \pm 1.55}{57.0-80.3}$	$\frac{68.6 \pm 1.90}{59.0-83.9}$	$\frac{80.2 \pm 1.31}{65.6-91.8}$	$\frac{66.3 \pm 1.39}{58.4-73.3}$	$\frac{57.4 \pm 0.92}{52.2-64.5}$

Примечание: *Sch* – ширина хрящевого моста, *Wr* и *Lr* – ширина и длина роострума, *Leth* и *Lcr* – длина этмоидного и мозгового отделов, *Loc* – максимальная длина supraoccipitale, *Weo* – расстояние между epitoticum, *Weth* – максимальная ширина этмоидного отдела, *Lfn* и *Hfn* – длина и ширина левой дорсальной фонтанели, *Hch* – высота хондрокрания; *AH*, *Ah*, *Alecf* и *Alcb* – наибольшая высота, высота заднего края, длина сочленовной части и свободной части articulare; *DH*, *Ds*, *Dld* и *DI* – наибольшая высота, глубина вырезки, длина озубленной части и верхнего края dentale; *Mxls*, *MxlcB*, *Mxld* и *MxH* – длина сочленовной части, длина свободной части, длина озубленной части и высота maxillare; *PmxH*, *Pmxlf* и *Pmxlb* – максимальная высота, длина переднего и заднего края praemaxillare.

Меристические признаки. Жилые гольцы из обследованных озер характеризуются близкой меристической формулой. Рыбы из озер Начикинское и Б. Сокоч отличаются несколько пониженным числом жаберных тычинок, из оз. Копылье – пониженным числом пилорических придатков (табл. 4). Достоверные различия (К-W-тест) по числу *sb*, *pc*, *ll* и *vert* между выборками не выявлены.

Таблица 4. Меристические признаки (среднее/пределы варьирования) озерных гольцов арктоидного морфотипа на Камчатке

Озера	Признаки								
	<i>sb</i>	<i>pc</i>	<i>rb</i>	<i>P</i>	<i>V</i>	<i>D</i>	<i>A</i>	<i>ll</i>	<i>vert</i>
Аяогытгын (19 экз.)	<u>26.9</u> 25–29	<u>41.5</u> 37–51	10–13	11–13	7–9	8–10	8–9	<u>130</u> 127–133	<u>67</u> 64–69
Двухюрточное (47 экз.)	<u>26.5</u> 24–31	<u>48.8</u> 40–59	10–13	12–14	7–9	9–10	7–9	<u>127</u> 117–136	н/д
Копылье (36 экз.)	<u>25.9</u> 23–29	<u>39.5</u> 35–46	10–13	12–14	8–10	9–11	8–11	<u>129</u> 125–134	<u>65</u> 63–68
Б. Сокоч (20 экз.)	<u>24.2</u> 22–26	<u>42.0</u> 33–53	11–13	11–13	8	9–11	8–10	<u>133</u> 126–139	<u>67</u> 63–68
Начикинское (21 экз.)	<u>24.6</u> 23–27	<u>43.8</u> 39–56	10–12	11–13	8–9	9–11	8–10	<u>134</u> 127–140	<u>67</u> 63–69
Дальнее* (40 экз.)	<u>26.6</u> 24–29	<u>48.6</u> 34–63	9–13	11–13	9	9–11	8–9	<u>129</u> 118–147	<u>66</u> 63–69

Примечание: * – по данным К. А. Савvaitовой (1976), *sb* – число жаберных тычинок, *pc* – пилорических придатков, *rb* – жаберных лучей, *P*, *V*, *D* и *A* – ветвистых лучей в грудных, брюшных, спинном и анальном плавниках, *ll* – чешуй в боковой линии, *vert* – позвонков, включая уростиль.

Образ жизни и особенности роста. Судя по распределению рыб в уловах, гольцы арктоидного морфотипа в летние месяцы держатся по всей акватории озер. В притоки и вытекающие протоки озерные гольцы, в отличие от мальмы, никогда не выходят. В мае в уловах встречаются рыбы с VI стадией зрелости гонад, в августе-сентябре основная часть половозрелых особей находится на ранней IV стадии созревания. Состояние гонад и степень развития брачного наряда арктоидных гольцов указывают на то, что их размножение во всех озерах начинается не раньше ноября. В зависимости от трофности и температурного режима водоемов половое созревание начинается в возрасте от четырех до семи лет (табл. 5).

Таблица 5. Размерно-возрастная структура озерных гольцов арктоидного морфотипа на Камчатке

Озеро	Размерные характеристики нерестовой группировки*		Возрастная структура популяции**		
	<i>FL</i> , см	<i>W</i> , г	модальные нерестовые группы	половое созревание	предельный возраст
Аяогытгын, бентофаги/хищники	<u>24 (19–28)</u> 35 (31–45)	<u>115 (65–200)</u> 330 (212–500)	6+...9+	6+...7+	16+
Двухюрточное	39 (25–59)	530 (150–2000)	7+...10+	6+	16+
Копылье «нормальная» форма/ карликовые самцы	<u>35 (25–47)</u> 25 (24–28)	<u>620 (160–1670)</u> 166 (140–185)	5+...8+	<u>5+...6+</u> 3+...4+	12+
Б. Сокоч	27 (21–35)	168 (77–330)	5+...8+	4+	10+
Начикинское	42 (30–57)	950 (200–2900)	6+...8+	4+...5+	13+ (15+***)
Дальнее****	19–60	350–4000	5+...8+	5+	14+

Примечание: * – среднее (пределы варьирования); ** – к моменту выхода данной публикации возраст рыб определен по шлифам отолитов, однако в связи со сложностями, возникшими при интерпретации записей этих регистрирующих структур, оценку возраста можно признать лишь предварительной, предполагается уточнить возраст рыб по спилям первого луча спинного плавника; *** – по данным К. А. Савvaitовой (1976); **** – по данным И. А. Черешнева с соавторами (2002).

В оз. Аяогытгын нерестовая группировка гольцов включает две онтогенетические формы: бентосоядную, состоящую преимущественно из рыб возраста 6+...9+, и хищную, представленную крупными особями старшего возраста. Образование хищной группировки связано с переходом к питанию колюшкой и собственной молодью части половозрелых рыб-бентофагов после достижения длины 22–25 см. Рост хищников-каннибалов ускоряется, они пропускают нерест в течение 2–3 лет, затем начинают размножаться вновь.

В оз. Копылье вместе с «нормальной» формой, характеризующейся сравнительно высокой скоростью роста, встречаются карликовые самцы. Эта группировка созревает при достижении длины 23 см и массы 140 г, после чего соматический рост почти прекращается. В летние месяцы карлики, так же как и «нормальная» форма, питаются бентосными организмами и гаммарусами, но у крупных рыб в желудках также встречается рыбная пища. Планктонными ракообразными, как карликовая «нейва» из оз. Корраль (Волобуев, 1977), карлики из оз. Копылье не питаются. Нерест рыб, по-видимому, ежегодный, в популяции преобладают самцы.

В озерах Двухюрточное и Начикинское озерные гольцы представлены одной быстро растущей формой. Основу питания взрослых рыб составляет рыба. Отдельные взрослые особи могут пропускать 2–3 нерестовых сезона. Численно доминировали самцы.

В оз. Б. Сокоч в настоящее время обитает мелкий тугорослый голец. Численность этой популяции подорвана, т. к. голец систематически гибнет в браконьерских сетях, установленных «на нерку». Имеются сведения, что в недавнем прошлом жилые особи в оз. Б. Сокоч были значительно крупнее – до 2–3 кг. В популяции преобладают самки.

В оз. Дальнее многолетний перелов привел к катастрофическому снижению численности озерного гольца. По имеющимся данным, в начале 2000-х гг. рыбы арктоидного морфотипа попадались рыбакам-любителям единично, после 2012 г. они не отмечаются в уловах. Вероятнее всего арктический голец в оз. Дальнем на данный момент полностью уничтожен. В 1970–1980-е гг. озерный голец ловился массово, основу уловов составляли рыбы длиной 19–54 см и массой от 35 г до 2.6 кг. К 6 годам гольцы могли достигать массы 1 кг (в среднем – 300 г). Соотношение полов было близко к равному, с небольшим преобладанием самок.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Гольцы арктоидного морфотипа имеют в Северной Пацифике достаточно широкое распространение. Южнее бассейна р. Анадырь наличие жилых популяций подтверждено в корякских озерах Илир-Гытгын (бассейн р. Култушная) и Анана (бассейн р. Таманваям). На охотской стороне Колымского нагорья арктоидные гольцы известны из многих высокогорных водоемов: оз. Нерка в верховьях р. Наяхан, Электчанских озер в бассейне р. Яма, оз. Мак-мак в бассейне р. Ола, озерной системы Хэл-Деги в бассейне р. Иня, а также оз. Уегинское, Корраль, Сланцевое, Хизинджа, Кучи, Черпулай, Нек в бассейне р. Охота (Черешнев, 1990; Гудков, Радченко, 2000; Гудков и др., 2003; наши данные). В период расселения арктоидные гольцы спускались вниз по охотским рекам, т. к. они обнаружены в оз. Вилигинское и Чистое – менее, чем в 10 км от побережья (Черешнев, 1990). В Северной Америке южнее бассейна р. Кускоквим жилые арктоидные гольцы населяют озера Аляскинского хребта и п-ова Кенай (McPhail, 1961; Behnke, 1980; McCart, 1980; Reist et al., 1997). Наиболее южная американская популяция обитает в оз. Карлук на о. Кодьяк (DeLacy, Morton, 1943). На Камчатке на данный момент известно о существовании 6 популяций в северной, центральной и южной части полуострова (рис. 4), но имеются все основания полагать, что в ближайшее время список водоемов, где обитают арктоидные гольцы, расширится.

Выявить географическую изменчивость меристических признаков арктоидных гольцов в Пацифике не удастся. По числу жаберных тычинок и пилорических придатков региональный разброс средних значений оказался выше межрегионального, хотя в определенной степени по числу тычинок популяции Камчатки занимают промежуточное положение между озерными гольцами Чукотки и материкового побережья Охотского моря (табл. 6). Очевидно, что вариации в числе меристических признаков у озерных гольцов по данному участку ареала обусловлены многообразием параметров среды в конкретных водоемах, а не географической изменчивостью. Явная связь с высотой озера над ур. м. и его размерами также отсутствует.

Анализ комплекса экстерьерных и краниометрических признаков арктоидных гольцов из разных озер Камчатки показал их морфологическую близость, уровень различий выборки сравнительно не высокий. С учетом явных различий в условиях среды озер этот факт может указывать на сравнительно небольшой срок изоляции популяций. К такому же заключению склоняет наличие идентичных последовательностей митохондриальной ДНК у популяций из оз. Дальнее и чукотского оз. Пэкульнейское (Oleinik, Skurochina, 2007; Олейник, 2013). При всей условности концепции молекулярных часов (Nei, Jin, 1989) отсутствие замен в контрольном регионе мтДНК свидетельствует о сроках изоляции между

этими популяциями менее 15–20 тыс. лет. Сиквенс участка cyt b – D-loop мтДНК гольцов из оз. Начикинское показал их близкое родство с арктоидными гольцами Чукотки, Северной Колымы и Аляски (Сенчукова и др., 2015).

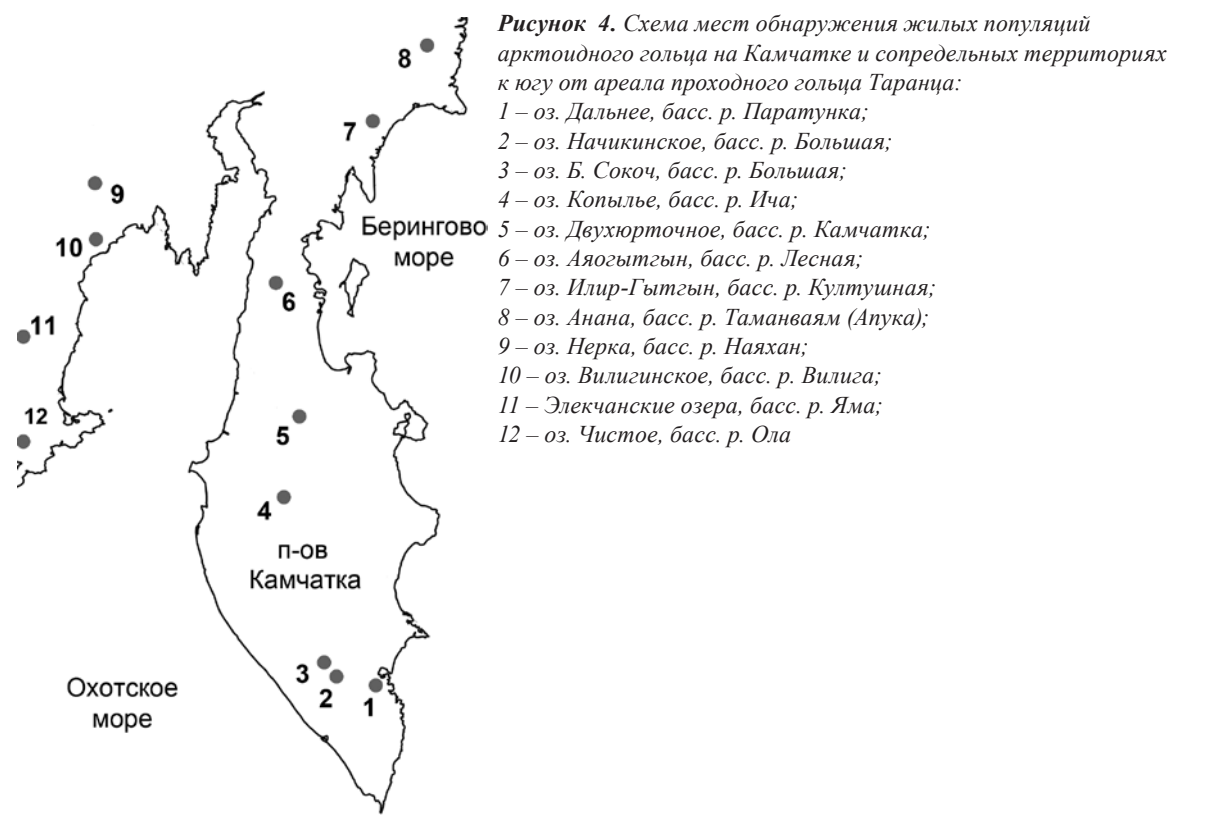


Таблица 6. Меристические характеристики (среднее (пределы варьирования)) жилых озерных гольцов арктического морфотипа из Северной Пацифики

Водные объекты	Признаки				Источник данных
	sb	pc	ll	vert	
Камчатка					
Оз. Аяогытгын, 250 м над ур. м.; басс. р. Лесная	26.9 (25–29)	41.5 (37–51)	130 (127–133)	67 (64–69)	наши данные
Оз. Двухюрточное, 265 м над ур. м.; басс. р. Камчатка	26.5 (24–31)	48.8 (40–59)	127 (117–136)	н/д	наши данные
Оз. Копылье, 690 м над ур. м.; басс. р. Ича	25.9 (23–29)	39.5 (35–46)	129 (125–134)	65 (63–68)	наши данные
Оз. Б. Сокоч, 495 м над ур. м.; басс. р. Большая	24.2 (22–26)	42.0 (33–53)	133 (126–139)	67 (63–68)	наши данные
Оз. Начикинское, 345 м над ур. м.; басс. р. Большая	24.9 (23–27) 24.6 (23–27)	49.4 (35–65) 43.8 (39–56)	135 (127–142) 134 (127–140)	67 (63–69) 67 (63–69)	Савваитова, 1976 наши данные
Оз. Дальнее, 30 м над ур. м.; басс. р. Паратунка	26.6 (24–29)	48.6 (34–63)	129 (118–147)	66 (63–69)	Савваитова, 1976; Черешнев и др., 2002
Чукотка					
оз. Эстихед, 1 м над ур. м.; басс. бух. Провидения	25.0 (22–29)	42.4 (33–51)	128 (120–136)	67 (66–69)	Черешнев, 2008

Продолжение таблицы 6

оз. Пычгынмыгытгын, 85 м над ур. м.; басс. р. Эргувеем	25.0 (23–29)	45.5 (34–64)	132 (116–148)	66 (64–68)	Черешнев, 2008
оз. Верхнее, 245 м над ур. м.; басс. р. Выквынайваам	23.7 (19–26)	44.8 (37–51)	141 (133–155)	68 (65–71)	Гудков, 2003
<i>Материковое побережье Охотского моря</i>					
Оз. Б. Уегинское, 380 м над ур. м.; басс. р. Охота	30.2 (25–35) 30.3 (25–35)	45.8 (34–60) 45.7 (34–60)	129 (120–140) 128 (120–140)	65 (61–68) 65 (63–68)	Волобуев, 1976 Марченко, Во- лобуев, 2015
Оз. Корраль, 39 м над ур. м.; басс. р. Охота	31.1 (27–36) 31.2 (27–36)	47.6 (36–62) 47.4 (36–62)	129 (125–135) 130 (125–135)	65 (64–66) 65 (64–66)	Волобуев, 1977 Марченко, Во- лобуев, 2015
Оз. Хэл-Деги, 935 м над ур. м.; басс. р. Иня	30.4 (27–35)	39.3 (26–48)	135 (127–140)	66 (64–68)	Марченко, Во- лобуев, 2015
Оз. Мак-мак, 630 м над ур. м.; басс. р. Ола	26.3 (24–30)	35–55	135 (129–140)	69 (67–71)	Гудков и др., 2003
Элекчанские оз. (Гранд и Третье), 810 м над ур. м.; басс. р. Яма	25.5 (23–28)	40.8 (30–60)	135 (126–150)	67 (65–69)	Гудков, Радчен- ко, 2000
Оз. Вилигинское, 30 м над ур. м.; басс. р. Вилига	30.8 (28–33)	37.5 (31–43)	137 (133–142)	67 (65–68)	Марченко, Во- лобуев, 2015
Оз. Нерка, 800 м над ур. м.; басс. р. Наяхан	29.4 (26–35)	- (39)	127 (124–132)	- (67)	Гудков и др., 2003

В небольшом по площади оз. Копылье арктоидные гольцы оказались носителями единственного гаплотипа мтДНК, идентичного одному из распространенных гаплотипов северной мальмы (Сенчукова и др., 2015). Очевидно, эта ДНК передалась арктоидным гольцам в результате интрогрессивной (исторической) гибридизации с более многочисленной мальмой в момент становления озерной популяции. Явление интрогрессии не является уникальным и в целом характерно для территорий с парапатричным воспроизводством близких видов гольцов (Radchenko, 2004; Yamamoto et al., 2014). Интрогрессия между арктоидными гольцами и мальмой описана для озер материкового побережья Охотского моря (Радченко, 2003) и Аляски (Taylor et al., 2008). Такая гибридизация не приводит к потере таксономической самостоятельности арктоидных гольцов, что подтверждается их репродуктивной изоляцией на основе данных о микросателлитной изменчивости (Taylor et al., 2008) и частотах аллозимных аллелей (Crane et al., 1994; Reist et al., 1997). Полная репродуктивная изоляция арктоидного гольца и симпатричной мальмы показана по электрофоретическим спектрам белков и для оз. Дальнее (Омельченко, 1975). Интрогрессия митохондриальных геномов, скорее всего, также имеет место в других ледниковых озерах Камчатки с площадью менее 1 км², например в оз. Б. Сокоч.

Молекулярно-генетическая близость популяций арктоидных гольцов с юга Камчатки и Чукотки (Олейник, 2013; Сенчукова и др., 2015; Frolov, 2005; Oleinik, Skurochina, 2007) позволяет предположить, что ледниковые озера Камчатки были заселены из Арктики в конце плейстоцена – начале голоцена. В период начала таяния ледников после открытия Берингова пролива проходной арктоидный гонец начал расселяться на юг и, достигнув Камчатки, смог проникнуть в бассейн Охотского моря до залива Шелихова (оз. Аяогытгын находится в бассейне р. Лесная). После потепления проходная форма исчезла южнее бассейна р. Хатырка, и гольцы сохранились лишь в своих нерестовых озерах. Условия среды ледниковых озер Камчатки позволяют арктоидным гольцам конкурировать с более теплолюбивой мальмой, однако снижение численности этих длинноцикловых рыб сразу же приводит к замещению реликтовых эндемиков многочисленной озерно-речной мальмой, как это произошло в оз. Дальнее и, скорее всего, произойдет в ближайшее время в оз. Б. Сокоч. Уязвимость реликтовых популяций арктоидных гольцов ставит вопрос о срочной разработке мер по их охране и сохранению.

Нельзя не упомянуть и о другом возможном пути проникновения арктоидных гольцов на Камчатку. Они также могли колонизировать ледниковые озера полуострова с материкового побережья Охотского

моря. Даже если признать теорию М. Гроссвальда о существовании большого Лено-Виллюйского озера (Grossvald, 1998) несостоятельной, у авторов данного сообщения не вызывает сомнений, что арктоидные гольцы истоков Охотских рек проникли в Пацифику из Арктики. По временным водным перехватам в бассейн Охотского моря вместе с гольцами вселились сибирский хариус *Thymallus arcticus*, пестроногий подкаменщик *Cottus poecilopus*, речной голец *Phoxinus phoxinus* (Черешнев, 1998). Подобный миграционный путь мог быть доступен на нескольких низменных участках Колымского нагорья, где сближаются истоки арктических и охотских рек: Колыма – Наяхан; Колыма – Яма, Ола и Армань; Индигирка или Лена – Охота (Ананьев и др., 1984). Для окончательного подтверждения этой гипотезы требуется сбор и анализ генетических данных озерных гольцов Колымы.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Можно констатировать, что Камчатку населяют не два, а три самостоятельных, устойчиво сосуществующих таксона гольцов: кунджа *S. leucotaenis*, мальма *S. talma* и арктоидный голец. По нашему мнению, потенциально валидным названием для всех популяций и форм в составе последнего таксона стоит признать *S. taranetzi* Kaganovsky, 1955, т. к. это наиболее распространенная группа в составе «арктической линии» *Salvelinus* в понимании П. Брюннера (2001). В то время как камчатская мальма и кунджа имеют непрерывный ареал, образуя как жилые, так и проходные формы, голец Таранца населяет только холодные, удаленные друг от друга постледниковые озера. Повсеместно голец Таранца в Пацифике обитает парapatрично с мальмой. Он нерестится в озерах зимой, в то время как мальма – в реках и ручьях ранней осенью. Наиболее вероятно, что арктоидный голец, образовавший проходную форму, расселился по Камчатке в конце последнего ледникового периода. В связи с этим закономерно, что его нет в таких крупных ледниковых озерах полуострова как Верхнеавачинское и Большое (исток р. Озерная-Восточная), которые в упомянутый период были изолированы от нижнего течения рек. Позднее в результате потепления голец Таранца Камчатки утратил проходной экотип и оказался «заперт» в своих нерестовых водоемах.

Подобная версия расселения гольцов из арктической Берингии в Пацифику напоминает схему позднелайстоценовой экспансии представителей другого комплекса гольцов – *S. alpinus* из рефугиумов северной Атлантики в Феноскандию и Альпы. Как и в Европе, изначально мономорфная группа в результате дробления на множество изолятов приобрела значительное морфологическое разнообразие, сохранив генетическое единство (Osinov et al., 1996; Brunner et al., 2001).

ЛИТЕРАТУРА

- Алексеев С. С., Гордеева Н. В., Матвеев А. Н., Самусенок В. П., Вокин А. И., Юрьев А. Л. 2014. Три симпатрические формы арктического гольца *Salvelinus alpinus* complex (Salmoniformes, Salmonidae) из озера Камканда, северное Забайкалье // Вопр. ихтиологии. Т. 54. № 4. – С. 387–412.
- Ананьев Г. С., Ананьева Э. Г., Пахомов А. Ю. 1984. Четвертичные оледенения Северо-Западного Приохотья. Плейстоценовые оледенения Востока Азии. – Магадан : СВКНИИ ДВНЦ АН СССР. – С. 43–56.
- Бугаев В. Ф., Вронский Б. Б., Заварина Л. О., Зорбиди Ж. Х., Остроумов А. Г., Тиллер И. В. 2007. Рыбы реки Камчатка (численность, промысел, проблемы) / Под ред. Бугаева В. Ф. – Петропавловск-Камчатский : Камчатпресс. – 494 с.
- Васильева Е. Д. 1980. Опыт использования остеологических признаков в систематике гольцов рода *Salvelinus* (Salmoniformes, Salmonidae) // Зоол. журн. Т. 59. № 11. – С. 1671–1682.
- Волобуев В. В. 1976. Систематика и экология нейвы *Salvelinus neiva* Taranetz оз. Уегинского (бассейн р. Охоты) // Вопр. ихтиологии. Т. 16. Вып. 6. – С. 989–1009.
- Волобуев В. В. 1977. О карликовой форме нейвы *Salvelinus neiva* (Salminiformes, Salmonidae) из озера Корраль (бассейн реки Охота) // Зоол. журн. Т. 56. Вып. 3. – С. 405–411.
- Гудков П. К. 2003. О формах гольца Таранца *Salvelinus taranetzi* (Salmonidae) в озерах Чукотки // Чт. памяти В. Я. Леванидова. Вып. 2. – С. 398–404.
- Гудков П. К., Радченко О. А. 2000. Характеристика гольца рода *Salvelinus* из Элекчанских озер (северное побережье Охотского моря) – морфология, биология, генетика // Вопр. ихтиологии. Т. 40. № 5. – С. 621–631.
- Гудков П. К., Алексеев С. С., Кириллов А. Ф. 2003. Морфоэкологические особенности жилых гольцов рода *Salvelinus* некоторых озер Охотско-Колымского региона // Вопр. ихтиологии. Т. 43. № 5. – С. 639–649.
- Глубоковский М. К. 1995. Эволюционная биология лососевых рыб. – М. : Наука. – 343 с.
- Марченко С. Л., Волобуев В. В. 2015. Озерные гольцы (*Salvelinus*, Salmonidae) материкового побережья Охотского моря // Иссл. водн. биол. ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. Вып. 36 (в печати).
- Олейник А. Г. 2013. Молекулярная эволюция гольцов рода *Salvelinus*: филогенетические и филогеографические аспекты // Дисс. ... докт. биол. наук. – Владивосток. – 307 с.
- Павлов Д. С., Савваитова К. А., Кузицин К. В., Груздева М. А., Павлов С. Д., Медников Б. М., Максимов С. В. 2001. Тихоокеанские благородные лососи и форели Азии. – М. : Научный мир. – 200 с.

- Радченко О. А. 2003. Изменчивость митохондриальной ДНК в популяциях озерных гольцов рода *Salvelinus* Дальнего Востока и Сибири // *Вопр. ихтиологии*. Т. 43(4). – С. 553–561.
- Савваитова К. А. 1976. Гольцы (род *Salvelinus*) озера Начикинского (Камчатка) и некоторые проблемы систематики озерных гольцов Голарктики // *Вопр. ихтиологии*. Т. 16. № 2. – С. 274–282.
- Савваитова К. А. 1989. Арктические гольцы (структура популяционных систем, перспективы хозяйственного использования). – М. : Агропромиздат. – 224 с.
- Сенчукова А. Л., Павлов Д. С., Есин Е. В., Маркевич Г. Н., Мюге Н. С. 2015. Гольцы рода *Salvelinus* из озера Начикинского (Камчатка) и их положение в филогенетической системе *S.alpinus*-*S.malma* // *Вопр. ихтиологии*. Т. 55. № 1. – С. 74–81.
- Черешнев И. А. 1990. Состав ихтиофауны и особенности распределения пресноводных рыб в водоемах Северо-Востока СССР // *Вопр. ихтиологии*. Т. 30. № 5. – С. 836–844.
- Черешнев И. А. 2008. Пресноводные рыбы Чукотки. – Магадан : СВНЦ ДВО РАН. – 324 с.
- Черешнев И. А., Волобуев В. В., Шестаков А. В., Фролов С. В. 2002. Лососевидные рыбы Северо-Востока России. – Владивосток : Дальнаука. – 496 с.
- Behnke R. J. 1980. A systematic review of the genus *Salvelinus*. In: Balon, E. K. (ed.), Charrs: Salmonid fishes of the genus *Salvelinus*. Dr. W. Junk Publishers, The Hague. – P. 441–480.
- Brunner P. C., Douglas M. R., Osinov A., Wilson C. C., Bernatchez L. 2001. Holarctic phylogeography of Arctic charr (*Salvelinus alpinus* L.) inferred from mitochondrial DNA sequences // *Evolution*. Vol. 55(3). – P. 573–586.
- Crane P. A., Seeb J. E. 1994. Genetic relationships among *Salvelinus* species inferred from allozyme data // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* Vol. 51. – P. 182–197.
- DeLacy A. C., Morton W. M. 1943. Taxonomy and habits of the charrs, *Salvelinus malma* and *Salvelinus alpinus*, of the Karluk drainage system // *Trans. Amer. Fish. Soc.* Vol. 72. № 1. – P. 79–91.
- Frolov S. V. 2005. Karyotype and relationships of the endemic char *Salvelinus krogiausae* from Dal'nee Lake (Kamchatka) // *Russ. J. Genetics*. Vol. 41(12). – P. 1401–1408.
- Grossvald M. G. 1998. New approach to the ice age paleohydrology of northern Eurasia // *Paleohydrology and environmental change* (ed. Benito G. et al.). Chichester, N. Y. John Wiley and sons. – P. 21–99.
- Jonsson B., Jonsson N. 2001. Polymorphism and speciation in Arctic charr // *J. Fish Biol.* Vol. 58. – P. 605–638.
- Klemetsen A. 2010. The charr problem revisited: exceptional phenotypic plasticity promotes ecological speciation in postglacial lakes // *Freshwat. Review*. Vol. 3. – P. 49–74.
- Klemetsen A. 2013. The most variable vertebrate on Earth // *J. Ichthyol.* Vol. 53(10). – P. 781–791.
- McCart P. J. 1980. A review of the systematics and ecology of Arctic charr, *Salvelinus alpinus*, in the western Arctic // *Canad. Techn. Rep. Fisher. Aquat. Sci.* Vol. 935. – 89 p.
- McPhail J. D. 1961. A systematic study of the *Salvelinus alpinus* complex in North America // *J. Fish. Res. Board. Can.* Vol. 31. – P. 1408–1414.
- Nei M., Jin L. 1989. Variances of the average numbers of nucleotide substitutions within and between populations // *Mol. Biol. Evol.* Vol. 6. – P. 290–300.
- Oleinik A. G., Skurichina L. A. 2007. Genetic divergence of sympatric charrs of the genus *Salvelinus* from Nachikinskoe Lake (Kamchatka) // *Russ. J. Genetics*. Vol. 43 (8). – P. 910–917.
- Osinov A. G., Pavlov S. D., Maksimov V. A. 1996. Allozyme variation and genetic differentiation in populations of Arctic char *Salvelinus alpinus* from the Baltic Sea – Taimyr part of the range // *Rus. J. Genetics*. Vol. 32(4). – P. 474–485.
- Radchenko O. A. 2004. Introgressive hybridization of chars of the genus *Salvelinus* as inferred from mitochondrial DNA variation // *Rus. J. Genetics*. Vol. 40(12). – P. 1392–1398.
- Reist J. D. 1986. An empirical evaluation of coefficient used in residual and allometric adjustment of size covariation // *Ibid.* Vol. 64. – P. 1363–1368.
- Reist J. D., Johnson J. D., Carmichael T. J. 1997. Variation and specific identity of the char from Northwestern Arctic Canada and Alaska // *Amer. Fish. Soc. Symp.* Vol. 19. – P. 250–261.
- Taylor E. B., Lowery E., Lilliestr le A., Elz A., Quinn T. P. 2008. Genetic analysis of sympatric char populations in western Alaska: Arctic char (*Salvelinus alpinus*) and Dolly Varden (*Salvelinus malma*) are not two sides of the same coin // *J. Evol. Biol.* Vol. 21 (6). – P. 1609–1625.
- Yamamoto S., Kitano S., Maekawa K., Koizumi I., Morita K. 2006. Introgressive hybridization between Dolly Varden *Salvelinus malma* and white-spotted charr *Salvelinus leucomaenis* on Hokkaido Island, Japan // *J. Fish Biol.* Vol. 68. I. 1. – P. 68–85.