

УДК 597.553.2.591.4

О МОРФОЛОГИЧЕСКОМ РАЗНООБРАЗИИ ЮЖНОЙ МАЛЬМЫ *SALVELINUS MALMA KRASCHENINNIKOWI* ИЗ ВОДОЕМОВ САХАЛИНА

© 2008 г. М. Ю. Пичугин*, О. Ф. Гриценко**, А. Г. Осинов*

* Московский государственный университет

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

* E-mail: mp_icht@mail.ru

Поступила в редакцию 04.10.2007 г.

Изучены морфологические и некоторые биологические особенности 9 выборок южной формы мальмы *Salvelinus malma krascheninnikovi* из водоемов о. Сахалин. Проведен сравнительный анализ полученных нами и другими авторами оценок меристических признаков сахалинских популяций мальмы, а также выборок из водоемов Курильских о-вов и западной Камчатки. Для сахалинских популяций мальмы характерны низкий уровень морфологической дифференциации и отсутствие выраженной географической структуры. Ни по одному из 9 изученных меристических признаков, включая число позвонков, для популяций южной мальмы на ареале от о. Б. Шантар до юга о. Сахалин клинальная широтная изменчивость по выборочным средним не выявлена. Клима по числу позвонков от Камчатки, вдоль Курильских о-вов до Хоккайдо, скорее всего, объясняется не столько температурным градиентом, сколько особенностями расселения и интрогрессивной гибридизацией при вторичном контакте популяций северной и южной форм мальмы, вышедших из разных ледниковых рефугиумов и имевших разное число позвонков.

Мальму из водоемов Приморья, Курильских о-вов, о-вов Хоккайдо и Сахалин, Шантарских о-вов относят к южному подвиду – *Salvelinus malma krascheninnikovi* Taranetz, 1933 (Таранец, 1936; Берг, 1948), или *S. malma curilus* (Pallas, 1814) (Шедько, 2002), или выделяют в отдельный вид *S. krascheninnikovi* (Vasil'eva, Stygar, 2000), или *S. curilus* (Богущая, Насека, 2004). Основное отличие от северной формы заключается в меньшем числе позвонков, прободенных чешуй в боковой линии и пилорических придатков (Таранец, 1936; Гриценко, 1975). В ранге подвида (*S. malma miyabei*) (первоначально описана в ранге вида) рассматривается изолированная популяция мальмы из оз. Шикиребетсу (Shikirebetsu) на о. Хоккайдо (Maekawa, 1977; Behnke, 1980). Недавно внутри ареала южной мальмы были описаны два новых вида: *S. gritzenkoi* Vasil'eva et Stygar, 2000 – изолированная популяция из оз. Черное на о-ве Онекотан (Vasil'eva, Stygar, 2000), и *S. vasiljevae* Safronov et Zvezdov, 2005, который обитает симпатрично с южной мальмой в некоторых реках северо-западного Сахалина (Сафронов, Звездов, 2005).

Мальма, обитающая в водоемах Сахалина, как и в целом в бассейне Охотского моря, представлена проходными, речными и озерными экотипами (Гриценко, 1975, 2002; Савваитова, 1989; Черешнев и др., 2002). Наиболее сильно морфологически отличаются от проходной формы мелкие речные гольцы, называемые обычно “ручьевыми”,

по поводу происхождения которых и их репродуктивной изоляции от других форм высказываются разные мнения, что находит свое отражение и в суждениях об их таксономическом статусе (Таранец, 1936; Берг, 1948; Гриценко, 1975; Глубоковский, 1995; Гриценко и др., 1998; Савваитова и др., 2004; Сафронов, Звездов, 2005; Пичугин и др., 2006). Работ, посвященных анализу морфологической изменчивости и дифференциации разных популяций мальмы Сахалина, опубликовано немного (Гриценко, 1975, 2002; Жульков, Шершнев, 1981; Сафронов, Скуляк, 1996; Звездов, Сафронов, 2003; Сафронов, Звездов, 2005; и др.). Выполнены они разными авторами, с использованием разных методических подходов и на разных популяциях, которые исследовали в большинстве случаев только один раз. Сложность в оценке возможной методической погрешности, вносимой разными авторами, а также отсутствие данных об уровне временной изменчивости, хотя бы в некоторых популяциях Сахалина, создают определенную проблему при использовании этих данных в сравнительном анализе.

Целью настоящей статьи является анализ морфологического разнообразия и уровня различий сахалинских популяций мальмы между собой и с популяциями Курильских о-вов. При анализе морфологической изменчивости по меристическим признакам (также анализировались и пластические) мы попытались решить две основные задачи. Сначала провели анализ морфологиче-

ской изменчивости и дифференциации 9 речных и озерных популяций южной мальмы Сахалина, а также нескольких популяций южной мальмы Курильских о-вов и северной мальмы Камчатки, по данным, обработанным одним оператором по единой методике, чтобы выявить основные меристические признаки, оценки которых, с одной стороны, могут быть впоследствии взяты из литературных источников, а с другой стороны, позволяли бы достаточно корректно оценить уровень различий между популяциями. Затем включили в анализ имеющиеся в литературе оценки выбранных меристических признаков для большинства изученных ранее сахалинских, а также некоторых других популяций южной и северной форм мальмы, включая и те, которые были представлены выборками разных лет, а также для двух недавно описанных видов, чтобы попытаться хотя бы грубо оценить уровень географической морфологической изменчивости мальмы на о. Сахалин и на более обширном участке ареала от п-ова Камчатка до о. Кунашир.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Краткая характеристика мест сбора материала. Лов рыбы проводили в августе–сентябре 2006 г. на уду и спиннинг. Водоемы, из которых нами и другими авторами были взяты выборки мальмы, указаны на карте-схеме (рис. 1). В бассейне р. Новоселки выборки из рек Красная и Почка (притоки 1-го порядка) собирали на участках протяженностью 1,5–2,0 км, начиная от их устьев. Расстояние между этими притоками около 3 км. Озера Моховое и Осочное находятся в бассейне р. Новоселки на расстоянии около 4 км друг от друга. Оз. Осочное прямой связи с р. Новоселка не имеет; возможно, такая связь осуществляется через оз. Скрытное и очень мелкие (вероятно, периодически пересыхающие) ручьи. Можно предположить также, что озера Осочное и Моховое имеют водный контакт во время весеннего паводка, и мальма может перемещаться из одного озера в другое. Оз. Моховое находится на высоте около 700 м над уровнем моря, имеет максимальные длину около 800 м и ширину – 320 м, максимальная глубина – 15 м. В него впадают несколько ручьев и вытекает крупный ручей Ястребок, впадающий в р. Новоселка. Оз. Осочное находится на высоте около 680 м над уровнем моря и имеет длину около 700 м, максимальную ширину около 300 м и максимальную глубину 12 м. Р. Рогатка является притоком наиболее крупной в южной части Сахалина р. Сусуя. Выборка взята в верховьях р. Рогатки приблизительно в 3–4 км выше водохранилища. Выборка из р. Белая, которая является притоком р. Большой Такой из бассейна р. Найбы, взята на участке протяженностью 4–5 км выше биостанции Сокол.

В бассейне р. Тымь (вторая по длине река о. Сахалин) одна выборка взята в основном течении в 3–4 км от пос. Кировское, а вторая – в притоке 1-го порядка (р. Красная) приблизительно в 20 км от ее устья. Выборка из р. Лонгари (приток самой длинной реки Сахалина – Поронай) взята в верхнем участке реки. Расстояние по шоссе между реками Красная и Лонгари, в районах, где были взяты выборки, около 10–12 км. По устному сообщению начальника Кировской КНС В.Б. Корякина, в период весеннего паводка происходит кратковременное соединение рек Красной и Лонгари.

Физико-географическая характеристика, морфология и некоторые особенности гидрологического режима рек и озер Сахалина, в том числе рек Тымь, Поронай, Сусуя, озер Моховое и Осочное, описаны в работе Сафронова и Скуляк (1996).

Морфологический анализ. Пойманных рыб после описания прижизненной окраски и отбора проб для генетического анализа фиксировали 5%-ным раствором формальдегида и в дальнейшем исследовали в лаборатории. При морфометрическом анализе промеры и просчеты проводили по стандартной схеме (Правдин, 1966). Для оценки меристических признаков костные структуры окрашивали ализарином. Как выглядят сформированные, зачаточные и “плоские” жаберные тычинки видно на рис. 2.

Оценивали следующие меристические признаки: *ll* – число прободенных чешуй в боковой линии; *D*, *A*, *P* – число ветвистых лучей в спинном, анальном и грудном плавниках (два последних сближенных луча в *D* и *A* считали отдельно); *sp.br.* – общее число жаберных тычинок, включая зачаточные, на 1-й жаберной дуге слева; *pc* – число пилорических придатков; *vert.* – общее число позвонков (с уростилярным); *pred.* – число предорзалий (*predorsalia*); *r.br.1* – число жаберных лучей слева и *r.br.2* – справа. Отмечали наличие 2-й из предорзалий – кости, которая закладывается в числе последних в раннем онтогенезе. Для просчета использовали 8–16-кратное увеличение. Морфометрическому анализу подвергнуты 229 особей.

Возраст у 175 особей определен по отолитам. Измерения отолитов проводили при помощи окуляр-микрометра. Для определения плодовитости число ооцитов пересчитывали тотально. Оценивали качественный состав пищевого комка. Особое внимание обращали на возраст и размер особей в период первого созревания, плодовитость и диаметр зрелых ооцитов, особенности закладки последних в раннем онтогенезе костных элементов, уровень различий между полами по пластическим признакам, полагая, что эти характеристики могут различаться при разных траекториях онтогенеза (Пичугин и др., 2006).

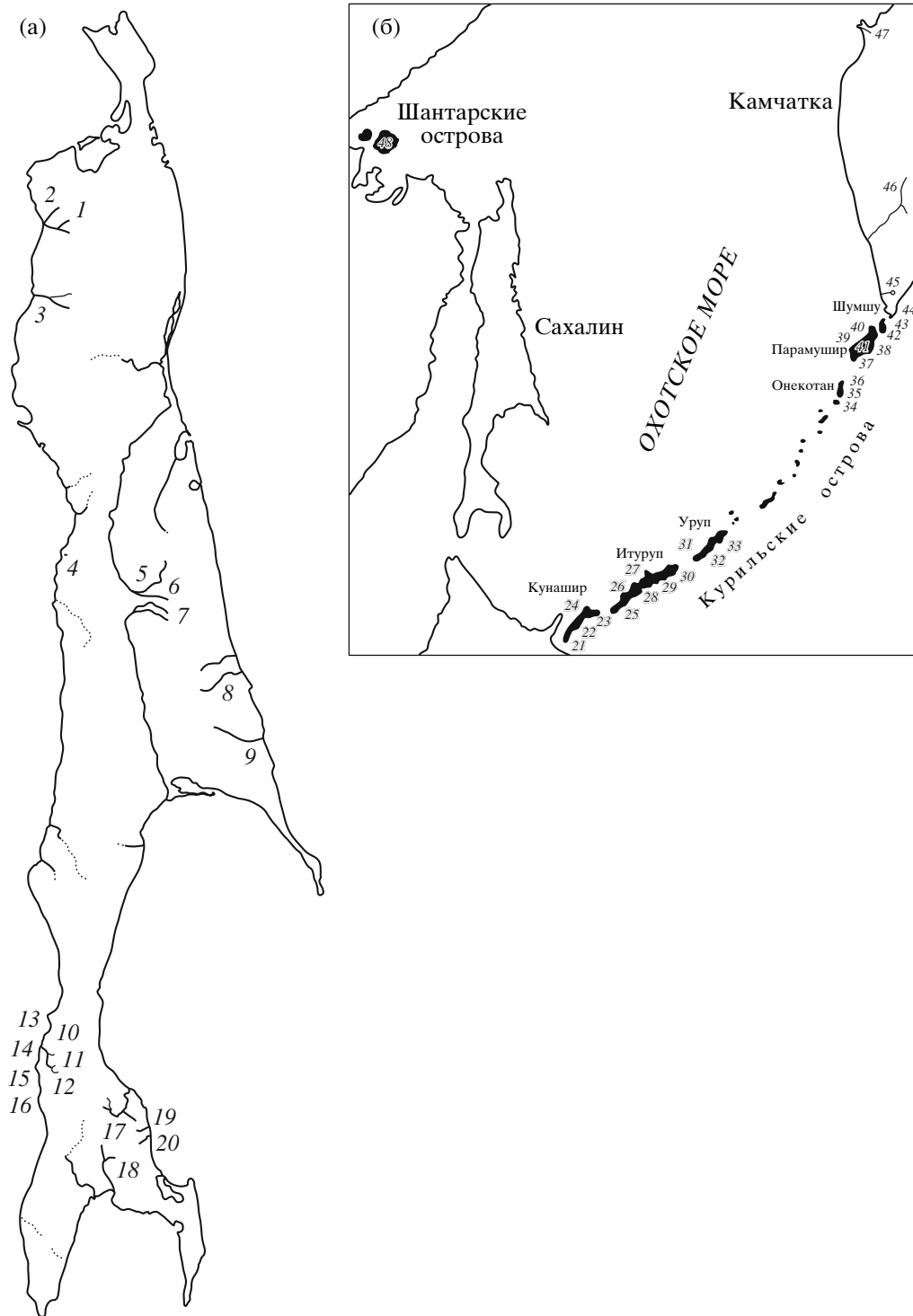


Рис. 1. Карта-схема расположения водоемов, из которых в разные годы были взяты выборки мальмы *Salvelinus malma*: а – Сахалин; б – Камчатка, Сахалин, Курильские и Шантарские о-ва. Сахалин: 1 – р. Бол. Няван (р. Лангры), 2 – р. Иркир (р. Лангры), 3 – р. Теньги, 4 – оз. Октябрьское, 5 – р. Тымь, 6 – р. Красная (р. Тымь), 7 – р. Лонгари (р. Поронай), 8 – р. Мелкая, 9 – р. Нерпичья, 10 – Маяковка (р. Новоселка), 11 – р. Почка (р. Новоселка), 12 – р. Красная (р. Новоселка), 13 – оз. Моховое, 14 – оз. Осочное, 15 – р. Ястребок (р. Новоселка), 16 – оз. Скрытое, 17 – р. Белая (р. Найба), 18 – р. Рогатка (р. Сусуя), 19 – р. Анна, 20 – р. Бахура; Кунашир: 21 – р. I Водопад, 22 – р. II Водопад, 23 – р. Большшева, 24 – р. Тятина; Итуруп: 25 – оз. Красивое, 26 – оз. Сопочное, 27 – р. Лебединая, 28 – р. Славная, 29 – руч. Активный, 30 – руч. Безымянный; Уруп: 31 – р. Кручинушка, 32 – р. Шабалина, 33 – руч. Ягодный; Онекотан: 34 – руч. Анечкин, 35 – оз. Черное, 36 – руч. Маршука; Парамушир: 37 – руч. Левашова; 38 – оз. М. Черное и Б. Черное, 39 – оз. Трехсopочное, 40 – руч. Аэродромный, 41 – оз. Подлагерное; Шумшу: 42 – р. Южанка, 43 – р. Бетгобу, 44 – оз. Большое; Камчатка: 45 – оз. Курильское, 46 – р. Быстрая (р. Большая), 47 – р. Утхолук; Б. Шантар: 48 – реки Якшина, Бол. Анаур, Средняя.

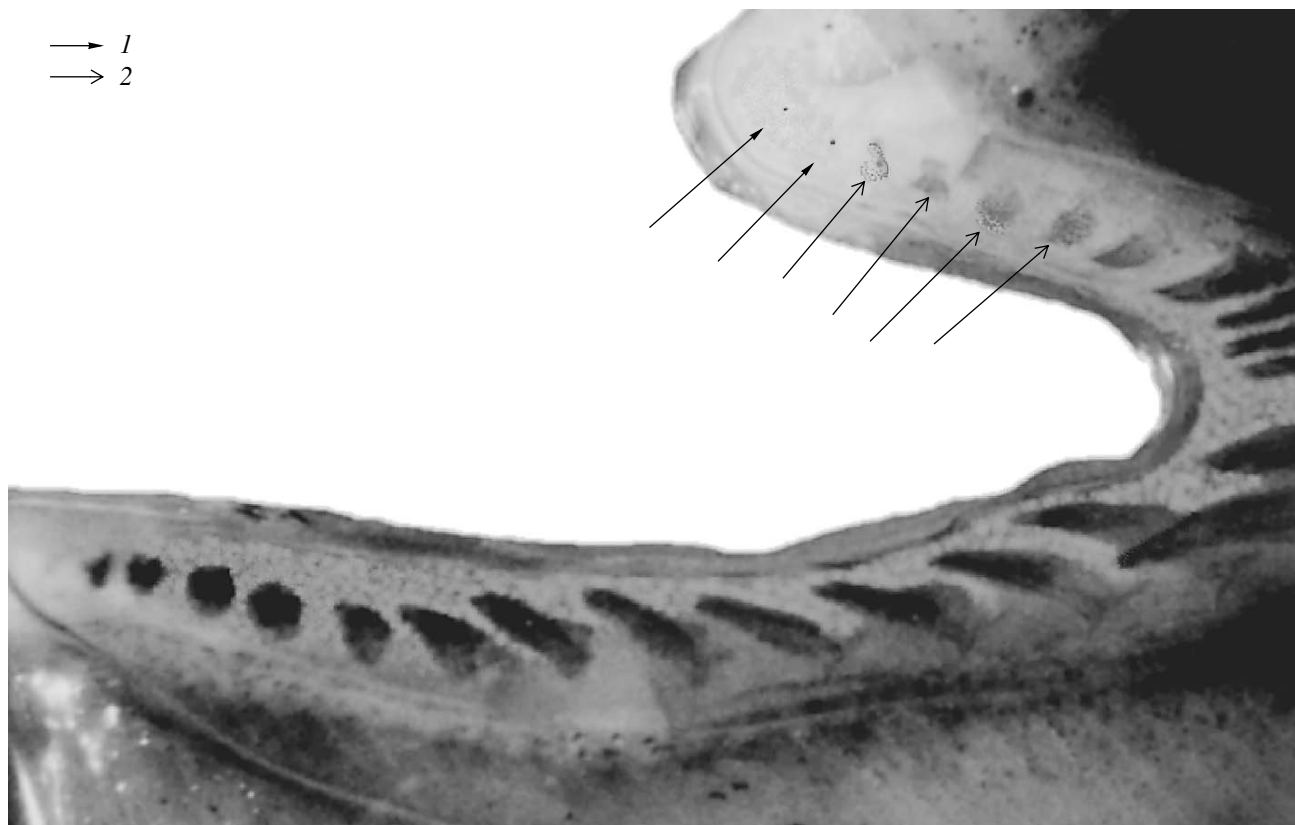


Рис. 2. Жаберная дужка южной мальмы *Salvelinus malma krascheninnikovi* (оз. Моховое, АС 146 мм). Окостенения жаберных тычинок окрашены ализарином. 1 – зачаточные тычинки, 2 – “плоские” тычинки.

Материал обработан статистически, различия между выборочными средними оценивали по критерию Стьюдента t_{st} и коэффициенту различий Майра CD (Майр, 1971; Зайцев, 1973; Боровиков, 2003). При проверке достоверности различий значений выборочных средних использовали поправку на множественные тесты (апостериорные сравнения средних, критерий наименьшей значимой разности различий при $p < 0.05$). Для анализа возможной связи между значениями отдельных пластических признаков и размером тела использовали непараметрический коэффициент ранговой корреляции Спирмена с последующей поправкой Бонферрони на множественные тесты (Rice, 1989). Сравнительный анализ по пластическим признакам и пропорциям отолитов проводили для выборок особей с близкими средними значениями длины (АС). UPGMA дендрограммы (Sneath, Sokal, 1973) строили по Евклидовым расстояниям (и их квадратам) отдельно по меристическим и пластическим признакам. Для статистического анализа и построения графиков использовали пакет STATISTICA 5.0 (Боровиков, 2003; Вуколов, 2004).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Основные черты внешнего облика сахалинской речной мальмы

У всех исследованных особей голова коническая, относительно большая (более 20% АС, у самцов во всех выборках всегда больше, чем у самок), умеренно высокая (чаще более 14% АС). Рыло приостренное, у самцов и самок нижняя челюсть немного короче верхней (полунижний рот), либо челюсти равной длины (конечный рот). У всех рыб отсутствуют крюк на нижней челюсти и выемка на верхней. Рот сравнительно большой, верхнечелюстная кость прямая, у мелких особей ее каудальный конец достигает заднего края глаза, у более крупных – далеко заходит за него. На челюстях, язычной кости и на головке сошника многочисленные мелкие зубы. Глаза среднего размера (3.8–4.5% с) или большие (>5.0% с). Тело форелеподобное, вальковатое в сечении, умеренно низкое (18–21% АС), хвостовой стебель умеренно длинный (16–20% АС). Спинальный плавник чуть смещен каудально ($aD > pD$). Грудные плавники длинные, их длина превышает половину расстояния PV .

Окраска типичная для южной мальмы с небольшим числом мелких красных пятен на боках

и редко на жаберной крышке, светлых круглых и неправильной формы мелких пятен на спине, иногда заходящих на спинной плавник и верх головы, серо-розовыми грудными, брюшными и анальным плавниками с белыми наружными лучами, оранжевой окраской нижней части боков и брюха и нижней части хвостового плавника. Спина темно-зеленая или бурая, бока серебристо-зеленые или оливковые, снизу желто-оранжевые, реже серо-белые. Брюхо чаще оранжевое, иногда середина брюха имеет белую полосу. Нижняя часть головы до основания грудных плавников чаще белая. Русловая окраска представлена более темными, чем фон тела, мальковыми полосами или рядами пятен *part marks* на боках тела, которые у производителей могут быть слабо выражены или отсутствовать, а у молоди всегда хорошо выражены. Число их варьирует от 7 до 16. Мясо чаще белого цвета.

Краткая характеристика рыб в взятых выборках

Выборка из основного русла р. Тымь представлена особями речной формы со зрелыми гонадами в возрасте 3+–5+ и неполовозрелыми рыбами в возрасте 3+–4+ (возможно, некоторые из них являются молодью проходной формы). Особи речной формы р. Тымь имеют самый высокий темп роста среди изученных нами сахалинских популяций мальмы. Самки созревают в возрасте 4+ при АС более 170 мм и характеризуются относительно высокой плодовитостью (АС 182 мм – 328/4.0/4+¹; АС 220 мм – 617/4.3/5+), самцы чаще созревают в возрасте 3+. У половозрелых особей *part marks* (чаще около 12) едва заметны или отсутствуют, у молоди мальковые полосы широкие с размытыми краями. Пятна на спинном плавнике отсутствуют. В ряду предорзалий у большей части особей (88%) 2-й элемент отсутствует. По типу питания эти гольцы бентофаги. У всех в желудках и кишечнике обнаружен песок, захваченный вместе с пищей. Соотношение полов в выборке близко к 1 : 1. Аномалии во внешней морфологии не выявлены.

Выборка из р. Красная (приток р. Тымь)² представлена особями мелкой речной (ручьевой) формы в возрасте 2+–4+. Соотношение самок к самцам близко к 2 : 1. Брачная окраска более яркая и контрастная, чем у половозрелых особей из р. Тымь. У всех особей хорошо выражены широкие мальковые полосы. Темп роста особей до достижения половой зрелости довольно низкий, значительно ниже, чем у речной формы р. Тымь. Они достигают длины 75–93 (в среднем 87.7) мм в

возрасте 2+ ($n = 6$). И самцы, и самки созревают в возрасте 4+ при длине тела более 140 мм. Эта форма имеет низкую плодовитость (АС 144 мм – 104/3.9/4+) и самые мелкие среди изученных нами форм зрелые ооциты. Закладка жаберных тычинок в онтогенезе заканчивается в возрасте около 2 лет по достижении АС 80–90 мм. У большей части особей (58%) имеются все предорзалии. В желудках обнаружены икра дальневосточных лососей, мухи, бокоплавыв. Есть заглоченные камни. У мелких особей встречаются также личинки хиромид. Часть особей имеют жировые запасы на кишечнике и в полости тела. Аномалии во внешней морфологии не выявлены.

Выборка из р. Лонгари представлена речной формой. Темп роста особей варьирует от низкого до высокого, сходного с таковым у особей из основного русла р. Тымь. Возраст особей в выборке 2+–6+. Мальковые полосы слабо выражены или отсутствуют; у большинства их 10–12, у одной мелкой особи – 7 широких *part marks*. Преобладают самцы 1.5 : 1. Выборка собрана в начале нереста. Часть самцов созревают в возрасте 3+ при АС более 120 мм, а самок – в возрасте 4+ при АС около 140 мм (АС 139 мм – 134/4.1/4+; АС 169 мм – 218/4.4/4+). В ряду предорзалий у большей части особей (82%) 2-й элемент отсутствует. Мясо чаще оранжевое, реже белое, что может свидетельствовать о значительной роли икры дальневосточных лососей в питании этой формы большую часть года. Основу “летней” пищи составляет крупный бентос. У большей части особей выборки желудки пустые, т. е. во время нереста производители не питаются. Из аномалий отмечены фенотипические отклонения боковой линии (у 2 из 20 особей): разрыв и поворот “разорванных” участков канала вверх или вниз от продольной оси тела, сходные с теми, что были описаны ранее для жилой мальмы северных Курильских о-вов (Савваитова и др., 2000а). По внешнему виду и особенностям окраски рыбы из р. Лонгари похожи на рыб из р. Красная (Т).

Выборка из р. Белая представлена мелкими, короткоцикловыми, быстрорастущими особями ручьевой формы в возрасте 2+–3+. Преобладают самцы 2 : 1. Судя по форме тела – хорошие пловцы. Держатся, по-видимому, преимущественно в потоке. У них приостренная голова, конечный рот и довольно длинная верхнечелюстная кость, которая заходит за задний край глаза у относительно мелких рыб. Окраска варьирует от яркой до относительно блеклой, спина и голова темные, бока и брюшко серо-желтые. Мелкие красные пятна на боках тела редкие, а светлые пятна на спине и голове многочисленны, есть в основании спинного плавника. *Part marks* представлены рядом из 9–11 широких округлых темных пятен. Часть самок созревают в возрасте 2+ года при АС 117 мм. Плодовитость низкая (АС 117 мм –

¹ Первое число – индивидуальная плодовитость, шт.; второе – диаметр ооцитов, мм; третье – возраст.

² Далее – “Красная (Т)”.

75/3.8/2+; АС 127–128 мм ($n = 2$) – 131–136/3.8–4.3/2+; АС 145 мм – 108/4.6/3+). Диаметр выметываемой икры – более 4.5 мм. Обращают на себя внимание различия в возрасте закладки окостенений в краевых жаберных тычинках 1-й жаберной дуги. У особей длиной менее 100 мм в возрасте 2 года 18–19 тычинок, что на 1–4 тычинки меньше, чем у более крупных особей (20–22). В ряду предорзалий у большей части особей (82%) 2-й элемент отсутствует. Летнее питание – крупный бентос, который собирается со дна вместе с камнями. У двух особей из 24 имеются аномалии развития скелета: у одной сращены 5 позвонков, у другой – между “нормальными” ветвистыми лучами анального плавника имеются кривые неветвистые.

Выборка из р. Рогатки представлена короткоцикловыми и более тугорослыми, чем в р. Белая, рыбами ручьевого формы в возрасте 2+–4+. Соотношение полов близко к 1 : 1. Окраска неяркая, 11–13 широких темных раг marks, белое или бледно-розовое брюшко. Большая часть самок созревают в возрасте 3+ при АС 125 мм (АС 125 мм – 100/3.8/3+; АС 126 мм – 62/4.8/4; АС 147 мм – 124/4.4/4+). Нерест, возможно, только один раз в жизни (в гонадах нет мелких ооцитов следующей генерации). Икра относительно крупная, выметывается при диаметре икринок около 5 мм. В ряду предорзалий у большей части особей (80%) 2-й элемент отсутствует. В пище обнаружены крупные беспозвоночные и много заглоченных камней. Фенодевианты не выявлены.

Четыре выборки из бассейна р. Новоселки представлены речной (реки Красная и Почка) и озерной (озера Моховое и Осочное) формами. В р. Красная³ – мелкая речная форма с относительно низким темпом роста. В выборке преобладают самки 2 : 1. Хорошо выражены узкие с четкими краями раг marks (13–15). Яркий брачный наряд. Низ тела оранжевый от основания грудного плавника до нижних лучей хвостового плавника. Нижняя сторона головы и середина брюшка чаще белые. Пятна на боках тела многочисленны. У части особей хвостовой плавник не выемчатый, а усеченный. Верхнечелюстная кость заходит за задний край глаза. Рот полунижний. У большинства особей в выборке (62%) имеются все предорзалии. Возраст особей в выборке 3–6 лет. Плодовитость низкая (при АС 128 мм – 53/4.0/4; АС 142–150 мм – 80–102/4.4–4.5/4+; АС 181–192 мм – 124–162/4.6–4.8/5+). Икра выметывается, по-видимому, при диаметре икринок около 5 мм. В пище обнаружена икра дальневосточных лососей и крупный бентос. Фенодевианты не выявлены. В р. Почке – мелкая речная форма. Соотношение полов близко к 1 : 1. Возраст особей в выборке 3–

4 года. Большие вариации окраски тела в брачном наряде – от ярких контрастных до слабо выраженных. У части особей мальковые полосы раг marks едва заметны. Плодовитость низкая. У относительно крупных самок (АС 133–160 мм, $n = 5$) она составляет всего 68–114 ооцитов диаметром 4.1–4.5 мм. У одной из самок с гонадами II стадии зрелости имеется малое число ооцитов, подобное описанному для ручьевого популяций мальмы южных Курильских о-вов (Пичугин и др., 2006). Часть самок при длине 139–159 мм имеют неразвитые гонады. Вероятно, варьирует возраст окостенения краевых жаберных тычинок. Самая мелкая особь длиной 90 мм имеет 18 тычинок – минимальное для данной выборки (табл. 1). У значительной части особей в выборке (42%) имеются все предорзалии. Большая роль в летнем питании принадлежит икре дальневосточных лососей. Питаются “впрок”, запасая жир в полости тела. Аномалии представлены фенодевиантами боковой линии (у 3 особей из 29).

В оз. Моховое особи имеют низкое прогонистое тело и отличаются темной окраской, серым брюшком и тусклыми красными пятнами на боках, широкими раг marks (9–13). Спинной плавник смещен вперед (средние значения aD и pD близки) (табл. 2). Характеризуются большей, чем у речных рыб, числом жаберных тычинок (22–25), что, возможно, обусловлено большей ролью планктона в питании взрослых особей. Темп линейного роста более высокий, чем у ручьевого мальмы, но ниже, чем у речной формы р. Тымь. Выборка собрана в середине периода нереста. Есть как “выбитые” самцы и самки, так и неготовые к нересту особи с гонадами III–IV стадии зрелости. Нерест, очевидно, растянут более чем на месяц. Плодовитость низкая, у особей в возрасте 3+–4+ при АС от 136 до 167 мм число икринок варьирует от 50 до 113 (в среднем 81.2, $n = 10$) диаметром 2.4–3.3 мм. У большинства особей пустые желудки. Нерестующие производители, вероятно, не питаются. Хотя все рыбы были отловлены на одном участке озера, у одних особей в желудках обнаружен исключительно планктон, у других – бентос с камнями, у третьих – насекомые с крыльями, пойманные с поверхности. Такая “пищевая специализация”, вероятно, объясняется дефицитом кормовых организмов и некоторыми поведенческими особенностями. У большинства особей (56%) имеются все предорзалии. Соотношение полов близко к 1 : 1. К нарушениям развития можно отнести наличие у 2 из 9 самцов перетяжек на гонадах.

В оз. Осочное особи очень сходны по форме тела с таковыми из оз. Моховое, но имеют более яркую окраску. Возраст особей в выборке 2+–4+. Отлов проводили во время нереста, продолжительность которого, по-видимому, короче, чем в Моховом, либо нерест в этом озере начинается

³ Далее – “Красная (Н)”.

Таблица 1. Меристические признаки южной мальмы *Salvelinus malma krascheninnikovi* из водоемов Сахалина

Признак	Выборки								
	1 <i>n</i> = 16	2 <i>n</i> = 19	3 <i>n</i> = 24	4 <i>n</i> = 14	5 <i>n</i> = 29	6 <i>n</i> = 30	7 <i>n</i> = 37	8 <i>n</i> = 24	9 <i>n</i> = 35
<i>sp.br.</i>	$\frac{21-24}{22.2 \pm 0.23}$	$\frac{19-23}{21.4 \pm 0.23}$	$\frac{19-24}{21.8 \pm 0.25}$	$\frac{18-22}{20.4 \pm 0.27}$	$\frac{18-23}{21.3 \pm 0.23}$	$\frac{19-25}{22.5 \pm 0.26}$	$\frac{20-25}{22.4 \pm 0.18}$	$\frac{18-22}{20.6 \pm 0.23}$	$\frac{18-22}{20.1 \pm 0.18}$
<i>r.br.1</i>	$\frac{11-13}{12.1 \pm 0.14}$	$\frac{11-13}{12.0 \pm 0.07}$	$\frac{10-13}{11.8 \pm 0.15}$	$\frac{11-13}{11.8 \pm 0.19}$	$\frac{10-13}{11.5 \pm 0.14}$	$\frac{11-13}{12.0 \pm 0.08}$	$\frac{11-13}{12.1 \pm 0.09}$	$\frac{10-13}{12.3 \pm 0.15}$	$\frac{11-13}{12.0 \pm 0.10}$
<i>r.br.2</i>	$\frac{11-12}{11.2 \pm 0.10}$	$\frac{10-13}{11.3 \pm 0.14}$	$\frac{10-14}{11.3 \pm 0.16}$	$\frac{10-12}{11.1 \pm 0.14}$	$\frac{9-13}{10.9 \pm 0.16}$	$\frac{10-12}{11.3 \pm 0.12}$	$\frac{11-13}{11.7 \pm 0.09}$	$\frac{11-12}{11.4 \pm 0.10}$	$\frac{10-13}{11.5 \pm 0.13}$
<i>vert.</i>	$\frac{60-65}{61.4 \pm 0.33}$	$\frac{60-63}{61.6 \pm 0.18}$	$\frac{60-63}{61.4 \pm 0.18}$	$\frac{61-64}{62.3 \pm 0.29}$	$\frac{60-63}{62.1 \pm 0.15}$	$\frac{60-63}{61.3 \pm 0.13}$	$\frac{60-62}{61.3 \pm 0.11}$	$\frac{60-64}{62.4 \pm 0.22}$	$\frac{61-64}{61.8 \pm 0.14}$
<i>pc</i>	$\frac{16-31}{23.3 \pm 0.96}$	$\frac{20-29}{24.3 \pm 0.60}$	$\frac{17-30}{22.3 \pm 0.60}$	$\frac{18-26}{22.1 \pm 0.59}$	$\frac{18-27}{23.0 \pm 0.49}$	$\frac{19-30}{23.2 \pm 0.49}$	$\frac{18-27}{21.2 \pm 0.33}$	$\frac{16-24}{19.6 \pm 0.43}$	$\frac{15-29}{19.1 \pm 0.45}$
<i>ll</i>	$\frac{119-131}{125.4 \pm 0.80}$	$\frac{120-131}{125.4 \pm 0.61}$	$\frac{116-129}{123.4 \pm 0.60}$	$\frac{123-132}{127.8 \pm 0.63}$	$\frac{122-136}{127.0 \pm 0.65}$	$\frac{120-133}{125.8 \pm 0.59}$	$\frac{121-129}{124.3 \pm 0.31}$	$\frac{126-136}{130.4 \pm 0.57}$	$\frac{121-131}{125.2 \pm 0.42}$
<i>D</i>	$\frac{9-12}{10.9 \pm 0.23}$	$\frac{10-12}{11.0 \pm 0.11}$	$\frac{10-11}{10.8 \pm 0.08}$	$\frac{10-12}{11.1 \pm 0.14}$	$\frac{10-12}{11.0 \pm 0.13}$	$\frac{10-12}{10.9 \pm 0.10}$	$\frac{10-12}{10.8 \pm 0.11}$	$\frac{10-13}{11.3 \pm 0.15}$	$\frac{10-12}{10.8 \pm 0.09}$
<i>A</i>	$\frac{9-10}{9.3 \pm 0.11}$	$\frac{9-10}{9.3 \pm 0.10}$	$\frac{8-10}{8.8 \pm 0.12}$	$\frac{9-10}{9.5 \pm 0.14}$	$\frac{8-11}{9.5 \pm 0.12}$	$\frac{9-10}{9.7 \pm 0.09}$	$\frac{9-11}{9.8 \pm 0.09}$	$\frac{8-10}{9.1 \pm 0.12}$	$\frac{8-10}{9.0 \pm 0.08}$
<i>P</i>	$\frac{12-14}{13.2 \pm 0.19}$	$\frac{12-14}{13.0 \pm 0.11}$	$\frac{12-14}{13.3 \pm 0.13}$	$\frac{11-14}{12.6 \pm 0.22}$	$\frac{11-14}{12.7 \pm 0.14}$	$\frac{12-14}{12.9 \pm 0.11}$	$\frac{12-14}{13.4 \pm 0.09}$	$\frac{12-14}{12.8 \pm 0.11}$	$\frac{12-14}{12.7 \pm 0.10}$
<i>pred.</i>	$\frac{14-17}{16.5 \pm 0.20}$	$\frac{14-19}{16.7 \pm 0.28}$	$\frac{15-18}{16.5 \pm 0.15}$	$\frac{16-18}{17.3 \pm 0.26}$	$\frac{15-18}{16.6 \pm 0.17}$	$\frac{13-17}{15.7 \pm 0.23}$	$\frac{15-17}{16.1 \pm 0.12}$	$\frac{16-19}{16.9 \pm 0.13}$	$\frac{16-18}{16.8 \pm 0.11}$

Примечание. Выборки: 1 – р. Тымь, 2 – р. Красная (р. Тымь), 3 – р. Лонгари, 4 – р. Красная (р. Новоселка), 5 – р. Почка, 6 – оз. Осочное, 7 – оз. Моховое, 8 – р. Белая, 9 – р. Рогатка. Над чертой – пределы варьирования признаков, под чертой – среднее значение и ошибка средней, *n* – число особей.

раньше. Есть “текучие” и “выбитые” самцы и самки. Созревают при АС более 145 мм. В выборке значительно преобладают самцы – 5 : 1. Многие производители сильно истощены. В гонадах 2 самок обнаружены ооциты трех размерных групп (у одной самки диаметром 2.5, 1.8 и 1.0 мм), как у порционно-нерестующих рыб. Возможно, голодание, вызванное дефицитом кормовых организмов в озере, приводит к частичной остановке оогенеза и снижению рабочей плодовитости. Плодовитость низкая (АС 129 мм – 98/2.1/3+). У зрелых самок встречается остаточная икра диаметром 4.8–5.0 мм, т. е. нерест ежегодный. У большинства особей желудки пустые, у двух рыб обнаружены жуки, захваченные с поверхности. У мелких незрелых особей длиной 105–116 мм в желудках преобладает планктон. У них же, а также у части более крупных (до 126 мм) не все жаберные тычинки окостенели. Для мальмы оз. Осочное, как и оз. Моховое, характерно более высокое, чем в речных популяциях, число жаберных тычинок (22–25). У большинства особей (77%) имеются все предорзалии. Есть уродства: у

одной особи сросшиеся позвонки, вызывающие увеличение высоты тела на аномальном участке тела и у 3 особей отмечены фенотипы боковой линии.

Анализ пластических признаков

Как известно, использование пластических признаков в сравнительном анализе затруднено размерными различиями особей из отдельных выборок. Для озерных и некоторых речных (р. Красная (Н), р. Почка) популяций по ряду пластических признаков выявлена достоверная корреляция с длиной тела. Для проведения попарного сравнительного анализа (использовались только самки) в некоторых относительно больших выборках средние значения пластических признаков пересчитывали, исключив часть самых крупных или мелких особей так, чтобы средние значения АС не различались. Для малочисленных выборок использование такой процедуры было невозможно, и эти выборки при попарном сравнении были исключены.

Таблица 2. Пластические признаки южной мальмы *Salvelinus malma krascheninnikovi* из водоемов Сахалина

Признак	Выборки									
	1		2		3		4		5	
	$\delta, n = 8$	$\text{♀}, n = 8$	$\delta, n = 5$	$\text{♀}, n = 9$	$\delta, n = 11$	$\text{♀}, n = 9$	$\delta, n = 5$	$\text{♀}, n = 8$	$\delta, n = 14$	$\text{♀}, n = 14$
<i>AC</i> , мм	$\frac{128.0-208.0}{161.6 \pm 9.10}$	$\frac{126.0-220.0}{174.0 \pm 11.93}$	$\frac{75.0-163.0}{128.5 \pm 12.48}$	$\frac{77.0-144.0}{112.1 \pm 6.24}$	$\frac{75.0-202.0}{126.5 \pm 7.73}$	$\frac{112.0-169.0}{137.6 \pm 6.21}$	$\frac{90.0-142.0}{126.0 \pm 9.75}$	$\frac{84.0-192.0}{147.2 \pm 12.09}$	$\frac{90.0-182.0}{137.6 \pm 5.66}$	$\frac{104.0-165.0}{134.2 \pm 4.63}$
<i>S₀</i> , мм	$\frac{1.2-1.8}{1.57 \pm 0.07}$	$\frac{1.4-2.2}{1.69 \pm 0.09}$	$\frac{1.1-1.6}{1.35 \pm 0.25}$	$\frac{1.0-1.4}{1.21 \pm 0.55}$	$\frac{0.9-1.8}{1.42 \pm 0.06}$	$\frac{1.3-1.7}{1.48 \pm 0.04}$	$\frac{1.1-1.8}{1.44 \pm 0.14}$	$\frac{1.2-2.1}{1.58 \pm 0.13}$	$\frac{1.2-2.2}{1.54 \pm 0.06}$	$\frac{1.2-1.7}{1.48 \pm 0.04}$
<i>L₀</i> , мм	$\frac{2.4-3.0}{2.6 \pm 0.10}$	$\frac{2.2-3.4}{2.7 \pm 0.15}$	$\frac{1.7-2.5}{2.1 \pm 0.40}$	$\frac{1.5-2.2}{1.9 \pm 0.91}$	$\frac{1.6-3.3}{2.4 \pm 0.12}$	$\frac{2.0-3.0}{2.48 \pm 0.10}$	$\frac{1.7-2.9}{2.35 \pm 0.26}$	$\frac{2.0-3.2}{2.65 \pm 0.21}$	$\frac{2.0-3.3}{2.52 \pm 0.08}$	$\frac{2.0-3.0}{2.54 \pm 0.07}$
	В % AC									
<i>l</i>	$\frac{90.9-93.4}{91.7 \pm 0.29}$	$\frac{90.0-92.1}{91.4 \pm 0.30}$	$\frac{90.2-93.3}{91.8 \pm 0.58}$	$\frac{89.6-92.3}{91.2 \pm 0.28}$	$\frac{89.6-92.1}{91.0 \pm 0.24}$	$\frac{90.6-93.2}{91.8 \pm 0.25}$	$\frac{91.5-92.9}{92.2 \pm 0.31}$	$\frac{89.1-92.7}{90.9 \pm 0.36}$	$\frac{90.4-93.6}{91.9 \pm 0.23}$	$\frac{90.0-93.2}{91.4 \pm 0.26}$
<i>c</i>	$\frac{20.7-24.0}{22.4 \pm 0.38}$	$\frac{20.9-22.4}{21.4 \pm 0.21}$	$\frac{21.2-23.9}{23.0 \pm 0.51}$	$\frac{20.3-23.4}{21.4 \pm 0.29}$	$\frac{21.6-23.6}{22.7 \pm 0.18}$	$\frac{19.7-22.3}{21.5 \pm 0.29}$	$\frac{20.6-23.2}{22.1 \pm 0.56}$	$\frac{19.3-21.3}{20.8 \pm 0.23}$	$\frac{19.3-22.3}{21.3 \pm 0.24}$	$\frac{19.3-22.2}{20.7 \pm 0.21}$
<i>H</i>	$\frac{18.8-21.1}{20.3 \pm 0.27}$	$\frac{18.2-21.4}{20.1 \pm 0.45}$	$\frac{17.8-21.8}{20.0 \pm 0.82}$	$\frac{18.0-21.1}{19.4 \pm 0.32}$	$\frac{19.3-23.1}{20.6 \pm 0.39}$	$\frac{16.8-22.0}{19.8 \pm 0.53}$	$\frac{19.9-21.8}{21.1 \pm 0.44}$	$\frac{19.5-23.0}{21.7 \pm 0.42}$	$\frac{20.6-24.4}{22.0 \pm 0.30}$	$\frac{20.2-24.3}{22.2 \pm 0.31}$
<i>h</i>	$\frac{8.2-10.2}{8.9 \pm 0.21}$	$\frac{7.9-9.7}{8.9 \pm 0.18}$	$\frac{8.8-9.8}{9.1 \pm 0.18}$	$\frac{7.7-9.3}{8.7 \pm 0.15}$	$\frac{8.2-9.7}{8.9 \pm 0.13}$	$\frac{8.0-9.1}{8.6 \pm 0.13}$	$\frac{8.5-9.6}{9.1 \pm 0.22}$	$\frac{8.3-9.3}{8.8 \pm 0.12}$	$\frac{8.0-9.6}{8.8 \pm 0.13}$	$\frac{7.9-10.0}{8.7 \pm 0.16}$
<i>pl</i>	$\frac{16.5-19.7}{18.1 \pm 0.41}$	$\frac{15.6-18.3}{17.4 \pm 0.33}$	$\frac{17.2-18.5}{17.9 \pm 0.23}$	$\frac{16.8-20.3}{18.0 \pm 0.37}$	$\frac{15.1-19.2}{17.4 \pm 0.33}$	$\frac{16.0-18.5}{17.5 \pm 0.26}$	$\frac{17.4-19.1}{18.5 \pm 0.40}$	$\frac{16.0-18.1}{16.8 \pm 0.23}$	$\frac{16.3-20.3}{18.3 \pm 0.34}$	$\frac{15.0-20.2}{17.8 \pm 0.34}$
<i>aD</i>	$\frac{40.3-44.9}{42.4 \pm 0.54}$	$\frac{40.3-44.1}{42.4 \pm 0.45}$	$\frac{40.4-43.4}{42.3 \pm 0.50}$	$\frac{40.6-43.1}{41.9 \pm 0.29}$	$\frac{41.0-45.1}{42.7 \pm 0.38}$	$\frac{40.8-45.5}{42.3 \pm 0.47}$	$\frac{42.3-44.7}{43.5 \pm 0.50}$	$\frac{41.4-43.3}{42.2 \pm 0.23}$	$\frac{40.0-44.5}{42.3 \pm 0.37}$	$\frac{40.3-44.4}{42.1 \pm 0.28}$
<i>pD</i>	$\frac{38.1-42.2}{40.1 \pm 0.49}$	$\frac{39.4-41.2}{40.2 \pm 0.24}$	$\frac{37.8-41.6}{39.7 \pm 0.78}$	$\frac{35.7-41.4}{39.0 \pm 0.62}$	$\frac{36.9-40.3}{38.5 \pm 0.352}$	$\frac{38.4-40.9}{39.8 \pm 0.33}$	$\frac{38.0-40.5}{39.7 \pm 0.57}$	$\frac{38.3-41.0}{39.4 \pm 0.32}$	$\frac{38.2-41.8}{40.1 \pm 0.29}$	$\frac{39.5-42.3}{40.5 \pm 0.23}$
<i>aV</i>	$\frac{45.2-50.6}{47.9 \pm 0.67}$	$\frac{44.0-49.4}{47.0 \pm 0.62}$	$\frac{47.9-49.7}{49.0 \pm 0.31}$	$\frac{45.3-49.0}{47.8 \pm 0.39}$	$\frac{46.3-51.2}{48.7 \pm 0.37}$	$\frac{45.4-50.8}{47.5 \pm 0.58}$	$\frac{47.5-50.7}{48.9 \pm 0.72}$	$\frac{45.8-49.7}{48.0 \pm 0.44}$	$\frac{43.4-49.6}{47.1 \pm 0.41}$	$\frac{45.6-50.4}{47.6 \pm 0.34}$
<i>aA</i>	$\frac{63.9-68.5}{65.9 \pm 0.50}$	$\frac{63.7-69.4}{65.9 \pm 0.65}$	$\frac{65.5-67.1}{66.1 \pm 0.30}$	$\frac{63.3-67.1}{65.7 \pm 0.38}$	$\frac{64.4-70.4}{66.3 \pm 0.56}$	$\frac{63.9-70.5}{66.4 \pm 0.66}$	$\frac{64.4-67.4}{66.1 \pm 0.60}$	$\frac{64.6-69.3}{66.3 \pm 0.60}$	$\frac{62.9-67.1}{65.0 \pm 0.34}$	$\frac{63.1-67.8}{65.5 \pm 0.39}$
<i>PV</i>	$\frac{23.8-30.4}{27.8 \pm 0.91}$	$\frac{25.1-29.4}{27.7 \pm 0.56}$	$\frac{27.0-31.1}{28.3 \pm 0.76}$	$\frac{27.3-32.2}{29.0 \pm 0.53}$	$\frac{25.3-30.6}{27.8 \pm 0.57}$	$\frac{25.9-31.8}{27.6 \pm 0.65}$	$\frac{25.6-29.4}{28.2 \pm 0.88}$	$\frac{27.6-30.8}{28.8 \pm 0.38}$	$\frac{23.6-32.1}{28.6 \pm 0.59}$	$\frac{26.1-30.8}{28.6 \pm 0.35}$
<i>VA</i>	$\frac{17.6-21.3}{19.9 \pm 0.48}$	$\frac{19.8-22.4}{21.0 \pm 0.29}$	$\frac{18.5-23.3}{20.4 \pm 0.81}$	$\frac{18.8-21.6}{20.0 \pm 0.31}$	$\frac{17.6-21.7}{19.4 \pm 0.41}$	$\frac{18.8-22.9}{20.8 \pm 0.40}$	$\frac{19.0-22.7}{20.0 \pm 0.91}$	$\frac{18.9-22.7}{20.5 \pm 0.44}$	$\frac{17.6-22.3}{20.2 \pm 0.40}$	$\frac{15.9-22.9}{20.6 \pm 0.54}$
<i>ID</i>	$\frac{9.5-13.1}{11.4 \pm 0.39}$	$\frac{11.1-13.0}{12.1 \pm 0.26}$	$\frac{10.9-12.8}{11.9 \pm 0.31}$	$\frac{10.9-12.6}{11.8 \pm 0.21}$	$\frac{11.2-12.7}{11.8 \pm 0.14}$	$\frac{10.6-12.9}{11.6 \pm 0.29}$	$\frac{9.9-12.7}{11.5 \pm 0.67}$	$\frac{11.7-12.6}{12.2 \pm 0.11}$	$\frac{11.1-13.6}{12.4 \pm 0.19}$	$\frac{10.8-13.4}{12.0 \pm 0.21}$

Таблица 2. Продолжение

Признак	Выборки									
	1		2		3		4		5	
	$\delta, n = 8$	$\text{♀}, n = 8$	$\delta, n = 5$	$\text{♀}, n = 9$	$\delta, n = 11$	$\text{♀}, n = 9$	$\delta, n = 5$	$\text{♀}, n = 8$	$\delta, n = 14$	$\text{♀}, n = 14$
<i>hD</i>	$\frac{12.0-14.8}{13.6 \pm 0.31}$	$\frac{11.4-15.7}{12.9 \pm 0.43}$	$\frac{12.8-15.4}{14.0 \pm 0.44}$	$\frac{11.5-13.3}{12.5 \pm 0.18}$	$\frac{12.1-14.7}{13.4 \pm 0.23}$	$\frac{11.8-14.4}{12.7 \pm 0.33}$	$\frac{11.3-12.5}{11.8 \pm 0.25}$	$\frac{10.1-12.7}{11.8 \pm 0.32}$	$\frac{11.1-13.6}{12.2 \pm 0.17}$	$\frac{9.4-13.4}{11.8 \pm 0.31}$
<i>IA</i>	$\frac{8.1-10.2}{9.0 \pm 0.29}$	$\frac{8.2-10.4}{9.1 \pm 0.28}$	$\frac{8.8-9.8}{9.2 \pm 0.18}$	$\frac{7.5-9.8}{8.8 \pm 0.25}$	$\frac{7.9-9.9}{8.8 \pm 0.20}$	$\frac{8.3-10.8}{9.0 \pm 0.26}$	$\frac{9.2-10.7}{9.9 \pm 0.40}$	$\frac{9.2-10.7}{9.8 \pm 0.23}$	$\frac{8.6-11.3}{9.9 \pm 0.24}$	$\frac{8.5-10.7}{9.7 \pm 0.18}$
<i>hA</i>	$\frac{12.8-13.9}{13.3 \pm 0.13}$	$\frac{12.4-14.5}{13.0 \pm 0.25}$	$\frac{11.2-14.0}{12.3 \pm 0.58}$	$\frac{10.2-13.3}{11.6 \pm 0.37}$	$\frac{10.5-13.7}{12.1 \pm 0.31}$	$\frac{10.8-12.9}{11.8 \pm 0.22}$	$\frac{10.7-13.2}{11.6 \pm 0.55}$	$\frac{10.5-14.4}{12.4 \pm 0.52}$	$\frac{10.7-13.0}{11.5 \pm 0.18}$	$\frac{10.0-14.0}{11.6 \pm 0.31}$
<i>IP</i>	$\frac{15.8-17.0}{16.4 \pm 0.13}$	$\frac{15.1-17.1}{16.1 \pm 0.23}$	$\frac{15.3-18.2}{16.7 \pm 0.54}$	$\frac{14.6-16.8}{15.6 \pm 0.25}$	$\frac{14.9-19.8}{16.7 \pm 0.42}$	$\frac{14.8-16.4}{15.6 \pm 0.20}$	$\frac{14.0-16.5}{15.2 \pm 0.54}$	$\frac{13.5-16.0}{14.7 \pm 0.30}$	$\frac{13.7-16.4}{15.3 \pm 0.20}$	$\frac{13.4-16.3}{14.4 \pm 0.20}$
<i>IV</i>	$\frac{12.7-15.3}{13.7 \pm 0.37}$	$\frac{12.7-14.8}{13.5 \pm 0.21}$	$\frac{12.9-15.1}{14.0 \pm 0.45}$	$\frac{11.9-13.1}{12.5 \pm 0.12}$	$\frac{11.2-16.4}{13.4 \pm 0.40}$	$\frac{11.2-14.3}{13.1 \pm 0.30}$	$\frac{11.8-12.8}{12.4 \pm 0.23}$	$\frac{10.9-13.4}{12.1 \pm 0.25}$	$\frac{11.1-13.8}{12.7 \pm 0.24}$	$\frac{10.5-13.6}{11.9 \pm 0.19}$
	В % с									
<i>ao</i>	$\frac{25.0-31.0}{27.2 \pm 0.71}$	$\frac{23.5-23.2}{25.5 \pm 0.91}$	$\frac{25.0-28.2}{26.1 \pm 0.59}$	$\frac{18.8-25.9}{23.7 \pm 0.91}$	$\frac{23.1-29.0}{26.6 \pm 0.60}$	$\frac{21.0-27.4}{24.6 \pm 0.82}$	$\frac{25.9-27.6}{26.8 \pm 0.40}$	$\frac{22.7-28.9}{26.5 \pm 0.81}$	$\frac{23.5-31.1}{27.1 \pm 0.60}$	$\frac{23.1-29.6}{25.4 \pm 0.43}$
<i>o</i>	$\frac{18.6-25.0}{22.3 \pm 0.77}$	$\frac{18.5-25.0}{21.8 \pm 0.70}$	$\frac{20.5-25.0}{21.7 \pm 0.84}$	$\frac{21.4-25.9}{23.0 \pm 0.44}$	$\frac{18.1-25.1}{22.5 \pm 0.60}$	$\frac{21.6-26.0}{23.8 \pm 0.41}$	$\frac{20.7-23.0}{21.8 \pm 0.51}$	$\frac{17.1-25.0}{21.6 \pm 0.81}$	$\frac{19.1-25.9}{23.1 \pm 0.52}$	$\frac{19.2-26.1}{23.0 \pm 0.52}$
<i>io</i>	$\frac{40.5-46.4}{43.5 \pm 0.85}$	$\frac{39.3-44.7}{42.0 \pm 0.71}$	$\frac{35.7-41.9}{38.7 \pm 1.0}$	$\frac{35.7-45.8}{41.3 \pm 0.98}$	$\frac{36.7-45.6}{41.4 \pm 0.90}$	$\frac{40.0-48.4}{43.7 \pm 0.86}$	$\frac{40.7-45.9}{42.6 \pm 1.15}$	$\frac{38.9-48.6}{44.3 \pm 1.08}$	$\frac{30.0-48.6}{40.9 \pm 1.47}$	$\frac{30.8-44.8}{39.9 \pm 1.08}$
<i>op</i>	$\frac{52.3-67.9}{56.2 \pm 1.80}$	$\frac{52.6-60.7}{56.0 \pm 0.92}$	$\frac{50.0-55.9}{53.6 \pm 0.99}$	$\frac{50.0-56.3}{54.0 \pm 0.69}$	$\frac{48.3-55.9}{52.9 \pm 0.69}$	$\frac{51.6-56.0}{54.1 \pm 0.51}$	$\frac{52.5-55.6}{54.4 \pm 0.69}$	$\frac{50.0-56.8}{53.4 \pm 0.77}$	$\frac{47.8-59.3}{53.1 \pm 0.81}$	$\frac{46.9-56.3}{53.3 \pm 0.66}$
<i>lmx</i>	$\frac{34.9-45.2}{39.7 \pm 1.23}$	$\frac{34.9-45.2}{39.5 \pm 0.86}$	$\frac{38.7-46.2}{40.9 \pm 1.37}$	$\frac{31.3-41.1}{37.2 \pm 1.08}$	$\frac{30.8-42.6}{39.2 \pm 1.03}$	$\frac{35.5-44.8}{39.1 \pm 1.10}$	$\frac{40.7-45.5}{42.5 \pm 1.04}$	$\frac{35.2-43.3}{40.2 \pm 1.07}$	$\frac{34.8-48.6}{39.9 \pm 0.92}$	$\frac{34.6-42.6}{38.7 \pm 0.62}$
<i>lrm</i>	$\frac{43.8-57.1}{49.5 \pm 1.61}$	$\frac{46.4-52.2}{48.8 \pm 0.75}$	$\frac{46.4-56.4}{50.5 \pm 1.83}$	$\frac{39.6-48.4}{44.8 \pm 1.10}$	$\frac{42.3-55.3}{49.0 \pm 1.00}$	$\frac{44.0-51.7}{47.4 \pm 0.92}$	$\frac{48.1-56.1}{51.7 \pm 1.71}$	$\frac{44.4-54.7}{50.4 \pm 1.21}$	$\frac{43.5-59.5}{48.9 \pm 1.12}$	$\frac{44.2-50.0}{46.8 \pm 0.48}$
<i>lmx</i>	$\frac{8.6-10.9}{9.5 \pm 0.29}$	$\frac{6.5-11.4}{9.7 \pm 0.61}$	$\frac{10.3-12.9}{11.0 \pm 0.49}$	$\frac{10.7-13.0}{12.0 \pm 0.31}$	$\frac{8.5-12.1}{10.5 \pm 0.32}$	$\frac{9.5-14.0}{11.4 \pm 0.55}$	$\frac{10.3-11.5}{10.9 \pm 0.25}$	$\frac{9.4-13.6}{11.0 \pm 0.48}$	$\frac{9.1-11.8}{10.5 \pm 0.24}$	$\frac{9.3-12.5}{11.2 \pm 0.20}$
<i>lmd</i>	$\frac{53.0-65.1}{59.4 \pm 1.60}$	$\frac{55.4-60.9}{58.9 \pm 0.70}$	$\frac{58.1-64.1}{60.7 \pm 1.07}$	$\frac{46.1-59.3}{54.8 \pm 1.28}$	$\frac{44.2-68.1}{57.0 \pm 1.80}$	$\frac{52.0-61.3}{56.2 \pm 1.06}$	$\frac{57.6-62.3}{60.3 \pm 1.14}$	$\frac{54.5-62.9}{58.5 \pm 0.99}$	$\frac{51.9-70.3}{58.6 \pm 1.32}$	$\frac{51.9-60.0}{56.1 \pm 0.67}$
<i>hco</i>	$\frac{43.8-54.3}{50.9 \pm 1.15}$	$\frac{45.7-57.1}{50.6 \pm 1.29}$	$\frac{46.4-51.6}{48.4 \pm 0.90}$	$\frac{48.1-55.6}{51.2 \pm 1.02}$	$\frac{44.7-52.8}{48.2 \pm 0.88}$	$\frac{45.9-58.6}{53.1 \pm 1.43}$	$\frac{51.5-55.2}{52.7 \pm 0.83}$	$\frac{47.4-54.7}{51.5 \pm 0.94}$	$\frac{46.4-56.5}{51.5 \pm 0.89}$	$\frac{46.7-56.5}{51.3 \pm 0.87}$
<i>hcz</i>	$\frac{68.8-77.3}{72.7 \pm 1.03}$	$\frac{67.9-78.3}{71.7 \pm 1.34}$	$\frac{66.7-71.0}{68.8 \pm 0.84}$	$\frac{66.7-77.8}{72.4 \pm 1.07}$	$\frac{63.3-75.5}{69.5 \pm 1.25}$	$\frac{71.0-77.4}{73.7 \pm 0.82}$	$\frac{69.7-74.1}{72.1 \pm 0.90}$	$\frac{73.0-86.4}{78.9 \pm 1.53}$	$\frac{67.6-78.3}{73.8 \pm 0.87}$	$\frac{68.6-77.8}{72.2 \pm 0.87}$

Таблица 2. Продолжение

Признак	Выборки											
	6		7		8		9					
	$\delta, n = 31$	$\varphi, n = 6$	$\delta, n = 14$	$\varphi, n = 16$	$\delta, n = 16$	$\varphi, n = 5$	$\delta, n = 3$	$\varphi, n = 6$				
АС, мм	$105.0-159.0$ 139.1 ± 2.15	$129.0-152.0$ 142.2 ± 3.63	$137.0-172.0$ 151.0 ± 2.82	$137.0-172.0$ 151.0 ± 2.82	$102.0-136.0$ 121.3 ± 2.31	$82.0-145.0$ 111.8 ± 8.07	$106.0-111.0$ 108.0 ± 1.53	$109.0-147.0$ 124.0 ± 5.57				
So, мм	$1.5-2.0$ 1.72 ± 0.03	$1.7-1.9$ 1.81 ± 0.04	$1.5-1.9$ 1.67 ± 0.03	$1.6-2.1$ 1.79 ± 0.04	$1.2-1.6$ 1.43 ± 0.05	$1.1-1.8$ 1.40 ± 0.09	$1.3-1.5$ 1.40 ± 0.06	$1.3-1.7$ 1.50 ± 0.06				
Lo, мм	$2.4-3.2$ 2.79 ± 0.04	$2.5-3.1$ 2.78 ± 0.10	$2.4-3.2$ 2.8 ± 0.07	$2.5-3.6$ 2.9 ± 0.07	$2.1-2.7$ 2.42 ± 0.05	$1.7-3.1$ 2.38 ± 0.18	$2.1-2.3$ 2.20 ± 0.6	$2.2-3.0$ 2.52 ± 0.13				
<i>l</i>	$89.5-92.0$ 91.1 ± 0.11	$91.4-92.5$ 91.9 ± 0.16	$88.9-92.3$ 90.9 ± 0.26	$88.9-92.3$ 90.9 ± 0.26	$89.7-92.9$ 91.2 ± 0.20	$89.7-91.3$ 90.6 ± 0.27	$91.4-91.9$ 91.4 ± 0.37	$89.7-91.7$ 90.6 ± 0.28				
<i>c</i>	$20.7-23.6$ 22.7 ± 0.13	$21.7-23.1$ 22.4 ± 0.18	$20.8-23.8$ 22.6 ± 0.21	$20.5-22.2$ 21.3 ± 0.13	$21.0-24.0$ 22.4 ± 0.23	$20.7-21.8$ 21.2 ± 0.20	$22.4-23.6$ 22.8 ± 0.37	$20.7-22.4$ 21.5 ± 0.28				
<i>H</i>	$16.1-21.6$ 18.1 ± 0.23	$13.8-20.1$ 17.3 ± 0.93	$15.1-20.9$ 19.1 ± 0.43	$16.0-20.6$ 18.7 ± 0.36	$18.5-24.3$ 20.8 ± 0.35	$21.3-24.0$ 22.1 ± 0.53	$19.6-20.8$ 20.1 ± 0.35	$18.0-22.2$ 20.4 ± 0.60				
<i>h</i>	$7.4-9.9$ 8.4 ± 0.09	$7.2-8.6$ 8.0 ± 0.24	$7.3-9.7$ 8.7 ± 0.16	$7.6-9.0$ 8.4 ± 0.12	$8.6-10.2$ 9.4 ± 0.11	$8.5-9.5$ 9.0 ± 0.18	$9.0-9.3$ 9.1 ± 0.12	$7.9-9.2$ 8.9 ± 0.20				
<i>pl</i>	$15.9-19.6$ 17.8 ± 0.15	$16.2-19.4$ 17.3 ± 0.48	$15.7-19.0$ 17.7 ± 0.26	$15.8-18.5$ 17.0 ± 0.22	$15.1-19.2$ 17.5 ± 0.23	$16.3-18.9$ 17.4 ± 0.43	$16.2-20.8$ 18.2 ± 1.33	$15.6-18.0$ 17.0 ± 0.40				
<i>aD</i>	$39.6-44.1$ 41.2 ± 0.19	$38.8-42.7$ 41.2 ± 0.57	$38.1-43.6$ 40.7 ± 0.38	$38.1-41.7$ 39.9 ± 0.26	$40.5-44.1$ 42.0 ± 0.27	$39.4-43.4$ 41.7 ± 0.66	$38.7-43.9$ 41.7 ± 1.54	$40.5-44.9$ 42.4 ± 0.60				
<i>pD</i>	$37.9-42.1$ 40.4 ± 0.18	$38.5-40.6$ 39.9 ± 0.30	$36.5-42.3$ 39.9 ± 0.41	$38.8-41.8$ 40.3 ± 0.22	$37.1-39.4$ 38.3 ± 0.17	$37.6-39.4$ 38.6 ± 0.29	$38.3-40.6$ 39.2 ± 0.69	$36.8-40.8$ 39.2 ± 0.64				
<i>aV</i>	$45.2-50.3$ 47.8 ± 0.23	$46.6-50.3$ 47.8 ± 0.57	$45.8-51.5$ 47.9 ± 0.38	$44.5-50.3$ 46.9 ± 0.35	$46.7-52.0$ 48.4 ± 0.36	$43.4-48.8$ 46.8 ± 0.98	$46.7-49.1$ 47.5 ± 0.76	$46.3-49.2$ 48.1 ± 0.45				
<i>aA</i>	$62.9-68.3$ 65.8 ± 0.24	$64.5-68.7$ 66.7 ± 0.73	$64.1-67.6$ 65.5 ± 0.29	$63.0-68.5$ 65.6 ± 0.34	$64.5-67.7$ 66.2 ± 0.25	$62.1-66.9$ 64.6 ± 0.94	$62.6-67.9$ 64.5 ± 1.70	$64.0-69.0$ 66.3 ± 0.90				
<i>PV</i>	$23.4-31.3$ 26.9 ± 0.31	$25.6-30.1$ 27.9 ± 0.64	$25.0-29.7$ 27.3 ± 0.35	$25.2-30.6$ 27.7 ± 0.40	$25.2-30.7$ 27.2 ± 0.44	$24.8-30.2$ 28.2 ± 0.94	$25.2-28.3$ 27.2 ± 0.98	$29.3-30.4$ 29.7 ± 0.19				
<i>VA</i>	$18.2-22.6$ 20.5 ± 0.23	$19.6-22.4$ 20.7 ± 0.47	$17.1-23.4$ 20.5 ± 0.44	$19.2-22.9$ 20.9 ± 0.27	$17.8-22.3$ 20.1 ± 0.34	$19.0-21.4$ 20.5 ± 0.45	$19.6-21.7$ 20.4 ± 0.66	$17.5-25.7$ 21.1 ± 1.37				
<i>ID</i>	$9.5-12.7$ 11.3 ± 0.14	$10.4-12.5$ 11.5 ± 0.32	$10.0-12.6$ 11.1 ± 0.21	$10.4-13.7$ 11.7 ± 0.23	$10.6-14.1$ 12.8 ± 0.22	$12.1-13.8$ 12.9 ± 0.35	$11.7-12.3$ 12.0 ± 0.17	$10.7-12.8$ 11.7 ± 0.28				
<i>hD</i>	$12.5-17.1$ 14.2 ± 0.19	$12.8-14.0$ 13.4 ± 0.16	$13.4-16.1$ 14.5 ± 0.26	$11.7-14.4$ 13.5 ± 0.17	$12.6-14.8$ 13.8 ± 0.19	$11.6-13.8$ 12.3 ± 0.41	$12.6-13.1$ 12.8 ± 0.14	$11.0-13.6$ 12.3 ± 0.35				

Таблица 2. Окончание

Признак	Выборки											
	6		7		8		9					
	$\delta, n = 31$	$\varphi, n = 6$	$\delta, n = 14$	$\varphi, n = 16$	$\delta, n = 16$	$\varphi, n = 5$	$\delta, n = 3$	$\varphi, n = 6$				
<i>lA</i>	$\frac{7.9-10.8}{9.3 \pm 0.11}$	$\frac{8.4-10.2}{9.4 \pm 0.30}$	$\frac{7.4-11.2}{9.0 \pm 0.28}$	$\frac{8.8-10.4}{9.7 \pm 0.13}$	$\frac{8.8-10.9}{9.8 \pm 0.14}$	$\frac{9.1-11.1}{10.2 \pm 0.40}$	$\frac{9.3-11.3}{10.2 \pm 0.59}$	$\frac{9.5-10.4}{10.1 \pm 0.14}$				
<i>hA</i>	$\frac{11.1-13.9}{12.7 \pm 0.14}$	$\frac{11.6-13.6}{12.5 \pm 0.28}$	$\frac{12.1-14.2}{13.4 \pm 0.15}$	$\frac{12.5-14.7}{13.5 \pm 0.17}$	$\frac{11.6-13.5}{12.7 \pm 0.16}$	$\frac{12.0-15.2}{13.3 \pm 0.62}$	$\frac{10.8-13.2}{11.7 \pm 0.74}$	$\frac{10.8-13.6}{12.2 \pm 0.49}$				
<i>lP</i>	$\frac{14.8-18.2}{16.8 \pm 0.17}$	$\frac{14.5-17.0}{15.3 \pm 0.40}$	$\frac{16.1-19.0}{17.1 \pm 0.18}$	$\frac{15.3-17.5}{16.2 \pm 0.17}$	$\frac{14.9-18.6}{16.8 \pm 0.25}$	$\frac{14.7-16.3}{15.6 \pm 0.31}$	$\frac{15.9-17.0}{16.4 \pm 0.32}$	$\frac{13.8-16.7}{15.3 \pm 0.40}$				
<i>lV</i>	$\frac{12.4-15.1}{13.9 \pm 0.13}$	$\frac{11.8-13.6}{13.0 \pm 0.29}$	$\frac{13.1-15.5}{14.2 \pm 0.18}$	$\frac{11.8-15.0}{13.2 \pm 0.21}$	$\frac{12.7-14.9}{13.4 \pm 0.05}$	$\frac{12.0-13.2}{12.6 \pm 0.21}$	$\frac{12.6-15.1}{13.9 \pm 0.72}$	$\frac{12.2-12.8}{12.6 \pm 0.10}$				
				<i>B % c</i>								
<i>ao</i>	$\frac{20.3-27.6}{24.5 \pm 0.32}$	$\frac{20.0-23.5}{22.5 \pm 0.56}$	$\frac{22.1-30.8}{26.1 \pm 0.55}$	$\frac{22.2-27.6}{24.8 \pm 0.42}$	$\frac{22.2-30.0}{25.8 \pm 0.45}$	$\frac{20.0-25.9}{23.4 \pm 0.96}$	$\frac{24.0-28.0}{25.7 \pm 1.20}$	$\frac{23.2-29.6}{25.3 \pm 0.95}$				
<i>o</i>	$\frac{20.6-28.0}{25.0 \pm 0.34}$	$\frac{23.3-26.6}{24.9 \pm 0.51}$	$\frac{20.3-24.3}{22.6 \pm 0.38}$	$\frac{21.9-26.7}{24.2 \pm 0.38}$	$\frac{19.4-28.3}{23.7 \pm 0.58}$	$\frac{21.7-25.9}{24.2 \pm 0.75}$	$\frac{24.0-25.0}{24.3 \pm 0.33}$	$\frac{21.4-26.1}{23.5 \pm 0.64}$				
<i>io</i>	$\frac{30.3-43.3}{37.6 \pm 0.57}$	$\frac{35.3-39.3}{36.7 \pm 0.62}$	$\frac{29.3-43.6}{37.5 \pm 1.03}$	$\frac{33.3-46.7}{38.8 \pm 0.95}$	$\frac{36.7-46.4}{42.4 \pm 0.76}$	$\frac{40.0-46.0}{43.6 \pm 1.01}$	$\frac{36.0-43.8}{39.9 \pm 2.24}$	$\frac{35.7-47.8}{40.5 \pm 1.63}$				
<i>op</i>	$\frac{48.5-56.3}{52.9 \pm 0.34}$	$\frac{50.0-56.7}{52.4 \pm 1.04}$	$\frac{48.4-56.7}{53.0 \pm 0.62}$	$\frac{47.2-56.7}{52.1 \pm 0.67}$	$\frac{48.3-62.0}{53.7 \pm 0.98}$	$\frac{50.0-54.0}{52.5 \pm 0.73}$	$\frac{54.2-56.0}{55.4 \pm 0.61}$	$\frac{50.0-56.5}{53.2 \pm 0.95}$				
<i>lmx</i>	$\frac{36.4-45.9}{41.4 \pm 0.47}$	$\frac{36.8-39.4}{38.0 \pm 0.37}$	$\frac{36.7-48.8}{42.9 \pm 0.92}$	$\frac{37.5-43.8}{40.5 \pm 0.44}$	$\frac{37.0-48.1}{41.1 \pm 0.77}$	$\frac{38.0-43.3}{40.8 \pm 0.85}$	$\frac{37.5-40.0}{39.2 \pm 0.83}$	$\frac{30.4-41.1}{37.0 \pm 2.11}$				
<i>lrm</i>	$\frac{44.2-59.1}{50.7 \pm 0.60}$	$\frac{44.1-50.0}{46.9 \pm 0.77}$	$\frac{43.3-61.5}{52.4 \pm 1.30}$	$\frac{44.8-51.5}{48.7 \pm 0.47}$	$\frac{44.0-57.7}{49.8 \pm 1.03}$	$\frac{44.4-56.7}{49.7 \pm 2.13}$	$\frac{45.8-48.0}{46.6 \pm 0.70}$	$\frac{41.3-51.8}{46.6 \pm 1.53}$				
<i>hmx</i>	$\frac{8.3-12.1}{10.0 \pm 0.19}$	$\frac{8.8-11.8}{10.2 \pm 0.46}$	$\frac{8.3-12.9}{10.3 \pm 0.41}$	$\frac{8.8-11.8}{10.4 \pm 0.23}$	$\frac{7.4-12.1}{9.9 \pm 0.28}$	$\frac{8.3-11.1}{9.7 \pm 0.46}$	$\frac{10.0-12.5}{11.5 \pm 0.76}$	$\frac{8.7-13.0}{11.2 \pm 0.75}$				
<i>lmd</i>	$\frac{54.8-67.6}{60.2 \pm 0.52}$	$\frac{56.7-60.9}{58.6 \pm 0.71}$	$\frac{54.8-65.9}{60.6 \pm 0.79}$	$\frac{56.7-63.3}{59.6 \pm 0.50}$	$\frac{51.9-65.4}{58.4 \pm 1.10}$	$\frac{56.9-63.0}{59.8 \pm 0.97}$	$\frac{50.0-58.3}{54.1 \pm 2.41}$	$\frac{50.0-61.3}{55.4 \pm 1.89}$				
<i>hco</i>	$\frac{42.4-54.0}{47.5 \pm 0.44}$	$\frac{44.1-50.0}{46.7 \pm 0.96}$	$\frac{41.9-48.6}{46.0 \pm 0.47}$	$\frac{44.4-53.3}{48.6 \pm 0.56}$	$\frac{48.0-56.9}{52.6 \pm 0.65}$	$\frac{48.1-56.0}{51.8 \pm 1.39}$	$\frac{48.0-52.1}{50.7 \pm 1.35}$	$\frac{51.6-56.5}{54.1 \pm 0.81}$				
<i>hcz</i>	$\frac{60.6-72.0}{65.1 \pm 0.53}$	$\frac{55.9-70.0}{63.4 \pm 2.32}$	$\frac{56.1-71.8}{65.5 \pm 1.00}$	$\frac{63.9-73.3}{68.4 \pm 0.77}$	$\frac{67.7-82.6}{74.5 \pm 1.09}$	$\frac{70.4-80.0}{75.9 \pm 1.63}$	$\frac{68.0-76.0}{71.6 \pm 2.34}$	$\frac{66.1-82.6}{74.4 \pm 2.69}$				

Примечание. Обозначения выборок как в табл. 1. *AS* – длина тела по Смитту; *So* – максимальная ширина отолита; *Lo* – максимальная длина отолита; *c* – длина головы; *l* – длина тела до конца чешуйного покрова; *H* – максимальная и *h* – минимальная высота тела; *pl* – длина хвостового стебля; *ad* – антедорсальное; *pD* – постдорсальное; *aV* – антевентральное; *aA* – антеанальное; *PV* – пектоцентральное; *VA* – вентроанальное расстояние; *ID* – длина основания и *hD* – высота спинного плавника; *lA* – длина основания и *hA* – высота анального плавника; *lP* – длина грудного плавника; *lV* – длина брюшного плавника; *lco* – высота головы через середину глаза; *hcz* – высота головы через затылок; *ao* – длина рыла; *o* – горизонтальный диаметр глаза; *io* – межглазничное; *op* – заглазничное расстояние; *lrm* – длина верхней челюсти; *lmx*, *hmx* – длина и высота верхнечелюстной кости; *lmd* – длина нижней челюсти. Над чертой – пределы варьирования признаков, под чертой – среднее значение и ошибка средней; *n* – число особей.

Таблица 3. Достоверные различия по пластическим признакам между полами в выборках южной мальмы *Salvelinus malma krascheninnikovi* из водоемов Сахалина (апостериорные сравнения средних, критерий наименьшей значимой разности, $p < 0.05$)

Признак	Выборки								
	1	2	3	4	5	6	7	8	9
	В % AC								
<i>l</i>			+	+		+			
<i>c</i>	+	+	+	+			+	+	+
<i>pl</i>				+			+		
<i>aD</i>				+					
<i>pD</i>			+						
<i>aA</i>								+	
<i>PV</i>									+
<i>VA</i>			+						
<i>hD</i>		+					+	+	
<i>lA</i>							+		
<i>lP</i>		+	+		+	+	+	+	
<i>lV</i>		+			+	+	+	+	+
	В % c								
<i>ao</i>					+	+		+	
<i>lmx</i>						+	+		
<i>lrm</i>		+				+	+		
<i>hmx</i>					+				
<i>lmd</i>		+							
<i>hco</i>			+				+		
<i>hcz</i>		+	+	+			+		

Примечание как в табл. 2.

Среди использованных пластических признаков (табл. 2) различия между полами в большей части выборок выявлены по таким признакам, как *c*, *lV*, *lP*, *hcz* (табл. 3).

Наибольшие различия, по-видимому, обусловленные брачными изменениями, обнаружены для озерной формы оз. Моховое и ручьевой формы р. Красная (Т). Наименьшие различия – между самцами и самками в выборке р. Тынь, большую часть которой составляли неполовозрелые особи. Минимальные различия выявлены между выборками р. Красная (Т) – р. Рогатка, р. Тынь – р. Красная (Н). Наибольшие различия выявлены между озерными и речными популяциями мальмы. Наибольшие различия выявлены между самками из выборок оз. Осочное и р. Красная (Н) по признакам *io*, *hcz*, *c*, *o*, *H* (табл. 2). Различия между самками значительны как внутри одного речного бассейна (например, оз. Моховое и р. Почка), так и между выборками из разных бассейнов (например, р. Лонгари (Тынь) и оз. Осочное (Новоселка)) (табл. 2, 4). Различия между выборками чаще

всего связаны с такими признаками, как *c*, *H*, *hD*, *lA*, *lV*, *io*, *hcz*. Достоверная корреляция с размером тела выявлена по отдельным (чаще разным) признакам в разных выборках. Более чем в двух выборках это обнаружено для *H*, *o*, *lmx*, *lrm*, *lmd*. Для разных популяций и полов выявлены разные наборы признаков с достоверной аллометрической связью.

Для кластерного анализа мы использовали данные по самкам (рисунок не приводится) и по самкам и самцам вместе (рис. 3). Построенные UPGMA дендрограммы как по Евклидовым, так и по квадратам Евклидовых дистанций, имели одну и ту же топологию. Различие связано только с длинами отдельных ветвей. Как видно из приведенной дендрограммы, все сахалинские выборки делятся на два основных кластера. Первый включает озерную форму из Осочного и Мохового озер, а второй объединяет все выборки речной формы, причем порядок кластеризации последних не связан с их географической близостью.

Таблица 4. Достоверные различия по пластическим признакам между самками из выборок южной мальмы *Salvelinus malma krascheninnikovi* из водоемов Сахалина (апостериорные сравнения средних, критерий наименьшей значимой разности, $p < 0.05$)

Признак	Сравниваемые выборки																				
	1-4	2-3	2-5	2-6	2-8	2-9	3-4	3-5	3-6	3-7	3-8	3-9	4-6	4-7	5-6	5-8	5-9	6-7	6-8	6-9	8-9
<i>Lo</i> , мм		+	+	+	+	+				+											
<i>So</i> , мм				+	+				+	+					+				+	+	
В % АС																					
<i>l</i>							+			+	+	+	+					+	+	+	
<i>c</i>			+	+			+	+	+				+		+		+	+	+	+	
<i>H</i>	+		+	+	+		+	+	+		+		+	+							
<i>h</i>				+					+				+		+				+	+	
<i>aD</i>										+				+				+		+	
<i>pD</i>			+											+		+	+				
<i>aA</i>																			+		
<i>PV</i>												+								+	
<i>lD</i>					+						+					+			+		+
<i>hD</i>	+		+				+	+					+	+	+						
<i>lA</i>	+		+		+	+	+	+		+	+	+									
<i>hA</i>					+					+	+			+		+		+			
<i>lP</i>	+		+				+	+						+	+	+	+	+			
<i>lV</i>	+		+				+	+					+	+	+	+	+				
В % с																					
<i>ao</i>													+		+			+		+	
<i>o</i>				+			+						+	+	+						
<i>io</i>				+				+	+	+			+	+	+	+			+	+	
<i>op</i>	+									+											
<i>lmx</i>					+																+
<i>lrm</i>		+			+		+						+			+					
<i>hmx</i>	+			+	+						+					+					+
<i>lmd</i>				+	+					+	+					+					+
<i>hco</i>				+					+	+			+	+	+				+	+	
<i>hcz</i>	+			+			+		+	+			+	+	+			+	+	+	

Примечание как табл. 2.

Анализ меристических признаков

Из меристических признаков число жаберных тычинок имеет наибольшую размерно-возрастную изменчивость в исследуемых популяциях мальмы о. Сахалин в диапазоне АС 80–140 мм. Как мы уже отмечали, у мелких особей в исследованных выборках закладка краевых тычинок может быть не завершена. Так, при объединении всех выборок особи длиной более 140 мм ($n = 94$) имеют диапазон варьирования 19–25 (среднее 22.10 ± 0.13) тычинок, а длиной менее 110 мм ($n = 52$) – 18–23 (20.27 ± 0.17) тычинок. Промежуточные по длине тела особи ($110 < АС < 140$ мм, $n = 78$) имеют 19–25 (21.37 ± 0.14) тычинок.

Значения изученных меристических признаков приведены в табл. 1. Достоверные различия по t_{st} обнаружены хотя бы по одному из меристических признаков между всеми сравниваемыми выборками (табл. 5). В целом, различия невелики и значение CD не превышает 1. Достоверные различия всего по 1–2 признакам обнаружены между популяциями из одного речного бассейна: р. Красная (Т) и р. Тымь, р. Почка и р. Красная (Н), а также между выборками из р. Тымь и р. Лонгари. Различия по 3 признакам обнаружены между выборками: р. Красная (Т) и оз. Моховое, р. Красная (Т) и р. Почка, р. Тымь и оз. Моховое, р. Белая и р. Рогатка. Максимальное число

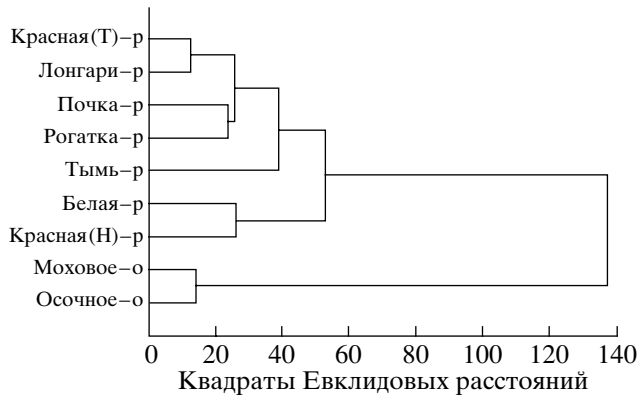


Рис. 3. UPGMA дендрограмма, построенная по квадратам Евклидовых расстояний, рассчитанных по 27 пластическим признакам для 9 выборок южной мальмы *Salvelinus malma krascheninnikovi* Сахалина, собранных в 2006 г. (р – речная форма, о – озерная).

(9) меристических признаков, по которым выявлены достоверные различия, отмечено между вы-

борками из оз. Осочное и р. Почка в бассейне Новоселки (табл. 5). Наибольшие средние значения оценок *vert.* и *ll* выявлены в выборке р. Белая с юго-восточной части Сахалина (см. табл. 1).

Топологии UPGMA дендрограмм, построенных по Евклидовым расстояниям (рисунок не приводится) и их квадратам (рис. 4), не различаются. В отличие от дендрограмм, построенных по пластическим признакам, нет четкого разделения выборок на два кластера, представленных соответственно озерной и речной формами. Наиболее обособлены от других популяции мальмы с юга (р. Рогатка) и юго-востока (р. Белая) Сахалина. Порядок кластеризации выборок не соответствует их географической близости. Только в одном случае кластеризуются 2 выборки из одного речного бассейна (Почка и Красная (Н)).

Таблица 5. Достоверные различия (апостериорные сравнения средних, критерий наименьшей значимой разности, $p < 0.05$) при сравнении средних значений меристических признаков в исследованных выборках южной мальмы *Salvelinus malma krascheninnikovi* из водоемов Сахалина

Признак	Сравниваемые выборки																
	1-2	1-3	1-4	1-5	1-6	1-7	1-8	1-9	2-3	2-4	2-5	2-6	2-7	2-8	2-9	3-4	3-5
<i>sp.br.</i>	+		+	+			+	+		+		+	+	+	+	+	
<i>vert.</i>			+	+			+				+			+		+	+
<i>pc</i>					+		+	+				+		+	+		
<i>ll</i>		+	+	+			+		+	+				+		+	+
<i>r.br.1</i>				+							+						+
<i>r.br.2</i>					+					+	+					+	+
<i>D</i>																	
<i>A</i>		+			+	+			+			+	+		+	+	+
<i>P</i>			+	+			+	+				+			+	+	
<i>pred.</i>			+			+						+	+		+	+	

Признак	Сравниваемые выборки																	
	3-7	3-8	3-9	4-5	4-6	4-7	4-8	4-9	5-6	5-7	5-8	5-9	6-7	6-8	6-9	7-8	7-9	8-9
<i>sp.br.</i>	+	+	+	+	+	+			+	+	+	+		+	+	+	+	
<i>vert.</i>		+			+	+			+	+				+	+	+	+	+
<i>pc</i>		+	+				+	+	+		+	+	+	+	+	+	+	
<i>ll</i>	+	+	+		+		+	+	+		+	+	+	+		+		+
<i>r.br.1</i>		+					+		+	+	+	+						+
<i>r.br.2</i>					+				+	+	+	+	+					
<i>D</i>		+												+				+
<i>A</i>	+						+	+	+		+	+		+	+	+	+	
<i>P</i>	+	+	+		+				+				+	+	+			
<i>pred.</i>	+				+	+			+	+				+	+	+	+	

Примечание как в табл. 1 и 2.

**Сравнение выборок мальмы из популяций
Сахалина, южных Курильских о-вов
и северо-западной Камчатки (р. Утхолок)
по меристическим признакам**

Для сравнительного анализа по меристическим признакам использовали данные, полученные одним оператором по единой методике (Пичугин и др., 2006; Пичугин, неопубликованные данные). Достоверные по t_{st} различия при попарных сравнениях выявлены по большинству меристических признаков, реже всего – по числу пилорических придатков и числу ветвистых лучей в плавниках. Наиболее велики различия между сахалинскими и южнокурильскими выборками южной мальмы по числу позвонков и прободенных чешуй в боковой линии, причем хиатус при попарном сравнении распределений ($CD > 2.00$) по числу позвонков выявлен в 16 случаях, а по числу прободенных чешуй – в 2 (рис. 5). Значительны также различия по числу жаберных тычинок, числу жаберных лучей слева и справа, для некоторых пар выборок достоверны различия по числу ветвистых лучей в грудном и анальном плавниках. По нашим данным, для популяций мальмы южных Курильских о-вов в целом характерен больший размах изменчивости по меристическим признакам, чем для сахалинской мальмы. Так, пределы варьирования числа позвонков во всех популяциях Сахалина составляют 60–65 (6 элементов), а южнокурильских – 56–62 (7 элементов), прободенных чешуй в боковой линии – соответственно 116–136 (21 элемент) и 106–138 (33 элемента), жаберных тычинок 18–25 (8 элементов) и 15–24 (10 элементов), пилорических придатков 15–31 (17 элементов) и 14–34 (21 элемент), жаберных лучей слева 10–13 (4 элемента) и 9–13 (5 элементов), ветвистых лучей в грудных плавниках 11–14 (4 элемента) и 10–14 (5 элементов), анальных – 8–11 (4 элемента) и 7–11 (5 элементов). Напротив, на 1 элемент больше в распределениях сахалинской мальмы по числу жаберных лучей справа (9–14 против 9–13) и по числу ветвистых лучей в спинном плавнике (9–13 против 9–12).

Различия между северной формой мальмы из р. Утхолок и сахалинскими выборками по некоторым меристическим признакам значительны (рис. 5). Наибольшие различия обнаружены по числу позвонков и прободенных чешуй в боковой линии. Как видно на рис. 5, где все изученные нами популяции расположены согласно их географическому положению в направлении с севера на юг, ни по одному из изученных меристических признаков для сахалинских выборок широтная клина не наблюдается. Ступенчатая клина при переходе от камчатской выборки к сахалинским и затем к южнокурильским наиболее четко просматривается по числу позвонков и менее явно –

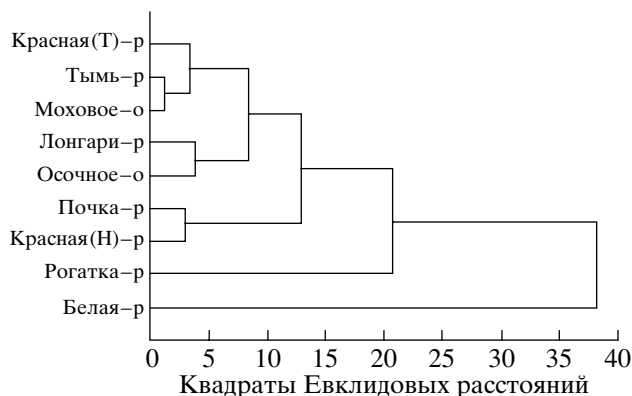


Рис. 4. UPGMA дендрограмма, построенная по квадратам Евклидовых расстояний, рассчитанных по 9 меристическим признакам для 9 выборок южной мальмы *Salvelinus malma krascheninnikovi* Сахалина (2006 г.). Обозначение форм как на рис. 3.

по числу прободенных чешуй в боковой линии. На UPGMA дендрограмме, построенной по квадратам Евклидовых расстояний, рассчитанных по 9 признакам (*sp.br.*, *vert.*, *ll*, *pc*, *r.br.1*, *r.br.2*, *D*, *A*, *P*), все выборки объединяются в два основных кластера. Первый представлен выборкой северной формы мальмы р. Утхолок, а второй объединяет выборки южной формы мальмы Сахалина и южных Курильских о-вов (рис. 6а). Последний кластер включает 2 группы, одна из которых представлена преимущественно выборками с южных Курильских о-вов (исключение – сахалинская выборка из оз. Осочное), а вторая объединяет сахалинские выборки (исключение – кунаширская выборка I Водопад). Промежуточное положение между сахалинскими и южнокурильскими выборками мальмы занимают выборки (Белая и Рогатка + I Водопад). Топология UPGMA дендрограммы, построенной по квадратам Евклидовых расстояний, рассчитанных по 5 признакам (*sp.br.*, *vert.*, *ll*, *pc*, *D*) (рис. 6б) полностью соответствует таковой, построенной по 9 признакам. Единственное исключение – это порядок кластеризации 3 кунаширских выборок (II Водопад, КУ-проходные, Большева). При использовании Евклидовых расстояний различий между дендрограммами, построенными по 9 и 5 признакам, нет. Таким образом, переход от 9 к 5 признакам не имеет существенного влияния при анализе морфологической дифференциации изученных нами популяций.

**Морфологические различия между сахалинскими
и другими популяциями мальмы
по 5 меристическим признакам**

Для анализа морфологической дивергенции большинства из изученных нами и другими авторами сахалинских, а также других популяций юж-

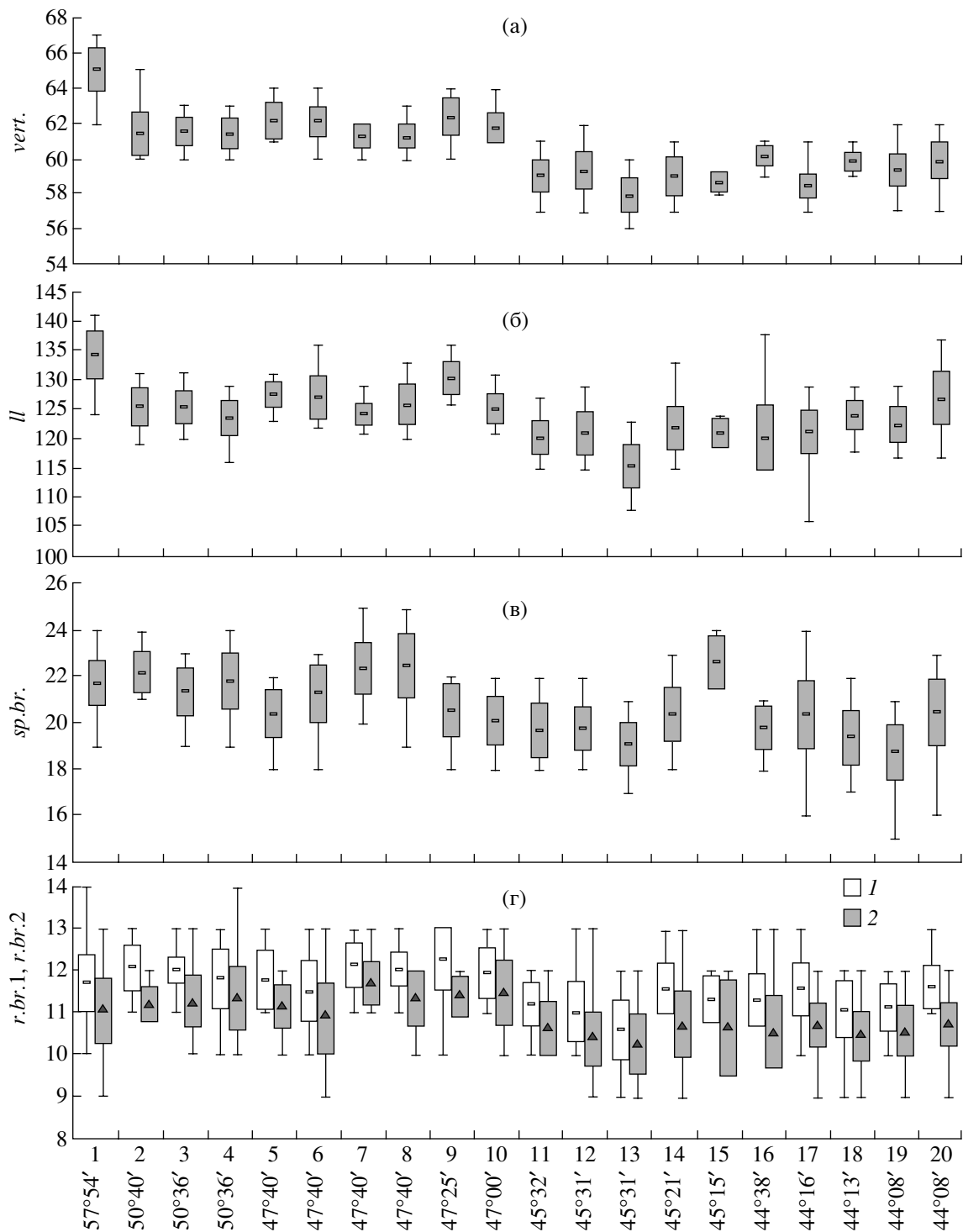


Рис. 5. Распределение числа позвонков (а), чешуй в боковой линии (б), жаберных тычинок (в) и жаберных лучей (г: 1 – слева, 2 – справа) в изученных выборках мальмы *Salvelinus malma malma* Камчатки (1 – р. Утхолок) и *S. malma krascheninnikovi* Сахалина (2 – р. Тымь, 3 – р. Красная (Тымь), 4 – р. Лонгари, 5 – р. Красная (Новоселка), 6 – р. Почка, 7 – оз. Осное, 8 – оз. Моховое, 9 – р. Белая, 10 – р. Рогатка), Итурупа (11 – р. Славная, 12 – руч. Активный, 13 – руч. Безымянный, 14 – оз. Сопочное, 15 – р. Лебединая, 16 – оз. Красивое), Кунашира (17 – р. I Водопад, 18 – р. II Водопад, 19 – р. Большева, 20 – р. Тятина). Обозначения: точка – среднее значение, прямоугольник – удвоенное квадратическое отклонение, отрезок – пределы варьирования признака. Внизу приведена северная широта мест взятия выборок.

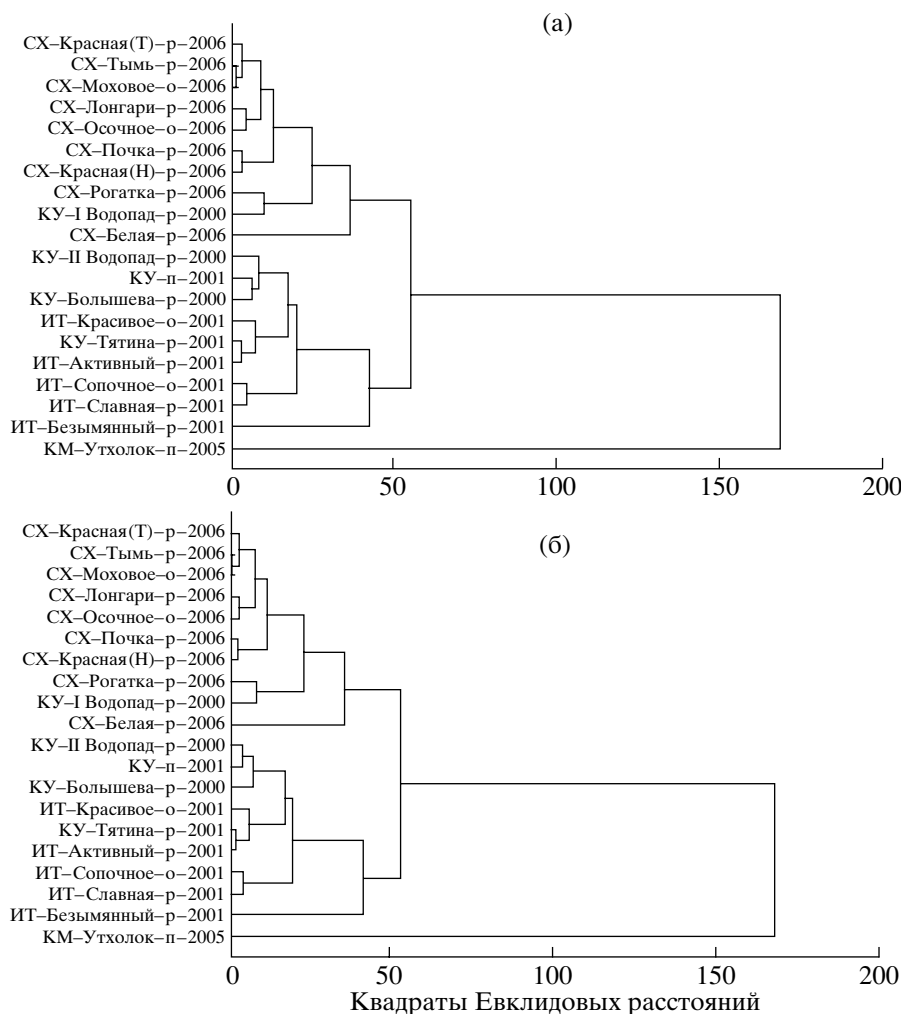


Рис. 6. UPGMA дендрограмма, построенная по квадратам Евклидовых расстояний, рассчитанных: а – по 9 (*sp.br.*, *vert.*, *ll*, *pc*, *r.br.1*, *r.br.2*, *D*, *A*, *P*) и б – по 5 (*sp.br.*, *vert.*, *ll*, *pc*, *D*) меристическим признакам, оцененным одним оператором, между 20 выборками мальмы *Salvelinus malma krascheninnikovi* Сахалина (CX), Кунашира (KY) и Итурупа (ИТ) и *S. malma malma* Камчатки (KM). Обозначение форм мальмы: р – речная (ручьевая), о – озерная, п – проходная.

ной и северной форм мальмы мы использовали свои и литературные данные по 5 меристическим признакам (табл. 6, рис. 7), которые были предварительно выбраны при анализе наших собственных данных. UPGMA дендрограммы, построенные по Евклидовым расстояниям и их квадратам, имеют сходную топологию – различия касаются порядка объединения нескольких концевых ветвей (рис. 7)⁴. Выделяются два основных кластера. Первый включает выборки северной формы мальмы с Камчатки, южной формы мальмы с о. Парамушир и 2 выборки с о. Онекотан, включая описанный недавно новый вид из оз. Черное. Второй основной кластер включает выборки южной формы мальмы с Сахалина, южных Курильских о-вов, а также некоторые выборки с о. Онекотан

и новый вид из р. Тенги (северо-запад Сахалина). Внутри второго основного кластера выборки из популяций о. Итуруп вместе с тремя выборками с о-вов Сахалин и Парамушир, объединяются в один кластер, а оставшиеся выборки с Сахалина, Кунашира, Онекотана и о. Б. Шантар образуют второй наиболее многочисленный кластер. Порядок объединения выборок во многих случаях не связан с их принадлежностью к определенному острову и географической близостью. Отметим, что некоторые выборки, взятые из одних и тех же популяций, но в разные годы и разными авторами, кластеризуются как вместе (оз. Осочное), так и распределяются по разным кластерам (например, выборки из оз. Моховое или из р. Тымь).

Для анализа распределения выборочных средних по числу позвонков на ареале от Камчатки до о. Кунашир мы использовали свои и литературные данные (рис. 8). Хорошо видно, что популя-

⁴ Дендрограмма, построенная по Евклидовым расстояниям, не приводится.

Таблица 6. Выборочные средние 7 меристических признаков в популяциях южной мальмы *Salvelinus malma kaschepnikovi* из водоемов Сахалина по данным разных авторов

Водоем	Форма	Признак							Расположение	Источник данных
		vert.	ll	pc	sp.br.	D	A	P		
Р. Бол. Няван	речная	61.9	127.5	22.5	19.5	9.4	8.8		северо-запад	Сафронов, Скуляк, 1996
Р. Иркир (верховья)	»	60.9	124.7	23.0	20.4	9.6	8.4		»	»
Р. Теньги*	лиманно-речная	60.1	113.4	20.2	19.9	9.4	8.9	12.5	»	Сафронов, Звездов, 2005
	проходная	62.7	124.0	24.0	19.2	10.0	7.9	13.7	»	»
	речная	61.7	128.3	22.1	20.5	10.2	9.0	13.2	»	»
Оз. Октябрьское	оз.-речная	63.0	129.2	23.6	17.2	10.0	8.2	12.3	запад	Звездов, Сафронов, 2003
Р. Нерпичья	проходная	60.8	127.3	21.9	21.5	10.7	8.4		восток	Жульков, Шершнев, 1981
Р. Мелкая	»	60.8	128.2	22.6	21.2	10.3	8.7		»	»
Р. Пороной	»	61.1	124.7	25.5	21.4				»	Гриценко, 1975
Р. Богатая	»	61.2	127.3	21.4	20.6				»	»
Р. Тымь	»	62.2	125.9	22.3	21.6	12.2			»	»
	речная	61.0	127.1	22.8	21.4	11.4			»	»
	»	61.4	125.4	23.3	22.2	9.9	8.3	13.2	»	Наши данные
Руч. Кирпичный (Тымь)	ручьевая	61.2	123.7	21.6	18.7	11.8			»	Гриценко, 1975
Р. Красная (Т)	речная	61.6	125.4	24.3	21.2	10.0	8.3	13.0	»	Наши данные
Р. Пороной	проходная	61.1	124.7	25.5	21.4				»	Гриценко, 1975
Р. Лонгари	речная	61.4	124.0	24.0	19.6	11.8			»	Гриценко, 1970
	»	61.4	123.4	22.3	21.8	9.8	7.8	13.3	»	Наши данные
Оз. Осочное (Н)	озерная	62.0	123.0	22.0	21.9	10.0	9.0		юго-запад	Сафронов, Скуляк, 1996
	»	61.3	124.3	21.2	22.4	9.8	8.8	13.4	»	Наши данные
Оз. Скрытое (Н)	»	62.1	123.5	21.07	20.0	10.0	9.0		»	Сафронов, Скуляк, 1996
Оз. Моховое (Н)	»	61.7	118.5	22.0	21.4	9.7	8.9		»	»
	»	61.3	125.8	23.2	22.5	9.9	8.7	12.9	»	Наши данные
Р. Ястребок (Н)	речная	62.0	123.3	24.4	21.07	9.9	8.8		»	Сафронов, Скуляк, 1996
Р. Почка (Н)	»	62.1	127.0	23.0	21.3	10.0	8.5	12.7	»	Наши данные
Р. Красная (Н)	»	62.3	127.8	22.1	20.4	10.1	8.5	12.6	»	»
Р. Маяковка (Н)	речная	61.6	123.7	24.2	22.1	10.0	8.9		»	Сафронов, Скуляк, 1996
Р. Шпаковка	»	63.1	143.8	17.9	20.3	10.2	8.41		юг	»
Р. Бахура	»	61.0	129.9	19.9	18.8	9.7	8.5		юго-восток	»
Р. Каштановка	»		111.6	19.8	20.0	9.1	8.4		»	»
Р. Анна	»	61.1	166.6	20.1	19.2	9.7	11.3		»	»
Р. Белая	»	62.4	130.4	19.6	20.6	10.3	8.1	12.8	»	Наши данные
Р. Рогатка	ручьевая	61.8	125.2	19.1	20.1	9.8	8.0	12.7	юг	»

Примечание. * – ср. пова. Данные, надежность которых вызывает у нас сомнения, выделены жирным шрифтом (пояснения в тексте).

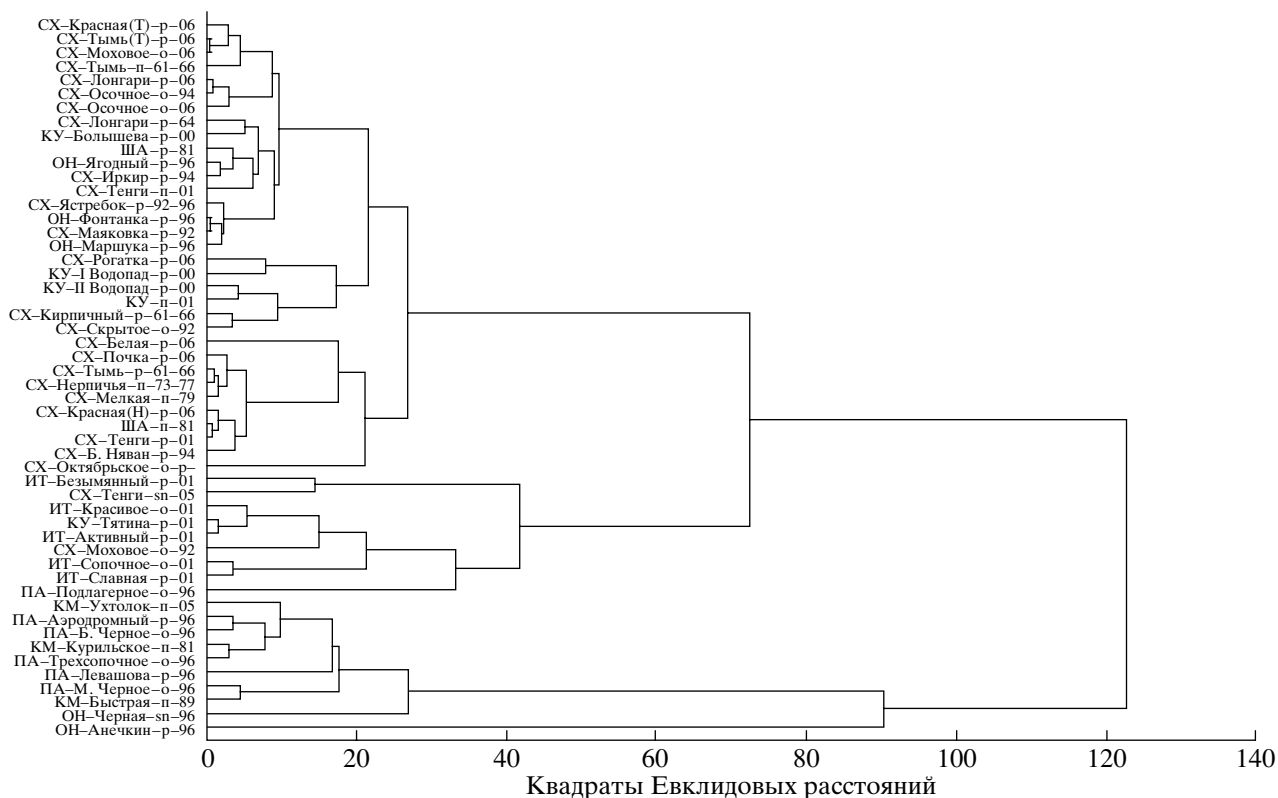


Рис. 7. UPGMA дендрограмма, построенная по квадратам Евклидовых расстояний, рассчитанных по 5 (*sp.br.*, *vert.*, *ll*, *pc*, *D*) меристическим признакам, между 53 выборками мальмы *Salvelinus malma krascheninnikovi* Сахалина и Курильских о-вов и *S. malma malma* Камчатки. ОН – Онекотан, ПА – Парамушир; *sp* – новый вид; остальные обозначения как на рис. 6, две последние цифры – годы сбора выборки. Данные взяты из работ: Гриценко, 1975; Пичугин, 1991, 1997; Сафронов, Скуляк, 1996; Гриценко и др., 1998; Савvaitова и др., 2000а, 2000б, 2000в; Звездов, Сафронов, 2003; Сафронов, Звездов, 2005; Алексеев и др., 2004.; Пичугин и др., 2006. Выборки КМ–Утхолок, ИТ–Славная, ИТ–Активный, ИТ–Сопочное, ИТ–Красивое, КУ–Большева, КУ–Тягина, КУ–п – объединенная выборка проходной формы мальмы с о. Кунашир (неопубликованные данные).

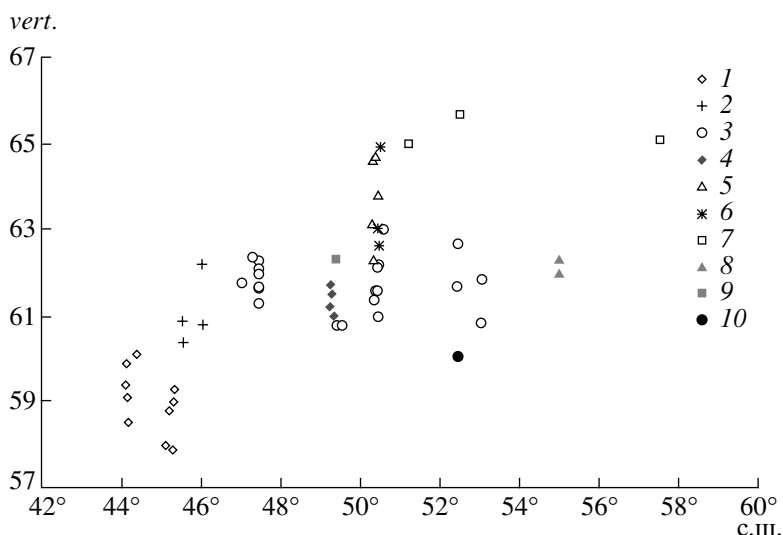


Рис. 8. Распределение выборочных средних значений числа позвонков в 60 выборках мальмы *Salvelinus malma* на ареале от Камчатки до Кунашира (по данным, приведенным на рис. 7, с добавлением данных по 4 популяциям Урупа (Савvaitова и др., 2000б) и 3 популяциям Шумшу (Савvaitова и др., 2000в; Шедько, 2002). 1 – Кунашир и Итуруп, 2 – Уруп, 3 – Сахалин, 4 – Онекотан, 5 – Парамушир, 6 – Шумшу, 7 – Камчатка, 8 – Б. Шантар, 9 – *S. gritzenkoi*, 10 – *S. vasiljevae*.

ции с самых южных о-вов Курильской гряды, Итурупа и Кунашира, имеют самые низкие оценки признака, а популяции северной формы с Камчатки – самые высокие. Популяции с о-вов Сахалин, Онекотан и Б. Шантар имеют промежуточные значения. Четкая ступенчатая клина между тремя этими группами популяций несколько сглаживается одновременным присутствием на Шумшу и Парамушире популяций, имеющих значения средних, характерные как для Камчатки, так и для Сахалина, Онекотана и Б. Шантара, а на Уруппе – популяций, которые соответственно имеют значения, характерные как для Сахалина, Онекотана и Б. Шантара, так и для Итурупа и Кунашира.

ОБСУЖДЕНИЕ

Все изученные нами сахалинские популяции мальмы имеют простую возрастную структуру и малую продолжительность жизни, сходный темп роста, раннее созревание и низкую плодовитость (кроме речной формы р. Тымь с более высокими темпом роста и плодовитостью), сходный диаметр выметываемых яиц, что отмечалось и другими авторами (Гриценко, 1975, 2002; Сафронов, Скуляк, 1996; Звездов, Сафронов, 2003). Варианты окраски у сахалинской мальмы сходны с таковыми у мальмы северных и южных Курильских о-вов (Савваитова и др., 2004; Пичугин и др., 2006). В исследованных нами выборках соотношение полов или близко к равновесному, или несколько преобладает один из полов (не более 2 : 1), за исключением популяции из оз. Моховое, где самцов в 5 раз больше самок. По данным Сафронова и Скуляка (1996), во всех исследованных ими популяциях сахалинской мальмы, включая и из оз. Осочное, несколько преобладают самки. Резкое преобладание самцов в Осочном сложно объяснить только ошибкой выборки, так как лов проводился по всему периметру озера, и была взята относительно большая выборка. Не исключено, что большая часть отнерестовавших в этом году самок погибла. Как мы уже отмечали, у многих особей были пустые желудки и многие были явно истощены. Это косвенно указывает на то, что кормовая база в Осочном и Моховом бедна, и подобная ситуация, вероятно, является перманентной для этих двух озер. С бедностью кормовой базы и недостаточностью кормовых ресурсов для обеспечения созревания самок связывают преобладание самцов в большинстве ручьевых популяций мальмы северных Курильских о-вов (Савваитова и др., 2004). Однако в Моховом, несмотря на бедную кормовую базу и то, что отлов проводился во время нереста, соотношение полов близко к равновесному.

При сравнении популяций более крупной речной с более мелкой ручьевой формой мальмы южных Курильских о-вов (из небольших водото-

ков с водопадами, непреодолимыми для проходной формы) было отмечено (Пичугин и др., 2006), что их специализация сопровождалась тремя сопряженными процессами: 1 – торможением соматического роста, приводящим к раннему проявлению половых различий по пластическим признакам у самцов и самок; 2 – педоморфозом, уменьшающим число элементов в сериальных структурах и уровень дифференцировки некоторых элементов скелета; 3 – уменьшением индивидуальной плодовитости, количества желтка и диаметра ооцита. При этом прослеживалась явная связь между степенью специализации ручьевой формы и присутствием/отсутствием проходной формы в данном речном бассейне. При сравнении исследованных нами выборок относительно мелких особей речной (ручьевой) и озерной форм сахалинской мальмы с более крупной речной формой из основного русла р. Тымь для первых также выявлены торможение соматического роста, выраженные различия по пластическим признакам между мелкими самцами и самками, низкая плодовитость и раннее созревание. Однако уменьшения диаметра ооцита (он близок к среднему для вида значениям 4.5–5.0 мм), как и педоморфоза по большинству исследованных признаков, не наблюдалось. Напротив, закладка максимального для мальмы числа жаберных лучей и растягивание временного периода закладки жаберных тычинок практически до полового созревания может свидетельствовать об отсутствии педоморфоза. Выявленные особенности характерны для всех изучавшихся популяций мальмы Сахалина, что косвенно свидетельствует о том, что репродуктивная связь изученных речных (ручьевых) и озерных популяций мальмы Сахалина с проходной формой, которая, по крайней мере, относительно недавно присутствовала во всех изученных речных бассейнах, или существует и сейчас, или была прервана относительно недавно.

Морфологические различия между сахалинскими популяциями мальмы

Анализ пластических и меристических признаков в 9 исследованных нами выборках мальмы, взятых из водоемов, расстояние между которыми составляло от нескольких километров до нескольких сот километров, выявило следующую картину. По пластическим признакам наибольшие отклонения в морфологии имеются у озерных форм, что, вероятно, обусловлено большими отличиями условий озерных местообитаний от речных и ручьевых. Сходные различия между озерными и речными формами отмечали и другие авторы (например, Сафронов, Скуляк, 1996; Савваитова и др., 2000в). Уровень различий по пластическим и меристическим признакам между разными популяциями сахалинской мальмы не

коррелирует с их географической близостью. Различия по некоторым признакам между популяциями из соседних притоков одной реки (или расположенных рядом двух озер) могут быть больше, чем между наиболее удаленными друг от друга популяциями. Значение коэффициента различий Майра ни по одному из проанализированных меристических признаков не достигает 1. Все это свидетельствует о низком уровне морфологической дивергенции изученных нами популяций мальмы Сахалина.

Проблема, которая возникает при сравнении данных разных авторов, общеизвестна, с нею сталкивались и исследователи, работавшие с гольцами *Salvelinus* (например, Алексеев и др., 2000). При анализе пластических признаков погрешность измерений может быть неожиданно большой, даже если разные операторы измеряют одних и тех же рыб и заранее согласованы схемы промеров (Мина и др., 2005). Вероятность ошибочных заключений возрастает, если при анализе одних и тех же популяций разные авторы использовали выборки разных лет и разные методики анализа. Тут, помимо возможных методических погрешностей, могут накладываться и временная, и возрастная изменчивость исследуемых признаков. По нашим данным, для сахалинских популяций мальмы характерно варьирование возраста закладки конечного числа жаберных тычинок, поэтому даже при анализе рыб разного возраста и размера, взятых из одной популяции, возможны значительные различия как по диапазону варьирования признака, так и по выборочным средним. Существенную ошибку может вносить и использование различных методов анализа (с ализариновым окрашиванием костей и использованием оптики для просчета сериальных элементов или без оных), что также может по-разному проявляться при анализе разных меристических признаков и особей разного размера. Наибольшие различия при применении разных методик можно ожидать в оценке числа жаберных тычинок, что поясняет рис. 2. Краевые тычинки, отмеченные стрелками (1), без ализаринового окрашивания не видны и не прощупываются. Следующие за ними плоские окостенения, могут быть обнаружены с помощью иголки. Остальные тычинки хорошо видны. Таким образом, в выборках, состоящих из более мелких рыб, вероятность недоучета краевых тычинок значительно выше, чем у крупных особей. Мы не исключаем, что было занижено число тычинок в выборке ручьевого формы из ручья Кирпичный (Гриценко, 1975), а также у особей из популяций оз. Октябрьское, рек Анна и Бахура (Сафронов, Скуляк, 1996; Звездов, Сафронов, 2003). За исключением этих данных, оценки средних в выборках сахалинской мальмы варьируют от 19.5 до 22.5.

Оценки выборочных средних числа лучей в плавниках и числа пилорических придатков в разных популяциях сахалинской мальмы, в том числе и тех, что были тестированы в разные годы разными авторами (см. табл. 6), варьируют в довольно узком диапазоне значений. Исключение – оценка числа лучей в анальном плавнике мальмы р. Анна (11.3), которая выглядит завышенной (возможно, Сафронов и Скуляк (1996) приводят суммарное число ветвистых и неветвистых лучей). Оценки среднего числа позвонков, приводимые разными авторами, также довольно близки, хотя, по нашему опыту, выявить возможную ошибку сложно, так как при просчете последних позвонков хвостового стебля без ализаринового окрашивания позвонков и остистых отростков вполне вероятны как завышение показателя, так и недоучет 1–2 элементов. Несколько завышенными выглядят оценки средних для выборок мальмы из оз. Октябрьское и р. Шпаковка. В целом, среднее число позвонков в популяциях мальмы о. Сахалин варьирует в довольно узких пределах 60.9–62.4(63.1). Наибольший разброс выявлен для оценок числа прободенных чешуй в боковой линии (см. табл. 6). Например, данные для разных водоемов бассейна Новоселки, полученные нами, несколько выше, чем у других авторов (Сафронов, Скуляк, 1996), а оценки для мальмы оз. Моховое различаются на 6%. Трудно сказать, в какой мере эти различия могут быть связаны с возможной погрешностью измерения или отражать реальное изменение среднего значения этого признака во времени. Тем не менее, данные по мальме рек Анна, Каштановка и Шпаковка (Сафронов, Скуляк, 1996) все же вызывают у нас большие сомнения. Если их исключить, диапазон варьирования выборочных средних этого признака будет невелик (123–130 чешуй) и в целом соответствует небольшому размаху изменчивости средних значений по числу позвонков.

Несмотря на возможные погрешности, связанные с использованием данных разных авторов, а также колебания значений меристических признаков в выборках разных лет, в целом данные разных авторов хорошо согласуются с полученными нами. Уровень различий между разными выборками сахалинской мальмы не зависит от их географической близости и в целом может быть охарактеризован как низкий. Описанный недавно (Сафронов, Звездов, 2005) новый вид из р. Теньги существенно отличается от симпатрических популяций проходной и жилой форм мальмы (последние две формы авторы статьи также рассматривают как два вида) только по наибольшей высоте тела (H)⁵ и числу чешуй в боковой линии. Из приведенных авторами данных непонятно, когда (одновременно или нет) и где (в одном месте или

⁵ Признак подвержен размерной изменчивости.

в разных) были взяты выборки трех форм из р. Теньги и на основании каких критериев (признаков) шла первичная идентификация принадлежности особей к одной из трех групп (форм). Это важный момент, так как достоверные различия между жилой и проходной формами мальмы по некоторым морфологическим признакам и сделанные на их основе предположения об их репродуктивной изоляции вызывают сомнения. В нашем исследовании были выявлены достоверные различия по некоторым морфологическим признакам между выборками из разных локальностей внутри речных бассейнов, однако это, скорее всего, объясняется как случайными причинами (ошибкой выборки и колебанием значений признаков в малочисленных популяциях отдельных ручьев), так и различием средовых факторов между локальностями. Ни по нашим, ни по литературным (Савваитова и др., 2004; Пичугин и др., 2006) данным каких-либо свидетельств в пользу наличия репродуктивной изоляции между жилой и проходной формами нет. В этой связи, без получения генетических данных, которые позволят определить наличие репродуктивной изоляции, уровень генетической дивергенции и филогенетические взаимоотношения трех форм гольца из р. Теньги, обсуждать их таксономический статус преждевременно.

Морфологические различия между популяциями мальмы и возможная интерпретация клинальной изменчивости числа позвонков

Согласно данным кластерного анализа 20 популяций, проведенного по 9 и 5 меристическим признакам, все они распределяются в два основных кластера, один из которых представлен северной, а другой – южной формой мальмы. При анализе 53 выборок мальмы один из двух основных кластеров представлен популяциями северной формы мальмы Камчатки и некоторыми популяциями южной мальмы Парамушира и Онекотана – двух самых северных, из включенных в кластерный анализ, островов Курильской гряды. Второй основной кластер включает популяции южной формы мальмы. Внутри этого кластера четкой дифференциации по “островному” принципу нет, хотя несколько обособленное положение занимают популяции с Итурупа вместе с двумя выборками с Сахалина и одной с Кунашира. Интересно распределение выборочных средних по числу позвонков в 60 выборках северной и южной форм мальмы (включая два новых вида) (рис. 8). Просматривается снижение числа позвонков от северных популяций к южным, однако назвать эту зависимость клинальной можно лишь условно. Так, на огромном протяжении (от Б. Шантара до юга Сахалина) средние значения числа позвонков варьируют в узком диапазоне (от 61 до 63), и

никакой клинальной изменчивости не наблюдается. В эту же группу попадают и все приморские популяции южной мальмы (см. литературные данные, приведенные в работе Шедько (2002)). Просматриваются две “переходные” зоны, при отсутствии которых были бы видны две явные “ступеньки” в распределении числа позвонков. Первая – между Камчаткой (северная форма мальмы) и о-вами Б. Шантар, Сахалин и Онекотан (южная форма мальмы). На Шумшу и Парамушире присутствуют популяции, имеющие значения, характерные как для популяций Камчатки, так и для популяций трех перечисленных выше островов. Вторая “ступенька” просматривается между популяциями о-вов Б. Шантар, Сахалин и Онекотан, с одной стороны, и популяциями Итурупа и Кунашира (а также Хоккайдо, на рис. 6 эти данные не приведены), с другой стороны. На Урупке присутствуют популяции со значениями числа позвонков, которые характерны для указанных выше двух групп.

На наличие клинальной изменчивости числа позвонков (и некоторых других признаков) в популяциях мальмы на протяжении ареала от Камчатки на юг вдоль Курильской гряды указывали многие исследователи (например, Савваитова, 1989; Гриценко и др., 1998; Савваитова и др., 2004). С учетом известных данных о влиянии температуры на ранних стадиях онтогенеза на число позвонков (Tåning, 1952; Татарко, 1968; Fowler, 1970) предполагалось, что широтная клина по числу позвонков обусловлена, скорее всего, наличием температурного градиента. Однако в таком случае подобную клину можно было бы ожидать и среди материковых и островных (от Б. Шантара до юга Сахалина) популяций, но ее нет. Еще Бенке (Behnke, 1980) отмечал, что промежуточные значения этого признака в ряде популяций (в частности, на Аулетских о-вах), скорее всего, объясняются последствиями вторичного контакта и интрогрессивной гибридизации между северной и южной формами мальмы. В пользу этого объяснения высказался и Шедько (2002), анализируя S-образную клину при переходе от популяций мальмы Камчатки к популяциям южных Курильских о-вов и Хоккайдо. Более того, согласно его данным, на Шумшу, помимо южной мальмы, обитает и северная, а вместо четкой разделительной линии между ареалами двух форм, которая, как предполагалось (Гриценко и др., 1998), проходит по 1-му Курильскому проливу, вероятно, существует относительно широкая зона вторичной интерградации. Единичные особи северной мальмы отлавливаются и на Хоккайдо (см. ссылки: Шедько, 2002).

Исходя из имеющихся у нас данных, можно предположить, что хотя температура и другие средовые факторы влияют на число позвонков в отдельных популяциях мальмы, различия между

разными группами популяций и общая картина распределения этого признака на ареале объясняются вторичным контактом и прошедшей интрогрессивной гибридизацией между популяциями северной и южной форм мальмы, вышедших из разных ледниковых рефугиумов и имевших разное число позвонков. Вполне возможно, что в ледниковое время в разных рефугиумах оказались изолированными не только северная и южная форма, но и некоторые группы популяций последней. Известно, что в ледниковое время вследствие резкого падения уровня мирового океана Сахалин соединился с материком, с Хоккайдо (и другими японскими о-вами) и Кунаширом, а Камчатка – с Шумшу и Парамуширом (Безверхний и др., 2002). Резко изменилась экологическая обстановка в регионе и в отдельных его частях, поэтому в разных изолятах (или полуизолятах) мальмы сформировались разные значения числа позвонков и других меристических признаков. В послеледниковое время началось расселение мальмы из разных рефугиумов по ареалу, что привело к вторичному контакту и интрогрессивной гибридизации, последствия которых в силу многих причин в разных местах могли различаться. Этим и объясняются, с одной стороны, отсутствие клины по числу позвонков среди материковых популяций южной мальмы, а также среди островных – от Б. Шантара до юга Сахалина, которые представлены в основном выходцами из одного рефугиума, и с другой, – наличие двух “ступенек” между Камчаткой и южными Курильскими о-вами, где пришли во вторичный контакт северная и южная формы мальмы, причем последняя, скорее всего, также представлена выходцами из двух рефугиумов.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарны Н.В. Гордеевой (ИОГен РАН) за помощь в сборе материала, а также В.Б. Корякину и Т. Данилову (Кировская КНС Сахрыбвода) за помощь в сборе материала и гостеприимство; В.Д. Никитину (СахНИРО), А.К. Клитину (СахНИРО) и С.Н. Сафронову (Сахалинский ГУ) за помощь в организации экспедиции в бассейн р. Новоселки и консультации. Авторы признательны М.В. Мине (ИБР РАН) и К.А. Савваитовой (МГУ) за критические замечания и полезные советы, высказанные при обсуждении рукописи.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты № 06-04-48084а и № 05-04-48413).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алексеев С.С., Груздева М.А., Скопец М.Б. 2004. Ихтиофауна Шантарских островов // Вопр. ихтиологии. Т. 44. № 1. С. 42–58.
- Алексеев С.С., Пичугин М.Ю., Самусенок В.П. 2000. Разнообразие арктических гольцов Забайкалья по меристическим признакам, их положение в комплексе *Salvelinus alpinus* и проблема происхождения симпатрических форм // Вопр. ихтиологии. Т. 40. № 3. С. 293–311.
- Безверхний В.Л., Плетнев С.П., Набулин Ф.Ф. 2002. Очерк геологического строения и развития Курильской островодужной системы и смежных территорий островов // Мат-лы междунар. Курильского проекта. Владивосток: Дальнаука. С. 9–23.
- Берг Л.С. 1948. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. 4-е изд. Ч. I. М.–Л.: Изд-во АН СССР, 466 с.
- Богущая Н.Г., Насека А.М. 2004. Каталог бесчелюстных и рыб пресных и солоноватых вод России с номенклатурными и таксономическими комментариями. М.: Т-во науч. изд. КМК, 389 с.
- Боровиков В.П. 2003. STATISTICA. Искусство анализа данных на компьютере. СПб.: Изд-во Дом Питер, 688 с.
- Вуколов Э.А. 2004. Основы статистического анализа. М.: Форум Инфра-М, 464 с.
- Глубоковский М.К. 1995. Эволюционная биология лососевых рыб. М.: Наука, 343 с.
- Гриценко О.Ф. 1970. Экологические взаимоотношения гольцов р. *Salvelinus* и лососей р. *Oncorhynchus* в реках Сахалина. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Калининград: КТИРПХ, 20 с.
- Гриценко О.Ф. 1975. Систематика и происхождение сахалинских гольцов рода *Salvelinus* // Тр. Всесоюз. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Вып. 106. С. 141–160.
- Гриценко О.Ф. 2002. Проходные рыбы острова Сахалин. Систематика, экология, промысел. М.: ВНИРО, 248 с.
- Гриценко О.Ф., Савваитова К.А., Груздева М.А., Кузищин К.В. 1998. О таксономическом положении гольцов рода *Salvelinus* северных Курильских островов // Вопр. ихтиологии. Т. 38. № 2. С. 189–198.
- Жульков А.И., Шершнев А.П. 1981. К морфологической характеристике проходного гольца (род *Salvelinus*) восточного побережья острова Сахалин // Рыбы в экосистемах лососевых рек Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. С. 102–105.
- Зайцев Г.Н. 1973. Методика биометрических расчетов. Математическая статистика в экспериментальной ботанике. М.: Наука, 256 с.
- Звездов Т.В., Сафронов С.Н. 2003. Озерно-ручьевая мальма *Salvelinus curilus* (Pallas, 1833) озера Октябрьское Сахалина // Чтения памяти В.Я. Леванидова. Вып. 2. С. 387–397.
- Майр Э. 1971. Принципы зоологической систематики. М.: Мир, 454 с.
- Мина М.В., Лёвин Б.А., Мирановский А.Н. 2005. О возможности использования в морфометрических исследова-

- дованиях рыб оценок признаков, полученных разными операторами // Вопр. ихтиологии. Т. 45. № 3. С. 331–341.
- Пичугин М.Ю. 1991. Морфобиологические особенности и структура популяций проходного гольца рода *Salvelinus* Курильского озера (южная Камчатка) // Биология гольцов Дальнего Востока. Владивосток: ДВО АН СССР. С. 112–123.
- Пичугин М.Ю. 1997. Морфо-биологическая характеристика проходного гольца (*Salvelinus*) р. Быстрой (западная Камчатка) // Тез. докл. I конгр. ихтиологов России. Астрахань, сентябрь 1997 г. С. 49.
- Пичугин М.Ю., Сидоров Л.К., Гриценко О.Ф. 2006. О ручьевых гольцах южных Курильских островов и возможном механизме образования карликовых форм мальмы *Salvelinus malma curilus* (Pallas) // Вопр. ихтиологии. Т. 46. № 2. С. 224–239.
- Правдин И.Ф. 1966. Руководство по изучению рыб. М.: Пищепромиздат, 120 с.
- Савваитова К.А. 1989. Арктические гольцы (структура популяционных систем, перспективы хозяйственного использования). М.: Агропромиздат, 223 с.
- Савваитова К.А., Гриценко О.Ф., Груздева М.А., Кузицин К.В. 2000а. Жизненная стратегия и фенетическое разнообразие гольцов рода *Salvelinus* из озера Черное (о. Онекотан, Курильские острова) // Вопр. ихтиологии. Т. 40. № 6. С. 743–763.
- Савваитова К.А., Груздева М.А., Кузицин К.В. и др. 2000б. Водные биологические ресурсы острова Уруп. М.: ВНИРО, 90 с.
- Савваитова К.А., Груздева М.А., Кузицин К.В. и др. 2004. Ручьевые гольцы рода *Salvelinus* северных Курильских островов // Вопр. ихтиологии. Т. 44. № 1. С. 89–101.
- Савваитова К.А., Кузицин К.В., Груздева М.А. и др. 2000в. Гольцы (род *Salvelinus* (Nilsson) Richardson) из водоемов северных Курильских островов // Водные биологические ресурсы северных Курильских островов. М.: Изд-во ВНИРО. С. 53–127.
- Сафронов С.Н., Звездов Т.В. 2005. *Salvelinus vasiljevae* sp. nova – новый вид пресноводных гольцов (Salmonidae, Salmoniformes) северо-западного Сахалина // Вопр. ихтиологии. Т. 45. № 6. С. 737–748.
- Сафронов С.Н., Скуляк В.А. 1996. Жилая мальма *Salvelinus malma krascheninnikovi morfa curilus* Сахалина. Деп. ВИНТИ № 2214-В96, 77 с.
- Таранец А.Я. 1936. Пресноводные рыбы бассейна северо-западной части Японского моря // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Т. 4. Вып. 2. С. 483–537.
- Татарко К.И. 1968. Влияние температуры на меристические признаки рыб // Вопр. ихтиологии. Т. 8. Вып. 3. С. 111–118.
- Черешнев И.А., Волобуев В.В., Шестаков А.В., Фролов С.В. 2002. Лососевидные рыбы северо-востока России. Владивосток: Дальнаука, 496 с.
- Шедько С.В. 2002. Обзор пресноводной ихтиофауны. Растительный и животный мир Курильских островов // Мат-лы междунар. Курильского проекта. Владивосток: Дальнаука. С. 118–134.
- Behnke R.J. 1980. A systematic review of the genus *Salvelinus* // Chars: salmonid fishes of the genus *Salvelinus*. E.K. Balon (ed.). Hague: Dr. W. Junk Publ. P. 441–480.
- Fowler J.A. 1970. Control of vertebrae number of teleosts – an embryological problem // Quart. Rev. Biol. V. 45. № 2. P. 148–167.
- Maekawa K. 1977. Studies on the variability of the landlocked Miyabi char, *Salvelinus malma miyabei*. III. Geographical variation of the Dolly Varden, *Salvelinus malma*, and the morphological characters of the Miyabi char // Jap. J. Ichtyol. V. 24. P. 49–56 (in Japanese).
- Rice W.R. 1989. Analyzing tables of statistical test // Evolution. V. 43. № 1. P. 223–225.
- Sneath P.H.A., Sokal R.R. 1973. Principles of numerical taxonomy. San Francisco: Freeman, 359 p.
- Tåning A.V. 1952. Experimental study of meristic characters in fishes // Biol. Rev. Phil. Soc. V. 27. № 2. P. 169–193.
- Vasil'eva E.D., Stygar V.M. 2000. *Salvelinus gritzenkoi* – a new species of char from the North Kuril Islands (Salmonidae, Salmoniformes) // Folia zool. V. 49. № 4. P. 317–320.