

На правах рукописи

Салтыкова Елена Александровна

**Морфологическое разнообразие и дивергенция гольцов рода *Salvelinus*
озера Кроноцкое (Восточная Камчатка)**

Специальность 03.02.06 — ихтиология

Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Москва-2015

Работа выполнена на кафедре ихтиологии биологического факультета Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова.

Научный руководитель: доктор биологических наук, профессор
Кузищин Кирилл Васильевич

Официальные оппоненты: доктор биологических наук,
Котляр Александр Николаевич
(Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
«Институт океанологии имени П. П. Ширшова Российской
академии наук», главный научный сотрудник)

кандидат биологических наук,
Леман Всеволод Николаевич
(Федеральное государственное унитарное предприятие
«Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного
хозяйства и океанографии», заведующий лабораторией
воспроизводства лососевых рыб)

Ведущая организация: Камчатский филиал Тихоокеанского института
географии Дальневосточного отделения Российской академии
наук

Защита состоится «12» февраля 2016 г в 15 ч. 30 мин. часов на заседании диссертационного совета Д 501.001.53 при Московском государственном университете имени М.В.Ломоносова по адресу: 119991, г. Москва, ул. Ленинские Горы, д. 1, строение 12, биологический факультет, ауд. 389.

С диссертацией можно ознакомиться в Научной библиотеке МГУ имени М.В.Ломоносова (119991, Москва, Ломоносовский проспект, д. 27, фундаментальная библиотека, отдел диссертаций) и на интернет-сайте www.bio.msu.ru.

Автореферат разослан «___» _____ 2015 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета Д 501.001.53,
кандидат биологических наук



Т.И. Куга

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность исследования

Рыбы семейства Salmonidae обладают высоким уровнем изменчивости на видовом и внутривидовом уровнях. Одной из наиболее сложных групп лососёвых рыб являются гольцы рода *Salvelinus*. Они способны к образованию симпатричных и аллопатричных группировок разного иерархического уровня, выяснение происхождения и таксономический статус которых представляет существенную проблему. Особенно сильно дивергенция у гольцов проявляется в изолированных горных водоемах с обедненной ихтиофауной. Ярким примером высокого разнообразия гольцов в замкнутом водоеме является “пучок форм” в бассейне озера Кроноцкое на Камчатском полуострове. Озеро было образовано в результате возникновения лавовой плотины на реке Кроноцкая после извержения вулкана. Ихтиофауна водоема - уникальный природный объект и удобная модель для исследования механизмов видообразования (Викторовский, 1978).

Впервые фактические сведения об ихтиофауне и гидрологическом режиме озера приводятся по итогам работы Камчатской экспедиции Ф.П. Рябушинского (1908-1910 гг.), организованной под эгидой Русского географического общества. В 70-х – 80-х годах был выполнен ряд фундаментальных исследований, посвященных изучению систематического статуса и места гольцов в экосистеме оз. Кроноцкое (Викторовский, 1978; Куренков, 1979; Савваитова, 1989). Полученные результаты были дополнены М.К. Глубоковским (1995), и разнообразие гольцов озера было сведено к трём эндемичным симпатричным видам: белый голец *S. albus* (Glubokovsky 1977), носатый голец *S. schmidtii* (Viktorovsky 1978) и длинноголовый голец *S. kronocius* (Viktorovsky 1978), занимающие пищевые ниши полифага, бентофага и ихтиофага, соответственно. Видовой статус этих форм до сих пор остается дискуссионным (Радченко и др., 2006; Ostberg et al., 2009; Oleinik, Skurikhina, 2010). В течение последних десяти лет был выделен еще ряд форм кроноцких гольцов: карликовый голец, речная мальма, малоротый и большеротый гольцы (Павлов и др., 2003, 2013; Маркевич и др., 2014). Малоротый голец является преимущественно бентосоядным полифагом, большеротый и речная мальма – бентофагами. В желудках карликовых гольцов были обнаружены водоросли и планктонные ракообразные.

Таким образом, в настоящее время, по мнению большинства исследователей, в бассейне оз. Кроноцкое существует ряд форм гольцов. Каждая из форм характеризуется специфическим распределением в водоёме, локализацией нерестилищ и сроками нереста, предпочитаемыми объектами питания, возрастным составом и ростом, а также генетическими особенностями (Викторовский, 1978; Савваитова, 1989; Ostberg et al., 2009; Сенчукова и др., 2012; Павлов и др., 2013; Сенчукова, 2014; Кржевицкая, 2014; Маркевич и др., 2014). Однако уровень морфологической дивергенции форм друг от друга, а также общее число форм остаются дискуссионными. В частности, существует мнение о тождественности карликового и малоротого гольцов ввиду их значительного сходства, выявленного как при анализе внешней морфологии, так и при анализе мт-ДНК (Сенчукова, 2014). Однако эти формы имеют различные сроки и места нереста, а также расходятся по предпочитаемым глубинам (Павлов и др., 2013; Маркевич и др., 2014).

Цель исследования: оценить характер дивергенции разных форм гольцов бассейна оз. Кроноцкое по внешним морфологическим и краниологическим признакам.

Исходя из цели работы, были поставлены следующие задачи:

- по собственным и литературным данным провести анализ биологических и морфологических особенностей белого, носатого, длинноголового, малоротого и большеротого гольцов оз. Кроноцкое;
- изучить строение черепа гольцов оз. Кроноцкое, оценить внутригрупповую изменчивость краниологических признаков;
- оценить размерную изменчивость краниологических признаков у каждой исследуемой формы гольцов;
- провести сравнительный анализ краниологических признаков разных форм с учётом их размерной изменчивости;
- выявить краниологические признаки, характеризующие каждую из форм.

Научная новизна

Впервые стандартными морфологическими и остеологическими методами на репрезентативном материале одним оператором изучены пять форм гольцов оз. Кроноцкое. Впервые описано строение черепа у малоротого и большеротого гольцов. Полученные данные демонстрируют высокий уровень экологической и морфологической пластичности гольцов оз. Кроноцкое.

Обнаружены две новые формы гольцов (большеротый и малоротый) и дано их полное описание: диагноз, внешняя морфология, окраска, питание, предпочитаемый биотоп.

Показано, что основные морфологические признаки, дифференцирующие гольцов оз. Кроноцкое – форма, размеры и расположение рта - формируются, в основном, за счет специфических изменений в строении костей верхней и нижней челюстей.

Теоретическое и практическое значение

Результаты исследования расширяют представления о закономерностях изменчивости ряда остеологических признаков и общей морфологической изменчивости у гольцов р. *Salvelinus*. Эти результаты могут быть использованы для характеристики степени дивергенции в “пучке форм или видов” рыб в курсах лекций по зоологии позвоночных, ихтиологии и теории эволюции для студентов ВУЗов.

Апробация работы

Основные результаты исследований были представлены на школе-конференции молодых учёных «Современные представления и методы исследования микроэволюционных процессов» (Борок, 2011); VII и VIII международном симпозиуме по гольцам (Южно-Сахалинск, 2012; Tromso, 2015); на XXI международной конференции студентов, аспирантов и молодых ученых "Ломоносов-2014" (Москва); на XV международной научной

конференции "Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей" (Петропавловск-Камчатский, 2014).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 8 работ, в том числе 2 статьи в журналах, рекомендуемых ВАК.

Основные положения, выносимые на защиту:

1. В основе фенетического разнообразия кроноцких гольцов лежит трофический полиморфизм, определяющий, в частности, форму и размеры ротового аппарата. Строение ротового аппарата служит одним из основных признаков при диагностике форм гольцов.
2. Среди гольцов Кроноцкого озера наибольшие морфологические отличия от остальных озерных форм обнаруживает большеротый голец, характеризующийся узкой пищевой специализацией. Длинноголовый, белый и носатый гольцы демонстрируют непрерывный ряд изменчивости по краниологическим признакам, на одном конце которого находится длинноголовый, на другом – носатый гольцы.
3. У особей белого и носатого гольцов существенные размерные изменения в пропорциях костей черепа проявляются только после достижения определенной длины тела ($FL > 400$ мм и 350 мм, соответственно), тогда как у большеротого гольца изменения пропорций костей наблюдаются во всех размерных группах.

Структура диссертации. Работа изложена на 166 страницах, содержит 51 таблицу и 48 рисунков. Диссертация состоит из введения, восьми глав, заключения, выводов и списка литературы, содержащего 142 источника, и приложения.

Благодарности. Автор глубоко признателен К.В. Кузищину (МГУ) за общее руководство при подготовке данной работы и Г.Н. Маркевичу (МГУ) за организацию экспедиционных работ. Автор благодарен А.С. Голубцову (ИПЭЭ РАН), М.В. Мине (ИБР РАН), Е.В. Есину (ВНИРО), М.Ю. Пичугину (МГУ) за конструктивные замечания и рекомендации при работе над текстом диссертации. Кроме того, автор благодарит дирекцию ФГБУ "Кроноцкий государственный заповедник" в лице Т.И. Шпиленка, а также выражает глубокую благодарность А.В. Тиуну (ИПЭЭ РАН) за обработку проб стабильных изотопов. В сборе, обработке и описании ихтиологического материала, а также изучении питания рыб неоценимую помощь оказали Л.А. Анисимова (ВНИРО); А.М. Малютин (МГУ), Р. Кнудсен (Университет Тромсё, Норвегия), а также инспектор Кроноцкого государственного заповедника Т.П. Егоров.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. Происхождение и разнообразие внутривидовых форм у рыб со сложной структурой вида. Опыт применения краниологического анализа для выяснения эволюционных взаимоотношений в группе лососевых рыб (обзор литературы)

По литературным данным на примере цихлид Великих Африканских озер, барбусов оз. Тана и гольцов р. *Salvelinus* дан анализ симпатрии морфологически различающихся форм рыб. Особое внимание уделено гольцам р. *Salvelinus*, являющимся объектом данного исследования, а также краниологическому методу как одному из наиболее традиционных методов, применяемых для выяснения эволюционных взаимоотношений в группе лососевых рыб. На основе литературных данных приводится описание ихтиофауны оз. Кроноцкое.

Глава 2. Материал и методы исследования

На основе литературных и собственных данных приводится физико-географическое описание бассейна оз. Кроноцкое (Восточная Камчатка): орография и гидрография, климат, температурный и водный режимы и т.д. Площадь водного зеркала составляет 246 км², объём водной массы озера – 14.2 км³, площадь водосборной территории – 2330 км². Максимальная глубина озера составляет 136 м, средняя – 58 м (Аракельянц, Ткаченко, 2012). Из озера вытекает река с одноимённым названием, первые 15 км которой представлены системой порогов, непроходимых для анадромных рыб.

Материалом для исследования послужили выборки пяти наиболее распространенных форм гольцов, собранные в оз. Кроноцком: белого (n=126), носатого (n=117), длинноголового (n=45), малоротого (n=21) и большеротого (n=54). Для сравнения была привлечена выборка проходной мальмы из р. Кроноцкая (n=41). Особи были классифицированы по принципу наиболее полного соответствия первичному описанию форм (Викторовский, 1978; Черешнев и др., 2002; Павлов и др., 2013; Маркевич и др., 2014). В исследование не были включены особи, занимающие промежуточное положение между массовыми формами, так как целью работы является определение характера дивергенции между описанными в литературе формами.

Хотя в течение четырех лет нами проводились постоянные обловы бассейна озера, истока р. Кроноцкая и рек-притоков озера, не все описанные в литературе формы охвачены исследованиями в равной мере. Так, нам не удалось поймать карликовых гольцов, обитающих в истоке р. Кроноцкая. Кроме того, несмотря на значительные рыболовные усилия и постоянные наблюдения, в реках-притоках (Лиственичная, Унана и Узон) нам не удалось поймать «речную мальму», описанную Павловым и соавторами (2013) по результатам сборов 2003 г. По-видимому, в данный период (2010-2013) эти формы резко сократились в численности.

Озерных гольцов отлавливали в период с мая по октябрь 2010-2013 гг. непосредственно в озере с помощью стандартного набора ставных жаберных сетей с шагом ячеей от 10x10 до 60x60 мм. Сетные порядки уходили на расстояние до 100 м, захватывая глубины от 1 до 114 м.

Все особи были подвергнуты биологическому анализу. Измеряли длину тела по Смитту (далее - *FL*) и анализировали 10 меристических и 14 пластических признаков (для последних рассчитывались индексы значений: отношение значения каждого признака к длине тела особи). Обработку черепов проводили в соответствии с принятыми методиками остеологического анализа (Norden, 1961; Васильева, 1977 и др.). Исследованы следующие 17 костей черепа: supraethmoideum, praemaxillare, palatinum, vomer, maxillare, dentale, articulare, quadratum, hyomandibulare, operculum, suboperculum, interoperculum, praeoperculum, parasphenoideum, frontale, entopterygoideum, metapterygoideum. При анализе использовали относительные значения (индексы) остеологических признаков (нормированные на длину кости (Павлов и др. 2001)).

Выборки гольцов были разбиты на размерные группы по длине тела с шагом 50 мм. Всего было сформировано 8 размерных групп: от первой - особи с *FL* менее 150 мм (только большеротые) до восьмой – особи с *FL* более 450 мм (только белые и длинноголовые).

При проведении статистического анализа было выявлено, что в ряде выборок распределение индексов достоверно отличается от нормального, поэтому для сравнения выборок были использованы методы непараметрической статистики (критерии Манна-Уитни (для парных сравнений) и Краскелла-Уоллеса с учетом поправки Бонферрони (для сравнения нескольких выборок) (Рунион, 1982)). В таблицах данные представлены в виде средних значений с указанием стандартного отклонения, минимума и максимума. С помощью метода наименьших квадратов строились два вида линий регрессии, показывающих зависимость величины промера от длины тела, с использованием: 1) аллометрического уравнения вида $Y=aFL^b$ и 2) полинома второй степени $Y=aFL^2+bFL+c$.

Для наглядного сопоставления всех исследуемых форм был применен метод главных компонент (PCA). При этом значения собственных векторов рассчитывались по корреляционной матрице (James, McCullach, 1990).

Все исследование было разделено на несколько этапов. Первый этап – оценка степени полового диморфизма у пяти форм гольцов оз. Кроноцкое. Второй этап – сравнение пяти форм гольцов из оз. Кроноцкое между собой и с проходной мальмой по параметрам внешней морфологии (меристические и пластические признаки). Третий этап – анализ размерной изменчивости пропорций костей черепа. Четвертый этап – сравнение всех пяти форм гольцов оз. Кроноцкое между собой и с проходной мальмой по остеологическим признакам.

На первом, втором и четвертом этапах дополнительно, при анализе без разбиения на размерные группы, значения признаков были преобразованы по уравнению аллометрической зависимости: $\lg Y_i = \lg X_i - b(\lg FL_i - \lg FL)$, где Y_i и X_i – соответственно преобразованное и исходное значение признака X у i -той особи, FL_i – длина i -той особи (мм), FL – средняя длина особей в выборке, b – аллометрический коэффициент (тангенс угла наклона линии регрессии логарифмированных значений промера на логарифмированные значения длины тела) (Thorpe, 1975; Reist, 1985, 1986). Кроме того, в работе использованы результаты анализа содержания стабильных изотопов $\delta^{13}C$ и $\delta^{15}N$ в мускулатуре пяти форм гольцов оз. Кроноцкое, проведенного Г.Н. Маркевичем и А.В. Тиуновым в Институте проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН.

Глава 3. Фенетическое разнообразие гольцов оз. Кривоное

Дается характеристика всех описанных в литературе форм гольцов (по собственным и литературным данным).

В таблице 1 представлены основные биологические и морфологические особенности 5 форм гольцов оз. Кривоное, вошедших в данное исследование.

Глава 4. Анализ содержания стабильных изотопов $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ в мускулатуре пяти форм гольцов оз. Кривоное

Наиболее специализированные формы (носатый, большеротый и длинноголовый гольцы) характеризуются специфическим содержанием стабильных изотопов углерода и азота ($\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$). В свою очередь, белый и малоротый гольцы обладают широким спектром содержания стабильных изотопов в мускулатуре, что, по-видимому, говорит об их слабой или отсутствующей пищевой специализации.

Глава 5. Сравнение форм гольцов Кривоногого озера и проходной мальмы р. Кривоноя по внешним морфологическим признакам

5.1 Меристические признаки. У всех форм гольцов пределы варьирования большинства признаков близки между собой или совпадают. Исключением являются количество чешуй в боковой линии у малоротого и большеротого гольцов, а также количество жаберных тычинок у большеротого – их несколько меньше, чем у остальных изучаемых форм). При этом по ряду меристических признаков между разными формами гольцов Кривоногого озера обнаружены статистически достоверные различия (критерий Манна-Уитни), однако в разных попарных сравнениях набор таких признаков не одинаков. Наибольшее количество достоверных различий было выявлено при сравнении большеротого гольца с остальными озерными формами и проходной мальмой. В наименьшей степени отличаются между собой белый и носатый гольцы. В пространстве первых двух главных компонент наибольшее пересечение наблюдается между выборками белого, носатого, длинноголового гольцов и выборкой проходной мальмы; наименьшее - между выборками малоротого, большеротого гольцов и выборкой проходной мальмы. В целом можно утверждать, что по меристическим признакам в наибольшей степени обособлены большеротый и малоротый гольцы.

5.2 Пластические признаки. Статистически достоверные различия (критерий Манна-Уитни) между формами гольцов выявлены по пропорциям тела, размеру и форме парных и непарных плавников. В целом, длинноголовый и большеротый гольцы достоверно отличаются от остальных форм по наибольшему количеству признаков. В наименьшей степени отличаются друг от друга белый и малоротый гольцы. В пространстве первых двух главных компонент наибольшее пересечение наблюдается между выборками белого, носатого, малоротого и большеротого гольцов; наименьшее - между выборками носатого и длинноголового, а также между выборками проходной мальмы и длинноголового гольца. В целом можно утверждать, что по пластическим признакам в наибольшей степени обособлен длинноголовый голец.

Таблица 1. Морфологические и экологические характеристики пяти наиболее распространенных форм гольцов оз. Кроноцкое

1	2	3	4	5	6
	Белый	Носатый	Длинноголовый	Малоротый	Большеротый
Фото головы					
Размеры	$FL_{max} = 750$ мм	$FL_{max} = 450$ мм	$FL_{max} = 700$ мм	$FL_{max} = 200$ мм	$FL_{max} = 300$ мм
Форма головы	Коническая	Укороченная, закругленная	Удлиненная, заостренная	Укороченная, закругленная	Коническая
Форма рта	Конечный	Нижний или полунижний	Конечный	Конечный или полунижний	Полуверхний
<i>c</i>	21.3 (17.3-24.6)	20.8 (18.1-22.5)	23.8 (21.2-25.7)	19.73 (18.1-21.3)	20.6 (19.5-22.9)
<i>l.l.</i>	136 (130-143)	133 (122-143)	135 (132-141)	126 (121-136)	127 (123-132)
<i>rb1</i>	12.5 (10-14)	12.4 (11-14)	12.7 (11-14)	12.1 (10-13)	11.3 (10-12)
<i>rb2</i>	11,8(10-14)	11.5 (10-14)	12.2 (11-13)	10.5 (9-12)	11 (10-12)
<i>sp.br</i>	21.3(16-24)	20.7 (18-23)	22.2 (20-25)	19 (15-22)	16.4 (15-18)
<i>pc</i>	32.5 (24-40)	30.9 (23-41)	25.9 (25-29)	31.9 (24-43)	33.3 (27-42)
<i>vert.</i>	66.3 (57-70)	66.3 (63-69)	65.8 (62-68)	63.6 (61-67)	64.4 (61-68)
<i>D</i>	9.5 (9-11)	9.5 (8-11)	9.4 (8-10)	10.2 (9-11)	9.1 (9-10)
<i>A</i>	8.4 (8-9)	8.06 (7-10)	8.33 (7-9)	9.25 (8-10)	8 (7-9)
<i>P</i>	13 (11-15)	12.9 (12-15)	13.13 (12-15)	12.5 (12-13)	13.4 (12-14)
<i>V</i>	7.9 (7-9)	8 (7-9)	8.2 (7-9)	8.2 (7-9)	8.1 (8-9)

Таблица 1. Окончание

Плодовитость (ср. знач.)	1525	1278	4102	324	1286
Образ жизни	Полифаг; в озере встречается повсеместно и практически на любых глубинах	Бентофаг; крупные особи питаются преимущественно гаммарусом; обитает в озере преимущественно на литорали	Ихтиофаг; одиночно встречается по всему озеру, как у берегов, так и в открытой части	Полифаг; питается преимущественно бентосом (личинками хирономид). Обитает только в озере, на глубинах от 5 до 70 метров, в реки не заходит	Бентофаг; основной пищевой объект - личинки хирономид; обитает только в озере, на глубинах от 15 до 114 метров, в реки не заходит
Нерест	Речной; в порожистых верховьях	Речной; в боковых протоках или в расширениях основного русла со спокойным течением	Речной; в верховьях выше порогов	Озерный	Озерный

Примечание: перед скобками даны средние значения, в скобках – пределы варьирования признаков; *c* – длина головы; *ll* – количество прободённых чешуй в боковой линии; *rb.1*, *rb.2* – количество жаберных лучей соответственно слева и справа; *sp.br.* – количество жаберных тычинок на 1-й жаберной дуге; *pc* – количество пилорических придатков; *vert.* – общее количество позвонков; *D*, *A*, *P*, *V* – количество лучей соответственно в спинном, анальном, грудном и брюшном плавниках.

Глава 6. Описание костей черепа пяти форм гольцов в оз. Кривоцкое и проходной мальмы р. Кривоцкая

6.1. Дается характеристика 17 костей черепа для пяти форм гольцов в оз. Кривоцкое и проходной мальмы р. Кривоцкая.

6.2. Для *supraethmoideum*, *vomer*, *maxillare*, *dentale* и *hyomandibulare* были выделены варианты формы костей, встречающиеся с разной частотой в выборках белого, носатого, длинноголового, малоротого, большеротого гольцов и проходной мальмы. На рисунках 2 – 6 представлено процентное соотношение этих вариантов в исследуемых выборках гольцов.

Supraethmoideum. Было выделено два варианта формы кости (рис 1): кость расширена назад - ширина задней части намного превышает ширину головки (вариант 1); кость не расширена назад - ширина задней части примерно равна ширине головки (вариант 2).

Maxillare. Было выделено три варианта формы кости (рис.2): кость прямая (вариант 1); кость дугообразно изогнута (вариант 2); кость S-образно изогнута (вариант 3).

Vomer. По расположению зубов на головке сошника было выделено три варианта формы кости (рис. 3): зубы расположены в один поперечный ряд (вариант 1); V-образно (вариант 2) и “гроздь” (вариант 3). По максимальной ширине рукоятки сошника также было выделено три варианта: слабая (<1/3 ширины головки, вариант а), средняя (около половины ширины головки, вариант б), сильная (> половины ширины головки, вариант с), рис. 2.

Dentale. Было выделено два варианта формы кости (рис 4): со ступенчатым восходящим отростком (вариант 1) и с пологим восходящим отростком (вариант 2).

Hyomandibulare. Было выделено два варианта формы кости (рис. 5): с гребнем на внешней поверхности кости (вариант 1) и без гребня (вариант 2).

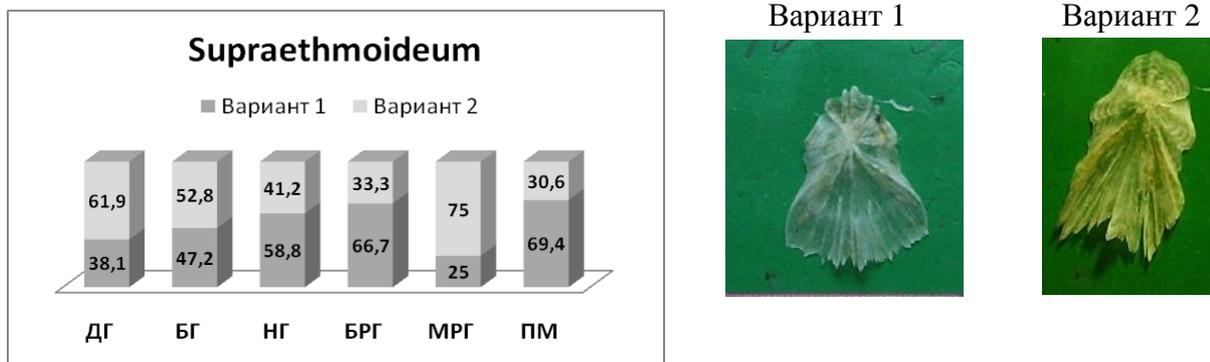
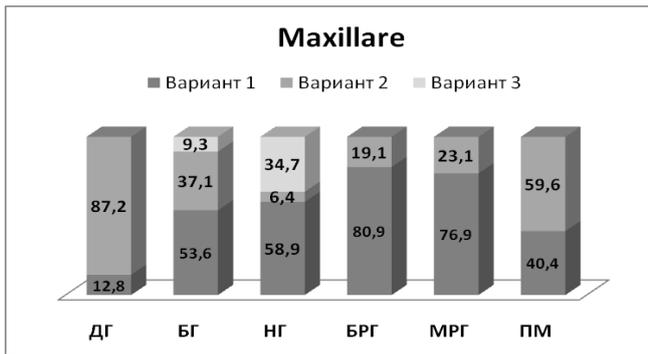


Рисунок 1. *Supraethmoideum*: соотношение вариантов формы кости (%) у исследуемых форм гольцов



Вариант 1

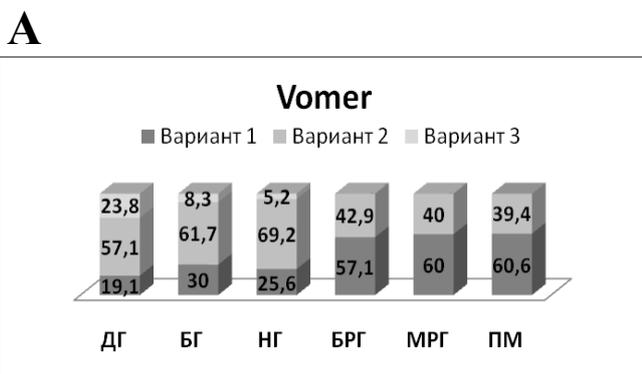


Вариант 2



Вариант 3

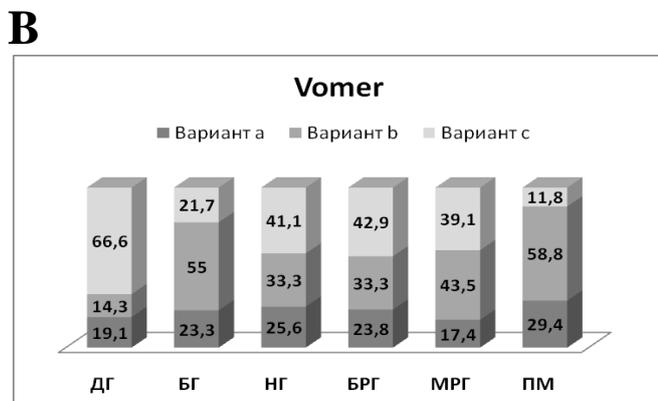
Рисунок 2. Maxillare: соотношение вариантов формы кости (в %) у исследуемых форм ГОЛЬЦОВ



Вариант 1

Вариант 2

Вариант 3



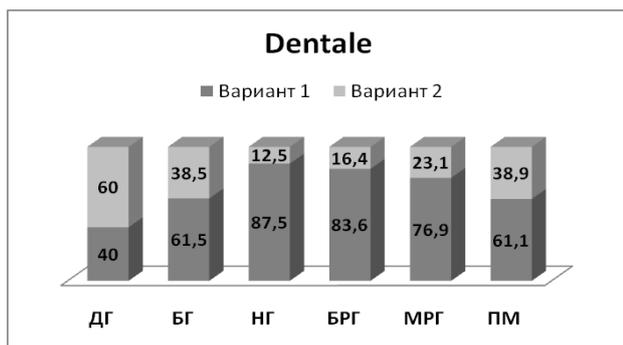
Вариант a

Вариант b

Вариант c



Рисунок 3. Vomer: соотношение вариантов формы кости (%) у исследуемых форм гольцов: (расположение зубов (A) и ширина рукоятки (B))

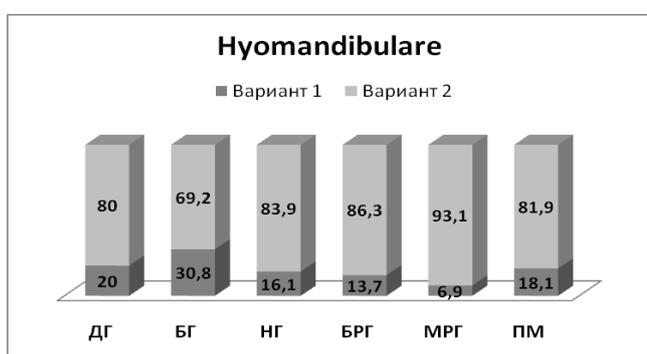


Вариант 1



Вариант 2

Рисунок 4. Dentale: соотношение вариантов формы кости (%) у исследуемых форм ГОЛЬЦОВ



Вариант 1



Вариант 2



Рисунок 5. Hyomandibulare: соотношение вариантов формы кости (%) у исследуемых форм гольцов

6.3 Анализ размерной изменчивости пропорций костей черепа

Наибольшая размерная изменчивость пропорций обнаружена у челюстных костей. В выборках длинноголового гольца и проходной мальмы пропорции костей практически не меняются с ростом рыбы.

Из таблиц 2 и 3 видно, что в выборках белого и носатого гольцов пропорции черепных костей с ростом рыбы резко меняются (у белого при достижении *FL* около 400 мм, у носатого – 350 мм). Выявлены достоверные различия: увеличивается длина сочленовной части articulare (Alcf), укорачивается его свободная часть (Alcb); уменьшается вырезка dentale (Ds), удлиняется его озубленный край (Dld) (табл. 2, 3). В выборке носатого гольца высота нижнечелюстных костей (articulare и dentale) с ростом рыбы увеличивается.

Напротив, в выборке большеротого гольца пропорции челюстных костей меняются плавно: с увеличением длины тела длина свободной части articulare уменьшается; также уменьшаются наибольшая высота и глубина вырезки dentale, при этом длина озубленного края увеличивается (табл. 4).

Помимо признаков, описывающих пропорции костей нижней челюсти (articulare и dentale, табл. 2,3,4), в выборках белого и носатого гольцов несколько меняются значения ряда признаков костей верхней челюсти (praemaxillare и maxillare). Высота верхнечелюстных костей praemaxillare и maxillare в выборке белого гольца достоверно уменьшается с ростом

рыбы (с 95.8 до 61.8 и с 13.9 до 7.2, соответственно); длина заднего края praemaxillare также достоверно уменьшается (с 83.3 до 51.5). В выборке носатого гольца длина заднего края praemaxillare также уменьшается (с 66.9 до 60.5).

Глава 7. Сравнение форм гольцов оз. Кроноцкое между собой и с проходной мальмой по остеологическим признакам

В таблицах 2-5 представлены статистические характеристики индексов промеров костей нижней челюсти (средние значения, минимумы и максимумы (курсив)): таблица 2 – для выборки белого гольца; таблица 3 – для носатого гольца; таблица 4 – для большеротого гольца; таблица 5 – для длинноголового гольца. Белый, носатый, длинноголовый и большеротый гольцы достоверно ($p < 0.05$) различаются между собой, прежде всего, по параметрам челюстных костей (особенно – костей нижней челюсти articulare и dentale). Носатый голец обладает самыми высокими челюстными костями; верхний край dentale у него короче, чем у остальных форм (табл. 2-5). Челюстные кости у длинноголового низкие. Челюстные кости белого гольца имеют промежуточные значения признаков между носатым и длинноголовым.

Таблица 2. Индексы промеров костей нижней челюсти в семи размерных группах **белого гольца** оз. Кроноцкого (вверху – среднее \pm стандартное отклонение, внизу – пределы варьирования)

Про- мер	150- 200мм	200- 250мм	250- 300мм	300- 350мм	350- 400мм	400- 450мм	>450 мм
АН	28.7 \pm 2.7 <i>23.4-32.5</i>	29.1 \pm 3.1 <i>22.4-35.7</i>	27.6 \pm 3.6 <i>22.7-37.5</i>	27.3 \pm 2.7 <i>23.1-31.5</i>	27.9 \pm 3.6 <i>21.8-33.5</i>	28.1 \pm 2 <i>25.3-33.3</i>	26.6 \pm 2.1 <i>22.1-30.4</i>
Ah	20.4 \pm 2.9 <i>15.1-24.4</i>	20.5 \pm 2.8 <i>14.4-25.6</i>	19.1 \pm 3.3 <i>14.3-26.2</i>	18.2 \pm 3.4 <i>11.4-22.5</i>	18.8 \pm 3.3 <i>13.5-24.4</i>	19 \pm 2.9 <i>14.2-25.6</i>	17.8 \pm 2.1 <i>12.3-23.6</i>
Alcf	45.4 \pm 4.6 <i>36.9-53.4</i>	44.5 \pm 4.2 <i>38.5-52.6</i>	47.1 \pm 4.2 <i>39-55.6</i>	47.4 \pm 4 <i>41.1-53.1</i>	48.9 \pm 3.3 <i>44.3-55.1</i>	54.6 \pm 2.7 <i>49.9-60</i>	56.7 \pm 3.6 <i>49.6-64.8</i>
Alcb	64.3 \pm 4.4 <i>58.2-72.2</i>	63.9 \pm 5.7 <i>57.1-76.9</i>	61.6 \pm 5.3 <i>51.4-71.4</i>	59.1 \pm 5.4 <i>51.9-68.2</i>	59.1 \pm 5 <i>50.5-66.4</i>	55 \pm 3.5 <i>49.8-63.4</i>	51.6 \pm 4 <i>44.2-60.5</i>
DH	31.3 \pm 3.8 <i>25 - 41.3</i>	27.6 \pm 2.7 <i>23.5 - 32.4</i>	29.1 \pm 4.2 <i>22 - 44.7</i>	29.6 \pm 2.3 <i>25.1 - 32.6</i>	28 \pm 3.5 <i>25.2 - 37</i>	29.4 \pm 3.7 <i>23.2 - 36.4</i>	27.1 \pm 2.8 <i>21.4 - 34.1</i>
Ds	46.1 \pm 4.4 <i>37.2-55</i>	49.3 \pm 4.9 <i>41.4-57.3</i>	45.6 \pm 5 <i>37.9-55.8</i>	44.3 \pm 4.5 <i>39.9-53.8</i>	40.7 \pm 3.7 <i>32.4-44</i>	37.7 \pm 3.1 <i>31.5-42.3</i>	34.6 \pm 4.3 <i>21.5-43.5</i>
Dld	47.6 \pm 3.2 <i>41-52.1</i>	46.3 \pm 4.1 <i>39.6-53.5</i>	47.1 \pm 5.8 <i>34.9-58.5</i>	48.7 \pm 5.5 <i>37.5-55</i>	49.7 \pm 5.5 <i>41.4-61.1</i>	53.5 \pm 5.1 <i>43.3-60.6</i>	54.4 \pm 3.9 <i>47.7-62.1</i>
Dl	68.3 \pm 3.9 <i>61.3-74.6</i>	67.1 \pm 2.7 <i>62.2-70.5</i>	68.3 \pm 4.8 <i>56.3-78.6</i>	70.7 \pm 5.4 <i>61.6-77</i>	70.5 \pm 4.5 <i>60.6-76.6</i>	74.3 \pm 3.5 <i>67.1-82.1</i>	76 \pm 3.8 <i>67.7-85.6</i>

Примечание: Articulare: АН–наибольшая высота; Ah–высота заднего края; Alcf–длина сочленовной части; Alcb–длина свободной части. Dentale: DH–наибольшая высота; Ds–глубина вырезки; Dld–длина озубленного края; Dl–длина верхнего края.

При сравнении выборок белого и носатого гольцов наибольшее количество достоверных ($p < 0.05$) различий по остеологическим признакам начинает выявляться, начиная с *FL* около 300 мм. До достижения этой длины рыбы, принадлежащие к выборкам белого и носатого гольцов, различаются по небольшому числу остеологических признаков.

Большеротый голец статистически достоверно отличается от носатого, белого и малоротого по большому количеству признаков; по ряду признаков, таких как высота и длина свободной части *articulare*, а также по пропорциям *dentale* статистически достоверные различия ($p < 0.05$) наблюдаются между большеротым, белым и носатым во всех размерных группах (табл. 2-4). Сравнение большеротого и малоротого гольцов с длинноголовым не проводилось из-за размерной разнокачественности выборок.

Таблица 3. Индексы промеров костей нижней челюсти в шести размерных группах **носатого гольца** оз. Кроноцкого (вверху – среднее \pm стандартное отклонение, внизу – пределы варьирования)

Промер	150- 200мм	200- 250мм	250- 300мм	300- 350мм	350- 400мм	400- 450мм
АН	29.8 \pm 1.6 27.8-31.7	28.8 \pm 2.9 24.4-33.8	30 \pm 2.9 23.8-35.9	30.8 \pm 3.9 23 - 38.4	32.6 \pm 2.6 25.8 -38.1	33 \pm 3.1 27.9 -37.9
Ah	23.7 \pm 2.5 20 - 25.7	21.9 \pm 3.2 14.4 -27.5	20.7 \pm 2.7 15.5 -26.4	22.1 \pm 2.3 17.9 -25.9	22.3 \pm 2.8 14.8 -28.7	21.9 \pm 2.8 16.2 -26.3
Alcf	48.9 \pm 6.1 41.6-56	43.8 \pm 4.7 37.3-53.4	45.2 \pm 5.2 39.2-57.1	46.1 \pm 4.6 38.4-56.1	51.5 \pm 3.6 44.1-59.8	52.8 \pm 3 46.1-57.8
Alcb	62.5 \pm 5.1 58.3-69.8	65.9 \pm 4.3 56.7-70.7	66.9 \pm 3.8 58.8-71.6	66.3 \pm 4.8 55-73.8	61.9 \pm 4.9 45.6-71.5	61.7 \pm 3.8 54.1-67.8
DH	35.2 \pm 2.1 32.8 -37.7	31.8 \pm 3.4 25.7 - 38	30.4 \pm 3.3 22.8 -37.3	32 \pm 3.9 24.3 -39.8	33.9 \pm 3.8 24.9 - 41	35.1 \pm 3.9 28.7 -42.1
Ds	50.3 \pm 6.3 42.2-57.6	50.2 \pm 7.5 33.9-67.5	46.1 \pm 5.1 35.8-55	48 \pm 3.7 40.2-55.3	42.5 \pm 4.7 26.7-50.1	42.5 \pm 3.5 36.2-48.3
Dld	43.4 \pm 5.3 39-51.1	42 \pm 4.6 34.3-50.7	41.9 \pm 7.1 31.6-56.1	44.6 \pm 5.1 35.5-52.9	50.7 \pm 5.4 41-66.7	50.6 \pm 4.4 41-55.4
Dl	63.2 \pm 3.1 59.3-66.9	65.5 \pm 3.8 59.9-76.6	65.9 \pm 4.1 58.3-75.5	66.7 \pm 4.8 58-76.1	70 \pm 5.2 61.1-89.4	70.6 \pm 3.8 61.8-77.5

Примечание: обозначения признаков см. в табл. 2.

При сравнении особей малоротого гольца с особями большеротого, белого и носатого гольцов была выявлена иная тенденция – малоротые отличаются от особей других форм, преимущественно, не по пропорциям челюстных костей, а по пропорциям подвеса, парасфеноида, *frontale*, *palatinum*, оперкулярных костей, крыловидной и квадратной костей и сошника. При этом выделить признаки, характерные для малоротого гольца представляется затруднительным, так как эти гольцы отличаются от большеротого, белого и носатого по разным наборам остеологических признаков. В пространстве первых двух главных компонент наибольшее пересечение наблюдается между выборками белого и малоротого гольцов; наименьшее - между выборками носатого и большеротого гольцов.

Таблица 4. Индексы промеров костей нижней челюсти в четырех размерных группах **большеротого гольца** оз. Кроноцкого (вверху – среднее \pm стандартное отклонение, внизу – пределы варьирования)

Промер	<150 мм	150-200мм	200-250мм	250-300мм
АН	27.1 \pm 2.2 24.8 - 31.9	26.3 \pm 1.8 24 - 28.8	25.4 \pm 1.8 22.4 - 28	24.8 \pm 2 20.8 - 28.5
Ah	20 \pm 2.4 17.9 - 24.5	16.7 \pm 1.3 14.8 - 18.2	16.4 \pm 1.5 14 - 19.3	16 \pm 1.1 13.4 - 17.5
Alcf	48.6 \pm 2.4 45.9-52.2	49.5 \pm 2.5 45.6-52.5	49.6 \pm 2.6 45.8-53.8	51.9 \pm 2.1 48.7-57
Alcb	60.4 \pm 3.9 54.7-66.1	56.9 \pm 1.7 54.2-58.6	57.4 \pm 2.8 53.1-61.4	54.6 \pm 2.7 51.1-59.8
DH	30.1 \pm 1.8 28 - 32.9	28.8 \pm 4.7 19.3 - 34.2	25.8 \pm 1.9 22.1 - 30.7	25.4 \pm 3.3 21.4 - 35.8
Ds	47.1 \pm 2.5 45-52.4	45.3 \pm 3.6 36.9-48.9	44.5 \pm 3.5 36.2-49.7	42.1 \pm 3.5 37.4-52.4
Dld	45.3 \pm 1.7 43.6-48.5	47.5 \pm 2.7 44.5-52.2	48.6 \pm 2.3 45.4-53.9	49.8 \pm 2.9 44.9-55.4
DI	68 \pm 2 66.1-71.7	69 \pm 2.9 64.2-72.5	68.8 \pm 2.1 64.5-71.5	69.7 \pm 2.6 65.7-74.7

Примечание: обозначения признаков см. в табл. 2.

Наибольшее сходство проходная мальма из р. Кроноцкая обнаруживает с белым гольцом (это согласуется с результатами, полученными рядом исследователей ранее, и объясняется тем, что проходная мальма и белый голец-эврифаг – наиболее генерализованные формы (Павлов и др., 2013; наши данные)), наименьшее – с носатым и длинноголовым гольцами. Белый, носатый и длинноголовый гольцы отличаются от проходной мальмы в основном по признакам челюстных костей.

В пространстве первых двух главных компонент наименьшее пересечение наблюдается между выборками проходной мальмы и носатого гольца, наибольшее – между выборками проходной мальмы и белого гольца, проходной мальмы и малоротого гольца.

Таблица 5. Индексы промеров костей нижней челюсти в трех размерных группах **длинноголового гольца** оз. Кроноцкого (вверху – среднее \pm стандартное отклонение, внизу – пределы варьирования)

Промер	300-400мм	400-450мм	>450мм
АН	27.7 \pm 1.4 24.5-28.9	27.6 \pm 2.4 23.1-30.8	25.9 \pm 2.2 21.2-29.4
Ah	17.7 \pm 2.5 13.7-22.1	17 \pm 2 13.2-19.3	16.4 \pm 2.3 13.1-21.5
Alcf	56.4 \pm 3.6 51.7-62.2	57.3 \pm 4.3 51.5-64	59.8 \pm 3.4 53.1-66.2
Alcb	54.3 \pm 2.5 51.3-58.2	52.9 \pm 4.3 47.8-59.7	49.1 \pm 3.3 43.7-54.9
DH	27.1 \pm 1.6 24.6-29.2	26.1 \pm 3 21.1-31.1	24.6 \pm 3 17.8-29.3
Ds	33.2 \pm 2.3 29.5-35.8	31.6 \pm 4.9 26-37.6	29 \pm 4 24.3- 38.7
Dld	58.8 \pm 3.4 54.2-65.3	56.7 \pm 3.4 49.2-59.1	60.7 \pm 5.6 51.7-69.9
DI	76.8 \pm 3.4 70.9-81.9	79.4 \pm 3.1 72.8-82	80.3 \pm 4.5 72.4-91.8

Примечание: обозначения признаков см. в табл. 2.

Глава 8. Обсуждение результатов. Различия в строении скелета головы у пяти форм гольцов оз. Кроноцкого и проходной мальмы р. Кроноцкая; дивергенция и вопросы формообразования

В предыдущих исследованиях было выявлено, что гольцы в оз. Кроноцкое имеют много внешнеморфологических и остеологических различий, однако степень дивергенции пока остается дискуссионным вопросом (Викторовский, 1978; Ostberg et al., 2009; Салменкова и др., 2005).

Результаты генетических исследований белого, носатого и длинноголового гольцов (Радченко и др., 2006, Oleinik, Skurikhina 2010, Сенчукова и др., 2012; Сенчукова, 2014) свидетельствуют в пользу их относительно недавней и неполной дивергенции. Однако недавний анализ 11 полиморфных микросателлитных локусов белого, носатого, длинноголового, малоротого и большеротого гольцов (Маркевич и др., 2014) показал, что наиболее явно от общего пучка форм отделяются длинноголовые и большеротые гольцы. Данные группы обладают достоверными отличиями по 7 микросателлитным локусам, что, по мнению авторов, свидетельствует об их полной репродуктивной изоляции (Маркевич и др., 2014).

В период 2011-2014 гг. были установлены места нереста пяти форм гольцов, рассматриваемых в данном исследовании. Нерест белых, носатых и длинноголовых гольцов происходит в течение сентября и до начала октября. Размножение белых гольцов проходит в порожистых верховьях основных русел рек, впадающих в Кроноцкое озеро. Носатые гольцы нерестятся преимущественно в боковых протоках, местах слияния рукавов рек в зоне подпора или в расширениях магистрального русла со спокойным течением. Длинноголовые гольцы нерестятся в верховьях основных русел рек выше порогов, на участках с сильным течением. Размножение малоротых и большеротых гольцов происходит непосредственно в озере. Таким образом, были получены данные, свидетельствующие о значительной площади разнообразных речных и озерных нерестилищ, разнесенных пространственно (Маркевич и др., 2014; Markevich et al., 2015; Anisimova, Markevich, 2015).

Особый интерес вызывает высокий уровень разнообразия бентосоядных форм гольцов в оз. Кроноцкое. По предпочитаемым пищевым объектам кроноцких бентофагов можно подразделить на два кластера. Первый кластер составляет носатый голец, основным объектом питания которого являются гаммарусы (табл.1), которых рыбы добывают в литоральной зоне и на глубинах до 30 м. В другой кластер входят потребители личинок амфибиотических насекомых – большеротый и малоротый гольцы. Эти две формы расходятся по глубине – малоротый голец потребляет личинок хирономид на глубинах до 20 м, большеротый осваивает профундаль озера, встречаясь в самых глубоких участках озёрной котловины (табл. 1).

Сходная ситуация описана в озере Тингваллаватн (Исландия): из четырех обитающих в этом озере морф гольцов две являются бентосоядными (так называемые SB и LB), причем морфологические различия между ними, в частности, значительная разница в размерах тела взрослых особей, объясняются, по-видимому, не столько пищевыми предпочтениями, сколько местами обитания. Обе формы населяют литораль водоема, при этом LB является эпибентической формой, а SB обитает в пространстве между камней (Sandlund et al., 1992). Однако в озере Тингваллаватн различия в пропорциях головы и ротового аппарата у бентосоядных форм невелики, и обе бентосоядные формы отнесены в единую морфологическую группу (Skulason, 1989), а в оз. Кроноцкое, как показало наше исследование, морфологическая дивергенция между бентосоядными формами хорошо выражена. Они различаются по строению ротового аппарата и форме некоторых костей черепа. В наибольшей степени различаются носатый голец и большеротый голец; малоротый обладает более генерализованным фенотипом. По-видимому, значительная дифференциация между носатым и большеротым гольцами вызвана различающимся пищевым поведением, а также узкой специализацией к разным горизонтам и кормовым объектам при неодинаковой концентрации последних, как это было выявлено для ряда других рыб (Schutz, Northcote, 1972; Partridge, Green, 1985; Sibbing et al., 1998). Возможно, большое значение имеет и то, что данные формы обитают над различными грунтами: носатый голец обитает, в основном, на крупнокаменистой литорали на относительно небольших глубинах, большеротый голец обитает на глубоких участках с мягкими илистыми грунтами. Меньшие различия между носатым и малоротым гольцами могут быть обусловлены обитанием на более сходной глубине.

Таким образом, на основании полученных нами данных можно констатировать высокий уровень разнообразия бентосоядных форм гольцов в оз. Кроноцкое, причём подобные аналоги в ихтиологической литературе не описаны. По-видимому, в основе этого необычно высокого разнообразия, лежит сложное геоморфологическое строение системы оз. Кроноцкое и ее высокая продуктивность, создающая множество разнообразных местообитаний. Кроме того, в оз. Кроноцкое также присутствует бентосоядная форма нерки-кокани, которая также составляет конкуренцию гольцам и, возможно, способствует узкой пищевой специализации ряда форм гольцов. При этом ниша планктофага, характерная гольцам во многих озерах, кроноцкими гольцами не освоена, так как она занята планктоноядной формой кокани, которой гольцы, по-видимому, конкуренцию составить не могут.

Данное исследование показало, что наиболее дивергировавшими по остеологическим признакам формами являются малоротый и большеротый голец. Напротив, белый, носатый и длинноголовый гольцы представляют собой единый ряд изменчивости, на одном конце которого находится носатый голец, а на другом – длинноголовый голец. Однако роль генетических и экологических факторов в формировании разнообразия гольцов Кроноцкого озера, по-видимому, неодинакова для разных форм, и выявленные различия могут иметь разную основу. Следует отметить, что, по-видимому, имеет место разный уровень генетической дивергенции, обусловленный нерестом в разных участках водной системы (во впадающих реках или в профундали озера).

Наши данные показывают, что остеологические признаки белого и носатого гольцов существенно зависят от экологии, в частности, от пищевых предпочтений. В Кроноцком озере до достижения длины тела 300 мм белый и носатый гольцы обладают сходным пищевым спектром (значительный объем пищевого комка составляют личинки хирономид). После достижения этой длины тела белый голец начинает постепенно переходить на хищничество, что, видимо, обуславливает выявленные нарастающие различия по остеологическим признакам между особями белого и носатого гольцов с увеличением длины тела. Следует отметить, что носатый голец не меняет пищевую нишу в течение жизни, оставаясь бентофагом (Ostberg et al., 2009; собственные данные) и характеризуется нижним ртом с мясистыми губами, типичным для питания на каменистом и галечном субстрате (Jonsson et al., 1988; Skulason et al., 1989). Было показано, что, если до достижения *FL* 350 мм пропорции черепных костей носатого были практически неизменными, то после достижения этой длины тела наблюдаются изменения в пропорции костей, особенно челюстных, что, по-видимому, связано со сменой доминирующего пищевого объекта (который, тем не менее, также является бентосным организмом). В частности, такие параметры, как наибольшие высоты *dentale* и *articulare* в выборке носатого гольца с увеличением размера тела рыбы растут нелинейно. После достижения *FL* около 300-350 мм наблюдается резкое увеличение наибольшей высоты нижнечелюстных костей - относительно короткие и высокие кости формируют нижний рот с массивными “губами” и глубокой ротовой воронкой. Остальные остеологические параметры у изученных форм гольцов изменяется практически линейно с ростом рыбы.

В отличие от носатого, у белого гольца с увеличением *FL* наблюдается постепенная смена пищевых объектов; крупные особи переходят на питание рыбой (Ostberg et al., 2009,

собственные данные). Соответственно, у белого наблюдается удлинение всех челюстных костей (*praemaxillare, maxillare, dentale* и *articulare*) с увеличением длины тела (особенно ярко это проявляется у особей с *FL* более 400 мм).

Длинноголовый голец является ихтиофагом, в желудках всех пойманных особей обнаружена только рыба (Павлов и др., 2013; наши данные). Все изученные особи обладают очень вытянутыми челюстями, конечным ртом и рядом характерных остеологических признаков, отличающих их от особей белого и носатого гольцов во всех имеющихся размерных группах. При этом при сравнении с выборкой крупных хищных особей белого (при отсутствии значительных различий по экологии) по остеологическим признакам было выявлено много достоверных различий, что свидетельствует в пользу сильной морфологической обособленности особей длинноголового гольца.

Морфологическая обособленность малоротого и большеротого гольцов, по-видимому, определяется комплексом факторов: как генетических, так и экологических. Обе эти формы характеризуются озерным нерестом, что обеспечивает им репродуктивную изоляцию от белого, носатого и длинноголового гольцов. Кроме того, особи большеротого гольца встречаются в озере на глубине до 114 метров. Освоение таких глубин также, вероятно, сказалось на их морфологических особенностях, в частности, на пропорциях черепных костей.

В целом, можно отметить, что различия между всеми формами увеличиваются с ростом рыбы. Сходная ситуация была выявлена при изучении морфотипов барбусов в озере Тана (Эфиопия): высокое морфологическое разнообразие в озере объясняется как генетическими, так и экологическими факторами, причем роль этих факторов, видимо, неодинакова в формировании каждого из морфотипов (Mina et al., 2012). В частности, было показано, что различия по внешнеморфологическим и остеологическим признакам у особей, живущих в разных условиях, но полученных от скрещивания самки и самца, принадлежащих к одному морфотипу, могут быть сопоставимы с различиями между морфотипами. Кроме того, в зависимости от условий, характерные морфологические признаки, свойственные родителям, потомство может приобретать с разной скоростью, а в ряде случаев эти признаки могут вообще не развиваться.

Необходимо отметить, что при анализе качественных признаков покровных костей черепа кроноцких гольцов был обнаружен ряд отличий от результатов, описанных ранее в работах Р.М.Викторовского (1979) и М.К.Глубоковского (1995).

В предыдущих исследованиях, посвященных морфологическим и краниологическим особенностям гольцов Кроноцкого озера, ученые полагали, что строение ряда костей – сошника, предчелюстной, верхнечелюстной и нижнечелюстной - позволяет надежно дискриминировать формы гольцов (Викторовский, 1978; Викторовский, Глубоковский, 1978; Глубоковский, 1995). Несмотря на значительный объем исследованного материала, в работах отсутствовал анализ изменчивости признаков строения костей для каждой формы (Викторовский, 1978, рис. 4-8, стр. 22-32), что позволило рассматривать краниологические признаки как консервативные, имеющие хорошо выраженное эволюционное значение.

В частности, М.К. Глубоковский считает, что дугообразно изогнутое *maxillare* является характерным признаком белого гольца. Наши данные говорят о том, что у белого гольца присутствуют как дугообразно, так и S-образно изогнутое *maxillare*. Видимо, форма

верхнечелюстной кости подвержена значительной индивидуальной и размерной изменчивости и не может служить диагностическим признаком при описании видов.

Весьма изменчива форма vomer. Р.М.Викторовский (1978) считал эту кость одной из важнейших для разделения форм гольцов. На рисунке, приведенном Р.М.Викторовским (1978, рис. 4) на всех сошниках озерных гольцов зубы располагаются только в один поперечный ряд. Наши данные показали значительную вариабельность строения этой кости у всех форм гольцов.

Кроме того, в нашем исследовании был проанализирован такой признак, как наличие или отсутствие гребня на hyomandibulare. Т.М. Кавендер (Cavender, 1978) связывает его появление с хищным образом жизни рыбы, полагая, что гребень служит для усиления мускулатуры челюстного аппарата. Однако наши данные показали, что этот признак подвержен изменчивости и степень его выраженности варьирует у особей, принадлежащих разным формам. Более или менее выраженный гребень на подвеске встречается у всех озерных форм. Примечательно, что гребень на подвеске имеется у части особей носатого, малоротого и большеротого гольцов, хотя эти формы являются бентофагами и не питаются рыбой.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Были изучены выборки пяти форм гольцов оз. Кроноцкое: белого, носатого, длинноголового, малоротого и большеротого гольцов. Каждая из изученных форм характеризуется специфической внешней морфологией, а также набором характерных остеологических признаков. Исключением является малоротый голец: он обладает наименее “специализированным” фенотипом и выявить отдельные детерминирующие остеологические признаки представляется затруднительным, так как от остальных изученных форм он отличается по разным наборам остеологических признаков. Особи малоротого гольца дифференцировались от остальных форм по совокупности внешнеморфологических (в первую очередь, длина тела половозрелых особей) и экологических (обитание исключительно в озере) признаков.

По остеологическим признакам наибольшая степень дивергенции наблюдается между большеротым гольцом и остальными изученными формами. Длинноголовый, белый и носатый гольцы характеризуются непрерывным рядом изменчивости по остеологическим признакам, на одном конце которого находится длинноголовый голец, на другом – носатый голец.

Несмотря на то, что из анализа были исключены особи, занимающие промежуточное положение между массовыми формами, изученные формы обнаруживают значительную степень перекрытия по большинству краниологических признаков. Это свидетельствует о неглубокой морфологической дивергенции форм гольцов Кроноцкого озера.

Наблюдаемое высокое разнообразие гольцов в озере может быть объяснено рядом факторов, включающих в себя расхождение форм по биотопам и нерестилищам и разную степень пищевой специализации.

ВЫВОДЫ

1. Среди исследованных форм гольцов Кроноцкого озера наибольшую дивергенцию от остальных озерных форм по совокупности внешних морфологических и краниологических признаков обнаруживает большеротый голец, характеризующийся узкой пищевой специализацией и озерным нерестом; при этом полного хиатуса между большеротым гольцом и остальными формами не было обнаружено ни по одному из рассматриваемых признаков. Наименьшую дивергенцию с остальными озерными формами и проходной мальмой обнаруживает белый голец. Малоротый голец от остальных изученных форм отличается по разным наборам признаков, но оценить степень его дивергенции представляется затруднительным.
2. Длинноголовый, белый и носатый гольцы образуют непрерывный ряд изменчивости по краниологическим признакам, в котором белый занимает промежуточное положение между длинноголовым и носатым.
3. Среди изученных краниологических признаков различия между формами гольцов в наибольшей степени выражены по пропорциям костей нижней челюсти (*articulare* и *dentale*).
4. Формы гольцов оз. Кроноцкого обладают выраженной размерной изменчивостью краниологических признаков, однако она наблюдается, в основном, по пропорциям костей верхней и нижней челюстей. У носатого гольца увеличивается высота челюстных костей; у длинноголового, белого и большеротого гольцов челюстные кости удлиняются с ростом рыбы, при этом большеротый голец обнаруживает ряд отличий от остальных форм по краниологическим признакам во всех представленных размерных группах. У белого и носатого гольцов изменение пропорций костей верхней и нижней челюстей с ростом наблюдается только после достижения определенной длины тела.
5. Несмотря на то, что из анализа были исключены особи, занимающие промежуточное положение между массовыми формами, изученные формы обнаруживают значительную степень перекрывания по большинству краниологических признаков. Это свидетельствует о неглубокой морфологической дивергенции форм гольцов Кроноцкого озера.

СПИСОК РАБОТ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Статьи в рецензируемых журналах из перечня ВАК

1. **Saltykova E.A.**, Markevich G.N., Kuzishchin K.V. Divergent skull morphology between trophic separated lacustrine forms of Dolly Varden charr from Lake Kronotskoe, Kamchatka, Russia // *Environmental Biology of Fishes*. 2015. V. 98. P. 559–570 DOI: 10.1007/s10641-014-0287-y.
2. **Салтыкова Е.А.**, Маркевич Г.Н., Есин Е.В., Кузищин К.В. К вопросу о структуре “пучков форм” у рыб: направления дивергенции спланхнокраниума в группе эндемичных гольцов бентофагов (род *Salvelinus*, Salmonidae, Teleostei) озера Кроноцкое, Камчатка // Доклады Академии Наук. 2015. 464. № 1. С. 118–121.

Материалы конференций

1. **Saltykova E.A.**, Markevich G.N. Polymorphic Dolly Varden from Kronotskoe Lake (Russia, Kamchatka peninsula) possesses specific features of head morphology // 7th International Charr Symposium. 2012. Yuzhno-Sakhalinsk, Russia. P. O-49.
2. **Салтыкова Е.А.** Анализ дивергенции гольцов р. *Salvelinus* озера Кроноцкое (восточная Камчатка) по остеологическим признакам // Доклады XXI международной конференции студентов, аспирантов и молодых ученых "Ломоносов–2014", секция Биология. 2014. Москва: Изд-во МГУ. С. 78–80.
3. **Салтыкова Е.А.** Фенетическое разнообразие бентосоядных гольцов (*Salvelinus*) оз. Кроноцкое (восточная Камчатка) // Материалы XV междунар. конф. «Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей». 2014. Петропавловск-Камчатский. С. 358–361.
4. Маркевич Г. Н., Анисимова Л. А., **Салтыкова Е. А.**, Бочарова Е. С., Бусарова О. Ю., Есин Е. В., Кнудсен Р. Разнообразие и особенности биологии эндемичных форм гольца *Salvelinus malma* из бассейна оз. Кроноцкого (Восточная Камчатка) // Материалы XV междунар. конф. «Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей». 2014. Петропавловск-Камчатский. С. 325-329.
5. Есин Е.В., Маркевич Г.Н., Бочарова Е.С., **Салтыкова Е.А.** Палии рода *Salvelinus* из озер Камчатки: эндемические реликтовые виды или формы арктического гольца? // Материалы XV междунар. конф. «Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей». 2014. Петропавловск-Камчатский. С. 48–52.
6. Markevich G.N., Esin E.V., Busarova O.Yu., **Saltykova E.A.**, Bocharova E.S., Anisimova L.A. The modern diversity and three steps of Dolly Varden evolution in Lake Kronotskoe (East Kamchatka). 8th International Charr Symposium. 2015. Tromso, Norway. P. 9.