

## НОВЫЕ ЭНДЕМИЧНЫЕ ФОРМЫ ГЛУБОКОВОДНЫХ ГОЛЬЦОВ РОДА *SALVELINUS* (SALMONIFORMES: SALMONIDAE) ОЗЕРА КРОНОЦКОЕ (КАМЧАТКА)\*

© 2017 г. Г. Н. Маркевич<sup>1</sup>, Е. В. Есин<sup>1,2</sup>, Е. А. Салтыкова<sup>3</sup>, О. Ю. Бусарова<sup>4</sup>,  
Л. А. Анисимова<sup>2</sup>, К. В. Кузищин<sup>5</sup>

<sup>1</sup>Кроноцкий государственный биосферный заповедник, Елизово 684000;

<sup>2</sup>Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии, Москва 107140;

<sup>3</sup>Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва 119071;

<sup>4</sup>Дальневосточный государственный технический рыбохозяйственный университет, Владивосток 690087;

<sup>5</sup>Биологический факультет МГУ им. М.В. Ломоносова, Москва 119234

e-mail: g-markevich@yandex.ru

Статья принята к печати 01.12.2016 г.

Приведено описание двух ранее неизвестных форм гольцов рода *Salvelinus*, населяющих глубоководную часть оз. Кроноцкое. По образу жизни первая форма, получившая название "большеротый голец", – придонный бентофаг, а вторая форма "малоротый голец" – эврифаг, обитающий в толще озерных вод. От других симпатричных форм гольцов оз. Кроноцкое большеротые и малоротые гольцы отличаются небольшими размерами, коротким рылом, крупными глазами, а также рядом краниологических признаков и низкой зараженностью паразитами. Нерест глубоководных гольцов проходит непосредственно в профундали озера с конца октября по февраль. Для определения систематического статуса новых форм требуются дополнительные исследования.

**Ключевые слова:** микроэволюция, симпатрическое формообразование, пищевая специализация, профундаль.

**New endemic deep-water dwelling charr morphs of the genus *Salvelinus* (Salmoniformes: Salmonidae) from Lake Kronotskoe, Kamchatka.** G. N. Markevich<sup>1</sup>, E. V. Esin<sup>1,2</sup>, E. A. Salykova<sup>3</sup>, O. Yu. Busarova<sup>4</sup>, L. A. Anisimova<sup>2</sup>, K. V. Kuzishchin<sup>5</sup> (<sup>1</sup>Kronotsky State Natural Biosphere Reserve, Yelizovo 684000; <sup>2</sup>All-Russian Research Institute of Fisheries and Oceanography, Moscow 107140; <sup>3</sup>A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow 119071; <sup>4</sup>Far Eastern State Technical Fisheries University, Vladivostok 690087; <sup>5</sup>Faculty of Biology, M.V. Lomonosov Moscow State University, Moscow 119234)

Two previously unknown profundal dwelling charr morphs of the genus *Salvelinus* from Lake Kronotskoe are described in this article. According to their lifestyle peculiarities, these morphs were named as "bigmouth charr" and "smallmouth charr". The former group is near-bottom benthivorous, while the latter one inhabits the water column and occupies the omnivorous niche. Bigmouth and smallmouth charrs are distinguished from the rest of the sympatric charr morphs by their smaller size, shorter snout, larger eyes, as well as by several craniological traits and lower parasite abundance. Spawning of both morphs takes place directly in the profundal zone and lasts from late October to February. To determine the new morphs' systematic status, additional studies are required. (*Biologiya Morya*, 2017, vol. 43, no. 3, pp. 188–194).

**Keywords:** microevolution, sympatric speciation, trophic-based specialization, profundal zone.

Гольцы рода *Salvelinus* – чрезвычайно пластичная группа лососевых рыб. Во множестве озерно-речных систем Голарктики они образуют сходные формы, дивергенция которых обусловлена освоением разных пищевых ресурсов и связана с развитием специфических морфологических признаков (Bolnick, Fitzpatrick, 2007). Наиболее распространенным направлением дивергенции является специализация в освоении ресурсов бентали и пелагиали (Adams et al., 1998), что приводит к образованию бенто-соядной и планктоядной, или рыбоядной, форм (Hindar, Jonsson, 1982). Наряду с относительно простыми примерами внутриозерной диверсификации известны случаи, когда представители рода *Salvelinus* образуют от трёх до пяти форм (Saldlund et al., 1992; Jonsson, Jonsson, 2001).

Так, в крупных и глубоких озёрах наряду с прибрежными формами обитают гольцы, населяющие глубоководную часть котловины. Подобные формы описаны для кристивомера *S. namaycush* (Walbaum, 1792) из Великих озёр Северной Америки (Zimmerman et al., 2006; Eshenroder, 2008), для *S. alpinus* (Linnaeus, 1758) из озёр Скандинавии (Hindar, Jonsson, 1982), Забайкалья (Alekseyev et al., 2002) и Таймыра (Павлов и др., 1999). Высокое трофоэкологическое разнообразие гольцов выявлено и в оз. Кроноцкое на Камчатке. В данном водоеме сначала были описаны три формы гольцов, занимающие ниши бентофага (носатый голец), хищника (длинноголовый голец) и эврифага (белый голец), которые населяют литораль и эпилимнион (Викторовский, 1978; Савваитова, 1989). Позднее

\* Работы выполнены при финансовой поддержке Центра дикого лосося, Ассоциации ООПТ Камчатки и РНФ (проект № 14-50-00029 "Депозитарий МГУ").

из истока р. Кроноцкая был описан карликовый голец (Ostberg et al., 2009; Павлов и др., 2012). В самостоятельную форму было также предложено выделить речную мальму из нижнего течения притоков озера (Ostberg et al., 2009; Павлов и др., 2013).

По разным причинам обловы глубоководной зоны оз. Кроноцкое ранее не проводились. Между тем, это озеро относится к ряду наиболее глубоких водоёмов региона (максимальна глубина – 136 м, средняя – 58 м). Основная часть озёрной котловины сложена илами толщиной до 12 м, а вдоль береговых свалов отмечены обширные участки незаиленных лавовых глыб. В 2012–2014 гг. при обследовании профундали нами было впервые установлено, что глубоководная часть водоёма населена двумя ранее неизвестными формами гольцов, которых мы назвали "большеротый" и "малоротый" гольцы. По результатам первых обловов были кратко описаны морфология черепа, экология и паразитофауна этих форм (Маркевич и др., 2014; Салтыкова, 2014, 2015; Салтыкова и др., 2015; Бусарова и др., 2016). Цель настоящего сообщения – детальное описание морфологии, питания и образа жизни обнаруженных форм профундальных гольцов оз. Кроноцкое.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Обловы проводили с мая по ноябрь в 2012–2014 гг. в придонных горизонтах, в водной толще и в прибрежной части озера. Использовали стандартный набор жаберных сетей с шагом ячеи от 18 до 35 мм. Для облова толщи воды применяли сети положительной плавучести с грузами, закрепленными на поводках отмеренной длины. Всего было поймано 516 особей большеротых и 403 особи малоротых гольцов. У всех рыб определяли длину, массу и пол. У 30 рыб каждой формы определяли возраст по шлифам отоцитов (годовым кольцом считали край опаковой зоны). По 50 особей каждой формы использовали для морфометрических промеров по стандартной схеме (Правдин, 1966) и по 20 особей – для качественного анализа изменчивости морфологии черепа (хондрокrania и 11 костей). Краниальные признаки оценивали по принципу, примененному ранее для эпилимнических форм кроноцких гольцов (Викторовский, 1978). У 30 рыб каждой формы определяли состав пищи по соотношению жертв разных групп в желудках (Руководство..., 1986). У этих же рыб методом полного паразитологического вскрытия (Быховская-Павловская, 1985) определили видовой состав, интенсивность инвазии и индекс обилия паразитов (Бусарова и др., 2016).

Для оценки статистической достоверности морфометрических и размерно-весовых различий между группами рыб после проверки нормальности распределения характеристик (тест Колмогорова–Смирнова) применяли тест Стьюдента; для оценки различий в питании и инвазии паразитами – критерий Манна–Уитни (Гублер, Генкин, 1973). Математическую обработку данных проводили в программном пакете Statsoft Statistica 13.0.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Внешний вид

У большеротых гольцов голова массивная, с выступающими надглазничными дугами; глаза смещены к затылку, их средний диаметр составляет 27% длины

головы. Верхняя челюсть далеко заходит за задний край глаза, достигая в среднем 50% длины головы; нижняя челюсть длинная, изогнутая, выступает вперед, достигая в среднем 70% длины головы, за счет чего рот принимает верхнее положение. Тело вальковатое, хвостовой стебель длинный и низкий. Грудные и брюшные плавники длинные и широкие, длина грудных плавников превышает 0.5 расстояния P-V (табл. 1). Хвостовой плавник слабовеямчатый или усеченный (рис. 1А). Меристические признаки: D8–10 (9), A 7–9 (8), P 12–14 (13), V 8–9 (8) ветвистых лучей; ll 123–132 (127); pc 27–42 (33); rb 10–12 (11); sp. br. 15–18 (16); vert 61–68.

Половозрелые особи характеризуются темными боками и красноватым брюхом, мальковых пятен не бывает. Пятнышки (всегда меньше диаметра зрачка)

Таблица 1. Морфометрическая характеристика (среднее ± ошибка средней/диапазон) глубоководных гольцов рода *Salvelinus* оз. Кроноцкое

Промеры	Большеротый голец	Малоротый голец
	<i>FL*</i> , мм	
	<u>274 ± 1.7</u> 240–358	<u>204 ± 1.4</u> 168–330
	В % <i>FL</i>	
<i>c*</i>	<u>19.7 ± 0.17</u> 18–23	<u>18.9 ± 0.17</u> 17–21
<i>aD</i>	<u>42.1 ± 0.14</u> 40–45	<u>41.7 ± 0.16</u> 39–45
<i>pD</i>	<u>40.5 ± 0.16</u> 38–43	<u>41.4 ± 0.19</u> 39–44
<i>aV</i>	<u>48.5 ± 0.18</u> 46–52	<u>48.4 ± 0.22</u> 45–51
<i>aA</i>	<u>67.4 ± 0.13</u> 66–68	<u>67.6 ± 0.14</u> 66–69
<i>P-V*</i>	<u>29.4 ± 0.20</u> 27–32	<u>30.5 ± 0.25</u> 28–34
<i>V-A</i>	<u>20.5 ± 0.16</u> 19–23	<u>20.5 ± 0.18</u> 18–23
<i>lP*</i>	<u>16.6 ± 0.16</u> 15–18	<u>14.5 ± 0.11</u> 12–17
<i>lV*</i>	<u>12.0 ± 0.12</u> 10–14	<u>10.6 ± 0.09</u> 8–12
	В % "c"	
<i>ao*</i>	<u>17.0 ± 0.34</u> 13–22	<u>15.7 ± 0.29</u> 12–20
<i>o*</i>	<u>26.8 ± 0.33</u> 22–31	<u>31.5 ± 0.30</u> 29–35
<i>lmx*</i>	<u>49.9 ± 0.55</u> 44–57	<u>44.5 ± 0.43</u> 40–50
<i>lmd*</i>	<u>69.9 ± 0.51</u> 62–79	<u>62.7 ± 0.63</u> 54–70
<i>cH*</i>	<u>70.5 ± 0.71</u> 50–79	<u>73.3 ± 0.75</u> 65–84

\*Различия между формами достоверны (t-тест,  $p < 0.05$ ).  
Примечание. *FL* – длина тела, *c* – длина головы; расстояния: *aD* и *pD* – ante- и постдорсальное, *aV* – антевентральное, *aA* – антеанальное, *P-V* – пектовентральное, *V-A* – вентроанальное; *lP* и *lV* – длина грудного и брюшного плавников; промеры на голове: *ao* – длина рыла, *o* – горизонтальный диаметр глаза, *lmx* и *lmd* – длина верхней и нижней челюсти, *cH* – высота головы.

ниже боковой линии красные или розовые, выше её – розовые или белые; на плавниках пятнышек нет. Челюсти обычно не окрашены, иногда по краю с красным окаймлением. Жаберные лучи имеют густую черную пигментацию. Все плавники красные, первый луч грудных и брюшных плавников, а также нижние лучи хвостового плавника белого цвета. Большеротые гольцы рано приобретают характерные черты и уже при длине тела (*FL*) 7–10 см хорошо идентифицируются по изгибу нижней челюсти.

У малоротых гольцов голова чаще коническая, закругленная, однако прослеживается высокая изменчивость формы головы. Глаза крупные, выпуклые, их средний диаметр составляет от 32 до 35% длины головы. Верхняя челюсть прямая и тонкая, не заходит за задний край глаза, достигая в среднем 45% длины головы; нижняя челюсть не выступает вперед верхней, дости-

гая в среднем 63% длины головы. Рот небольшой, конечный. Тело уплощенное с боков, хвостовой стебель длинный и низкий. Брюхо перед брюшными плавниками имеет характерный клиновидный выступ. Грудные плавники умеренной длины, не превышают 0.5 расстояния *P-V* (табл. 1). Хвостовой плавник с глубокой выемкой (рис. 1Б). Меристические признаки: *D* 9–11 (10), *A* 8–10 (9), *P* 12–13 (13), *V* 7–9 (8) ветвистых лучей; *ll* 121–136 (126); *pc* 24–43 (32); *rb* 10–13 (12); *sp. br.* 15–22 (19); *vert* 61–67.

Окраска боков светлая, спина темная, плавники бледно-красные со слабо заметным белым окаймлением. Пятнышки на теле блеклые, светло-розового цвета, иногда почти не заметны. На плавниках пятнышек нет. В облике половозрелых рыб сохраняются ювенильные черты, у нерестующих рыб на боках проступают мальковые пятна.



Рис. 1. Внешний вид большеротых (А) и малоротых (Б) гольцов из профундали оз. Кроноцкого. Масштаб – 5 см.



Таким образом, описываемые формы заметно отличаются друг от друга по ряду морфометрических признаков, особенно по пропорциям головы. Дополнительно отметим, что экстерьерные отличия глубоководных форм от эпилимнических (носатый, длинноголовый и белый гольцы) наиболее ярко проявляются в длине рыла (в среднем 16–17% длины головы против 18–25% соответственно), а также в диаметре глаза (27–32% против 20–24%). От эпилимнических гольцов глубоководные гольцы отличаются также несколько сдвинутым к голове анальным плавником (антеанальное расстояние 67–68% против 68–69% от длины тела).

*Строение черепа*

Хрящевой череп глубоководных форм имеет короткий нераздвоенный рострум. Этмоидные фонтанели небольшие, у 80% рыб закрыты хрящевой пленкой, а у 20% особей имеется лишь одна фонтанель. Supraoccipitale у 60% большеротых и почти у всех малоротых гольцов достигает краев дорсальных фонтанелей. Pteroticum с задними выростами умеренной длины, всегда налегает на sphenoticum. Все покровные кости рельефные, с выраженными гребнями. У обеих форм articulare с низким задним краем и с сильно укороченным восходящим отростком. Supraethmoideum с узкой задней частью, которая у большеротых гольцов по ширине сопоставима с головкой, а у 75% малоротых гольцов даже уже головки. На glossohyale у половины рыб имеется добавочный средний ряд зубов.

Хондрокраний большеротых гольцов имеет хорошо выраженные ямку на роструме и задние отростки этмоидного отдела, у половины рыб отсутствуют фонтанели на хрящевом мосту и характерные латеральные гребни на pteroticum (рис. 2). Praemaxillare с тонким восходящим отростком; форма maxillare у старших рыб прямая и узкая (80%) или слабоизогнутая узкая. Профиль dentale

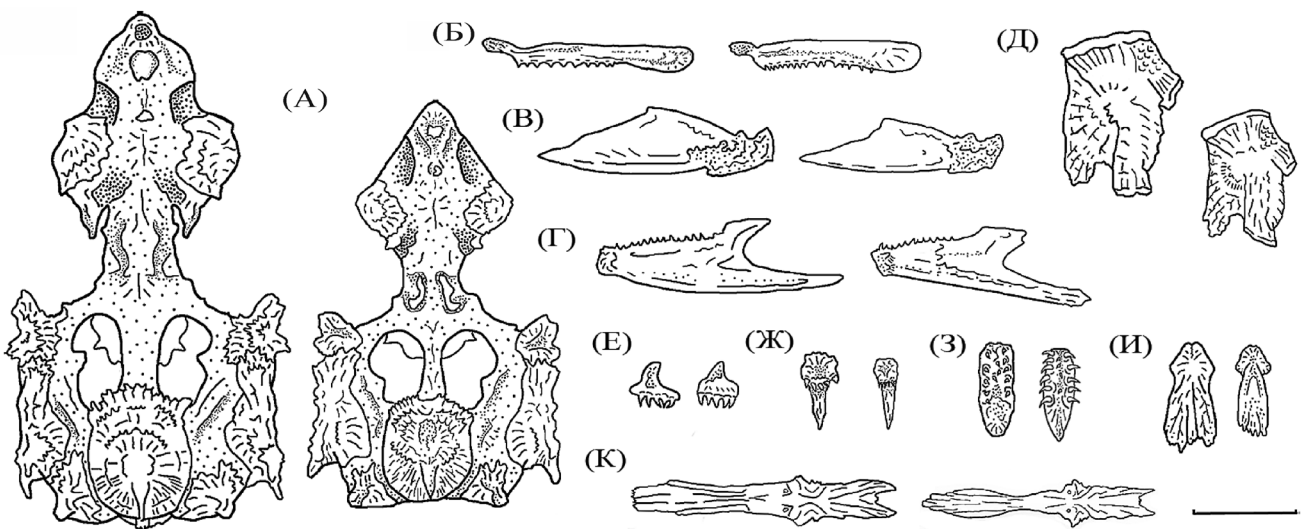
изогнутый; parasphenoideum без выраженного перехвата, с короткой и широкой передней частью. Головка vomer массивная, округлая; зубы чаще расположены V-образно. Рукоятка vomer чаще (у 65% рыб) шире головки. Nuomandibulare с развитым задним гребнем и без латерального гребня; у 70% рыб – с вентральной лопастью переднего края (рис. 2).

У малоротых гольцов этмоидный отдел хондрокрания плавно переходит в хрящевой мост (рис. 2). Praemaxillare со сравнительно широким восходящим отростком; форма maxillare у 75% рыб прямая и широкая – заметно шире, чем у большеротых гольцов. Профиль dentale прямой, с глубокой вырезкой; parasphenoideum с перехватом, в передней части длиннее и уже, чем у большеротых гольцов. Головка vomer вытянутая, без гребней; у 70% рыб зубы расположены в поперечный прямой ряд. Nuomandibulare с зауженным профилем; задний гребень развит у 70% особей, латерального гребня нет, вентральная лопасть имеется у 75% рыб.

Качественные краниальные различия между формами глубоководных гольцов находят свое отражение в достоверных различиях метрики их покровных, висцеральных и челюстных костей (Салтыкова и др., 2015; Салтыкова, 2015).

*Размерно-возрастной состав*

Большеротые и малоротые гольцы достигают половой зрелости на пятый–шестой год жизни при длине тела 20 и 15 см, массе – 80 и 30 г соответственно. Предельный возраст обеих форм – 12 лет. В нерестовой группировке большеротых гольцов преобладали рыбы возрастом 5+...9+ длиной 27–30 см, малоротых гольцов – 5+...8+ длиной 20–22 см. Размеры самцов и самок были близки, при этом размерно-весовые различия между большеротыми и малоротыми гольцами были достоверными (табл. 2).



**Рис. 2.** Элементы черепа большеротых (слева) и малоротых (справа) гольцов. А – хондрокраний наиболее типичной формы; Б – maxillare; В – articulare; Г – dentale; Д – hyomandibulare; Е – praemaxillare; Ж – vomer; З – glossohyale; И – supraethmoideum; К – parasphenoideum. Масштаб – 1 см.

**Таблица 2.** Размерные показатели (среднее  $\pm$  ошибка средней/диапазон) глубоководных гольцов рода *Salvelinus* оз. Кроноцкое

Показатель	Большеротый голец		Малоротый голец	
	молодь (n = 68)	половозрелые (n = 448)	молодь (n = 98)	половозрелые (n = 305)
Длина тела, мм	$\frac{128.8 \pm 2.04}{79-198}$	$\frac{273.9 \pm 1.70}{210-358}$	$\frac{110.8 \pm 1.93}{65-170}$	$\frac{203.8 \pm 1.44}{161-330}$
Масса тела, г	$\frac{20.9 \pm 1.64}{4.3-109}$	$\frac{175.2 \pm 0.94}{82-360}$	$\frac{14.1 \pm 0.88}{2.3-40}$	$\frac{74.3 \pm 0.65}{38-143}$

\* Различия между формами по обоим показателям достоверны (t-тест,  $p < 0.01$ ).

Пр и м е ч а н и е. Молодь включает выборки рыб в возрасте 1+...5+ на II стадии зрелости гонад.

### Образ жизни

Взрослые гольцы обеих форм встречались на всей акватории озера, начиная с глубины 20–30 м. Эту зону озера считали глубоководной, поскольку она находилась ниже термоклина и границы фотического слоя (определен как трёхкратная прозрачность по диску Секки). Судя по составу уловов, в летний сезон наибольшие скопления большеротых гольцов формировались в придонном горизонте на глубинах 30–60 м на участках с илистым грунтом. Там же встречалась молодь большеротых гольцов. Взрослых малоротых гольцов в основном ловили в толще воды на глубинах 20–50 м, молодь малоротых гольцов в августе–сентябре концентрировалась на литорали в районе истока р. Кроноцкая. Отдельные малоротые и большеротые гольцы встречались на глубинах до 100 м. В притоках озера и истоке р. Кроноцкая эти гольцы не обнаружены.

В июле–августе глубоководные гольцы активно питались (табл. 3), наполненность их желудков в среднем превышала 50%. В питании большеротых гольцов по численности преобладали олигохеты, личинки хирономид и двусторчатые моллюски рода *Pisidium*. По массе более 40% пищевого комка составляли олигохеты. У 74% большеротых гольцов в желудках присутствовал детрит. Малоротые гольцы имели более широкий спектр питания: наряду с перечисленными выше объектами значимыми компонентами их пищи были куколки хирономид и имаго насекомых, в желудках рыб встречались единичные особи гаммаруса и планктонных ракообразных. Численность

жертв в желудках двух форм гольцов, за исключением личинок хирономид, различалась достоверно (табл. 3). Личинки поденок, веснянок, ручейников, а также рыбные останки в желудках гольцов нами не обнаружены. Исходя из полученных данных, можно заключить, что большеротые гольцы являются бентофагами, специализирующимися на питании обитающими в толще илистых грунтов беспозвоночными. Малоротые гольцы питаются в толще воды, но в сущности являются эврифагами.

Обе глубоководные формы гольцов характеризовались сравнительно низкой интенсивностью инвазии паразитами по сравнению с таковой у эпилимнических гольцов (Бусарова и др., 2016). У большеротых и малоротых гольцов почти не обнаружено паразитов с прямым циклом развития, а также гельминтов, инвазирующих рыб при питании бентосом. Наиболее часто у глубоководных гольцов встречались гельминты *Eubothrium salvelini* (Schrank, 1790), *Proteocephalus longicollis* (Zeder, 1800) и *Philonema oncorhynchi* Kuitunen-Ekbaum, 1933, промежуточными хозяевами которых являются циклопы. Эти рыбы характеризовались также высокой зараженностью трематодой *Diplostomum gasterostei* Williams, 1966, инвазирующей рыб при их контакте с легочными моллюсками. При этом зараженность малоротых гольцов цестодой *P. longicollis* была в 4 раза, а трематодой *D. gasterostei* – в 10 раз выше, чем большеротых гольцов (табл. 4). Сравнительно высокая инвазия малоротых гольцов гельминтами, связанными в своем жизненном цикле с планктоном, свидетельствует о фоновой роли пелагического зоопланктона в питании этих рыб. Трематодой *D. gasterostei* малоротые

**Таблица 3.** Встречаемость пищевых объектов в желудках глубоководных гольцов рода *Salvelinus* оз. Кроноцкое

Пищевой объект	Большеротый голец		Малоротый голец	
	ЧВ, %	количество	ЧВ, %	количество
Моллюски-шаровки*	100	7.7 (20)	47	2.5 (10)
Гаммарусы*	0	0	3	0.7 (20)
Планктонные ракообразные*	0	0	7	0.7 (20)
Личинки хирономид	100	19.1 (60)	80	20.8 (82)
Куколки хирономид*	27	2.6 (15)	43	4.0 (35)
Имаго насекомых*	7	0.4 (5)	30	2.9 (80)
Олигохеты*	100	28.6 (65)	86	20.4 (84)

\* Различия между формами достоверны (тест Манна–Уитни,  $p < 0.05$ ).

Пр и м е ч а н и е. ЧВ – доля рыб с данным видом пищи в желудке, количество – среднее (максимальное) число пищевых объектов каждой группы на одну рыбу.

Таблица 4. Основные паразиты-индикаторы глубоководных гольцов рода *Salvelinus* оз. Кроноцкое

Вид	Большеротый голец		Малоротый голец	
	ЭИ/d	ИО	ЭИ/d	ИО
<i>Diplostomum gasterostei</i>	80.0/65.0 – 91.6	7.2	100.0/90.5 – 100.0	64.2
<i>Eubothrium salvelini</i>	97.1/88.9 – 100.0	11.0	56.7/38.5 – 73.9	1.1
<i>Proteocephalus longicollis</i>	94.3/84.1 – 99.5	17.0	96.7/87.2 – 100.0	67.0
<i>Philonema oncorhynchi</i>	97.1/88.9 – 100.0	10.0	93.3/81.6 – 99.4	6.3

\* Различия между формами по ИО всех видов достоверны (тест Манна–Уитни,  $p < 0.05$ ).

Примечание. ЭИ – экстенсивность инвазии (встречаемость паразита), %; d – доверительный интервал встречаемости; ИО – индекс обилия.

гольцы заражаются на литорали озера ещё в мальковый период, и она сохраняется у них в течение жизни. Характерной особенностью большеротых гольцов является наибольшее видовое разнообразие фауны микроспоридий, что связано с постоянными контактами рыб с олигохетами – основными хозяевами этих паразитов (Бусарова и др., 2016).

### Нерест

Размножение большеротых и малоротых гольцов происходит непосредственно в озере. Созревающие большеротые гольцы сосредоточены в его юго-западной части вдоль берегов, сложенных древним лавовым потоком вулкана Узон, на глубинах около 50–60 м. Непосредственные наблюдения за нерестом этой формы нам провести не удалось, однако, судя по физиологическому состоянию рыб к концу ноября (самцы находились на V стадии зрелости, а самки на поздней IV стадии), можно предполагать, что нерест большеротых гольцов проходит в январе–феврале. Плодовитость большеротых гольцов варьирует от 300 до 850 (в среднем 550) икринок.

Нерестилища малоротых гольцов, судя по поимке рыб с гонадами на поздней IV и V–VI стадиях зрелости, находятся в юго-восточной части озера и располагаются вдоль крупноглыбовых лавовых потоков вулканов Крашенинникова и Кроноцкий. Нерест проходит на глубинах 30–40 м с конца октября до середины декабря. Плодовитость малоротых гольцов варьирует от 150 до 500 (в среднем 280) икринок.

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Полученные данные свидетельствуют о том, что профундаль оз. Кроноцкое не является малопродуктивной "необитаемой пустыней", как считали ранее (Викторовский, 1978). Эта часть водоема населена специализированными рыбами, весь жизненный цикл которых связан именно с глубоководной частью котловины. Внешняя морфология и строение черепа большеротых гольцов свидетельствуют об их длительной специализации к питанию донными беспозвоночными на илистых грунтах профундали озера. Длинная изогнутая нижняя челюсть, вероятно, приспособлена для выкапывания кормовых объектов из ила. В отличие от большеротых, малоротые гольцы характеризуются значительно более генерализованной морфологией и широкой пищевой

нишей – питаются как у дна, так и в толще воды. По экстерьеру малоротые гольцы близки описанным ранее карликовым гольцам (Павлов и др., 2012, 2013), но, в отличие от последних, они многочисленны, имеют иную возрастную структуру, не выходят на поток, в том числе в устье р. Кроноцкая, нерестятся не в начале сентября, а с конца октября на большой глубине. По внешнему виду и образу жизни большеротые и малоротые гольцы существенно отличаются от известных глубоководных гольцов *S. alpinus* и *S. namaycush*. Первый, как правило, образует одну тугорослую глубоководную форму (Hindar, Jonsson, 1982; Павлов и др., 1999; Alekseyev et al., 2002), а *S. namaycush* в некоторых озерах образует две формы: "humper" – специализируется на питании ракообразными и "siscowet" – хищник, питающийся глубоководными сивами (Eshenroder, 2008; Muir et al., 2014).

Большеротые и малоротые гольцы, как и другие симпатричные им формы гольцов оз. Кроноцкое, являются потомками северной мальмы *S. malma* (Ostberg et al., 2009; Павлов и др., 2013). В то же время статус изолированных озёрных форм и их филогенетические отношения до конца не ясны, поэтому требуются дополнительные исследования. Находка новых форм гольцов, населяющих глубоководную зону оз. Кроноцкое, существенно расширяет наши представления о разнообразии в данном "пучке" форм. Можно констатировать, что комплекс симпатричных форм гольцов оз. Кроноцкое является одним из самых разнообразных в роде *Salvelinus*.

Авторы статьи благодарны А.А. Кржевицкой за участие в определении возраста рыб и руководству Кроноцкого государственного биосферного заповедника за помощь в организации и проведении работ.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бусарова О.Ю., Кнудсен Р., Маркевич Г.Н. Паразитофауна гольцов (*Salvelinus*) озера Кроноцкое, Камчатка // Паразитология. 2016. Т. 50, вып. 6. С. 409–425.
- Быховская-Павловская И.Е. Паразиты рыб. Руководство по изучению. Л.: Наука. 1985. 121 с.
- Викторовский Р.М. Механизмы видообразования у гольцов Кроноцкого озера. М.: Наука. 1978. 106 с.
- Гублер Е.В., Генкин А.А. Применение непараметрических критериев статистики в медико-биологических исследованиях. 2-е изд. Л.: Медицина. 1973. 141 с.
- Маркевич Г.Н., Анисимова Л.А., Салтыкова Е.А. и др. Разнообразие и особенности биологии эндемичных форм гольца

- Salvelinus malma* из бассейна оз. Кроноцкого (Восточная Камчатка) // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. 2014. С. 325–329.
- Павлов Д.С., Савваитова К.А., Груздева М.А. и др. Разнообразие рыб Таймыра. М.: Наука. 1999. 207 с.
- Павлов С.Д., Кузицин К.В., Груздева М.А. и др. Фенетическое разнообразие и пространственная структура гольцов (*Salvelinus*) озерно-речной системы Кроноцкая (Восточная Камчатка) // Вопр. ихтиологии. 2013. Т. 53, № 6. С. 645–670.
- Павлов С.Д., Пивоваров Е.А., Остберг К.О. Карликовый гольц – новая форма гольцов (род *Salvelinus*) Кроноцкого озера // Докл. РАН. 2012. Т. 442, № 2. С. 282–285.
- Правдин И.Ф. Руководство по изучению рыб. М.: Пищепромиздат. 1966. 270 с.
- Руководство по изучению питания рыб. Владивосток: Изд-во ТИНРО. 1986. 31 с.
- Савваитова К.А. Арктические гольцы. М.: Агропромиздат. 1989. 224 с.
- Салтыкова Е.А. Фенетическое разнообразие бентосоядных гольцов рода *Salvelinus* оз. Кроноцкого (Восточная Камчатка) // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. 2014. С. 358–361.
- Салтыкова Е.А. Морфологическое разнообразие и дивергенция гольцов рода *Salvelinus* озера Кроноцкого (Восточная Камчатка): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: МГУ. 2015. 23 с.
- Салтыкова Е.А., Маркевич Г.Н., Есин Е.В. и др. К вопросу о структуре "пучков форм" у рыб: направления дивергенции спланхнокраниума в группе эндемичных гольцов-бентофагов (род *Salvelinus*, Salmonidae, Teleostei) озера Кроноцкого, Камчатка // Докл. РАН. 2015. Т. 464, № 1. С. 118–121.
- Adams C.E., Fraser D., Huntingford F.A. et al. Trophic polymorphism amongst Arctic charr from Loch Rannoch, Scotland // J. Fish Biol. 1998. Vol. 52, no. 6. P. 1259–1271.
- Alekseyev S.S., Samusenok V.P., Matveev A.N., Pichugin M.Yu. Diversification, sympatric speciation, and trophic polymorphism of Arctic charr, *Salvelinus alpinus*, complex in Transbaikalia // Environ. Biol. Fishes. 2002. Vol. 64, no. 1. P. 97–114.
- Bolnick D.I., Fitzpatrick B.M. Sympatric speciation: models and empirical evidence // Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst. 2007. Vol. 38. P. 459–487.
- Eshenroder R.L. Differentiation of deep-water lake charr *Salvelinus namaycush* in North American lakes // Environ. Biol. Fishes. 2008. Vol. 83, no. 1. P. 77–90.
- Hindar K., Jonsson B. Habitat and food segregation of dwarf and normal arctic charr (*Salvelinus alpinus*) from Vangsvatnet Lake, western Norway // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1982. Vol. 39, no. 7. P. 1030–1045.
- Jonsson B., Jonsson N. Polymorphism and speciation in Arctic charr // J. Fish Biol. 2001. Vol. 58, no. 3. P. 605–638.
- Muir A.M., Bronte C.R., Zimmerman M.S. et al. Ecomorphological diversity of lake charr *Salvelinus namaycush* at Isle Royale, Lake Superior // Trans. Amer. Fish. Soc. 2014. Vol. 143. P. 972–987.
- Ostberg C.O., Pavlov S.D., Hauser L. Evolutionary relationships among sympatric life history forms of Dolly Varden inhabiting the landlocked Kronotsky Lake, Kamchatka, and a neighboring anadromous population // Trans. Amer. Fish. Soc. 2009. Vol. 138, no. 1. P. 1–14.
- Sandlund O.T., Gunnarson K., Jónasson P.M. et al. The arctic charr *Salvelinus alpinus* in Thingvallavatn // Oikos. 1992. Vol. 64. P. 305–351.
- Zimmerman M.S., Krueger C.C., Eshenroder R.L. Phenotypic diversity of lake trout in Great Slave Lake: differences in morphology, buoyancy, and habitat depth // Trans. Amer. Fish. Soc. 2006. Vol. 135. P. 1056–1067.