

УДК 597.553.2.574.32.575.2.575.174.015.3

ФЕНЕТИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ И ПРОСТРАНСТВЕННАЯ СТРУКТУРА ГОЛЬЦОВ (*SALVELINUS*) ОЗЁРНО-РЕЧНОЙ СИСТЕМЫ КРОНОЦКАЯ (ВОСТОЧНАЯ КАМЧАТКА)

© 2013 г. С. Д. Павлов, К. В. Кузищин, М. А. Груздева,
А. Л. Сенчукова, Е. А. Пивоваров

Московский государственный университет

E-mail: serge_pavlov@mail.ru

Поступила в редакцию 13.12.2012 г.

Изучены гольцы рода *Salvelinus*, обитающие в озёрно-речной системе Кроноцкая на восточной Камчатке. Установлено, что морфологический и генетический полиморфизм гольцов в оз. Кроноцкое выше, чем представлялось ранее: на настоящий момент в бассейне оз. Кроноцкое выявлено пять форм гольцов. Приводится описание и морфоэкологическая характеристика гольцов, населяющих бассейн озера, и проходной мальмы *S. malma* из р. Кроноцкая ниже порогов. Различия между формами гольцов носят континуальный характер, крайние варианты часто соединены между собой непрерывным рядом переходных форм. Проходная мальма из нижнего течения р. Кроноцкая по морфологическим и генетическим особенностям не обособлена от озёрных гольцов: по совокупности признаков она занимает промежуточное положение между всеми озёрными формами. Гольцы озёрно-речной системы Кроноцкая представлены проходной мальмой из нижнего течения р. Кроноцкая и метапопуляцией озёрных гольцов, между формами которых нет полной генетической изоляции. В настоящее время гольцы системы Кроноцкая находятся в квазистационарном состоянии, когда обеспечивается эволюционный стазис озёрных форм.

Ключевые слова: биоразнообразие, гольцы рода *Salvelinus*, структура вида, формообразование, микроэволюция.

DOI: 10.7868/S004287521306009X

Обитающие в северных широтах гольцы рода *Salvelinus* (Salmonidae) представлены рядом видов, часто образующих сложную популяционную структуру на ареалах и букеты симпатричных форм в отдельных водоёмах. Происхождение, таксономический статус и взаимоотношения между многими формами до сих пор остаются спорными и являются предметом многолетней дискуссии (Nordeng, 1983; Behnke, 1984; Савваитова, 1989; Глубоковский, 1995; Hammar, 1998; Черешнев и др., 2002).

Наиболее сильно дивергенция у гольцов проявляется в изолированных водоёмах, прежде всего, в озёрах, в которых описаны разнообразные формы: бентофаги, хищники, планктофаги, глубинные, карликовые и другие (Васильева, 1980; Nyman et al., 1981; Савваитова, 1989; Павлов, 1995, 1997; Alekseev et al., 1999, 2006). Одним из ярких примеров такого разнообразия в условиях изоляции являются гольцы озёрно-речной системы Кроноцкая на Камчатке. Озеро Кроноцкое имеет многочисленные притоки, а из него вытекает р. Кроноцкая, впадающая в Тихий океан. Бассейн озера изолирован от проникновения проходных рыб непреодолимыми водопадными по-

рожистыми участками. После образования в результате извержения вулкана Кроноцкая сопка лавовой плотины в озере сформировалась эндемичная ихтиофауна, представленная рядом форм гольцов и не менее чем двумя формами озёрной нерки-кокани *Oncorhynchus nerka kenneley*.

Первые детальные исследования гольцов Кроноцкого озера были выполнены Викторовским (1978), Куренковым (1979) и Введенской (1980). Они включали главным образом анализ морфологических и кариологических особенностей. Изучив по этим признакам разнообразие кроноцких гольцов, авторы выделили три хорошо дифференцируемые формы — белый, носатый и длинноголовый гольцы, которые они рассматривали как отдельные виды *S. albus*, *S. shmidtii*, *S. cronocius*. С тех пор внимание исследователей к гольцам оз. Кроноцкое возрастало, изучались разные системы признаков, в том числе и популяционно-генетические (Салменкова и др., 2005; Радченко и др., 2006; Ostberg et al., 2009; Павлов и др., 2012; Сенчукова и др., 2012). В настоящее время большинство исследователей полагают, что все гольцы Кроноцкого озера происходят от одной или нескольких инвазий предковой формы —

Таблица 1. Исследованный материал в выборках озёрных гольцов рода *Salvelinus* и проходной мальмы *S. malma*, собранный в разные годы, по видам анализа, экз.

Выборка №	Форма (год сбора)	Место сбора	Объём выборки, экз.	Вид анализа				
				био-анализ	морфометрия	генетический (опубликованные данные)		
						Ostberg et al., 2009	Павлов и др., 2012	Сенчукова и др., 2012
1	Носатый голец (2003)	Оз. Кроноцкое	37	37	25	24	5	28
2	Носатый голец (2010)	То же	22	—	—	—	—	22
3	Белый голец (2003)	»	62	62	38	52	5	57
4	Карликовый голец (2003)	»	4	4	4	4	4	4
5	Речная мальма (2003)	»	37	33	33	28	5	37
6	Длинноголовый голец (2003)	»	14	13	12	14	5	14
7	Длинноголовый голец (2010)	»	9	—	—	—	—	9
8	Проходная мальма (2010)	Р. Кроноцкая	194	194	72	—	—	39
9	Проходная мальма (2004)	То же	29	—	—	13	5	29
	Всего		408	343	184	135	29	239

проходной мальмы *S. malma* (Салменкова и др., 2005; Ostberg et al., 2009; Павлов и др., 2012; Сенчукова и др., 2012). Пути формирования полиморфизма кроноцких гольцов не вполне ясны. Разными исследователями предполагается как аллопатрический, так и симпатрический пути формообразования. Статус гольцов остаётся дискуссионным: одни авторы признают, что все три формы достигли видового уровня дивергенции и тем самым заслуживают выделения в самостоятельные виды (Викторовский, 1978; Глубоковский, 1995; Черешнев и др., 2001, 2002), другие считают их не видами, а формами, не достигшими видового уровня обособленности (Савваитова, 1989; Павлов и др., 2012; Сенчукова и др., 2012).

В результате изучения гольцов озёрно-речной системы Кроноцкая в течение ряда лет (2003–2012 гг.) накоплен достаточно большой и разноплановый материал, позволяющий расширить существующие представления о разнообразии гольцов в этом водоёме. Частично это было сделано ранее при изучении тех или иных параметров (Ostberg et al., 2009; Сенчукова и др., 2012) и описания отдельных форм (Павлов и др., 2012).

Объединить накопленные разносторонние данные и получить целостную картину отношений и пространственной структуры кроноцких гольцов стало целью данной работы. В задачи работы входят: морфоэкологическое описание кроноцких форм гольцов на расширенном материале; ревизия существующего феногетического разнообразия; сравнительный анализ характера и масштабов морфологической и генетической из-

менчивости гольцов озёрно-речной системы Кроноцкая.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом послужили выборки гольцов, собранные в 2003–2010 гг. в разных участках самого озера и его заливов, истоке р. Кроноцкая, а также во время сплавов по крупным притокам озера (реки Лиственничная, Узон, Унана). Для сравнительного анализа по морфологическим признакам использовали выборку проходной мальмы из р. Кроноцкая, собранную ниже порогов в 2010 г. Отлов рыб проводили удобными снастями и набором ставных сетей с шагом ячеи от 20 до 60 мм. Всего по разным видам анализа исследованы 408 экз. разных форм гольцов (табл. 1, рис. 1).

Собранных для морфологического описания рыб фотографировали, подвергали полному биологическому анализу и морфометрии по модифицированной схеме Правдина (Павлов и др., 2001). В тексте используются следующие обозначения признаков: *AC* — длина тела по Смитту; *c* — длина головы; *cH* — высота головы на уровне затылка; *D, A, P, V* — число лучей соответственно в спинном, анальном, грудном и брюшном плавниках; *aD, P-V, V-A* — расстояние соответственно антедорсальное, пектоцентрально, вентроанальное; *ll* — число прободённых чешуй в боковой линии; *sp. br.* — число жаберных тычинок на 1-й жаберной дуге; *rb.1, rb.2* — число жаберных лучей соответственно слева и справа; *pc* — число пилорических придатков; *vert.* — число позвонков. Оригинальные рисунки, приведённые в публикации, выполнены с фиксированных экземпляров и по

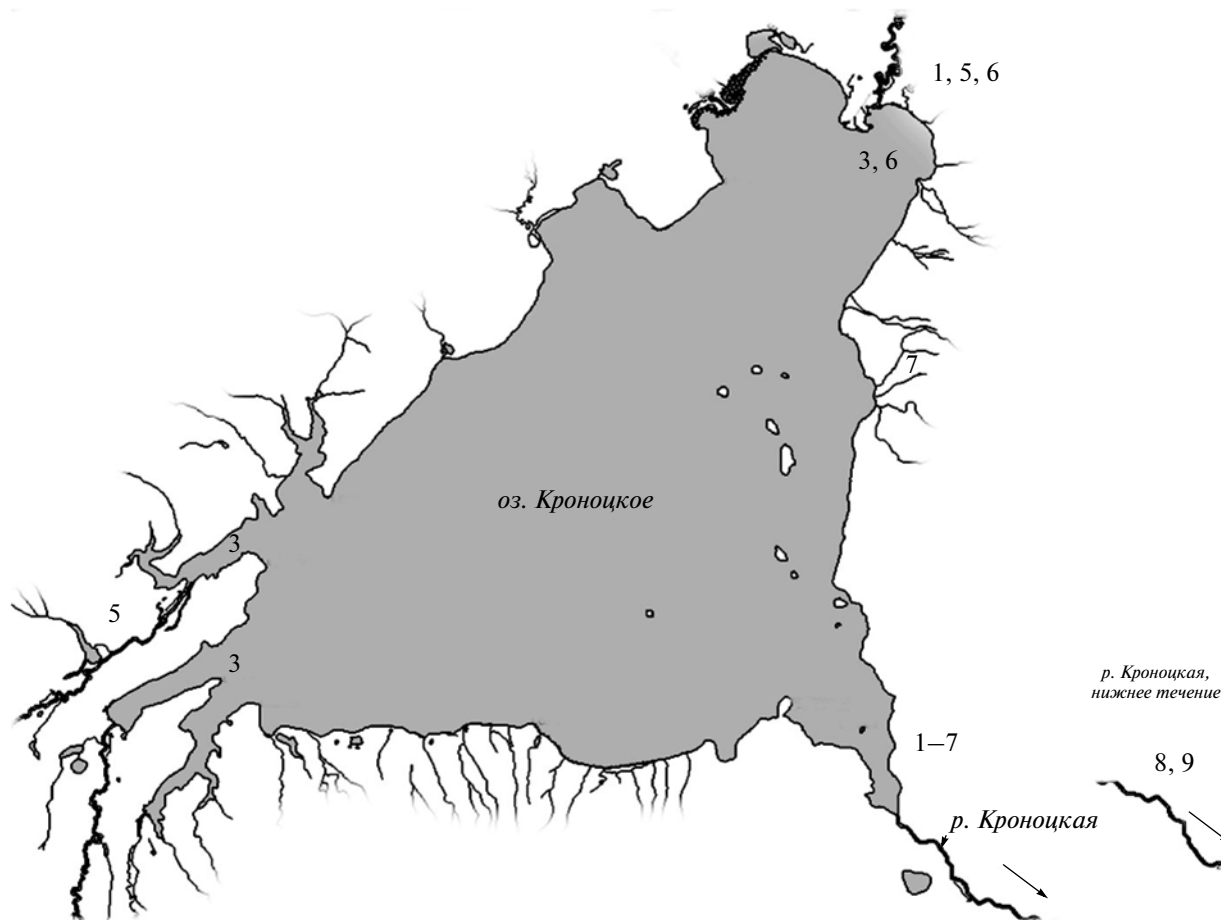


Рис. 1. Карта-схема озёрно-речной системы Кроноцкая и места сбора материала; 1–9 – номера выборок см. в табл. 1.

фотографиям. Характер питания определяли визуально при вскрытии, часть желудков фиксировали в 4%-ном растворе формальдегида, состав пищевого комка в этом случае определяли в лаборатории в соответствии с общепринятыми методиками (Методическое пособие ..., 1974).

Для генетических исследований были отобраны озёрные голецы пяти разных форм (носатый голец, длинноголовый голец, белый голец, карликовый голец и речная мальма), а также проходная мальма из р. Кроноцкая (табл. 1). От каждой особи для генетического анализа брали пробы тканей (кусочек брюшного плавника размером примерно 1 см²), которые фиксировали в 96%-ном этиловом спирте. Материалы по отдельным видам генетического анализа и подробная методика популяционно-генетических исследований изложена в наших предыдущих работах (Ostberg et al., 2009; Павлов и др., 2012; Сенчукова и др., 2012). У 135 голецов разных форм исследован рестрикционный полиморфизм четырёх амплифицированных в полимеразной цепной реакции

участков митохондриального генома (*D-loop*, *ND2*, *ND3/ND4*, *ND5/ND6*). Рестрикция каждого участка проведена с помощью 16 эндонуклеаз: *CfoI*, *HaeIII*, *Hsp92II*, *MspI*, *AvaII*, *DdeI*, *TaqI*, *AluI*, *Bsp143I*, *Csp61*, *HinfI*, *NmuCI*, *SatI*, *TaaI*, *TasI*, *TruII* (Ostberg et al., 2009). У 29 экз. разных форм голецов изучен рестрикционный полиморфизм амплифицированного в полимеразной цепной реакции участка митохондриального генома, включающего участок *D-loop*, и гена *Cyt b*, общей длиной ~2400 п.н. Рестрикция проведена с помощью четырёх эндонуклеаз: *HhaI*, *TaqI*, *HaeIII*, *MvaI* (Павлов и др., 2012). У 196 из 239 голецов, использованных для генетического анализа, определена последовательность и исследована изменчивость контрольного участка мтДНК (*D-loop*) длиной 558 п.н. и гена *Cyt b* длиной 1015 п.н. (Сенчукова и др., 2012).

Весь морфологический материал был обработан стандартными методами унивариантного статистического анализа (Лакин, 1990). Помимо этого применяли методы многомерной статисти-

ки (James, McCullach, 1990), в частности метод главных компонент. При группировке с помощью метода главных компонент вычисляли вариационно-ковариационную матрицу, длину собственного вектора приравнивали к корню квадратному из собственного значения (Rholf, 1993). Для расчётов, построения графиков и диаграмм использовали программу Statistica 7.0.

РЕЗУЛЬТАТЫ

В современной литературе статус части гольцов из озёрно-речной системы Кроноцкая остаётся дискуссионным. В данной публикации группировки озёрных гольцов, выделяемые некоторыми авторами как *S. albus*, *S. shmidtii*, *S. cronocius*, обозначаются термином “форма” с соответствующими названиями — белый, носатый и длинно-головый голец. Для других кроноцких гольцов, не описанных в литературе в качестве видов, используются распространённые в исследованиях гольцов названия форм — карликовый голец, речная мальма, проходная мальма. Проведённое исследование выявило высокую пластичность кроноцких гольцов и наличие особей с промежуточными (или переходными) признаками между описанными ранее формами. Тем не менее большинство пойманных рыб имеют признаки одного из пяти хорошо различаемых массовых морфотипов, которые могут быть дифференцированы по образу жизни, питанию, морфологии, генетическим особенностям.

Белый голец

Диагноз. ll 133.9 ± 0.63 (128–143), D 10.2 ± 0.10 (9–11), A 9.1 ± 0.10 (8–10), P 12.8 ± 0.10 (12–14), $rb.1$ 12.6 ± 0.09 (12–14), $rb.2$ 12.1 ± 0.08 (11–14), $sp.br.$ 22.3 ± 0.26 (19–26), pc 28.1 ± 0.72 (22–38), $vert.$ 65.1 ± 0.17 (63–67).

Описание. Внешний облик половозрелых белых гольцов подвержен значительной изменчивости (рис. 2а–2г). У половозрелых рыб ($AC > 450$ мм) голова конической формы, массивная, высокая (с в среднем 22% AC , sH в среднем 14% AC), закруглённая сверху, рыло короткое, челюсти равной длины (табл. 2). У крупных самцов ($AC > 650$ мм) есть крюк на нижней челюсти и выемка на верхней. Рот большой, конечный, верхнечелюстная кость прямая, иногда изогнута книзу, далеко заходит за задний край глаза. На челюстях, нёбных костях, языке крепкие острые клыковидные зубы. Заглазничное расстояние более чем вдвое превышает предглазничное. Тело до начала спинного плавника массивное и вальковатое, позади спинного плавника — прогонистое и сжатое с боков. Наибольшая высота тела находится примерно на $1/2 aD$. Основание хвостового плавника закруглённое или трапециевидное, хвостовой плавник

чаще усечённый, реже слабовеямчатый или выпуклый. Грудные плавники чаще приострённые, реже закруглённые, длинные (их длина составляет от $1/2$ до $3/4 P-V$). Брюшные плавники чаще приострённые, длинные (более $1/2$ расстояния $V-A$). У неполовозрелых рыб (AC 250–450 мм) голова коническая, челюсти равной длины, верхнечелюстная кость прямая, заходит за задний край глаза. Тело вальковатое, его наибольшая высота наблюдается у начала спинного плавника (рис. 2д). Грудные и брюшные плавники длинные, приострённые, хвостовой плавник выемчатый.

Морфологические признаки белого гольца представлены в табл. 2.

Окраска белых гольцов сильно различается в зависимости от стадии зрелости гонад. У особей с гонадами III, III–IV стадий зрелости голова и туловище вдоль спины светло-зелёные, серые или оливковые. Бока тела серебристые, светло-зелёные или светло-оливковые, брюхо белое, редко желтоватое. На спине многочисленные (не менее 5–6 на 1 см^2) светлые пятнышки меньше $1/3$ диаметра зрачка, на боках тела они менее многочисленные (2–3 на 1 см^2) и более крупные (до $1/2$ диаметра зрачка) светлые, розоватые, желтоватые или светло-фиолетовые пятнышки. Челюсти серые или грязно-жёлтые с тёмной каймой, спинной и хвостовой плавники тёмно-серые, без пятен, иногда встречаются особи со светлой каймой по краю хвостового плавника. Грудные и брюшные плавники серые, с бурым или красноватым наружным краем, неветвистые лучи отличаются более светлой окраской. Анальный плавник светло-серый с красноватым оливком, его передний край светлый, почти белый.

Особь с гонадами IV, IV–V и V стадий зрелости имеют хорошо выраженный брачный наряд. У них голова тёмная, почти чёрная, челюсти ярко-оранжевые, нёбо чёрное. Оливковая или светло-коричневая спина, зелёные бока, красное, ярко-оранжевое, жёлтое или розовое брюхо. Пятнышки на боках тела приобретают яркий розовый или красный цвет. Спинной и хвостовой плавники тёмные или коричнево-красные, грудные, брюшные и анальный плавники красные, их передний край молочно-белый.

У белого гольца в полости тела на внутренних органах имеется огромное количество паразитов, кишечник во многих местах плотно прирастает к выстилке брюшной полости.

В летне-осенний период среди крупных белых гольцов попадаются особи с прогонистым, худым (плетевидным) телом (рис. 2г). У них непропорционально массивная голова и длинное, низкое, сильно сжатое с боков тело, длинный хвостовой стебель. Наибольшая высота тела у таких рыб наблюдается сразу за головой или на расстоянии не более $1/3$ между затылочной частью головы и началом спин-

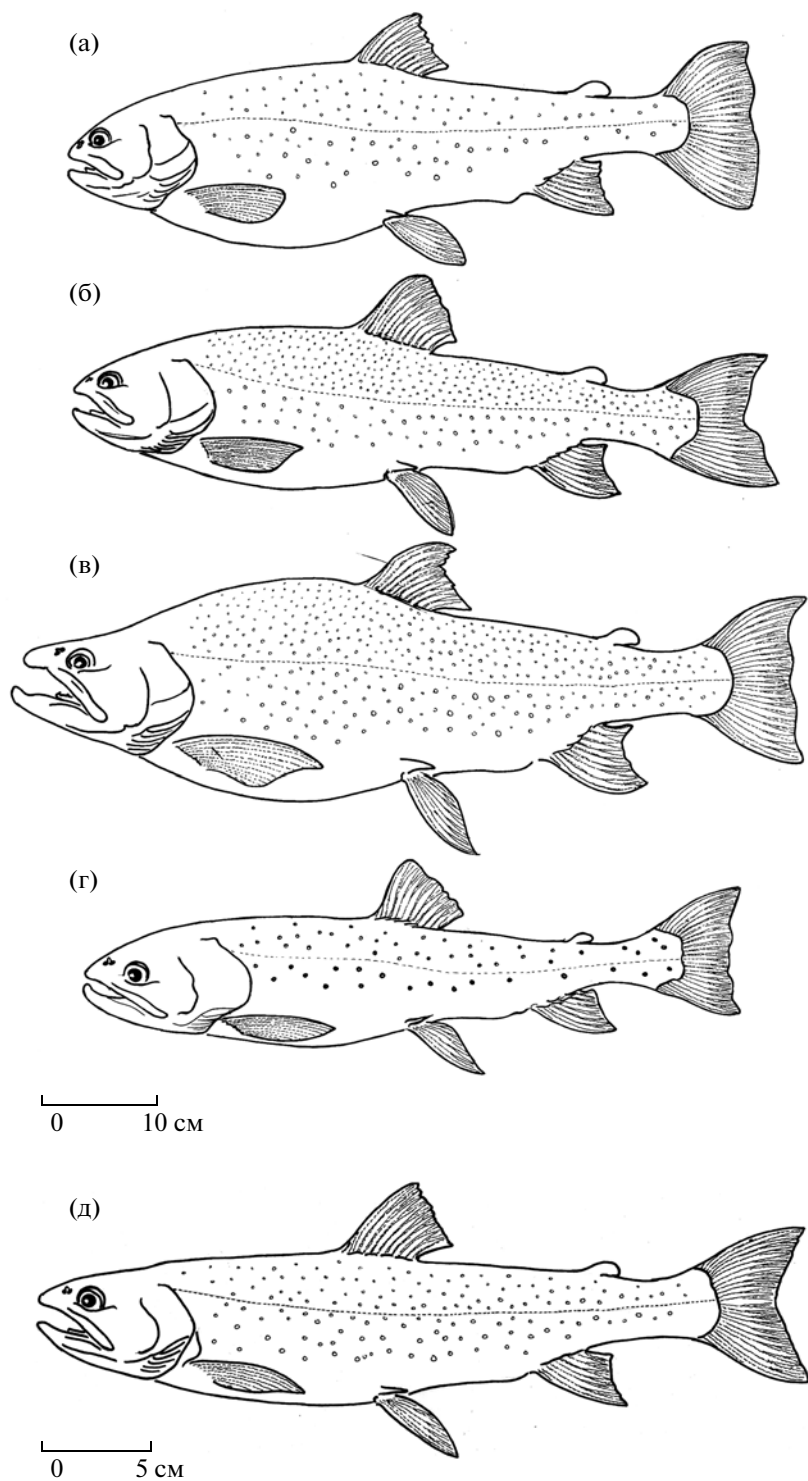


Рис. 2. Внешний вид гольцов рода *Salvelinus* из озёрно-речной системы Кроноцкая: а–д – белый голец (а–б – половозрелые самки с гонадами соответственно IV и IV–V стадии зрелости; в – самец, IV–V стадия зрелости гонад; г – самка, пропускающая нерест; д – неполовозрелая особь); е–л – носатые гольцы, половозрелые особи; м–н – длинноголовые гольцы; о – карликовый голец; п – речная мальма; р–с – проходная мальма р. Кроноцкая (р – самка, IV стадия; с – самец, IV–V).

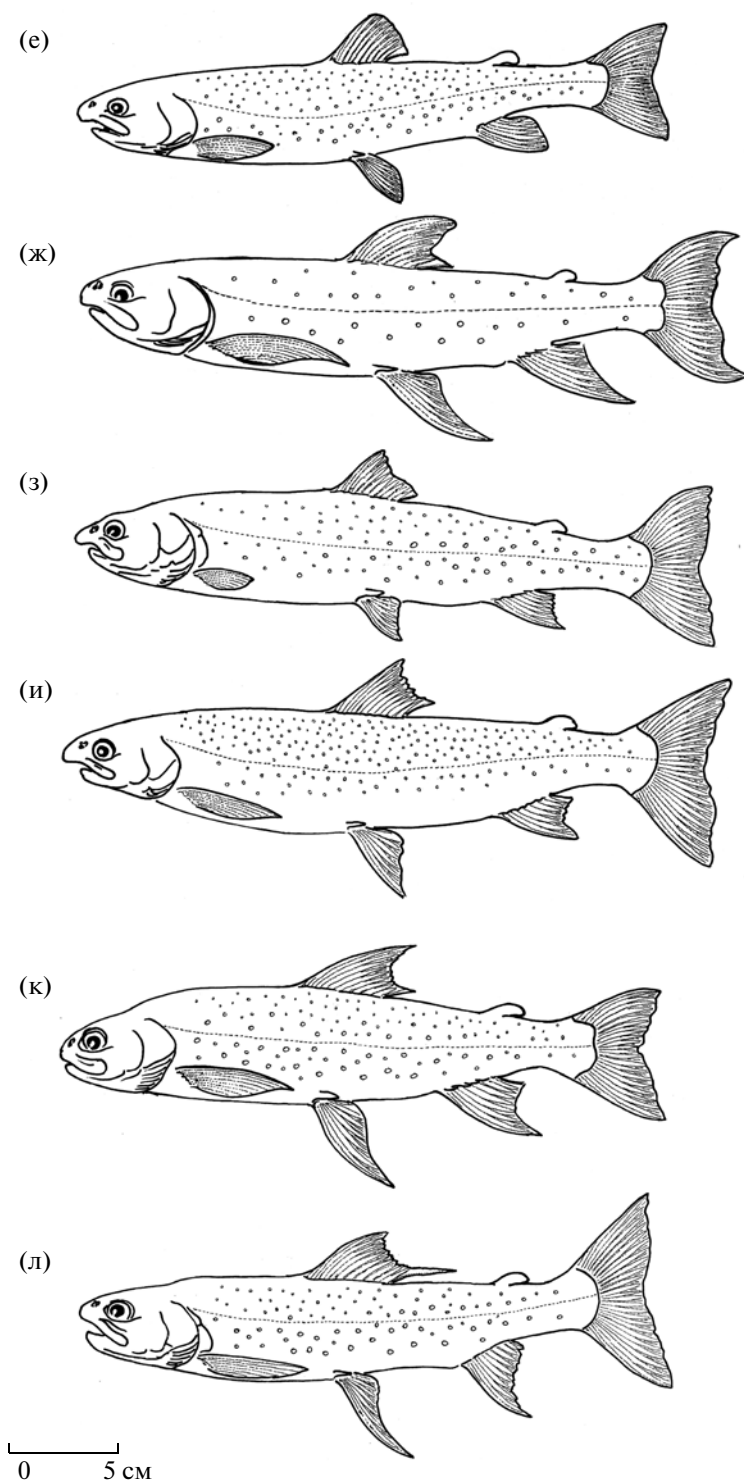


Рис. 2. Продолжение.

ного плавника. Рыбы имеют гонады VI–II стадии, в полости тела самок обнаруживается значительное количество невыметанных икринок, гонады самцов спавшиеся, тёмно-красные или фиолетовые. Оче-

видно, что эти особи в предыдущем году пережили нерест и продолжают восстанавливаться после него, и, судя по состоянию гонад, следующий нерест таких рыб произойдёт как минимум через год.

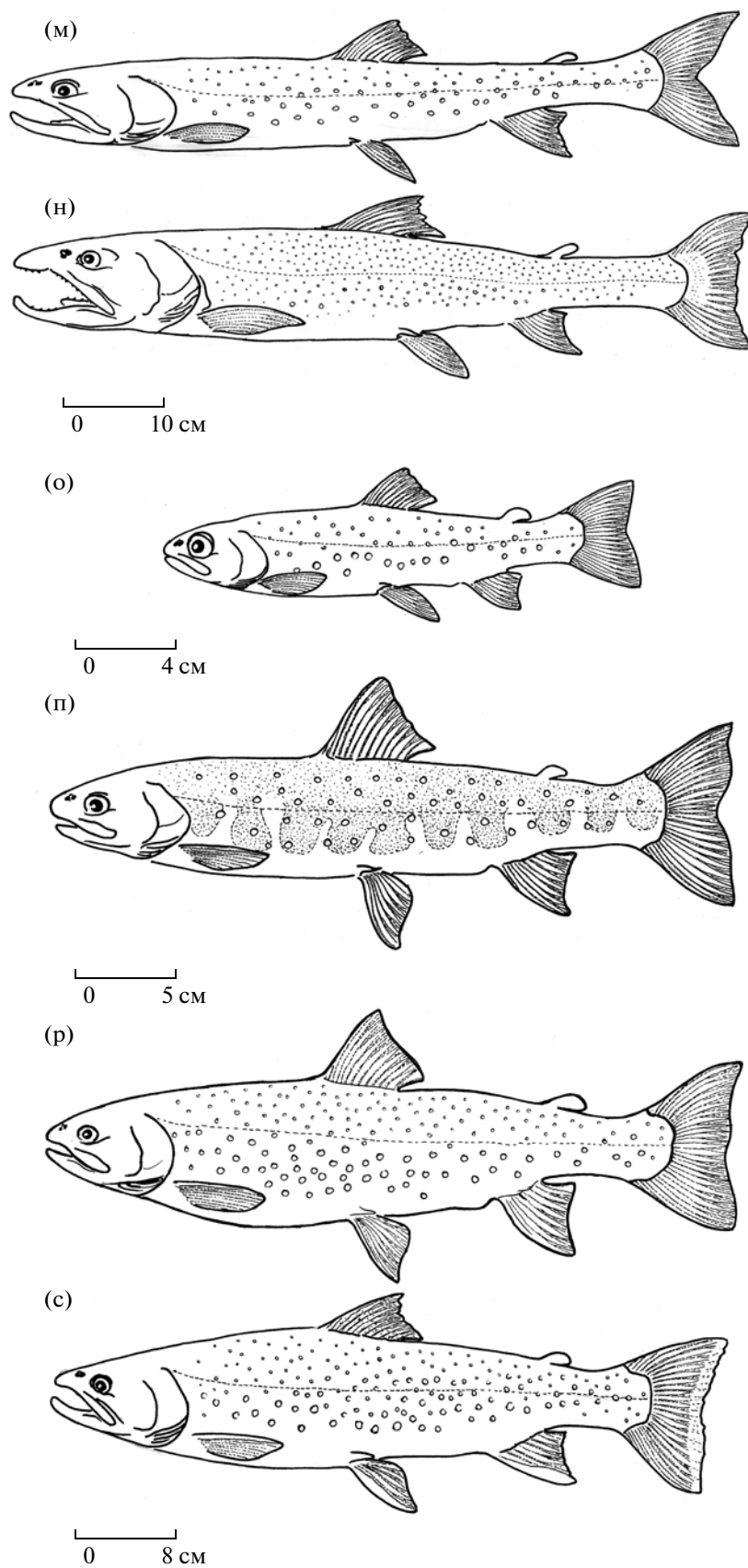


Рис. 2. Окончание.

Таблица 2. Морфометрическая характеристика разных форм голецов рода *Salvelinus* из озёрно-речной системы Кроноцкая

Признаки	Форма (число рыб, экз.)					
	белый голец (38)	носатый голец (25)	длинноголовый голец (12)	речная мальма (33)	карликовый голец (4)	проходная мальма (72)
	В % АС					
<i>c</i>	$22.31 \pm 0.18(1.13)$ 20.2–25.2	$20.15 \pm 0.28(1.42)$ 17.9–23.7	$24.38 \pm 0.25(0.83)$ 23.2–25.6	$21.80 \pm 0.25(1.46)$ 19.4–25.3	$21.30 \pm 0.35(0.71)$ 20.6–22.0	$20.44 \pm 0.17(1.43)$ 17.9–24.8
<i>ao</i>	$6.40 \pm 0.14(0.87)$ 4.6–8.6	$5.40 \pm 0.16(0.79)$ 4.2–7.3	$7.87 \pm 0.23(0.79)$ 6.9–9.6	$6.16 \pm 0.16(0.94)$ 4.6–8.4	$5.96 \pm 0.19(0.38)$ 5.4–6.3	$5.79 \pm 0.12(1.05)$ 4.2–9.7
<i>o</i>	$2.58 \pm 0.05(0.32)$ 2.0–3.4	$2.86 \pm 0.09(0.45)$ 2.2–3.9	$2.55 \pm 0.07(0.23)$ 2.2–3.0	$2.64 \pm 0.08(0.46)$ 1.9–4.0	$3.93 \pm 0.18(0.37)$ 3.5–4.3	$2.98 \pm 0.03(0.26)$ 2.4–3.8
<i>op</i>	$12.20 \pm 0.12(0.72)$ 10.1–13.8	$11.08 \pm 0.14(0.73)$ 9.9–13.3	$12.50 \pm 0.15(0.48)$ 11.7–13.0	$11.94 \pm 0.11(0.64)$ 10.7–13.2	$11.80 \pm 0.27(0.54)$ 11.1–12.3	$11.57 \pm 0.06(0.51)$ 10.3–12.7
<i>io</i>	$7.65 \pm 0.08(0.51)$ 6.7–9.1	$7.34 \pm 0.13(0.68)$ 6.3–8.7	$7.85 \pm 0.17(0.59)$ 6.6–8.8	$7.84 \pm 0.16(0.95)$ 6.3–9.7	$7.58 \pm 0.62(1.25)$ 6.5–9.2	$7.25 \pm 0.05(0.43)$ 6.4–8.1
<i>cH</i>	$14.46 \pm 0.16(0.93)$ 12.8–16.5	$13.60 \pm 0.17(0.85)$ 11.8–15.1	$13.43 \pm 0.24(0.82)$ 11.8–14.6	$14.41 \pm 0.17(0.98)$ 12.5–16.6	$14.80 \pm 0.26(0.52)$ 14.4–15.5	$12.86 \pm 0.08(0.66)$ 11.4–14.4
<i>lmx</i>	$9.01 \pm 0.12(0.76)$ 7.4–10.4	$7.68 \pm 0.15(0.75)$ 6.4–9.4	$9.94 \pm 0.21(0.75)$ 8.6–11.8	$8.60 \pm 0.14(0.80)$ 7.4–10.3	$8.69 \pm 0.50(1.00)$ 8.1–10.2	$8.55 \pm 0.13(1.12)$ 7.1–11.5
<i>hmx</i>	$1.62 \pm 0.05(0.29)$ 1.13–2.25	$1.65 \pm 0.03(0.18)$ 1.21–1.92	$1.55 \pm 0.07(0.25)$ 1.23–1.91	$1.73 \pm 0.03(0.21)$ 1.26–2.06	$1.98 \pm 0.14(0.28)$ 1.69–2.30	$1.45 \pm 0.02(0.15)$ 1.2–1.8
<i>lmd</i>	$14.09 \pm 0.19(1.19)$ 12.0–17.0	$11.30 \pm 0.26(1.29)$ 9.2–13.8	$15.55 \pm 0.27(0.94)$ 14.2–17.9	$13.25 \pm 0.24(1.39)$ 11.1–17.3	$12.85 \pm 0.33(0.67)$ 12.5–13.8	$13.44 \pm 0.22(1.91)$ 10.4–19.6
<i>H</i>	$19.25 \pm 0.37(2.29)$ 15.7–23.6	$20.67 \pm 0.47(2.36)$ 17.2–24.3	$17.08 \pm 0.27(0.95)$ 15.8–19.5	$20.51 \pm 0.38(2.21)$ 17.0–25.5	$20.87 \pm 0.36(0.72)$ 20.0–21.8	$20.12 \pm 0.18(1.55)$ 16.3–23.1
<i>h</i>	$7.09 \pm 0.08(0.49)$ 6.2–8.3	$7.57 \pm 0.08(0.38)$ 6.8–8.4	$6.73 \pm 0.11(0.37)$ 6.0–7.3	$7.37 \pm 0.08(0.47)$ 6.5–8.4	$7.88 \pm 0.60(1.19)$ 6.6–9.3	$7.48 \pm 0.04(0.35)$ 6.7–8.4
<i>lpc</i>	$17.90 \pm 0.14(0.89)$ 16.0–20.9	$17.99 \pm 0.21(1.04)$ 15.1–20.5	$17.53 \pm 0.24(0.81)$ 16.6–19.0	$18.05 \pm 0.15(0.86)$ 16.5–20.1	$18.18 \pm 0.51(1.01)$ 16.8–19.0	$18.82 \pm 0.10(0.82)$ 17.0–20.6
<i>lD</i>	$11.9 \pm 0.12(0.77)$ 10.0–13.6	$11.79 \pm 0.15(0.77)$ 10.0–13.2	$10.10 \pm 0.24(0.83)$ 9.2–12.2	$11.41 \pm 0.13(0.77)$ 9.9–12.9	$13.10 \pm 0.36(0.72)$ 12.2–13.9	$11.77 \pm 0.08(0.65)$ 10.0–13.5
<i>hD</i>	$12.00 \pm 0.15(0.92)$ 10.4–14.8	$12.73 \pm 0.31(1.55)$ 11.2–17.8	$10.12 \pm 0.24(0.83)$ 9.0–11.7	$11.73 \pm 0.22(1.28)$ 8.1–14.4	$15.13 \pm 1.18(2.36)$ 11.8–17.3	$13.52 \pm 0.14(1.17)$ 10.4–15.7
<i>lA</i>	$7.74 \pm 0.08(0.50)$ 6.8–9.2	$8.26 \pm 0.10(0.51)$ 7.1–9.2	$7.29 \pm 0.23(0.78)$ 5.7–8.8	$8.10 \pm 0.14(0.78)$ 6.7–10.2	$9.57 \pm 0.52(1.05)$ 8.2–10.8	$9.07 \pm 0.08(0.66)$ 7.8–12.6
<i>hA</i>	$13.25 \pm 0.16(1.02)$ 11.4–16.5	$13.94 \pm 0.24(1.21)$ 12.0–16.5	$11.37 \pm 0.16(0.55)$ 10.5–12.1	$13.22 \pm 0.19(1.09)$ 11.7–15.8	$14.62 \pm 0.98(1.96)$ 12.5–17.2	$13.32 \pm 0.13(1.14)$ 8.3–15.9
<i>lP</i>	$14.34 \pm 0.18(1.12)$ 11.9–16.8	$15.58 \pm 0.41(2.08)$ 13.8–22.1	$12.29 \pm 0.30(1.04)$ 10.6–14.6	$14.38 \pm 0.24(1.38)$ 11.6–17.0	$16.39 \pm 0.18(0.35)$ 16.1–16.9	$14.12 \pm 0.15(1.26)$ 12.0–17.1
<i>lV</i>	$11.95 \pm 0.17(1.08)$ 10.8–15.3	$12.69 \pm 0.38(1.89)$ 10.2–18.1	$9.99 \pm 0.27(0.94)$ 8.3–11.5	$11.84 \pm 0.21(1.24)$ 9.9–14.6	$13.88 \pm 0.56(1.13)$ 12.9–15.5	$12.43 \pm 0.17(1.47)$ 10.0–16.5
<i>aD</i>	$42.82 \pm 0.17(1.07)$ 40.5–44.5	$41.87 \pm 0.31(1.54)$ 38.3–45.4	$45.01 \pm 0.33(1.15)$ 43.2–46.7	$42.69 \pm 0.26(1.49)$ 39.3–46.7	$42.21 \pm 0.40(0.80)$ 41.2–43.1	$41.37 \pm 0.16(1.32)$ 37.4–45.4

Таблица 2. Окончание

Признаки	Форма (число рыб, экз.)					
	белый голец (38)	носатый голец (25)	длинноголовый голец (12)	речная мальма (33)	карликовый голец (4)	проходная мальма (72)
<i>pD</i>	40.86 ± 0.22(1.35) 38.6–43.9	40.79 ± 0.42(2.10) 37.5–48.7	39.21 ± 0.10(1.39) 36.8–41.6	40.52 ± 0.21(1.20) 37.9–42.3	40.70 ± 1.23(2.47) 37.5–43.5	41.49 ± 0.14(1.23) 38.3–44.4
<i>aV</i>	49.92 ± 0.17(1.08) 47.9–53.4	47.89 ± 0.34(1.70) 44.8–51.7	50.94 ± 0.34(1.18) 47.9–52.3	49.27 ± 0.25(1.42) 46.4–52.3	48.04 ± 0.47(0.93) 46.7–48.6	47.27 ± 0.18(1.49) 44.0–52.1
<i>aA</i>	68.82 ± 0.20(1.26) 67.2–72.2	67.97 ± 0.33(1.64) 64.8–71.1	70.24 ± 0.31(1.06) 68.3–71.7	68.93 ± 0.20(1.17) 66.9–70.8	67.24 ± 1.05(2.11) 64.1–68.6	66.88 ± 0.17(1.41) 64.5–70.9
<i>P-V</i>	27.02 ± 0.27(1.66) 23.8–31.6	28.10 ± 0.37(1.85) 24.4–31.8	26.86 ± 0.52(1.72) 24.5–29.7	27.26 ± 0.22(1.24) 25.4–30.7	26.88 ± 0.23(0.46) 26.4–27.4	26.38 ± 0.17(1.41) 22.4–29.6
<i>V-A</i>	20.37 ± 0.23(1.39) 18.1–24.5	21.78 ± 0.36(1.79) 17.9–24.3	20.66 ± 0.44(1.52) 17.8–23.1	21.05 ± 0.22(1.29) 18.9–24.3	20.64 ± 0.22(0.43) 20.0–20.9	21.04 ± 0.15(1.32) 18.0–24.6

Примечание. Над чертой – среднее значение и его ошибка (в скобках – среднее квадратическое отклонение), под чертой – пределы варьирования показателя. Обозначения признаков: *c* – длина головы; *ao* – длина рыла; *o* – горизонтальный диаметр глаза; *op* – заглазничное расстояние; *io* – межглазничное расстояние; *cH* – высота головы на уровне затылка; *lmx* – длина верхней челюсти; *hmx* – ширина верхней челюсти; *lmd* – длина нижней челюсти; *H* – наибольшая высота тела; *h* – высота хвостового стебля; *lpc* – длина хвостового стебля; *ID*, *IA* – длина основания соответственно спинного и анального плавника; *hD*, *hA* – высота спинного и анального плавника; *IP*, *IV* – длина грудного и брюшного плавника; *aD*, *pD*, *aV*, *aA*, *P-V*, *V-A* – расстояние соответственно антедорсальное, постдорсальное, антевентральное, антеанальное, пекто-анальное и вентро-анальное.

Размерный, возрастной и половой состав. В наших сборах АС белых голецов варьирует в пределах 385–900 (в среднем 537) мм, масса – 500–5500 (1526) г. Максимальный возраст – 18 лет, большинство половозрелых рыб имели возраст 6–10 лет. Половое созревание происходит начиная с возраста 6+, при АС около 300 мм. После достижения половой зрелости размножение голецов происходит, как правило, один раз в 2–3 года. Размеры белого гольца в разных участках озера в целом сходные. Как правило, в районе истока р. Кроноцкая крупные особи крайне редки, а вдоль северо-восточного берега озера (район “Ла-Манш”) не встречаются мелкие. Рост в процессе развития характеризуется значительной неравномерностью. В первые 4 года жизни темп роста низкий, затем он повышается, а после достижения возраста 7+ наблюдается его резкое увеличение, что обусловлено переходом голецов на рыбный корм. Зависимость между длиной (АС, мм) и массой (*W*, г) тела описывается уравнением: $W = 285.24 - 33.27AC + 1.08AC^2$. Соотношение полов у молоди и половозрелых рыб равно примерно 1 : 1, среди самых крупных голецов старшего возраста несколько больше самцов (56%).

Питание. В процессе развития белого гольца происходят существенные изменения характера питания (табл. 3). Неполовозрелые и половозрелые особи АС < 460 мм питаются в основном бентосными беспозвоночными, по достижении этой длины белые голецы переходят на питание ры-

бой, их основным кормовым объектом становится озёрная нерка-кокани.

Образ жизни, распределение и численность. Белый голец – озёрная форма, большую часть жизненного цикла проводит в оз. Кроноцкое. Образует скопления, реже встречается поодиночке, совершает перемещения вдоль береговой линии. Нерест большинства белых голецов происходит в озере, но часть рыб размножается в крупных впадающих в озеро реках (Лиственичная, Унана и Узон), где нам попадались текущие производители. Белый голец – одна из массовых форм голецов в Кроноцком озере, в уловах он занимает первое место. В озере встречается повсеместно: обычен вдоль берегов, вблизи островов, но в открытой части встречается реже. Образует кормовые и нерестовые скопления у истока р. Кроноцкая и в районе устьев рек Лиственичная, Унана и Узон.

Носатый голец

Диагноз. *l* 132.1 ± 0.74 (122–139), *D* 10.2 ± 0.09 (9–11), *A* 9.0 ± 0.13 (8–10), *P* 12.8 ± 0.10 (12–14), *rb.1* 12.5 ± 0.15 (10–13), *rb.2* 11.9 ± 0.11 (11–13), *sp.br.* 21.3 ± 0.29 (18–24), *pc* 27.7 ± 0.76 (22–37), *vert.* 65.3 ± 0.22 (63–67).

Описание. По форме головы, рыла и верхне-челюстной кости, по форме и размеру плавников у носатого гольца выявлена высокая степень изменчивости (рис. 2е–2л). Голова в среднем не-

Таблица 3. Состав пищевого комка у особей белого гольца (р. *Salvelinus*) разного размера из оз. Кроноцкое, %

Пищевые компоненты	Размерные группы, мм (число рыб, экз.)			
	180–260 (15)	261–360 (12)	361–460 (15)	>460 (17)
Рыба	–	–	13.4	81.3
Личинки Chironomidae	45.4	39.3	10.1	–
Куколки Chironomidae	20.2	21.2	13.1	3.1
Личинки Trichoptera	18.9	20.7	25.0	3.2
Веснянки Plecoptera	–	–	1.2	1.3
Имаго Insecta	–	6.5	5.8	6.2
Amphipoda (Gammaridae)	3.2	2.6	6.7	–
Mollusca	4.6	5.4	13.0	4.4
Икра кокани	–	–	4.9	–
Растительные остатки	–	–	–	0.5
Неидентифицируемые остатки	7.7	4.3	6.8	–

большая (с около 20% АС), верхняя челюсть всегда длиннее нижней и нависает над ней. Одни особи имеют широкое, закруглённое рыло (рис. 2е, 2ж, 2к, 2л), другие – более вытянутое и приострѐнное (рис. 2з, 2и). Верхняя челюсть носатых гольцов покрыта толстой кожей и соединительной тканью, передний край нижней челюсти также покрыт толстой кожей. Верхнечелюстная кость прямая или изогнута выпуклостью книзу, не достигает или достигает заднего края глаза, но не заходит за него. На челюстях, нѐбных костях, языке имеются мелкие слабые зубы, на верхнечелюстной кости они почти скрыты кожей. Тело вытянутое, сжатое с боков, наибольшая его высота наблюдается у начала спинного плавника. Хвостовой стебель длинный и низкий, сильно сжат с боков. Основание хвостового плавника чаще закруглённое, реже трапециевидное, хвостовой плавник выемчатый. Длина грудных и брюшных плавников подвержена значительной изменчивости. У одних рыб грудные и брюшные плавники очень длинные: грудные почти достигают основания брюшных, брюшные – основания анального плавника, их вершины приострѐны (рис. 2ж, 2к, 2л). У других особей плавники меньше по длине: длина грудных плавников варьирует от 1/2 до 3/4 P–V, брюшных – от 1/3 до 2/3 V–A; у некоторых рыб грудные и брюшные плавники короткие – соответственно менее 1/3 P–V и менее 1/3 V–A (рис. 2е, 2з, 2и).

Морфологические признаки. Для ряда морфометрических признаков носатого гольца характерны широкие пределы варьирования и заметная диспергированность. Прежде всего, это касается длины грудных и брюшных плавников (табл. 2).

Окраска половозрелых и неполовозрелых носатых гольцов сходная. Спина коричневая,

тѐмно-оливковая, бока светло-коричневые, зелёные или тѐмно-зелѐные, никогда не бывают светлыми или серебристыми, брюхо яркое, розовое, оранжевое или красное. На боках тела многочисленные розовые, оранжевые или красные пятнышки размером примерно 1/2 диаметра зрачка. Челюсти оранжевые, грязно-жѐлтые с чѐрной или тѐмной каймой. Грудные, брюшные и анальный плавники ярко-красные, их передний край молочно-белый. Спинной и хвостовой плавники бурые или красноватые с отчѐтливой красноватой каймой по краю. Готовые к нересту самцы и самки носатого гольца (IV–V и V стадии зрелости гонад) имеют несколько более яркую и контрастную окраску по сравнению с рыбами, пропускающими нерест.

Размерный, возрастной и половой состав. В наших выборках носатые гольцы имеют длину 190–500 (в среднем 368) мм, массу тела – 160–1200 (526) г; максимальный возраст 10 лет, большая часть половозрелых особей в возрасте 4–8 лет, чаще встречаются семилетние (6+) особи. В целом по озеру размеры и масса носатых гольцов варьируют незначительно. В истоке р. Кроноцкая чаще встречаются мелкие гольцы младшего возраста, в зал. Крашенинникова и приустьевой зоне р. Лиственичная – более крупные, старшего возраста. Половое созревание носатого гольца наблюдается в возрасте 4+ при АС 260–280 мм. Размножение происходит ежегодно примерно у 60% половозрелых рыб, у остальных – один раз в 2 года. Рост носатого гольца равномерный в течение жизни, что связано, вероятно, со сходным характером питания в разном возрасте и при разной длине. Зависимость между длиной тела и массой тела описывается уравнением: $W = 625.27 - 54.84AC + 1.30AC^2$. Соотношение самцов и самок равное.

Питание. По характеру питания носатые гольцы типичные бентофаги, основную часть их питания составляют беспозвоночные. У крупных особей по сравнению с мелкими большее значение в питании имеют гаммарусы и меньшее – личинки хирономид (табл. 4).

Образ жизни, распределение и численность. Носатый голец обитает в прибрежной части озера на относительно небольших глубинах (до 8–10 м). Поимки в открытой части озера достоверно не зарегистрированы. Он ведёт стайный образ жизни, встречается у береговой линии озера, в том числе и возле островов. Отмечены случаи поимок отдельных особей носатого гольца в нижнем течении р. Лиственичная. Размножение происходит в озере. Носатый голец – массовая форма в Кроноцком озере, сопоставимая по численности с белым гольцом.

Длинноголовый голец

Диагноз. // 136.5 ± 1.38 (132–147), $D 9.6 \pm 0.19$ (8–11), $A 8.6 \pm 0.22$ (7–10), $P 13.2 \pm 0.27$ (12–15), $rb.1 12.6 \pm 0.15$ (12–13), $rb.2 11.8 \pm 0.21$ (11–13), $sp.br. 22.7 \pm 0.35$ (21–24), $pc 28.6 \pm 0.58$ (25–31), $vert. 65.4 \pm 0.34$ (63–67).

Описание. Голова длинная ($c > 23.2\%$ АС), конической формы, низкая (cH около 13% АС), плоская сверху, заглазничное расстояние большое. Рыло длинное, челюсти равной длины. Рот большой, конечный, верхнечелюстная кость прямая или слабо изогнута выпуклостью вверх, далеко заходит за задний край глаза. На челюстях, нёбных костях, языке крупные клыковидные зубы. Тело удлинённое, вальковатое, хвостовой стебель длинный и низкий, округлый в сечении. Наибольшая высота тела наблюдается у начала спинного плавника. Основание хвостового плавника широкое, закруглённое, хвостовой плавник широкий, от выемчатого до усечённого. Грудные и брюшные плавники короткие: длина грудных составляет менее 1/3 $P-V$, брюшных – менее 1/2 $V-A$ (рис. 2м, 2н).

Морфологические признаки представлены в табл. 2.

Окраска спины рыб с гонадами III–IV и IV стадий зрелости серая, тёмно-серая или серая с синеватым отливом, бока серебристые или серо-серебристые, брюхо молочно-белое. Голова сверху тёмная, бока головы серебристые, нижняя челюсть белая. Встречаются особи, на боках тела которых имеются малочисленные крупные (менее одного на 1 см²) светлые контрастные пятна размером 3/4–1 диаметра зрачка. У других рыб на боках тела располагаются мелкие (менее 1/3 диаметра зрачка) многочисленные светлые пятнышки. На хвостовом стебле пятна более редкие и более крупные, чем в передней части тела. Грудные

Таблица 4. Состав пищевого комка у особей носатого гольца (*p. Salvelinus*) разного размера из оз. Кроноцкое, %

Пищевые компоненты	Размерные группы, мм		
	175–260	261–360	361–460
Личинки Chironomidae	47.5	41.6	27.4
Куколки Chironomidae	21.2	19.3	26.8
Личинки Trichoptera	19.9	18.2	21.5
Личинки Plecoptera	3.3	4.4	3.4
Личинки Coleoptera	0.1	1.0	0.5
Личинки Musca	–	0.1	–
Amphipoda (Gammaridae)	3.7	8.9	16.0
Mollusca	3.4	5.2	4.4
Неидентифицируемые останки	0.9	1.3	–

плавники серые или тёмные, брюшные и анальный – светлые, их первые лучи по окраске не отличаются от остальной части плавников. Хвостовой плавник серый или тёмный, его лучи при основании серебристые. Окраска длинноголовых гольцов в брачном наряде (IV–V и V стадии зрелости гонад) отличается от незрелых рыб более тёмным фоном тела: спина тёмная, почти чёрная, бока тёмно-серые, брюхо грязно-серое с желтоватым отливом, вся голова, включая верхнюю и нижнюю челюсти, чёрная. Пятна на боках тела светлые с розоватым оттенком и размытым краем.

Размерный, возрастной и половой состав. В наших выборках длина тела гольцов варьирует в пределах 321–750 (в среднем 570) мм, масса тела – 1000–2500 (1721) г; максимальный возраст – 18 лет, большинство половозрелых рыб имеют возраст 6–11 (чаще 8) лет. Половое созревание происходит в возрасте 6+ при АС около 400 мм. После достижения половой зрелости голец размножается, как правило, один раз в 2–3 года. Соотношение полов примерно равное.

Питание. По характеру питания длинноголовые гольцы – типичные хищники, в желудках особей АС > 300 мм обнаружена только рыба. Основной объект их питания – взрослая жилая нерка-кокани и её молодь, изредка была отмечена молодь гольцов.

Образ жизни, распределение и численность. Длинноголовый голец по образу жизни – одиночный хищник, встречается по всему озеру как у берегов, так и в открытой части озера, над большими глубинами. Скоплений не образует. Численность длинноголового гольца низкая, это довольно редкая форма в оз. Кроноцкое.

Речная мальма

Эта форма оз. Кроноцкое ранее упоминалась Павловым с соавторами (2003), использовалась в сравнительном анализе Остбергом с соавторами (Ostberg et al., 2009), но её описание приводится впервые.

Диагноз. l 131.8 ± 0.48 (128–138), D 10.1 ± 0.11 (9–11), A 9.3 ± 0.08 (9–10), P 12.6 ± 0.10 (12–14), $rb.1$ 12.5 ± 0.11 (11–14), $rb.2$ 12.1 ± 0.09 (11–13), $sp.br.$ 22.4 ± 0.29 (20–25), pc 30.7 ± 0.65 (23–38), $vert.$ 66.2 ± 0.19 (64–68).

Описание. Форма головы коническая, рыло закруглённое, верхнечелюстная кость недалеко заходит за задний край глаза. Голова большая (c 21.8% АС), высокая (cH 14.4% АС). У мелких рыб нижняя челюсть несколько короче верхней (при этом рот имеет отчётливое полунижнее положение), у более крупных половозрелых рыб челюсти равной длины. На челюстных, нёбных и язычной костях многочисленны мелкие слабые зубы. Тело форелевидное, слегка сжатое с боков, наибольшая высота тела наблюдается у начала спинного плавника. Хвостовой стебель длинный (в среднем 18.05% АС), округлый в сечении. Основание хвостового плавника трапециевидное или закруглённое, хвостовой плавник выемчатый или слабовыемчатый. Грудные плавники небольшие, закруглённые или слегка приострѐнные, чаще менее половины $P-V$, реже равны $1/2 P-V$ (рис. 2п).

Морфологические признаки представлены в табл. 2.

Окраска. Спина тёмно-зелѐная, тѐмная или почти чѐрная, бока тела зеленоватые или зелѐные, брюхо жѐлтое или розовое. Верхняя часть головы тѐмная, бока головы тѐмно-зелѐные, снизу голова светлая. На боках тела у части рыб АС > 450 мм проступают 9–11 округлых мальковых пятен (rag marks), расположенных в один ряд, но у крупных рыб таких пятен нет. На боках тела многочисленные округлые или неправильной формы пятнышки розового или ярко-красного цвета. Ниже боковой линии пятна размером $1/2-3/4$ диаметра зрачка, выше боковой линии они несколько мельче. Плавники тѐмно-красные или красные, их передний край молочно-белый, хвостовой плавник тѐмно-красного цвета с красной, оранжевой или грязно-жѐлтой каймой.

Размерный, возрастной и половой состав. В наших выборках длина тела речной мальмы варьирует в пределах 284–600 (в среднем 448) мм, масса тела – 210–2200 (884) г. Максимальный возраст – 8 лет, среди половозрелых рыб чаще встречаются особи в возрасте 6+. Половое созревание происходит в 5+. По-видимому, размножается ежегодно. Соотношение полов у речной мальмы примерно равное. Выборки из истока р. Кроноцкая и из р. Унана сходны по возраст-

ному составу, но несколько различаются по размерно-весовым характеристикам: в одних и тех же возрастных группах в р. Унана обнаруживаются более мелкие особи.

Питание. По характеру питания речная мальма – бентофаг; основу её питания составляют личинки амфибиотических насекомых – веснянок, подѐнок, ручейников и хирономид. Состав пищевого комка значительно меняется в разные сезоны года, как правило, речная мальма поедает наиболее массовые и легко доступные кормовые объекты.

Образ жизни, распределение и численность. Речная мальма обитает во всех впадающих в оз. Кроноцкое реках (Унана, Узон, Лиственичная) и в вытекающей из озера р. Кроноцкая от истока до порогов. Ведѐт речной образ жизни, но в летнюю межень может покидать реки и выходить в прилегающие участки озера на нагул, при этом в озеро чаще выходят наиболее крупные экземпляры. В реках встречается, как правило, на плѐсах и в подперекатных ямах. В сравнении с белым и носатым гольцами её численность невысока.

Карликовый голец

Первое описание этой формы из оз. Кроноцкое выполнено Павловым с соавторами (2012). Ниже приводятся расширенные данные по карликовому гольцу.

Диагноз. l 130.0 ± 1.08 (128–133), D 10.5 ± 0.29 (10–11), A 9.0 ± 0.41 (8–10), P 13.0 (–), $rb.1$ 12.0 ± 0.41 (11–13), $rb.2$ 12.0 ± 0.41 (11–13), $sp.br.$ 22.0 ± 1.08 (20–25), pc 28.0 ± 1.47 (25–32), $vert.$ 66.0 ± 0.41 (65–67).

Описание. Голова закруглённая, большая (c > 20.6% АС), умеренно высокая (cH 14.8% АС). Рыло слегка приострѐнное, челюсти равной длины, рот всегда конечный. Размеры рта изменчивы: верхнечелюстная кость может заходить за задний край глаза, достигать заднего края глаза или не достигать его. На челюстях, нёбных и язычной костях, на головке сошника хорошо выраженные, многочисленные, плотно сидящие зубы. Глаза большие (3.93% АС). Тело форелевидное, вальковатое, наибольшая высота тела у спинного плавника (в среднем 21% АС), хвостовой стебель умеренно длинный (18% АС). Грудные плавники широкие, округлые, короткие, их длина составляет менее $1/2 P-V$ (рис. 2о).

Морфологические признаки представлены в табл. 2. В целом для карликового гольца оз. Кроноцкое характерны ювенильные черты во внешнем облике, что свойственно половозрелым особям других карликовых форм гольцов рода *Salvelinus* (Савваитова, 1989), но его хорошо отличает от них конечное положение рта.

Окраска. Спина тѐмно-зелѐная, бока оливковые, плавники ярко-оранжевые. На боках тела

мальковые пятна овальной формы. Тело покрыто мелкими пятнами ярко оранжевого цвета, размером $1/3$ – $1/2$ диаметра глаза. На плавниках пятен нет. Плавники тёмные, края грудных, брюшных и анального красноватые. Неветвистые лучи *V* и *A* молочно-белые.

Размерный, возрастной и половой состав. В нашей выборке длина тела карликовых гольцов варьирует в пределах 195–296 (в среднем 240) мм, масса тела – 72–250 (151) г; максимальный возраст 4+, половозрелые самцы и самки имеют возраст 3+ и 4+. Соотношение полов составляет примерно 1 : 1.

Питание. В желудках пойманных нами экземпляров обнаружены водоросли и планктонные ракообразные.

Образ жизни, распределение и численность. Редко встречающаяся малочисленная форма, обнаруженная в оз. Кроноцкое только у истока р. Кроноцкая. Впервые карликовые самцы единично были пойманы Викторовским (1978).

Проходная мальма

У проходной мальмы в нижнем течении р. Кроноцкая выявлен высокий уровень полиморфизма по окраске и форме тела и размерам плавников (Груздева и др., 2011). Подобная неоднородность отмечена только в бассейне р. Кроноцкая, в соседней р. Богачёвка обнаружена мальма исключительно типичной окраски. Не исключено, что в р. Кроноцкая ниже порогов расположена зона вторичного контакта проходной мальмы и её дериватов – озёрных гольцов, здесь может происходить гибридизация гольцов разных форм, что выражается в их высоком полиморфизме по форме тела (Gruzdeva et al., 2012). Для сравнения с озёрными гольцами были использованы только типичные особи проходной мальмы.

Диагноз. // 134.4 ± 0.30 (129–144), $D 9.8 \pm 0.07$ (8–11), $A 8.6 \pm 0.07$ (7–10), $P 13.0 \pm 0.07$ (11–14), $rb.1 12.1 \pm 0.07$ (11–14), $rb.2 11.5 \pm 0.07$ (10–13), $sp.br. 22.5 \pm 0.19$ (19–27), $pc 26.3 \pm 0.35$ (22–34), $vert. 65.9 \pm 0.14$ (63–68).

Описание. Голова у самцов коническая, у самок – закруглённая, небольшая (*c* около 20% *AC*) и низкая (*cH* 12.9% *AC*). Рот конечный, челюсти равной длины, у крупных самцов (*AC* > 400 мм) есть крюк на нижней челюсти и выемка на верхней, верхнечелюстная кость либо прямая (примерно у половины рыб), либо слабо изогнутая выпуклостью вверх, всегда заходит за задний край глаза. Заглазничное расстояние превышает предглазничное не более чем в 1.5 раза. У рыб, только что зашедших из моря, на челюстях и нёбных костях есть небольшие слабо изогнутые зубы, на

языке зубы небольшие, почти полностью скрытые под кожей. Тело обтекаемое, сигароподобное, вальковатое, хвостовой стебель округлый в сечении. Основание хвостового плавника чаще закруглённое, реже трапециевидное. Хвостовой плавник слабовеямчатый, с приострѐнными вершинами лопастей. Грудные и брюшные плавники короткие (длина грудных < $1/2 P-V$, брюшных < $1/2 V-A$), их края приострѐнные (рис. 2р, 2с).

Морфологические признаки представлены в табл. 2.

Окраска проходной мальмы зависит от продолжительности нахождения в реке после захода из моря и от стадии зрелости гонад. Особи с гонадами III стадии зрелости, недавно зашедшие из моря (не более двух недель назад), имеют серую или серую со стальным, бирюзовым или фиолетовым оттенками спину и верхнюю часть головы, яркие серебристые бока тела и жаберные крышки, молочно-белые брюхо и нижнюю челюсть. На боках тела имеются светлые пятнышки с размытым краем, грудные, брюшные и анальный плавники светлые, прозрачные, спинной и хвостовой плавники серые, основания лучей хвостового плавника с серебристым или перламутровым отливом. Перед нерестом (в первой половине сентября) особи с гонадами IV–V и V стадий зрелости приобретают брачный наряд.

В брачной окраске проходной мальмы р. Кроноцкая выявлен полиморфизм, он укладывается в две цветовые формы. Цветовая форма 1: спина и бока тела оливковые, зелёные или фиолетовые, брюхо розовое или красноватое, на боках тела розовые или ярко-розовые контрастные пятнышки, на спине они мелкие (около $1/2$ диаметра зрачка) и многочисленные (до 3–4 на 1 см^2), на боках тела – более редкие и сравнимы с диаметром зрачка. Грудные, брюшные и анальный плавники красные, их передний край молочно-белый. Хвостовой плавник тёмный, по его наружному краю проходит красноватая кайма. Голова тёмная, почти чёрная, челюсти грязно-оранжевые, ротовая полость, включая нёбо и язык, чёрные. Цветовая форма 2: спина и бока тела фиолетовые или тёмно-лиловые, брюхо оранжевое, жёлтое или желтоватое, челюсти жёлтые или грязно-жёлтые, пятнышки на боках тела мелкие (диаметр менее $1/2$ зрачка), желтоватые, жёлтые, оранжевые или красные, с размытым краем. Парные и анальный плавники тёмно-красного или грязно-розового цвета, их передний край молочно-белый. Обе цветовые формы встречаются совместно, у самцов и самок, различий по длине и массе тела и морфометрическим признакам между ними не обнаружено.

Размерный, возрастной и половой состав. В наших сборах проходная мальма представлена особями длиной 312–585 (в сред-

нем 409) мм, массой тела 354–1760 (в среднем 661) г. Максимальный возраст — 8 лет, модальный возрастной класс представляют пятилетние (4+) особи. Соотношение полов примерно равное. Половое созревание происходит в возрасте 3+ при АС 320–400 мм. После достижения половой зрелости проходная мальма нерестится ежегодно.

Питание. После захода из моря в реку особи проходной мальмы не питаются в течение 1–2 недель. В дальнейшем они начинают потреблять личинок и имаго амфибиотических насекомых, главным образом подёнок и веснянок. Во время массового нереста горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* проходная мальма переходит на питание её икрой. Изредка в желудках мальмы обнаруживаются остатки мелких наземных млекопитающих — бурузобок рода *Sorex*.

Образ жизни, распределение и численность. В составе стада проходной мальмы выделяется ряд группировок, различающихся по образу жизни. *Анадромные* (типично проходные) особи — молодь в течение нескольких лет живёт в реке, претерпевает смолтификацию и скатывается в море, после ската нагуливается в течение нескольких лет в море до полового созревания. Половозрелые особи совершают нерестовую миграцию обратно в реку. *Тысячники* (термин дан по: Савваитова, 1989) — молодь с проходным типом жизненной стратегии, которая живёт в реке, претерпевает смолтификацию и скатывается в море и после нескольких месяцев нагула возвращается в реку для осеннего нагула и зимовки. Весной следующего года она вновь скатывается в море и продолжает нагуливаться до полового созревания или до следующей зимовки в реке. *Резидентные* (жилые) особи — весь жизненный цикл рыб реализуется в пресных водах, без выхода в море. В пределах речной системы такие особи могут совершать катадромные и анадромные миграции, заходить в притоки и выходить обратно в основное русло. Резидентные особи характеризуются тёмной окраской в течение всего года, ярко-оранжевым брюхом, контрастными розовыми и красными пятнышками на боках тела. *Карликовые самцы* — особи, сохранившие ювенильный облик (пропорции тела и окраску), достигшие половой зрелости в реке и участвующие в размножении вместе с анадромными и резидентными рыбами.

Заход половозрелых анадромных рыб из моря в реку происходит в июле и в начале августа. После захода из моря проходные особи мальмы широко распределяются в р. Кроноцкая. Уже в июле они достигают горного участка, заходят в крупные притоки (реки Хрюкина и Лебязья). В июле и первой половине августа в уловах в нижнем течении р. Кроноцкая попадаются преимущественно серебристые особи, со второй половины августа половозрелые рыбы имеют брачный наряд в

той или иной степени выраженности. В предгорном участке, особенно в верхней его части, все проходные особи имеют более или менее выраженный брачный наряд. Во второй половине августа и в сентябре происходит анадромная миграция мелких тысячников. Проходная мальма и её молодь встречаются в р. Кроноцкая вплоть до начала порогов (удаление от моря до 30 км). Численность проходной мальмы высокая, это массовый вид в р. Кроноцкая ниже порогов.

Особи с промежуточным состоянием признаков

Несмотря на то что большинство пойманных рыб достаточно хорошо соответствует описанным морфотипам, в бассейне озёрно-речной системы Кроноцкая встречаются особи, которые по внешнему облику не могут быть отнесены к какой-либо из описанных выше форм. Они занимают промежуточное положение между массовыми формами. Встречаются особи с закруглённой головой и полунижним большим ртом, (верхнечелюстная кость заходит за задний край глаза); бока тела у таких рыб светло-зелёные или серые с зеленоватым отливом, наибольшая высота тела впереди спинного плавника. Эти рыбы имеют сходство одновременно и с белым, и с носатым гольцами. Кроме того, встречаются рыбы с большой головой, большим ртом и изогнутой кверху верхнечелюстной костью, однако тело таких рыб высокое (наибольшая высота находится перед спинным плавником), бока серые или светло-зелёные; эти рыбы занимают промежуточное положение между белым и длинноголовым гольцами. В уловах были отмечены некрупные (АС ≈ 300 мм) половозрелые рыбы, у которых нижняя челюсть немного короче верхней, однако положение рта не может быть охарактеризовано как полунижнее. В строгом смысле таких рыб нельзя отнести к носатому гольцу, по внешнему облику они больше сходны с карликовой формой гольца, но превышают его по размеру.

В нижнем течении р. Кроноцкая наряду с проходной мальмой, которая резко доминирует по численности, обнаружены три формы озёрных гольцов — белый, носатый и длинноголовый. Кроме того, встречались гольцы, которых на основании пропорций и окраски тела трудно идентифицировать с какой-либо определённой формой. Для них характерна высокая массивная голова, большой рот (верхнечелюстная кость далеко заходит за задний край глаза), высокое тело, особенно на участке от заднего края головы до начала спинного плавника, сравнительно короткий хвостовой стебель, широкий усечённый хвостовой плавник, очень длинные веерообразные грудные и брюшные плавники. Окраска головы и тела коричнево-фиолетовая, челюсти грязно-жёлтые, брюхо оранжевое, пятнышки на боках

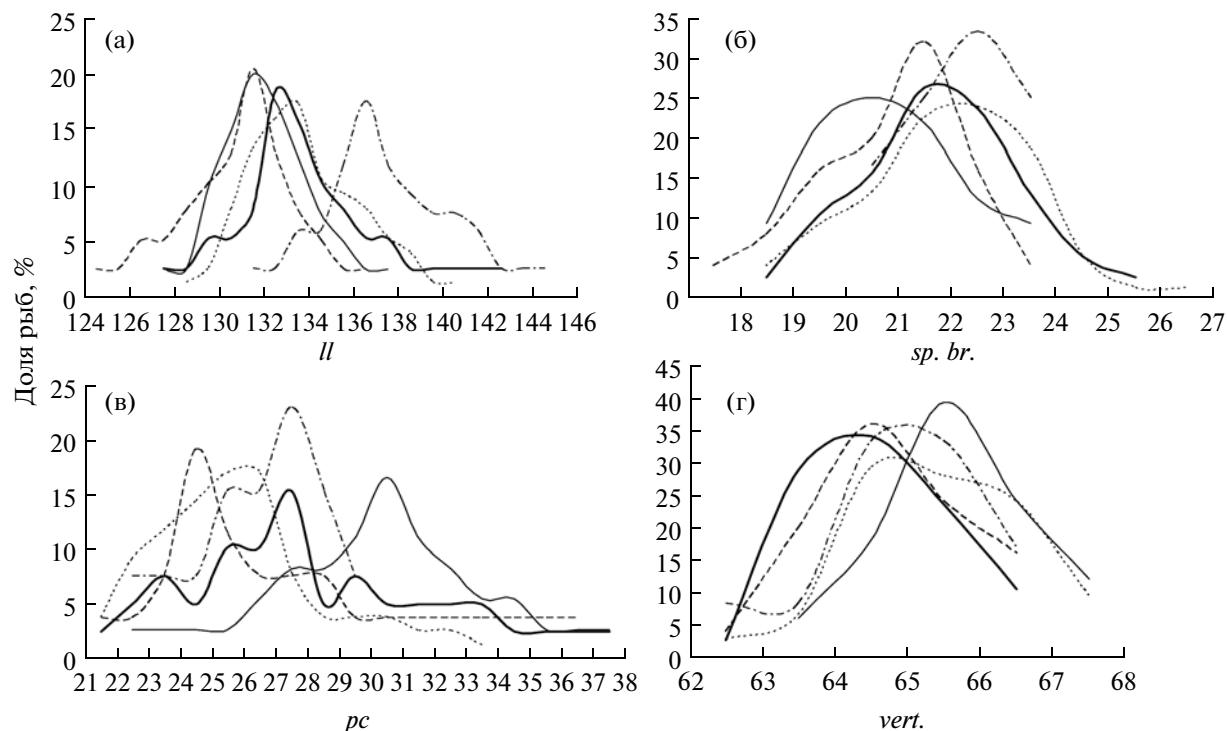


Рис. 3. Кривые распределения значений некоторых меристических признаков гольцов рода *Salvelinus* из озёрно-речной системы Кроноцкая: а – число прободённых чешуй в боковой линии (*ll*), б – число жаберных тычинок на 1-й жаберной дуге (*sp. br.*), в – число пилорических придатков (*pc*), г – число позвонков (*vert.*); (—) – белый голец, (----) – носатый голец, (- - - -) – длинноголовый голец, (— — —) – речная мальма, (.....) – проходная мальма.

тела розово-красные, плавники тёмно-серые с красноватой каймой по наружному краю. По некоторым пропорциям тела эти гольцы имеют сходство с озёрными гольцами – белым (по признакам строения головы и форме тела) и носатым (по размеру и форме грудных и брюшных плавников).

К сожалению, дать количественную оценку особей с промежуточным состоянием признаков в системе Кроноцкая затруднительно. Относительно рыб основных морфотипов таких особей немного, но они попадались в разных участках системы во все годы проведения полевых исследований.

Сравнительные замечания

Меристические признаки традиционно используются в систематике гольцов, поскольку часто они являются диагностическими для различения видов или форм. По ряду меристических признаков между разными формами гольцов Кроноцкого озера обнаружены достоверные различия, однако в разных попарных сравнениях набор таких признаков не одинаков (табл. 5). При этом величина различий мала – значения критерия Майра ни в одном случае не превышают пороговый уровень 1.28.

В то же время характер вариационных кривых меристических признаков, чаще всего используе-

мых в систематике гольцов, сходен (рис. 3). Смещение кривых (в сторону больших значений) относительно других форм наблюдается только в двух случаях: длинноголовый голец – по числу чешуй в боковой линии (рис. 3а), речная мальма – по числу пилорических придатков (рис. 3в). Однако пределы варьирования признаков всех форм близки между собой или совпадают. Таким образом, дивергенция озёрных форм кроноцких гольцов не затронула основные диагностические признаки, свойственные северной мальме. К такому же выводу ранее пришла Савваитова (1989).

Наибольшие различия между формами кроноцких гольцов наблюдаются по пластическим признакам: пропорциям тела, элементам строения головы, размеру и форме парных и непарных плавников (табл. 6, рис. 4). Формы гольцов в наибольшей степени различаются по признакам строения головы, по большинству из них имеются достоверные различия. По ряду признаков между некоторыми формами гольцов величина различий существенная – значения критерия Майра превышают пороговый уровень 1.28. Наибольшее число достоверно различающихся признаков у гольцов обнаружено между специализированными по питанию формами: пелагическим хищником длинноголовым гольцом и придон-

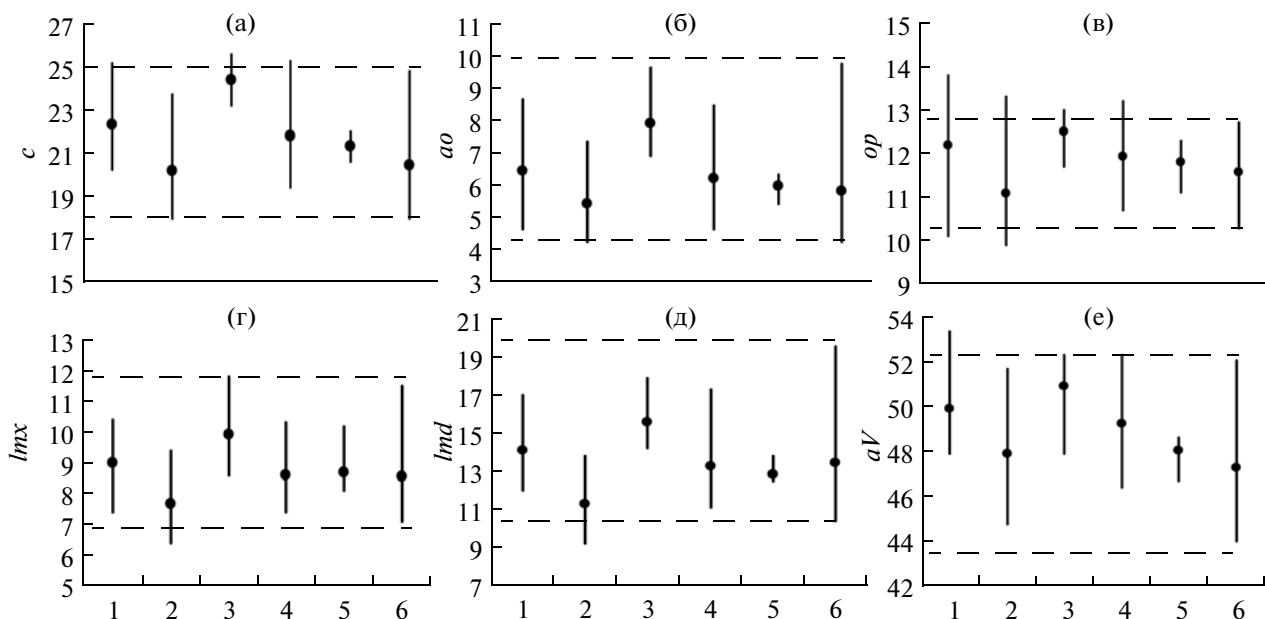


Рис. 4. Средние значения (●) и пределы варьирования (I) индексов пластических признаков гольцов рода *Salvelinus* из озёрно-речной системы Кроноцкая: а – длина головы (*c*), б – длина рыла (*ao*), в – заглазничное расстояние (*op*), г – длина верхней челюсти (*lmx*), д – длина нижней челюсти (*lmd*), е – антевентральное расстояние (*aV*). 1 – белый голец, 2 – носатый голец, 3 – длинноголовый голец, 4 – речная мальма, 5 – карликовый голец, 6 – проходная мальма; (----) – пределы изменчивости признака проходной мальмы.

ным бентофагом носатым гольцом. Однако ни по одному из изученных пластических признаков чётких различий между формами гольцов нет, все они носят континуальный характер. В то же время выявленные габитуальные различия не могут служить надёжным критерием при разделении форм, поскольку при сравнении всех форм гольцов по пластическим признакам дискретность не наблюдается – их факторные области в той или иной степени перекрываются (рис. 5а, табл. 7). При анализе пяти форм озёрных гольцов, исключая проходную мальму (как наиболее генерализованную форму), дискретность также не выявляется (рис. 5б). При сравнении трёх массовых форм гольцов – белого, носатого и длинноголового – в пространстве 1-й и 2-й главных компонент области проявления почти обособлены (рис. 5в). Сходные результаты по внешним морфологическим признакам между кроноцкими гольцами ранее были получены Остбергом с соавторами (Ostberg et al., 2009).

Генетическое разнообразие гольцов Кроноцкого озера

Генетическое разнообразие большей части выборок кроноцких гольцов, послуживших основой для проведённого морфоэкологического описания и исследования, было оценено в наших предыдущих работах (табл. 1).

Для генетической идентификации карликового гольца по мтДНК Павлов с соавторами (2012) использовали четыре рестриктазы. По трём рестриктазам дивергенция среди пяти форм озёрных гольцов не выявлена, по одной был обнаружен гаплотип у карликового гольца (*MvaI* (410 bp × 3 + 320 bp × 3)), принятый за уникальный. Однако позднее Сенчукова с соавторами (2012) выявили этот гаплотип как редкий и у других кроноцких гольцов, что не позволяет сделать однозначный вывод о генетической обособленности карликовой формы.

Остберг с соавторами (Ostberg et al., 2009), используя для рестриктного анализа мтДНК 16 рестриктаз, выявили у кроноцких гольцов 15 гаплотипов на четырёх исследованных участках митохондриального генома (*D-loop*, гены *ND2*, *ND3/ND4*, *ND5/ND6*). Уровень попарной межвыборочной дифференциации в данном исследовании варьировал по величине F_{ST} от 0.002 до 0.691, а общий уровень F_{ST} оказался равным 0.106. В целом это близко к уровню генетической дифференциации популяций северной мальмы *S. malma malma* ($F_{ST} = 0.089$; Осинев, 2002). Было установлено существенное отличие длинноголового гольца от остальных форм, определяемое главным образом низкой долей разнообразия по митохондриальному геному. В целом уровень дивергенции форм гольцов оказался довольно низким. Такая значительная разница генетического разнообразия внутри форм обусловила предположе-

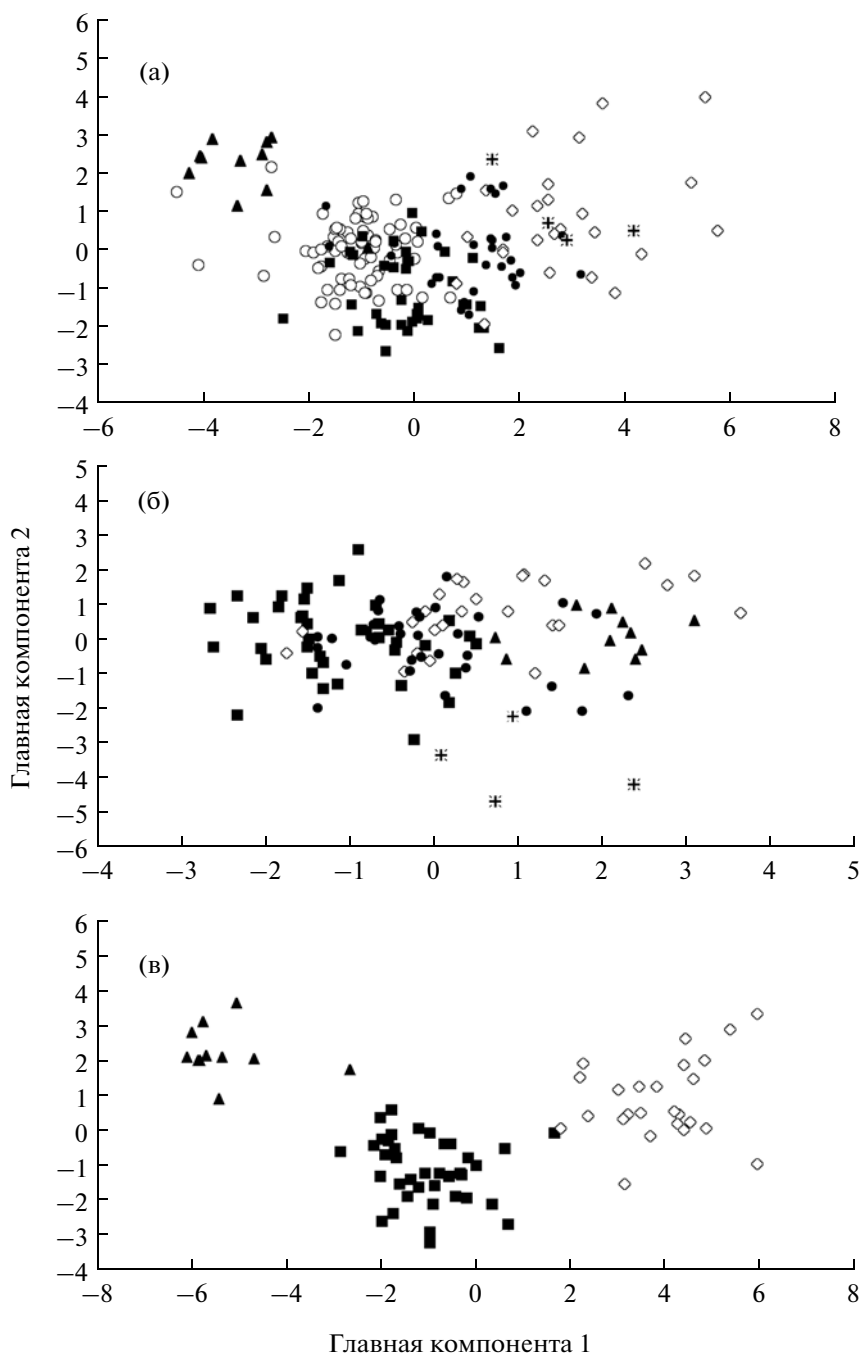


Рис. 5. Фенетические отношения гольцов рода *Salvelinus* из озёрно-речной системы Кроноцкая, оценённые методом главных компонент по совокупности 24 пластических признаков: а – все формы; б – формы, обитающие в озере и впадающих в него притоках; в – три массовые озёрные формы; (○) – проходная мальма; (■) – белый голец; (◇) – носатый голец; (▲) – длинноголовый голец; (●) – речная мальма; (*) – карликовый голец.

ние о существовании двух филетических линий кроноцких гольцов. Одна из них могла дать начало речной мальме, носатому, белому и карликовому гольцам, а другая – длинноголовому гольцу. Позднее при увеличении объёма выборки длинноголового гольца и более детальном исследовании мтДНК с помощью секвенирования отдель-

ных генов и участков (Сенчукова и др., 2012) была выявлена большая генетическая изменчивость внутри этой формы, что позволило отказаться от гипотезы нескольких исторических инвазий гольцов в оз. Кроноцкое, хотя столь низкая вариабельность митохондриального генома у длинноголового гольца по-прежнему позволяет считать

Таблица 5. Оценки различий форм гольцов рода *Salvelinus* из озёрно-речной системы Кроноцкая по меристическим признакам

Признаки	Сравниваемые формы															
	БГ-НГ		БГ-ДГ		БГ-РМ		БГ-КГ		БГ-ПМ		НГ-ДГ		НГ-РМ		НГ-КГ	
	t_{st} ($df=63$)	CD	t_{st} ($df=50$)	CD	t_{st} ($df=71$)	CD	t_{st} ($df=42$)	CD	t_{st} ($df=110$)	CD	t_{st} ($df=37$)	CD	t_{st} ($df=58$)	CD	t_{st} ($df=29$)	CD
<i>ll</i>	—	—	—	—	2.65**	0.31	3.11**	0.64	—	—	2.82**	0.52	—	—	—	—
<i>D</i>	—	—	2.79**	0.47	—	—	—	—	3.03**	0.30	2.76**	0.51	—	—	—	—
<i>A</i>	—	—	2.86**	0.50	—	—	—	—	4.26***	0.43	2.31*	0.41	—	—	—	—
<i>P</i>	—	—	—	—	—	—	2.40*	0.41	—	—	—	—	—	—	2.40*	0.46
<i>rb.1</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	4.12***	0.39	—	—	—	—	—	—
<i>rb.2</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	5.55***	0.53	—	—	—	—	—	—
<i>sp.br.</i>	2.77**	0.33	—	—	—	—	—	—	—	—	2.97**	0.50	2.54*	0.33	—	—
<i>pc</i>	—	—	—	—	2.70**	0.32	—	—	2.34*	0.25	—	—	3.07**	0.41	—	—
<i>vert.</i>	—	—	—	—	4.24***	0.51	2.03*	0.49	3.81**	0.38	—	—	3.10**	0.41	—	—

Признаки	Сравниваемые формы													
	НГ-ПМ		ДГ-РМ		ДГ-КГ		ДГ-ПМ		РМ-КГ		РМ-ПМ		КГ-ПМ	
	t_{st} ($df=97$)	CD	t_{st} ($df=55$)	CD	t_{st} ($df=16$)	CD	t_{st} ($df=84$)	CD	t_{st} ($df=37$)	CD	t_{st} ($df=105$)	CD	t_{st} ($df=76$)	CD
<i>ll</i>	2.81**	0.36	3.25**	0.63	3.73**	0.94	—	—	—	—	4.54***	0.48	3.89***	0.93
<i>D</i>	3.07**	0.32	2.37**	0.41	2.65*	0.74	—	—	—	—	2.22*	0.23	2.31*	0.57
<i>A</i>	2.84**	0.34	3.80***	0.71	—	—	—	—	—	—	6.77***	0.67	—	—
<i>P</i>	—	—	2.05*	0.39	—	—	—	—	4.30***	0.77	3.52***	0.37	—	—
<i>rb.1</i>	2.11*	0.25	—	—	—	—	2.72**	—	—	—	2.45*	0.24	—	—
<i>rb.2</i>	3.14**	0.35	—	—	—	—	—	—	—	—	5.35***	0.54	—	—
<i>sp.br.</i>	3.43***	0.38	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>pc</i>	—	—	2.49*	0.38	—	—	3.42***	—	—	—	6.08***	0.67	—	—
<i>vert.</i>	2.53*	0.29	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

Примечание. Здесь и в табл. 6 приведены значения критериев Стьюдента (t_{st}) и Майра (CD) только в тех случаях, когда различия достоверны ($p > 0.95$); df — число степеней свободы. Обозначения форм: БГ — белый голец, НГ — носатый голец, ДГ — длинноголовый голец, РМ — речная малма, КГ — карликовый голец, ПМ — проходная малма. Обозначения признаков: *ll* — число прободённых чешуй в боковой линии; *D, A, P* — число лучей соответственно в спинном, анальном и грудном плавниках; *rb.1, rb.2* — число жаберных лучей соответственно слева и справа; *sp.br.* — число жаберных тычинок на 1-й жаберной дуге; *pc* — число пилорических придатков; *vert.* — число позвонков. Различия достоверны при $P: * > 0.95, ** > 0.99, *** > 0.999$.

Таблица 6. Оценки различий форм гольцов рода *Salvelinus* из озёрно-речной системы Кроноцкая по пластическим признакам

Признаки	Сравниваемые формы															
	БГ-НГ		БГ-ДГ		БГ-РМ		БГ-КГ		БГ-ПМ		НГ-ДГ		НГ-РМ		НГ-КГ	
	t_{st} (df=63)	CD	t_{st} (df=50)	CD	t_{st} (df=71)	CD	t_{st} (df=42)	CD	t_{st} (df=110)	CD	t_{st} (df=37)	CD	t_{st} (df=58)	CD	t_{st} (df=29)	CD
<i>c</i>	8.48***	0.84	6.72***	1.06	—	—	2.57*	0.54	7.55***	0.73	11.27***	1.88	4.39***	0.57	2.57*	0.54
<i>ao</i>	5.05***	0.60	5.46***	0.88	—	—	—	—	3.30**	0.32	8.81***	1.56	3.35***	0.43	2.25*	0.48
<i>o</i>	3.95***	0.36	—	—	—	—	7.22***	1.96	6.86***	0.69	2.71*	0.45	—	—	5.32***	1.30
<i>op</i>	6.59***	0.77	—	—	—	—	—	—	4.69***	0.51	6.92***	1.17	4.83***	0.62	2.37*	0.57
<i>io</i>	2.74**	0.26	—	—	—	—	—	—	4.24***	0.42	2.38*	0.40	2.42*	0.30	—	—
<i>cH</i>	3.80***	0.48	3.57***	0.59	—	—	—	—	8.94***	1.01	0.57	0.10	3.36**	0.44	3.86***	0.88
<i>lmx</i>	7.85***	0.88	3.84***	0.61	2.22*	0.27	—	—	2.60*	0.24	8.75***	1.51	4.48***	0.59	—	—
<i>hmx</i>	—	—	—	—	—	—	2.42*	0.63	3.15**	0.38	—	—	—	—	2.30*	0.72
<i>lmd</i>	10.38***	1.12	4.42***	0.68	2.74**	0.32	3.25**	0.67	2.24*	0.21	11.33***	1.90	5.51***	0.72	3.69***	0.79
<i>H</i>	2.71**	0.30	4.73***	0.67	2.37*	0.28	3.13**	0.54	2.11*	0.23	6.62***	1.08	—	—	—	—
<i>h</i>	4.24***	0.55	2.65*	0.42	2.47*	0.29	—	—	4.36***	0.46	6.17***	1.12	—	—	—	—
<i>lpc</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	5.34***	0.54	1.44	0.24	—	—	—	—
<i>ID</i>	3.53***	0.39	4.06***	0.68	—	—	5.03***	1.28	4.02***	0.41	5.97***	1.05	—	—	3.36**	0.88
<i>hD</i>	3.44**	0.29	6.64***	1.07	—	—	2.63*	0.95	7.41***	0.72	6.65***	1.09	2.63*	0.35	—	—
<i>lA</i>	4.59***	0.51	—	—	2.23*	0.28	3.47**	1.18	11.75***	1.14	3.86***	0.75	—	—	2.47*	0.84
<i>hA</i>	3.05**	0.31	8.30***	1.20	—	—	—	—	—	—	8.90***	1.46	2.35*	0.31	—	—
<i>IP</i>	4.87***	0.38	5.86***	0.95	—	—	8.05***	1.39	—	—	6.47***	1.05	2.52*	0.34	—	—
<i>IV</i>	3.08**	0.25	6.14***	0.97	—	—	3.29**	0.87	2.00*	0.19	5.79***	0.95	—	—	—	—
<i>aD</i>	3.95***	0.36	5.90***	0.98	—	—	—	—	6.21***	0.61	6.93***	1.17	2.03*	0.27	—	—
<i>pD</i>	—	—	3.61***	0.60	—	—	—	—	2.41*	0.24	2.72*	0.45	—	—	—	—
<i>aV</i>	8.44***	0.73	2.68**	0.45	2.15*	0.26	3.76***	0.93	10.70***	1.03	6.34***	1.05	3.27**	0.44	—	—
<i>aA</i>	3.00**	0.29	3.85***	0.61	—	—	—	—	7.39***	0.73	5.01***	0.84	2.49*	0.34	—	—
<i>P-V</i>	2.83**	0.31	—	—	—	—	—	—	2.00*	0.21	1.94	0.35	—	—	2.80**	0.53
<i>V-A</i>	4.33***	0.44	—	—	2.13*	0.25	—	—	2.43*	0.25	1.97	0.33	—	—	2.70*	0.51

Таблица 6. Окончание

Признаки	Сравниваемые формы													
	НГ-ПМ		ДГ-РМ		ДГ-КГ		ДГ-ПМ		РМ-КГ		РМ-ПМ		КГ-ПМ	
	t_{st} (df=97)	CD	t_{st} (df=55)	CD	t_{st} (df=16)	CD	t_{st} (df=84)	CD	t_{st} (df=37)	CD	t_{st} (df=105)	CD	t_{st} (df=76)	CD
<i>c</i>	—	—	7.30***	1.13	7.16***	2.00	13.03***	1.74	—	—	4.50***	0.47	2.21*	0.40
<i>ao</i>	—	—	6.10***	0.99	6.40***	1.63	8.02***	1.13	—	—	—	—	—	—
<i>o</i>	—	—	—	—	7.15***	2.30	5.65***	0.88	6.55***	1.55	3.98***	0.47	5.21***	1.51
<i>op</i>	3.22**	0.40	3.01**	0.50	2.27*	0.69	5.76***	0.94	—	—	2.95**	0.32	—	—
<i>io</i>	—	—	—	—	—	—	3.39**	0.59	—	—	3.52***	0.43	—	—
<i>cH</i>	3.94***	0.49	3.33**	0.54	3.87**	1.02	2.25*	0.39	—	—	8.25***	0.95	7.13***	1.64
<i>lmx</i>	4.38***	0.47	5.31***	0.86	2.30*	0.71	5.63***	0.74	—	—	—	—	—	—
<i>hmx</i>	5.55***	0.61	2.36*	0.39	2.75*	0.81	—	—	—	—	7.77***	0.78	3.75***	1.23
<i>lmd</i>	6.28***	0.67	6.37***	0.99	6.33***	1.68	6.06***	0.74	—	—	—	—	—	—
<i>H</i>	—	—	7.36***	1.09	8.42***	2.27	9.37***	1.22	—	—	—	—	—	—
<i>h</i>	—	—	4.71***	0.76	—	—	6.41***	1.04	—	—	—	—	—	—
<i>lpc</i>	3.57***	0.45	—	—	—	—	4.96***	0.79	—	—	4.27***	0.46	—	—
<i>lD</i>	—	—	4.80***	0.82	6.93***	1.94	6.60***	1.13	4.42***	1.13	2.36*	0.25	3.61***	0.97
<i>hD</i>	2.32*	0.29	4.95***	0.76	4.16***	1.57	12.24***	1.70	2.83**	0.93	6.86***	0.73	—	—
<i>lA</i>	6.33***	0.69	3.01**	0.52	4.01**	1.25	7.31***	1.24	2.73**	0.80	6.02***	0.67	—	—
<i>hA</i>	2.27*	0.26	7.45***	1.13	3.27**	1.29	9.46***	1.15	—	—	—	—	—	—
<i>lP</i>	3.34**	0.44	5.44***	0.86	11.72***	2.95	5.46***	0.80	6.70***	1.16	—	—	9.69***	1.41
<i>lV</i>	—	—	5.41***	0.85	6.26***	1.88	7.65***	1.01	3.41**	0.86	2.18*	0.22	2.48*	0.56
<i>aD</i>	—	—	5.52***	0.88	5.40***	1.44	9.93***	1.47	—	—	4.32***	0.47	—	—
<i>pD</i>	—	—	2.90**	0.51	—	—	5.38***	0.87	—	—	3.84***	0.40	—	—
<i>aV</i>	—	—	3.96***	0.64	5.00***	1.37	9.54***	1.37	2.31*	0.52	6.49***	0.69	—	—
<i>aA</i>	2.94**	0.36	3.55***	0.59	2.74*	0.95	9.50***	1.36	—	—	7.81***	0.79	—	—
<i>P-V</i>	4.22***	0.53	—	—	—	—	—	—	—	—	3.17**	0.33	—	—
<i>V-A</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

Примечание см. в табл. 5; обозначения признаков — в табл. 2.

эту форму наиболее обособленной среди кроноцких гольцов.

Определив последовательность значительной части митохондриального генома (участок *D-loop*, 552 п.н.; ген *Cyt b*, 1015 п.н.) у особей разных форм кроноцких гольцов, удалось выявить 39 переменных сайтов и 43 гаплотипа мтДНК (рис. 6) (Сенчукова и др., 2012). В анализ вошла и проходная мальма из р. Кроноцкая, что позволило более детально оценить отношения гольцов всей озёрно-речной системы Кроноцкая.

При сравнении выборок одной и той же формы гольца, собранных в разные годы, по F_{ST} -критерию была выявлена некоторая гетерогенность. Небольшие, но достоверные различия обнаружены между выборками носатого гольца разных лет (0.18807, $p < 0.01$) и проходной мальмы (0.08516, $p < 0.01$). У проходной мальмы эти различия могут объясняться межгодовыми колебаниями генетической структуры нерестового стада, характерными для анадромных рыб со строгим хомингом. В случае носатого гольца эти различия обусловлены главным образом присутствием гаплотипа H2 (9 экз.) в выборке 2003 г. при его отсутствии в выборке 2010 г. Следует отметить, что в 2003 г. этот гаплотип имело большинство рыб в районе р. Лиственничная (7 особей из 9), а в 2010 г. сборов в этом районе не было. Таким образом, различия между выборками по гаплотипу H2, скорее всего, обусловлены неравномерностью распределения гаплотипов внутри озера. В то же время высокий показатель встречаемости гаплотипов H11 и H39 в обеих выборках свидетельствует о генетическом сходстве носатых гольцов, выловленных в разные годы.

Для выборок, представляющих все анализируемые формы, уровень попарной межвыборочной дифференциации F_{ST} варьирует от 0.00425 до 0.46268 (Сенчукова и др., 2012). Наибольшие различия (0.46268) наблюдаются между длинноголовым и карликовым гольцами, наименьшие (0.00425) — между речной мальмой и носатым гольцом. Различия по F_{ST} между белым и носатым гольцами, а также отличия длинноголового гольца и проходной мальмы от других форм высоко достоверны ($p < 0.01$). Общий уровень дифференциации всех выборок — 0.134, значения молекулярной дисперсии (AMOVA) между популяциями — 13.44% и внутри популяций — 86.56%. Генетические дистанции (Tamura, Nei, 1993) показывают очень низкий уровень различий между формами — 0.00225—0.00339. Наименьший уровень различий (0.00225) выявлен между длинноголовым гольцом и проходной мальмой, наибольший (0.00339) — между носатым и карликовым гольцами.

Филогенетические отношения исследуемых форм гольцов озёрно-речной системы Кроноцкая представлены на рис. 6. Видно, что гольцы

Таблица 7. Значения нагрузок собственных векторов меристических признаков гольцов рода *Salvelinus* из озёрно-речной системы Кроноцкая

Признаки	Главная компонента 1	Главная компонента 2
<i>c</i>	0.9204	0.2327
<i>ao</i>	0.8333	0.3584
<i>o</i>	-0.4363	0.3888
<i>op</i>	0.7226	0.2345
<i>io</i>	0.6210	-0.0190
<i>cH</i>	0.6005	0.0557
<i>lmx</i>	0.7442	0.4775
<i>hmx</i>	0.2257	-0.0423
<i>lmd</i>	0.7528	0.4566
<i>H</i>	-0.2075	-0.1125
<i>h</i>	-0.3232	0.3321
<i>lpc</i>	-0.4919	0.0746
<i>lD</i>	-0.4226	0.4434
<i>hD</i>	-0.3867	0.7373
<i>lA</i>	-0.4633	0.4957
<i>hA</i>	-0.2228	0.5743
<i>lP</i>	0.0595	0.7287
<i>lV</i>	-0.0187	0.8710
<i>aD</i>	0.6675	-0.1371
<i>pD</i>	-0.5621	-0.1482
<i>aV</i>	0.7927	-0.2410
<i>aA</i>	0.5555	-0.5195
<i>P-V</i>	-0.0506	-0.5780
<i>V-A</i>	-0.3584	-0.4424

Примечание. Полу жирным шрифтом выделены значения признаков, внесших существенный вклад в дискриминацию; обозначения признаков см. в табл. 2.

оз. Кроноцкое несут четыре массовых гаплотипа (H1, H11, H19, H39), которые имеет и проходная мальма из р. Кроноцкая. От каждого массового гаплотипа отходит небольшое число гаплотипов, отличающихся на одну—две мутации. Часть экземпляров проходной мальмы имеет массовые гаплотипы гольцов Кроноцкого озера, остальные особи образуют отдельную сеть гаплотипов, не перекрывающуюся с озёрными формами.

ОБСУЖДЕНИЕ

Морфологический и генетический полиморфизм гольцов в оз. Кроноцкое оказался выше, чем представлялось ранее. На настоящий момент достоверно установлено существование по меньшей мере пяти форм гольцов, однако границы между формами размыты.

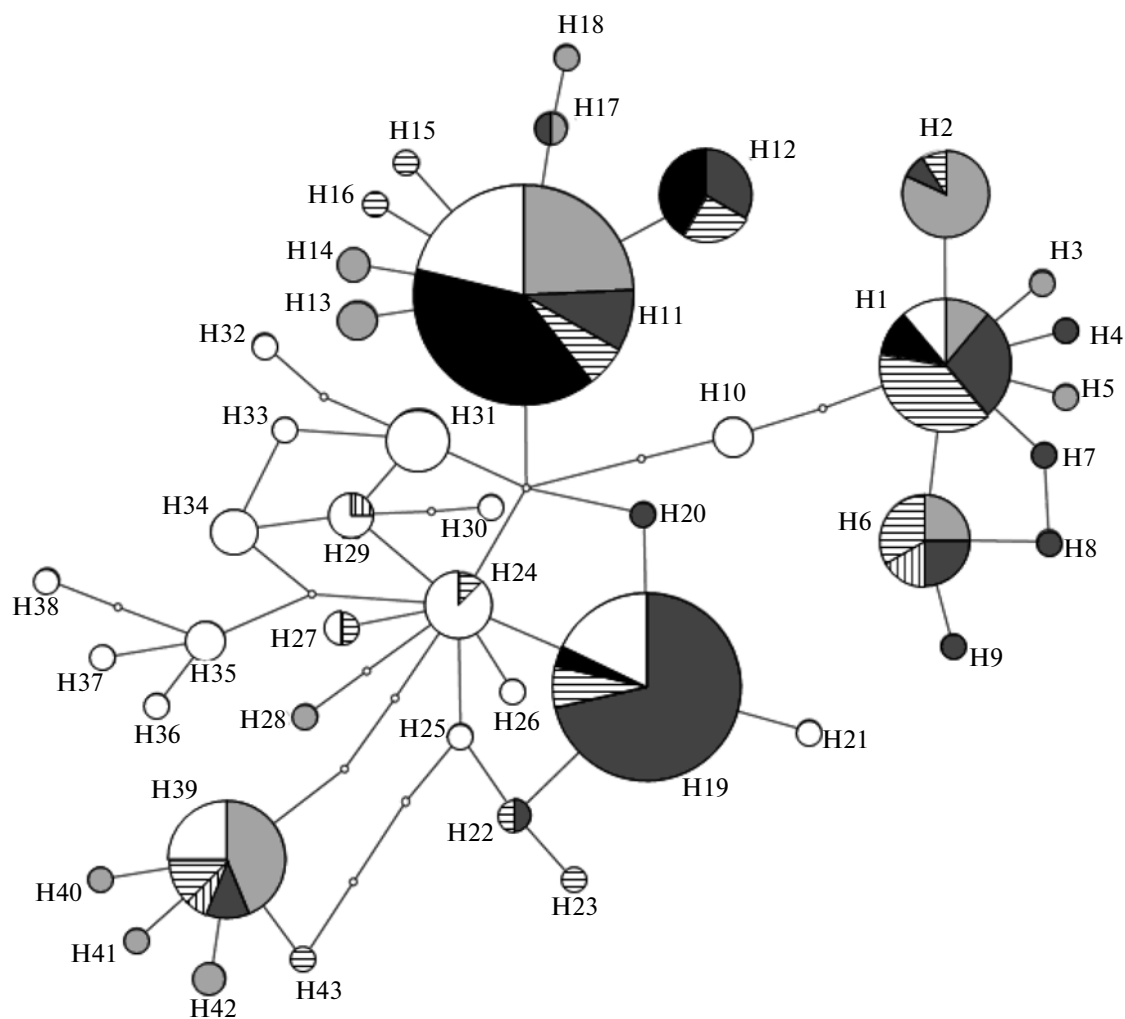


Рис. 6. Филогенетическая сеть гаплотипов участка *D-loop* мтДНК и гена цитохрома *b* гольцов рода *Salvelinus* из озёрно-речной системы Кроноцкая, построенная с помощью TCS-алгоритма (по: Сенчукова и др., 2012, с изменениями). Размер кружков и секторов пропорционален частоте встречаемости гаплотипов Н1–Н43. (□) – носатый голец, (■) – белый голец, (■) – длинноголовый голец, (▨) – карликовый голец, (▨) – речная мальма, (□) – проходная мальма.

Известные трудности возникают у исследователей при различении практически всех форм гольцов, когда исследуется достаточно многочисленная выборка каждой из них. Данные разных авторов также противоречивы. В частности, Викторовский (1978) указывал, что длинноголовые и белые гольцы хорошо (с хиатусом) различаются между собой по высоте головы, однако выборки, изученные Савваитовой (1989) и собранные нами, по этому признаку не различаются. Различия между белым и длинноголовым гольцами по длине рыла, применяемые в качестве дискриминирующих (Викторовский, 1978), по мнению Савваитовой (1989), связаны с развитием брачного наряда у длинноголовых гольцов. Кроме того, известно, что в изолятах гольцов может наблюдаться ярко выраженная онтогенетическая изменчивость, связанная с изменением характера

питания. Такая ситуация была подробно описана у гольцов из озёр Забайкалья, когда в течение жизни одной особи может происходить существенное изменение темпа роста и внешнего облика рыб (Alekseev et al., 2006). Сходная ситуация описана в оз. Чёрное (о-в Онекотан, Курильские о-ва), где у гольца, единственного обитающего там вида, выделены мелкие гольцы-бентофаги и крупные гольцы-каннибалы (Савваитова и др., 2000а, 2000б, 2001). Гольцы этих двух группировок очень хорошо различимы между собой, особенно по строению головы, но по генетическим характеристикам они представляют собой единую популяцию. Формирование фенотипа крупного хищника происходит у тех особей мелких бентофагов, которые, пережив три–четыре акта размножения в младшем возрасте, приостанавливают созревание гонад, подрастают и пере-

ходят на питание рыбой. Сходная закономерность прослеживается и у гольцов в крупных озёрно-речных системах п-ова Таймыр (Павлов, 1995, 1997; Павлов и др., 1999), где на основе адаптивной радиации от предка – проходного гольца – возник букет форм, освоивших в озёрах разные экологические ниши. Отсутствие выраженных генетических различий и низкий уровень генетической дифференциации у таймырских гольцов резко контрастирует с множеством морфоэкологических особенностей локальных форм, возникших преимущественно в результате симпатрической дивергенции.

Нельзя исключать, что морфологические признаки кроноцких гольцов подвержены изменчивости во времени под влиянием колебаний климата и изменений внешней среды, как это описано у камчатской микижи (*Parasalmo (O.) mykiss*) (Савваитова и др., 1988; Савваитова, Кузищин, 1998). Судя по описанию и иллюстрациям в работе Викторовского (1978), носатые гольцы имели короткие грудные и брюшные плавники с закруглёнными вершинами. В нашей выборке эти признаки варьируют: встречаются как особи с плавниками, соответствующими описанию Викторовского (1978), так и особи с очень длинными приострѐнными грудными и брюшными плавниками. На высокую изменчивость формы рыла носатых гольцов указывала Савваитова (1989): по её мнению, “носатость” может быть результатом мутации, возникшей в условиях изоляции. Необходимо отметить, что “носатые” гольцы широко встречаются в небольших изолированных от моря водоёмах на Курильских о-вах (Савваитова и др., 2000а, 2000б, 2004), поэтому нависающее рыло у носатого гольца Кроноцкого озера вряд ли можно считать его уникальной особенностью.

По мнению некоторых авторов, большое разнообразие гольцов на уровне форм отражает разнообразие экологических ниш в водоёме (Hammar, 1984; Hindar, Jonsson, 1984). Однако в бассейне оз. Кроноцкое, испытывающем год от года влияние крупномасштабных изменений климата, вулканической деятельности и других факторов, вряд ли могут быть обособленные ниши, поскольку границы между ними нечёткие и в значительной степени перекрываются между собой, как в большинстве типичных водоёмов бореальной зоны (Hammar, 1989). В связи с этим наличие большого числа переходных форм гольцов в водоёме отражает их способность к широкой адаптации.

В литературе, посвящённой гольцам Кроноцкого озера, мало внимания уделялось анализу форм с промежуточным состоянием морфологических признаков. Лишь в работе Савваитовой (1989) подчёркивается, что наличие трансгрессии по морфологическим признакам не противоречит гипотезе о репродуктивной изоляции форм. Име-

ющиеся данные по популяционно-генетическим особенностям кроноцких гольцов свидетельствуют о большем или меньшем потоке генов между формами. Таким образом, разнообразные формы гольцов, существующие в настоящее время в оз. Кроноцкое, не достигли видового уровня дивергенции и могут рассматриваться лишь как компоненты-субпопуляции в рамках единой метапопуляции.

Белый голец впервые был описан Глубоковским (1977) из бассейна р. Камчатка. По совокупности морфологических и краниологических признаков была показана его обособленность от проходной мальмы на видовом уровне. Однако, по нашим данным, белый голец из оз. Кроноцкое по морфологическим и генетическим признакам не достиг уровня видовой дивергенции по отношению к проходной мальме из р. Кроноцкая. Для выяснения родственных отношений белого гольца из бассейна р. Камчатка и белого гольца из оз. Кроноцкое требуется их детальное исследование на большом материале по всем системам признаков, в том числе и по популяционно-генетическим маркерам.

Различия между формами гольцов носят континуальный характер, крайние варианты соединены между собой непрерывным рядом переходных форм. Особей с промежуточными фенотипами трудно отнести к той или иной форме. Подобного рода ситуация была описана для другого вида – микижи Камчатки, которая представлена особями или отдельными локальными группировками, имеющими элементы строения североамериканских линий – краснополосой форели (*P. mykiss gairdneri*) и лосося Кларка (*P. clarkii clarkii*). Для описания этого феномена был использован термин “серия форм” (“series of forms”, по: Behnke, 1992) (Савваитова и др., 1998). Из-за того что в оз. Кроноцкое существуют несколько форм гольцов и переходы наблюдаются почти между всеми ними, более правильным, с нашей точки зрения, представляется другой термин – “сеть форм” (network of forms), когда крайние варианты нескольких рядов изменчивости расположены в периферийных узлах сети. При этом генетические данные хорошо подтверждают перекрывание распределений по морфологическим признакам. Можно утверждать, что гольцы Кроноцкого озера представляют собой сложно устроенную систему частично обособленных и постоянно взаимодействующих группировок популяционного, но не видового уровня.

Совместное существование различных группировок гольцов в условиях изолированных озёр по всему Арктическому региону подробно описано в литературе (Behnke, 1984; Савваитова, 1989; Глубоковский, 1995; Hammar, 1998; Павлов и др., 1999; Черешнев и др., 2002). Интерпретация су-

существующего разнообразия гольцов весьма различается у разных авторов. Сторонники аллопатрического формообразования считают, что симпатрично обитающие группировки возникли от разных предковых форм или нескольких волн вселения какой-то одной формы (Викторовский, 1978; Глубоковский, 1995; Черешнев и др., 2002). При этом зачастую не учитывается уровень изменчивости, а формы с промежуточным фенотипом не рассматриваются вовсе. Сторонники симпатрического формообразования считают существующее разнообразие гольцов результатом процессов дизруптивного отбора, связанного с освоением переменчивых и весьма ограниченных ресурсов бореальных водоёмов (Савваитова, 1989).

Салменкова с соавторами (2005) и Радченко с соавторами (2006) при исследовании изменчивости мтДНК показали генетическую неоднородность гольцов оз. Кроноцкое по гену *Cyt b*, выраженную в наличии двух линий мтДНК (двух групп гаплотипов), присущих популяциям северной мальмы, обитающим по чукотскому и берингскому побережьям. Небольшой объём материала не позволил авторам сделать вывод о последовательности инвазий этих групп гаплотипов в оз. Кроноцкое. В наших работах (Сенчукова и др., 2012) в результате исследования гораздо большего по объёму материала также выделены две линии мтДНК по гену *Cyt b*. Вслед за предыдущими исследователями мы не выявили различий у кроноцких форм гольцов по принадлежности к этим линиям. Поэтому, учитывая литературные (Салменкова и др., 2005; Радченко и др., 2006) и собственные данные, мы не можем рассматривать несколько линий митохондриального генома современных форм кроноцких гольцов как факт, указывающий на их аллопатрическое происхождение.

Проанализировав полученную сеть гаплотипов мтДНК, Сенчукова с соавторами (2012) показали, что проходная мальма из р. Кроноцкая является предковой по отношению к остальным озёрным формам, так как обладает всеми массовыми гаплотипами озёрных форм. Скорее всего, озёрные формы, получив от проходной мальмы исходные гаплотипы, в условиях изоляции сформировали новые, отличающиеся на одну–две мутации от исходных. Можно предположить, что гольцы с четырьмя массовыми гаплотипами присутствовали в бассейне р. Палеокроноцкая на момент образования озера. Это свидетельствует в пользу эффекта основателя при изоляции предковой популяции кроноцких гольцов и её исходно небольшой численности.

Существующее в настоящее время разнообразие форм гольцов в оз. Кроноцкое является результатом микроэволюционных процессов, на-

правленных на формирование адаптаций к нестабильным, флуктуирующим условиям среды. Тем самым формируется структура популяционных группировок, образующих формы и обеспечивающих виду максимальную устойчивость в пространстве и времени. Наличие сложной системы связей между формами может обеспечить всей системе высокую степень устойчивости при воздействии на неё факторов внешней среды, в том числе за счёт изменения соотношения в водоёме имеющихся форм, а также появления новых форм гольцов. Существующая сбалансированная система группировок гольцов в озере предполагает, что описанное нами разнообразие может быть ещё более расширено путём тщательного исследования гольцов, особенно с учётом их микрогеографической изменчивости (т.е. разных участков озера или его глубинных горизонтов). Особого внимания в дальнейших исследованиях требует носатый голец. Выявленная нами высокая гетерогенность этой формы, новые сведения о её изменчивости (Д.С. Павлов, Г.Н. Маркевич, личные сообщения) дают основания предполагать более высокое морфологическое и генетическое разнообразие носатого гольца, чем это известно на настоящий момент.

Исследование фенетического и генетического разнообразия кроноцких гольцов показало, что по морфологическим и генетическим особенностям проходная мальма из нижнего течения р. Кроноцкая не обособлена от озёрных гольцов. По совокупности пластических и меристических признаков она занимает промежуточное положение между всеми озёрными формами (рис. 3–5). Вероятно, это объясняется скатом молоди и отдельных половозрелых озёрных гольцов через пороги р. Кроноцкая и совместным нерестом последних с проходной мальмой. Генетически это поддерживается наибольшим разнообразием выявленных гаплотипов у проходной мальмы (рис. 6; Сенчукова и др., 2012), включая все массовые гаплотипы озёрных форм.

Считается, что проходная мальма не может преодолеть пороги в среднем течении р. Кроноцкая и озёрные гольцы не испытывают влияние проходных рыб. Тем не менее есть сведения, что одиночные экземпляры проходных рыб (мальма, кижуч *Oncorhynchus kisutch*, нерка *O. nerka*) всё же могут достигать озера. На это в ряде отчётов Кроноцкого заповедника указывал Куренков (1979). Поэтому нельзя исключать существование ограниченного притока генов проходной мальмы в метапопуляцию озёрных гольцов. Теоретически это может сдерживать возникновение изоляции между отдельными озёрными формами. Известно, что при наличии свободного выхода в море полиморфизм гольцов в озёрах невысок: в популяциях резко преобладает проходная форма, как

это наблюдается в оз. Курильское на южной Камчатке (Пичугин, 1991).

Таким образом, в озёрно-речной системе Кроноцкая обитают проходная мальма в нижнем течении р. Кроноцкая и метапопуляция гольцов, представленная озёрными формами, между которыми отсутствует полная генетическая изоляция. В настоящее время эти формы находятся в квазистационарном состоянии, когда обеспечивается эволюционный стазис озёрных форм. Это равновесие легко может сместиться как в сторону более полного обособления форм с достижением ими видового ранга, так и в противоположном направлении, когда может произойти стирание границ между формами. Очевидно, что озёрно-речная система Кроноцкая представляет собой своеобразный эволюционный котёл, в котором буквально на глазах происходят активные микроэволюционные процессы. Это делает данный водоём и обитающих в нём гольцов уникальными объектами для решения фундаментальных задач современной биологии.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают искреннюю и глубокую благодарность Т.И. Шпиленку, В.И. Мосолову, М.Ю. Репину, А.С. Кононову, Г.Н. Чичорину и Т.П. Егорову (Кроноцкий государственный природный биосферный заповедник) за помощь при организации и проведении полевых работ; А.М. Малютиной и Г.Н. Маркевичу (МГУ) за помощь в сборе материала; Т.Л. Введенской (КамчатНИРО) за предоставленные уточняющие данные по питанию белого и носатого гольцов. Отдельная благодарность нашим коллегам-соавторам в предшествующих этой работе генетических и других исследованиях кроноцких гольцов: Н.С. Мюге (ВНИРО), М.Н. Мельниковой (МГУ), К.О. Остбергу (С.О. Ostberg, USGS), Л. Хаузеру (L. Hauser, USGS).

Работа поддержана грантом “Ведущие научные школы” (НШ-719.2012.4) и грантами РФФИ № 12-04-01358/12, 11-04-00778/12, 12-04-10131.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Васильева Е.Д. 1980. Опыт использования краниологических признаков в систематике гольцов рода *Salvelinus* (Salmoniformes, Salmonidae) // Зоол. журн. Т. LIX. Вып. 3. С. 402–413.
- Введенская Т.Л. 1980. Линейный и весовой рост гольцов Кроноцкого озера. Петропавловск-Камчатский: Архив Камчат. отд. ТИНРО, 27 с.
- Викторовский Р.М. 1978. Механизмы видообразования у гольцов Кроноцкого озера. М.: Наука, 110 с.
- Глубоковский М.К. 1977. *Salvelinus albus* sp. n. из бассейна р. Камчатка // Биология моря. № 4. С. 48–56.
- Глубоковский М.К. 1995. Эволюционная биология лососёвых рыб. М.: Наука, 343 с.
- Груздева М.А., Кузищин К.В., Поляков М.П. 2011. О фенетическом разнообразии гольцов (род *Salvelinus*) реки Кроноцкая // Матер. XII Междунар. науч. конф. “Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей”. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 219–221.
- Куренков С.И. 1979. Предварительные данные о роли гольцов в экосистеме Кроноцкого озера. Петропавловск-Камчатский: Архив Камчат. отд. ТИНРО, 21 с.
- Лакин Г.Ф. 1990. Биометрия. М.: Высш. шк., 352 с.
- Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях. 1974. М.: Наука, 255 с.
- Осинов А.Г. 2002. Северная форма мальмы *Salvelinus taltma* Азии и Северной Америки: аллозимная изменчивость, генетическая дифференциация, происхождение // Вопр. ихтиологии. Т. 42. № 5. С. 664–677.
- Павлов Д.С., Савваитова К.А., Груздева М.А. и др. 1999. Разнообразие рыб Таймыра. М.: Наука, 208 с.
- Павлов Д.С., Савваитова К.А., Кузищин К.В. и др. 2001. Тихоокеанские благородные лососи и форели Азии. М.: Научный мир, 200 с.
- Павлов С.Д. 1995. Разнообразие гольцов (*Salvelinus alpinus*) из водоёмов Таймыра: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: МГУ, 24 с.
- Павлов С.Д. 1997. Симпатрические формы гольцов (род *Salvelinus*) из озера Аян (Таймырский полуостров) // Вопр. ихтиологии. Т. 37. № 4. С. 465–474.
- Павлов С.Д., Репин М.Ю., Пивоваров Е.А. 2003. Популяционное разнообразие гольцов (р. *Salvelinus*) оз. Кроноцкое. Морфобиологические особенности // Матер. IV науч. конф. “Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей”. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 257–261.
- Павлов С.Д., Пивоваров Е.А., Остберг К.О. 2012. Карликовый голец – новая форма гольцов (род *Salvelinus*) Кроноцкого озера // Докл. РАН. Сер. биол. Т. 442. № 2. С. 1–4.
- Пичугин М.Ю. 1991. Морфобиологические особенности и структура популяции проходного гольца рода *Salvelinus* (Salmonidae) Курильского озера (Южная Камчатка) // Биология гольцов Дальнего Востока. Владивосток: ДВО РАН СССР. С. 112–123.
- Радченко О.А., Салменкова Е.А., Омельченко В.Т. 2006. Анализ изменчивости гена цитохрома *b* у симпатрических гольцов Кроноцкого озера (Камчатская область) // Генетика. Т. 42. № 2. С. 233–243.
- Савваитова К.А. 1989. Арктические гольцы. М.: Агропромиздат, 224 с.
- Савваитова К.А., Кузищин К.В. 1998. Тенденции в изменении морфометрических показателей проходной формы микижи *Salmo mykiss* из рек Северо-Западной Камчатки // Вопр. ихтиологии. Т. 38. № 2. С. 218–230.
- Савваитова К.А., Максимов В.А., Груздева М.А. 1988. Динамика морфобиологических показателей микижи *Salmo mykiss* из реки Кишимшины (Камчатка) во временном аспекте // Там же. Т. 28. Вып. 2. С. 213–221.

- Савваитова К.А., Кузищин К.В., Пробстел Д.С. 1998. Ряды форм форелей рода *Salmo* западной Камчатки. К проблеме фенетического разнообразия группы // Там же. Т. 38. № 3. С. 338–346.
- Савваитова К.А., Гриценко О.Ф., Груздева М.А., Кузищин К.В. 2000а. Жизненная стратегия и фенетическое разнообразие гольцов рода *Salvelinus* из озера Черное (о. Онекотан, Курильские острова) // Там же. Т. 40. № 6. С. 743–763.
- Савваитова К.А., Кузищин К.В., Груздева М.А. и др. 2000б. Гольцы (род *Salvelinus* (Nilsson) Richardson) из водоемов северных Курильских островов // Водные биологические ресурсы северных Курильских островов. М.: Изд-во ВНИРО. С. 53–127.
- Савваитова К.А., Груздева М.А., Кузищин К.В., Стыгар В.М. 2001. Озерные гольцы рода *Salvelinus* (Salmonidae) острова Парамушир, Курильские острова // Вопр. ихтиологии. Т. 41. № 1. С. 5–18.
- Савваитова К.А., Груздева М.А., Кузищин К.В. и др. 2004. Ручьевые гольцы рода *Salvelinus* северных Курильских островов // Там же. Т. 44. № 1. С. 89–101.
- Салменкова Е.А., Омельченко В.Т., Радченко О.А. и др. 2005. Генетическая дивергенция гольцов рода *Salvelinus* Кроноцкого озера (полуостров Камчатка) // Генетика. Т. 41. № 8. С. 1096–1107.
- Сенчукова А.Л., Павлов С.Д., Мельникова М.Н., Мюге Н.С. 2012. Генетическая дифференциация гольцов (род *Salvelinus*) из озера Кроноцкого на основе анализа митохондриальной ДНК острова // Вопр. ихтиологии. Т. 52. № 4. С. 1–11.
- Черешнев И.А., Шестаков А.В., Скопец М.Б. 2001. Определитель пресноводных рыб Северо-Востока России. Владивосток: Дальнаука, 129 с.
- Черешнев И.А., Волобуев В.В., Шестаков А.В., Фролов С.В. 2002. Лососевидные рыбы Северо-Востока России. Владивосток: Дальнаука, 496 с.
- Alekseev S.S., Pichugin M.Yu., Samusenok V.P. 1999. Studies of charrs *Salvelinus alpinus* complex from Transbaikalia (distribution, diversity and the problem of sympatric forms) // Proc. ISACF Workshop on Arctic charr. ISACF inform. ser. № 7. P. 71–86.
- Alekseev S.S., Mina M.V., Smirina E.M., Sokolov A.A. 2006. Late ontogeny growth acceleration and size form transformation in Transbaikalian Arctic charr, *Salvelinus alpinus* complex: evidence from fin ray cross section growth layers // Environ. Biol. Fish. V. 86. P. 487–505.
- Behnke R.J. 1984. Organizing the diversity of the Arctic char complex // Biology of the Arctic charr / Eds. Johnson L., Burns B.L. Winnipeg, Canada: Univ. Manitoba Press. P. 3–21.
- Behnke R.J. 1992. Native trout of Western North America. Monogr. 6. Bethesda, Maryland: Amer. Fish. Soc. 276 p.
- Gruzdeva M.A., Kuzishchin K.V., Pavlov D.S. 2012. Kronotskaya River (Eastern Kamchatka): the unique natural contact zone of the ancestral form and its derivatives in charrs (genus *Salvelinus*) // Abstr. 7-th Int. Charr symp. Vladivostok: Dal'nauka. P. 55.
- Hammar J. 1984. Ecological characters of different combination of sympatric populations of Arctic charr in Sweden // Proc. Int. symp. "Biology of the Arctic charr". Manitoba, Canada: Univ. Manitoba Press. P. 35–64.
- Hammar J. 1989. Freshwater ecosystems of Polar Regions: vulnerable resources // Ambio. V. 18. № 1. P. 6–22.
- Hammar J. 1998. Evolutionary ecology of Arctic charr (*Salvelinus alpinus* (L.)). Intra- and inter-specific interactions in circumpolar populations // Acta Univ. Upsal. V. 408. 112 p.
- Hindar K., Jonsson B. 1984. Habitat and food segregation of dwarf and normal Arctic charr (*Salvelinus alpinus*) from Vangsvatnet Lake, Western Norway // Proc. Int. symp. "Biology of the Arctic charr". Manitoba, Canada: Univ. Manitoba Press. P. 317–329.
- James F.C., McCullach C.E. 1990. Multivariate analysis in ecology and systematics: panacea or Pandora's box? // Ann. Rev. Ecol. Syst. V. 21. P. 129–166.
- Nordeng H. 1983. Solution of the "charr problem" based on Arctic charr (*Salvelinus alpinus*) in Norway // Can. J. Fish Res. Aquat. Sci. V. 40. P. 1372–1387.
- Nyman L., Hammar J., Gydemo R. 1981. The systematics and biology of the landlocked populations of the Arctic charr from northern Europe // Rept. Inst. Freshwat. Res. Drottningholm. V. 59. P. 128–141.
- Ostberg C.O., Pavlov S.D., Hauser L. 2009. Evolutionary relationships among sympatric life history forms of dolly varden inhabiting the landlocked Kronotskylake, Kamchatka, and neighboring anadromous population // Trans. Amer. Fish. Soc. V. 138. P. 1–14.
- Rholf J.F. 1993. NTSYS-pc numerical taxonomy and multivariate analysis system. N.Y.: Exeter software press, 264 p.
- Tamura K., Nei M. 1993. Estimation of the number of nucleotide substitutions in the control region of mitochondrial DNA in humans and chimpanzees // Mol. Biol. Evol. V. 10. P. 512–526.