



Традиционно гольцы рода *Salvelinus* (Salmonidae) рассматриваются как особо сложная для классификации группа рыб. Даже специалисты-ихтиологи в своих работах часто избегают анализа структуры рода, предпочитая описывать разнообразие гольцов в рамках условно выделяемых комплексов. За последние годы было накоплено множество данных об экологии, морфологии, генетике и распространении гольцов по всему ареалу. Обобщение этой информации позволяет приблизиться к пониманию филогенетических связей в роде, выявить пути расселения и основные направления эволюции гольцов.

Вступительная часть монографии содержит анализ опубликованных материалов по генеалогии и филогеографии гольцов в контексте аллопатического видообразования и симпатрической эволюции. Рассматриваются вопросы истории возникновения видов и путей их исторического расселения, особое внимание уделено разнообразию симпатрических групп в озерах мира. Основной раздел посвящен подробному описанию мозаики разнообразия гольцов в ключевом центре эволюционной радиации рода – азиатской части Северной Пацифики. В монографии представлен максимально полный на данный момент перечень представителей региональной фауны и предложены универсальные принципы ее классификации. Часть узкоареальных и эндемичных популяций найдена авторами данного издания и описывается впервые. В задачи работы также входила реконструкция путей расселения гольцов в регионе с учетом его палеоклиматических и географических особенностей.

Представленный материал призван помочь разобраться в структуре разнообразия гольцов полуострова Камчатка, а также материковой Корякии, восточной Чукотки, материкового побережья Охотского моря и северных Курил. По всем группам в стандартной форме приведен иллюстрированный справочный материал. Работа адресована ихтиологам, работникам рыбной промышленности, наблюдателям и специалистам природоохранных органов, преподавателям и студентам профильных вузов, а также рыбакам-любителям.

The charrs of genus *Salvelinus* (Salmonidae) are traditionally considered to be group of fish particularly difficult for classification. Even the experts in freshwater biology, who are not working directly with the "charr problem", tend to avoid reviewing the genus structure and prefer to describe the charrs diversity within a conventionally allocated complexes. In the last few years abundant data on ecology, morphology, genetics, distribution and evolution of charrs was accumulated. Consequently, this information makes it possible to approach to the real phylogenetic network in the genus, reconstruct the routs of settling and basic evolutional pathways of charrs.

The introductory section of this book analyses the contemporary literary data on diversity, phylogenetics and distribution of charrs in the light of allopatric and sympatric evolutionary concepts. The problems of species formation and the pathways of the historical resettlement are discussed with the special attention to sympatric diversity in the lakes all over the world. The main part of the book describes the charr fauna patchwork in Asia part of North Pacific – the main center of evolutionary radiation for this genus. The comprehensive analysis of local fauna diversity and the universal approaches for its classification are represented. Some endemic populations were found by the authors and are reported here for the first time. One of the basic objectives of this work was to reconstruct the pathways of settling in the region in the view of geographic features and paleo climate conditions.

The book makes the structure of the charr diversity in Kamchatka Peninsula, Koryakia, eastern Chukotka, continental coast of Okhotsk sea and northern Kuril islands clearer and transparent to the broad audience. All groups of charrs are described according to equal standards and illustrated by photos. This work primary is addressed to freshwater biologists, workers of fishery industry, experts in biodiversity conservation, students, instructors and fisherman amateurs.

ISBN 978-5-9610-0299-7



9 785961 002997

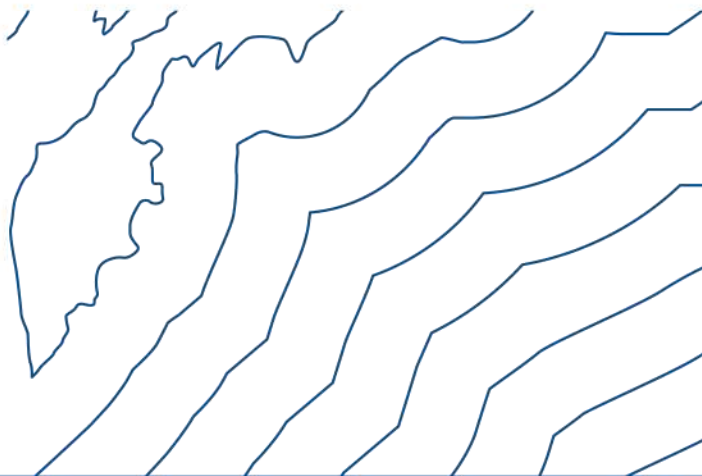


**КРОНОЦКИЙ
ЗАПОВЕДНИК**



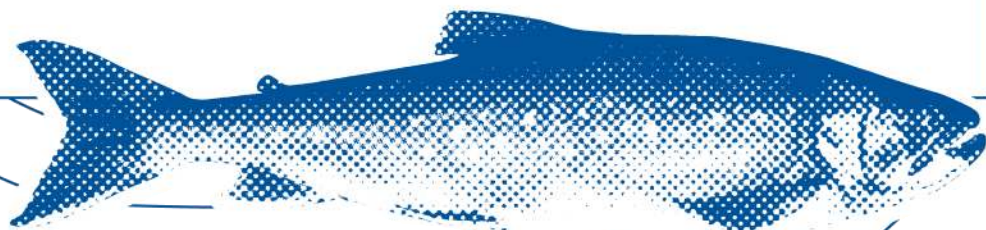
Министерство природных ресурсов и экологии Российской Федерации

Федеральное государственное бюджетное учреждение
«Кроноцкий государственный природный биосферный заповедник»



Е.В. Есин, Г.Н. Маркевич

**ГОЛЬЦЫ РОДА *SALVELINUS*
АЗИАТСКОЙ ЧАСТИ СЕВЕРНОЙ ПАЦИФИКИ:
происхождение, эволюция и современное разнообразие**





Федеральное государственное бюджетное учреждение
«Кроноцкий государственный природный биосферный заповедник»

*Посвящается
Ксении Александровне Савvaitовой*

Е.В. Есин, Г.Н. Маркевич

**ГОЛЬЦЫ РОДА *SALVELINUS*
АЗИАТСКОЙ ЧАСТИ СЕВЕРНОЙ ПАЦИФИКИ:
происхождение, эволюция и современное разнообразие**

E.V. Esin, G.N. Markevich

**CHARRS OF GENUS *SALVELINUS*
OF ASIAN NORTH PACIFIC:
origin, evolution and modern diversity**



УДК 597.552.51;574.9

ББК 28.0

Гольцы рода *Salvelinus* азиатской части Северной Пацифики:

происхождение, эволюция и современное разнообразие / Е.В. Есин,
Г.Н. Маркевич. – Петропавловск-Камчатский : Камчатпресс, 2017 г. – 188 с.

ISBN 978-5-9610-0299-7

Монография посвящена рыбам рода гольцы *Salvelinus* семейства лососевые Salmonidae отряда Salmoniformes. В первой части книги представлен аналитический обзор современных представлений о возникновении основных видов гольцов, описаны механизмы их внутриозерной диверсификации. Общие вопросы возникновения современной мозаики разнообразия рассматриваются как внутри рода, так и с привлечением примеров из других групп рыб. Во второй части детально описано и проиллюстрировано современное разнообразие гольцов азиатской части Северной Пацифики – исторического центра эволюционной радиации группы. Значительная часть представленных материалов является оригинальной, получена авторами в ходе многолетних исследований и публикуется впервые. Предложенная схема описания гольцов структурирует современные знания о разнообразии внутри рода и путях формирования разнообразия в отдельно взятом регионе, что позволяет не только специалистам, но и широкому кругу заинтересованных читателей получить актуальные представления об этой сложнейшей и интереснейшей группе лососевых рыб.

УДК 597.552.51;574.9

ББК 28.0

Рецензенты:

доктор биол. наук М.В. Мина (ведущий научный сотрудник Института Биологии Развития им. Н.К. Кольцова РАН)

доктор биол. наук А.М. Токранов (директор Камчатского филиала Тихоокеанского института географии ДВО РАН)

Публикуется по решению Научно-технического совета ФГБУ «Кроноцкий государственный заповедник» № 1 от 3 мая 2017 года.

Издание одобрено Ученым советом Института биологии КарНЦ РАН № 5/17 от 23 мая 2017 года.

ISBN 978-5-9610-0299-7

© ФГБУ «Кроноцкий
государственный заповедник»,
2017

Вступительное слово



Гольцы рода *Salvelinus* – необычайно разнообразная группа рыб, имеющая большое хозяйственное значение и являющаяся важным объектом зоогеографических, экологических и эволюционно-биологических исследований. В Северной Пацифике наблюдается наибольшее видовое разнообразие гольцов. Это центр происхождения и расселения большинства современных видов, здесь внутри рода шли и продолжают идти активные эволюционные процессы. На протяжении последних десятилетий наблюдается резкий всплеск исследований гольцов во всем мире, однако степень их изученности в разных частях ареала существенно различается. Наиболее низка она в труднодоступных арктических и горных районах, включая ряд областей Дальнего Востока. Несмотря на долгую историю изучения гольцов этого региона, знания о них во многом остаются неполными и нуждаются в обобщении.

Представляемая читателям книга – это основанная на оригинальных и литературных данных сводка по гольцам тихоокеанского бассейна России, призванная восполнить эти пробелы. В первых двух обзорных главах приведены современные, базирующиеся на результатах последних, в том числе молекулярно-генетических, исследований сведения о происхождении и истории расселения основных групп гольцов, их разнообразии на ареале, механизмах аллопатрического видообразования и симпатрической диверсификации, возникновения внутриозерных «пучков» форм. Эти главы не только знакомят с существующими представлениями о путях формирования разнообразия гольцов, но и помогают разобраться в структуре этого разнообразия, описываемого в основной части книги. Она посвящена гольцам полуострова Камчатка, где авторами в течение ряда лет проводились подробные исследования, а также его сопредельных территорий – материковой части Корякии, восточной Чукотки, материкового побережья Охотского моря и северных Курил. В основном разделе приводятся описания распространенных в этих районах гольцов, включая сведения об их ареале, размерной изменчивости, образе жизни, морфологии, краниологии, окраске, условиях обитания и современном статусе. Авторы подробно описывают не только отдельные виды, но и популяции, экотипы и симпатрические формы, часть из которых впервые обнаружена ими в ходе проводившихся на Камчатке исследований. Эти описания снабжены большим количеством высококачественных фотографий гольцов, преимущественно оригинальных, иллюстрирующих особенности формы тела и прижизненной окраски разных видов и внутривидовых форм, рыб разного возраста, пола, степени зрелости и физиологического состояния. Все это делает книгу уникальным иллюстрированным справочником по гольцам российского Дальнего Востока.

На фоне представленного в монографии широкого разнообразия гольцов особо выделяется «пучок» форм северной мальмы из озера Кроноцкое. В дополнение к трем ранее известным формам (видам) гольцов авторами были найдены еще две, а у одной из ранее описанных были выделены три морфологические группировки. Эти открытия, вкупе с проведенными исследованиями экосистемы озера и механизмов происходившего в нем формообразования, позволяют рассматривать пучок из оз. Кроноцкое как на сегодняшний день наиболее крупный по числу форм среди всех гольцов, а само озеро – как уникальную природную лабораторию эволюции.

Книга посвящена памяти выдающегося ихтиолога, одного из основных специалистов по гольцам – Ксении Александровны Савваитовой, и является достойным продолжением исследований, проводившихся ею, в том числе на Камчатке. Представленная информация, безусловно, будет интересна и полезна самому широкому кругу читателей – не только специалистам по гольцам, но и ихтиологам, изучающим другие группы рыб, биологам разных специальностей, интересующимся вопросами биоразнообразия, зоогеографии, плейстоценовой истории Голарктики и эволюции, а также рыбакам, туристам, жителям дальневосточных регионов и всем любителям природы.

С.С. Алексеев,
старший научный сотрудник ИБР им. Н.К. Кольцова РАН,
доктор биологических наук



Содержание



Введение	6
Происхождение и история расселения голецов	8
История формирования основных групп голецов	9
Распространение основных групп голецов	12
Внутриозерная микроэволюция голецов	20
Симпатрическая диверсификация у рыб	20
Разнообразие голецов озер Голарктики	23
Регион исследований	33
Описание фауны голецов	36
Северная мормышка <i>Salvelinus malma</i> (Walbaum, 1792)	38
проходные экотипы	40
речной экотип	48
озерно-речной экотип	50
оседлый экотип	52
изолированные ручьевые популяции.....	54
изолированные популяции малых озер.....	56
система популяций бассейна р. Камчатка	59
каменный голец: эндемик бассейна р. Камчатка	62
голец Малого и Большого Гольцовых озер	67
гольцы кальдеры Узон: оз. Центральное – р. Шумная	68
гольцы кальдеры Узон: оз. Дальнее	70
голец оз. Снежное	72
гольцы оз. Сево	74
гольцы оз. Ангре	77
гольцы оз. Азабачье	79
гольцы оз. Курильское	83
гольцы оз. Кроноцкое: экосистема водоема	86
гольцы оз. Кроноцкое: белый голец	89
гольцы оз. Кроноцкое: длинноголовый голец	92
гольцы оз. Кроноцкое: большеротый голец	94
гольцы оз. Кроноцкое: малоротый голец	96
гольцы оз. Кроноцкое: носатый голец	98
гольцы оз. Кроноцкое: особенности морфологии молоди	103
гольцы оз. Кроноцкое: нерестовая биология	104
Голец Леванидова <i>Salvelinus levanidovi</i> Chereshev, Skopetz et Gudkov 1989	107
Кунджа <i>Salvelinus leucomaenis</i> (Pallas, 1814)	110
популяция руч. Теплый	116
Голец Таранца <i>Salvelinus taranetzi</i> Kaganovsky, 1955	118
голец оз. Истихед.....	123
голец оз. Дальнее	124
голец оз. Начикинское	126
голец оз. Большой Сокоч	128
голец оз. Подсопочное	130
голец оз. Сапужок	132
голец оз. Копылье	134
голец оз. Двухюрточное	136
голец оз. Аягытгын	138
гольцы Охото-Колымского нагорья	140



Нейва <i>Salvelinus neiva</i> Taranetz, 1933	144
Южная мальма <i>Salvelinus curilus</i> (Pallas, 1814)	146
оседлые ручьевые и озерные формы.....	152
голец оз. Глухое (о. Парамушир)	154
гольцы Черных озер (о. Парамушир)	156
голец оз. Черное (о. Онекотан)	158
Заключение.....	160
Список ключевых терминов	162
Список литературы	163
Авторы фотографий	186



Введение



Гольцы рода *Salvelinus* (англ. char(r)) – это уникальная по разнообразию и экологической пластичности группа лососевых рыб Salmonidae Cuvier, 1816 отряда Salmoniformes (Богущая, Насека, 2004; Nelson, 2006). Гольцов отличает высочайший адаптивный полиморфизм, они образуют множество географических форм, симпатрических морф, экотипов и т.п. (Савваитова, 1989; Klemetsen, 2013). Это одна из самых сложных для классификации групп рыб: тесная связь фенотипа гольцов и условий среды делает использование морфологических признаков малопригодным для выделения таксонов. Представители близкородственных популяций могут кардинально различаться пропорциями тела, окраской, меристическими признаками, краниологическими характеристиками, и, напротив, эволюционно далекие группы могут обнаруживать значительное конвергентное сходство. В результате только на территории России разными исследователями обсуждалось существование более 25 видов гольцов (Богущая, Насека, 2004), а во всей Голарктике – порядка 60 видов (Savvaitova, 1995). В настоящее время один из видов группы – арктический голец – признается некоторыми исследователями (Klemetsen, 2010, 2013) самым изменчивым позвоночным животным на Земле.

В основе выделения гольцов в самостоятельный род лежит отсутствие у них зубов на укороченной рукоятке сошника и наличие промежутка между рядами зубов на головке сошника и небных костях. На базибранхиальной пластинке развиты зубы; opisthoticum не соприкасается с prooticum; основание анального плавника короткое, его лопасть поддерживают не более 10 ветвистых лучей; чешуя очень мелкая. На теле взрослых особей имеются пятнышки светлее основного тона окраски (Берг, 1948; Лебедев и др., 1969). Первоописание группы в ранге подрода по типовому виду *Salmo alipes* из озер Северной Америки выполнено Д. Ричардсоном (Richardson, 1836). Согласно современным представлениям, гольцы – это филогенетически молодая группа из центральной трибы семейства (Глубоковский, 1995), она дивергировала от общей ветви лососевых рыб на границе олигоцена и миоцена 16–25 млн лет назад (Grewe et al., 1990; Osinov, Lebedev, 2004; Crete-Lafreniere et al., 2012; Shedko et al., 2013). Сестринской группой по отношению к гольцам являются тихоокеанские лососи рода *Oncorhynchus* (Crespi, Fulton, 2004; Zhivotovsky, 2015). Активная дивергенция гольцов происходила позже, чем у тихоокеанских лососей: уже в плиоцене – голоцене, т.е. в условиях глобальных изменений климата (Brykov et al., 2010). К голоцену гольцы распространились циркумполярно: по бассейнам всех Арктических морей, северной Пацифики и Атлантике. Самая северная из известных популяция населяет оз. Хэйзен на о. Элсмир в арктической Канаде (82° с.ш.), самая южная – истоки рек на хребте Пэкту (41° с.ш.), имеющие сток в Восточно-Корейский залив. Гольцы занимают разнообразные местообитания, могут выживать в горных озерах на высоте до 2800 м, заселяют профундаль на глубинах до 450 м. Во время ледниковых эпох они расселились по горным районам Альп и Забайкалья, образовав изолированные области обитания, отстоящие от основной части ареала на многие сотни километров. Гольцы имеют тесную связь с пресными водами: ряд видов представлен исключительно или преимущественно пресноводными формами, морской нагул проходных форм происходит, главным образом, в прибрежье. У арктического гольца из более чем 50 тыс. известных популяций лишь 13 тыс. представлены проходным экотипом (Klemetsen et al. 2003). Род является наиболее холодолюбивым в семействе, арктический голец продолжает активно питаться в море при температуре воды 0 °C (Behnke, 1980). По сравнению с близкими родами морфогенез сильно растянут; половое созревание может происходить в разном возрасте, размножение – полициклическое с единовременным нерестом (Kawanabe et al., 1989; Pavlov, Osinov, 2004).

Благодаря своим вкусовым качествам гольцы имеют большое экономическое значение. Это объект промысла, аквакультуры, спортивного и любительского рыболовства во всех северных странах. Современные объемы российского вылова гольцов составляют 5–6 тыс. т, хотя в 1950-х гг. только на западной Камчатке ежегодно добывали до 9 тыс. т. Достоверные свидетельства об искусственном расселении гольцов по озерам Тироля относятся к XV–XVI вв. (Johnston, 2002). Первые документированные попытки искусственного разведения были предприняты в конце XIX века в Норвегии, и почти одновременно – в России (Кудерский, 1984). Коммерческое выращивание в объемах 12–24 т стартовало в 1980-х гг. в Канаде. В Норвегии в 1990-х гг. получило развитие морское садковое выращивание арктического гольца. На данный момент гольцов выращивают во всех скандинавских странах, а также в Великобритании, Канаде, Австрии. Общемировая годовая продукция к 2014 г. достигла 10 тыс. т. Лидером в этой отрасли является Исландия, производящая до 3,2 тыс. т арктического гольца в год (Sæther et al., 2013). Эта страна нарастила объемы продукции с 1994 г. в 10 раз. В России арктического гольца в незначительных объемах разводят на Норильском и Кемском рыбноводных заводах, а также выращивают на базе хозяйства с замкнутой системой водоснабжения в пос. Ропша Ленинградской области.



Помимо пищевых целей гольцы могут быть использованы как универсальные виды-индикаторы пресноводных экосистем севера, поскольку они способны осваивать биотопы, недоступные для других, более специализированных групп рыб. Например, гольцы обитают в загрязненных водотоках, текущих с активных вулканов. В районах разработок месторождений полезных ископаемых наиболее интенсивному загрязнению подвергаются, как правило, верхние звенья речной сети, населенные гольцами. Оценка эффективности воспроизводства таких популяций в измененных условиях позволяет прогнозировать последствия масштабного загрязнения нерестовых рек ценных видов промысловых рыб.

Построению естественной системы рода *Salvelinus* посвящено множество научных публикаций, сформулированы различные гипотезы о филогенетических взаимоотношениях внутри данной группы. Некоторые из выдвинутых концепций являются альтернативными и вступают в противоречия друг с другом по ряду ключевых положений. К началу XXI века широкое распространение получили 2 полярные концепции. Согласно первой, в составе рода сформировалось множество самостоятельных биологических видов, принадлежащих двум филогенетическим линиям: арктической и тихоокеанской (Викторовский, Глубоковский, 1977; Глубоковский и др., 1979; Oleinik, Skurikhina, 1999). Виды с широкими ареалами и узкоареальные эндемики имеют сходную степень эволюционной обособленности (Глубоковский, 1995; Черешнев и др., 2002; Kottelat, Freyhof, 2007). Согласно другой концепции, разнообразие гольцов включает 4 хорошо обособленных вида и 1 молодой комплекс, в состав которого входит множество групп разной степени обособленности. Первоначально комплекс был условно разделен на 3 системы популяций, происходящих из берингийского, сибирского и евро-атлантического центров эволюционной радиации (Behnke, 1984; Савваитова, 1989). Позже в составе комплекса были выделены 5–7 групп, или филогенетических линий (Brunner et al., 2001; Yamamoto et al., 2014; Moore et al., 2015). Исследования морфо-экологических особенностей гольцов не позволили прийти к консенсусу относительно степени их видовой дифференциации. Филогенетические схемы, построенные на основе морфологических признаков, оказались зависимы от фенотипической пластичности и адаптивной природы морфологии гольцов. Сложность таксономической структуры и большой интерес множества специалистов к этой группе сделали ее моделью для отработки новых методов в эволюционной биологии. На гольцах было опробовано большинство молекулярных методов исследования родственных отношений: от гибридизации ДНК (Каукоранта и др., 1982) и анализа аллозимной изменчивости (Омельченко, 2005; Osinov et al., 1996; Everett et al., 1997) до сиквенсов генов комплекса гистосовместимости (Conejeros et al., 2008; Kapralova et al., 2013) и поточного секвенирования функционального генома (Ahi et al., 2013). Доминирующее положение заняли генеалогическая концепция вида (обособленные ветви на эволюционном дереве) и схема выделения групп (линий) по совокупности молекулярно-генетических данных (Шубина и др., 2006; Phillips et al., 1995; Brunner et al., 2001; Yamamoto et al., 2014; Oleinik et al., 2015 и др.). На этапе синтеза молекулярных данных была выявлена зависимость топологии филогенетических деревьев гольцов от типа анализа и использованных маркеров (Олейник, 2013; Crespi, Fulton, 2004), т.к. даже нескольких отклоняющихся локусов на сотню оказалось достаточно, чтобы изменить очередность ветвления филогенетических линий (Allendorf et al., 2010). Тем не менее, постепенное расширение набора генетических маркеров позволило приблизиться к пониманию эволюционных связей внутри рода *Salvelinus*. Последовательность дивергенции основных групп, определенная по сопоставлению нуклеотидных последовательностей в митохондриальном и ядерном геномах (Smith, 1992; Osinov, Lebedev, 2004; Yamamoto et al., 2014), а также эволюции кариотипов (Фролов, 2000; Cavender, Kimura, 1989) демонстрирует явное соответствие. Предлагаемые схемы эволюции в отдельных случаях также соответствуют выдвигаемым концепциям дивергенции по морфологическим признакам (Глубоковский, 1995; Cavender, 1986). Было установлено, что центр радиации филогенетически молодых групп гольцов находится в Северной Пацифике и прилежащем секторе Арктики (Oleinik et al., 2007). Калибровка данных о географии гольцов по палеогеографическим реконструкциям плиоцена – голоцена (Mann, Hamilton, 1995; Benn, Evans, 1998; Hewitt, 2000; Montgomery, 2000; Power, 2002; Quaternary, 2011) позволила получить общую схему филогенеза в роде и предположить сроки обособления групп.

Нерешенными на сегодняшний день остаются более частные вопросы о таксономической иерархии некоторых групп, статусе отдельных узкоареальных популяций, взаимоотношениях и генетической интрогрессии групп, а также о происхождении форм в зонах вторичного контакта видов. До сих пор не оговорены границы распространения крупных групп, не до конца изучены механизмы формирования внутриозерных морфотипов. С одной стороны, это связано с труднодоступностью ряда гольцовых водоемов, с другой – с изменившимися за последние годы представлениями о статусе популяционных систем. Явно недоизученными остаются многие водоемы Сибири, Чукотки, Дальнего Востока, Северной Канады и Альп. Данная книга посвящена фауне одного из труднодоступных регионов Дальнего Востока – гольцам полуострова Камчатка и его сопредельных территорий. Детальные исследования разнообразия и распространения камчатских гольцов актуальны, поскольку по современным представлениям водоемы этого региона – центр радиации большинства групп в составе рода.



Происхождение и история расселения гольцов



Начиная с неогена, эволюция лососевых рыб проходила на фоне глобальных изменений климата, которые сопровождались оледенениями и колебаниями уровня мирового океана. Хотя оценки масштабов этих событий сильно разнятся (Линдберг, 1972; Гроссвальд, 1999; Большианов, 2006; Benn, Evans, 1998; Svendsen et al., 2004; Quaternary... 2011), не вызывает сомнений наличие в истории значительных похолоданий, приводивших к резкому обеднению фауны и разделению ареалов пресноводных рыб в северных широтах (Pielou, 1991; Hewitt, 2000; Lawrence, Hobeak, 2000). Во времена температурных экстремумов происходило сокращение численности популяций и быстрое аллопатрическое формообразование, во времена климатических оптимумов новые формы активно расселялись и смешивались. Нарушение репродуктивных связей на фоне изменений численности способствовало реализации эффекта основателя, независимому дрейфу генов и иным преобразованиям генофонда внутри изолированных групп под действием отбора (Майр, 1968; Rundle, Nosil, 2005). Перестройка генома путем рекомбинации предкового генетического материала разделяла изначально единые системы популяций на обособленные единицы (Майр, 1968; Carson, 1973). Увеличение гетерозиготности и даже появление новых аллелей функциональных генов могло происходить менее чем за век (Vuorinen et al., 1993). При длительной изоляции в популяциях происходила генетическая ассимиляция (фиксация) новых адаптивных фенотипов, сформированных одной из предковых адаптивных норм *sensu* Б.М. Медников (Медников, 1987; Smith, Skulason, 1996). В условиях недостаточных сроков изоляции дальнейшее разделение групп в местах вторичных контактов могло продолжаться благодаря экологическим механизмам (Rundle, Nosil, 2005). В итоге у близкородственных форм и новых видов образовалась сеть разорванных, частично перекрывающихся ареалов. При изменении климата обособленные группы образовывали новые популяционные системы, вступая в конкуренцию с группами, которые доминировали ранее, или поглощая их (Avice, 2004).

За последние 8 млн лет макроклиматические циклы, сопряженные с глобальными перестройками водной сети, проходили минимум 5 раз. При этом климат ледниковых периодов не был стабилен, в течение каждого из них происходили локальные наступления, стабилизации и отступления материковых ледников (Еникеев, 2009; Martinson et al., 1987). В Северной Пацифике и восточном секторе Арктики в это же время происходили крупные тектонические преобразования бассейнов и расчленение участков побережья (Montgomery, 2000). Множественная фрагментация ареалов, повторяющаяся экспансия новых групп в сопредельные районы, мозаичное вымирание и интрогрессия приводили к формированию сложной мозаики алло-, пара- и симпатричных группировок. Такие процессы создавали предпосылки для образования сложной внутривидовой структуры у широко распространенных групп рыб. При сравнительно небольшом сроке существования отдельных групп, незавершенности эволюционного процесса и изменчивости условий среды в Голарктике сформировался целый ряд комплексных видов, состоящих из единиц разного иерархического уровня (Майр, 1968; Мина, 1986; Савваитова, 1989).

Описанные процессы сходным образом влияли на дивергенцию разных групп пресноводных рыб в северных широтах. Помимо гольцов бурная эволюционная радиация проходила у сегов комплекса *Coregonus lavaretus sensu lato* (Hudson et al., 2010). В верховьях Оби, Енисея, Витима перестройки водной сети и климатические изменения четвертичного периода привели к обособлению популяций локальных рефугиумов (Vochkarev et al., 2011; Бочкарев и др., 2017). Здесь описан ряд эндемичных форм пыжьяновидных сегов. В результате рассечения ареала в ходе необайкальского рифтогенеза также выделилась группа, давшая начало эндемичным сегом Байкала (Суханова, 2004; Suchanova et al., 2004). Арктическое побережье Сибири после окончания ледникового периода заселили генетически более однородные популяции (Baldina et al., 2008; Vochkarev et al., 2011). У европейских сегов выделяется 3 филогенетические линии с перекрывающимися ареалами, происходящие из разных центров постледникового расселения. Одна из линий, вероятно, вселилась на север Европы из Западной Сибири (Ostbye et al., 2005a). Генетически близки к пыжьяну Сибири популяции западной Аляски, что указывает на их вселение в Новый Свет через Берингийскую сушу. Американские сего из озер за пределами берингийского сектора обособлены сильнее – на уровне вида (*C. clupeaformis*). Вероятно, это потомки более раннего вселения (Bernatchez et al., 1991; Sajdak, Phillips, 2011). В структуре их разнообразия также можно выделить 3 вторично симпатричные филогенетические линии, образованные потомками рыб, переживших последнее оледенение в трех разных рефугиумах (Bernatchez, Dodson, 1991).

Механизмы дифференциации в условиях циклических изменений климата проявлялись у пресноводных рыб и в более мелких географических масштабах. Так, гольяны рода *Rhynchocypris* в водоемах бассейна Японского моря в четвертичном периоде дивергировали не менее чем на 7 видов (Ito et al., 2002; Sakai et al., 2006). В частности, о. Сахалин заселили 5 видов, сформировавшиеся в разных



локальных рефугиумах региона: притоках бассейна р. Амур, на Японском архипелаге и т.д. (Сафронов, Никитин, 2005; Никитин, 2010). Обитающие на Чукотке и Аляске мелкие щуковые рода *Dallia*, согласно анализу полиморфизма мтДНК, в конце плейстоцена разделились на 4 филогенетические линии (Campbell, Lopez, 2014). Наиболее дивергировали друг от друга популяции из водоемов Берингии (Чукотка, западная Аляска и о. Св. Лаврентия) и из водоемов внутренней Аляски (верхнее течение рек Юкон и Кукоквим). Формирование этих систем популяций связано с фрагментацией ареала и сохранением в двух рефугиумах во время последнего ледникового периода (Campbell et al., 2013). Две другие группы – арктической Аляски и бассейна залива Нортон – возникли в конце ледникового периода в результате расселения из основных рефугиумов. В настоящее время миграционные потоки между потомками четырех линий даллий фактически отсутствуют (Campbell, Lopez, 2014).

История формирования основных групп гольцов

Образование видов-комплексов с незавершенной диверсификацией подгрупп наглядно проявилось в эволюции гольцов. В составе рода выделяются 4 обособленных вида и 5–7 более молодых групп, приближающихся к видовому уровню обособленности. По современным представлениям в миоцене предки гольцов населяли восточный сектор Арктического бассейна и Северную Пацифику (Behnke, 1989; Grewe et al., 1990). Процесс генетической дивергенции в группе начался порядка 7 (5.2–9.5) млн лет назад (Osinov et al., 2015). Вероятно, на границе миоцена – плиоцена произошло первичное разделение монофилитической линии на тихоокеанскую и атлантическую ветви (первый этап дивергенции на рисунках). Атлантическая ветвь дала начало североамериканским видам – *S. fontinalis* и *S. namaycush*; пацифическая – всему остальному разнообразию рода. Первичное разделение гольцов могло стать следствием вымирания промежуточной цепи популяций в северных широтах (Behnke, 1980, 1989). Датировка разделения линий, полученная на основе сопоставления последовательностей мтДНК (Oleinik et al., 2015), хорошо согласуется с данными о глобальных климатогеографических событиях этого периода. На начало плиоцена приходится развитие ледового покрова на полюсах (Zachos et al., 2001), тектоническое поднятие северной Аляски и, вероятно, осушение проливов между островами северного Нунавута (Ivanov, 1994; Montgomery, 2000). Необходимо отметить, что близкий срок определен для дивергенции наиболее молодых видов тихоокеанских лососей – кеты *Oncorhynchus keta* и горбуши *O. gorbuscha* (Smith, 1992; Zhivotovsky, 2015). Последующая специализация американской линии гольцов шла по пути разделения нерестовых и нагульных ниш: *S. fontinalis* занял биотопы текучих вод бассейнов северо-восточного стока, *S. namaycush* заселил крупные северные озера. Разделение этих видов, по всей видимости, закончилось уже в раннем плейстоцене.

В бассейне Тихого океана похолодание начала плиоцена привело к океанической регрессии (Kobayashi, Takano, 2001; Zachos et al., 2001). В таких условиях Японское и Охотское моря превращались в опресненные, полужамкнутые водоемы с озерно-речной сетью на осушенных шельфах (Линдберг, 1972; Kobayashi, Takano, 2001). Наиболее вероятно, что в этих рефугиумах обособились 2 системы популяций, впоследствии давшие начало максимально дивергировавшим видам тихоокеанской группы. На севере Охотского моря, куда впадала крупнейшая река региона палео-Пенжина, выделилась линия *S. levanidovi*, в бассейне Японского моря – *S. leucomaenis* (рис. 1 и 4, второй этап ветвления).

Использование разных методов построения филогенетических деревьев по генетическим данным приводит к тому, что базальное положение в составе рода может занимать любой из перечисленных четырех видов (Crete-Lafreniere et al., 2012; Pankova et al., 2013; Oleinik et al., 2015; Osinov et al., 2015). Нестабильное положение видов в генеалогии косвенно указывает на близкий срок их происхождения. Примечательно, что по полиморфизму гена *cyt b* мтДНК базальное положение в роде занимают *S. fontinalis* и *S. leucomaenis*, сформировавшиеся на периферии изначального ареала гольцов, в то время как *S. namaycush* и *S. levanidovi* с центрами происхождения, более приближенными к Берингии, выделяются на следующих этапах филогении (Osinov et al., 2015).

По другим данным, морфологическая и генетическая близость американских видов на фоне отличий от всех прочих гольцов скорее указывает на то, что обособление *S. fontinalis* – *S. namaycush* и *S. levanidovi* – *S. leucomaenis* прошло в два последовательных этапа (Шубина и др., 2006; Behnke, 1989; Crespi, Fulton, 2004). *Salvelinus fontinalis* и *S. namaycush* на основе их морфологического своеобразия долгое время даже присваивался подродовой статус *Baione* (Глубоковский, 1995; Behnke, 1980). Таким образом, предполагая, что сроки обособления основных групп приходились на климатические экстремумы, обособление линий *S. levanidovi* и *S. leucomaenis* могло произойти в ходе следующего глобального похолодания, оледенения Арктики и сопутствующего падения уровня океана, пришедшегося на Пьячензский плейстоцен 2.4–3.3 млн лет назад (Zachos et al., 2001; Manfred, Maureen, 2005). В это время также произошло осушение проливов между островами к югу от Корякии, в результате чего появился Камчатский полуостров (Сметанин, Демидов, 2007; Hopkins, 1972).



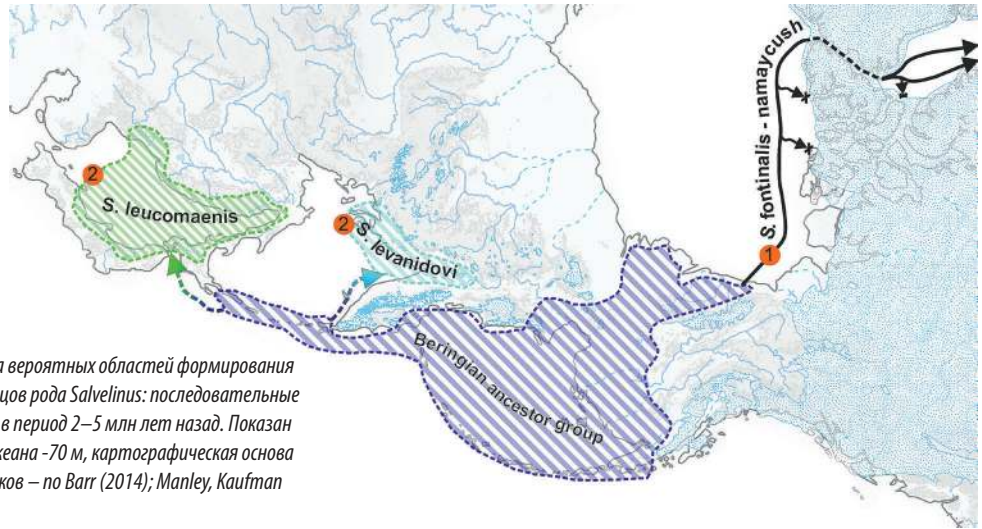


Рис. 1. Карта-схема вероятных областей формирования основных групп гольцов рода *Salvelinus*: последовательные этапы дивергенции в период 2–5 млн лет назад. Показан уровень мирового океана –70 м, картографическая основа с положением ледников – по Barr (2014); Manley, Kaufman (2002).

На участке побережья от Берингии до Японского архипелага в раннем плейстоцене сформировалась крупная система популяций, давшая начало всему остальному комплексу гольцов (мальмоидных, арктоидных и альпиноидных). Рыбы из этой клады расселились по нерестовым водоемам южного побережья Охотского моря, оформившейся Камчатки, а также Корякии, Чукотки, Алеутского архипелага и Аляски. В результате столь широкого распространения поток генов между удаленными популяциями неизбежно был ограничен, началось первичное разделение популяций за счет изоляции расстоянием. Последующая дивергенция тихоокеанских гольцов проходила в несколько этапов. Окончательное обособление групп, находящихся по краю ареала, происходило при снижении численности во времена температурных экстремумов. В итоге к голоцену общая линия распалась на 5 генеалогических групп *sensu* Brunner et al. (2001). Степень дивергенции групп на порядок ниже, чем у описанных выше видов, критерий репродуктивной несовместимости при их выделении применим не полностью. В выявлении механизмов возникновения разнообразия внутри данного комплекса и филогенетических связей между его членами состоит суть т.н. «гольцовой проблемы».

В южных широтах, вне ледникового влияния, эволюция гольцов проходила без катастрофических сокращений численности и глобальных фрагментаций ареала. Вероятно, уже к среднему плейстоцену в результате нарушения репродуктивных связей с северными популяциями ('Beringian ancestor group' на рис. 1 и 2) на юге Охотского моря обособилась группа, впоследствии давшая начало мальмоидным гольцам *S. curilus* (= *S. malma krascheninnikovi*). Датировка выделения южной азиатской линии (рис. 2 и 4, третий этап ветвления древа рода) по уровню дивергенции разных фрагментов мтДНК указала на временной интервал 2.1 млн лет (Yamamoto et al., 2014; Oleinik et al., 2015) – 3.5 млн лет назад (Osinov et al., 2015). Включение в анализ полного сиквенса мтДНК позволило получить время дивергенции около 1.2 млн лет назад (Balakirev et al., 2016a). При этом на оценку могли повлиять последствия вторичной интрогрессивной гибридизации с северными группами гольцов (Shedko et al., 2007). По аллельному разнообразию некоторых ферментов срок самостоятельной истории *S. curilus* исчисляется временем 1 млн лет (Salmenkova et al., 2000; Osinov, 2001). Согласно данным кариологического анализа, *S. curilus* представляет последнюю ветвь в базальной части филогенетического древа гольцов (Фролов, 2000). На фоне морфологического сходства с молодыми группами мальмоидных гольцов, архаичный кариотип сближает этот вид с древними видами и делает его сестринским по отношению ко всем кладам, выделившимся впоследствии. Причины сравнительно низкой степени аллозимной обособленности *S. curilus* требуют более детальных исследований.

Диверсификация северной группы популяций продолжилась в среднем плейстоцене. В климатические оптимумы гольцы Берингии и северной Пацифики расселились по Арктике, вдоль Алеутского архипелага они проникли в залив Аляска и далее – в Британскую Колумбию. Наиболее правдоподобная датировка первичного разделения этой группы и четвертого этапа дивергенции гольцов соответствует периоду Пре-Иллинойских похолоданий (Grewe et al., 1990; Oleinik et al., 2015). Океаническая регрессия Небрасского – Канзасского



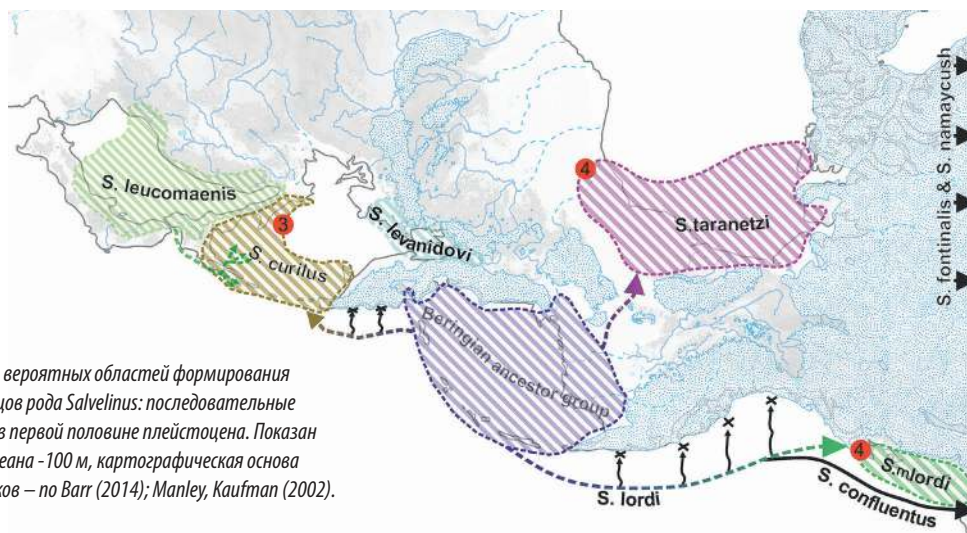


Рис. 2. Карта-схема вероятных областей формирования основных групп гольцов рода *Salvelinus*: последовательные этапы дивергенции в первой половине плейстоцена. Показан уровень мирового океана –100 м, картографическая основа с положением ледников – по Barr (2014); Manley, Kaufman (2002).

ледниковых периодов 400–700 тыс. лет назад привела к обособлению систем популяций моря Бофорта и арктического Нунавута, полузакрытого Берингова моря, а также залива Аляска с внутренними материковыми рефугиумами.

В Арктике на месте моря Бофорта образовался сильно опресненный водоем, окруженный обширными осушенными шельфами с развитой озерно-речной сетью и наледями (Киселев, 1986; Grantz et al., 1980). Здесь обособилась группа, давшая начало комплексу гольцов высоких арктических широт – *S. taranetzi* sensu lato (включая узкоареальные таксоны Северо-Востока Азии: *S. andriashevi*, *S. czerskii* бассейна р. Бол. Чукочь, *S. elgyticus*, чукотский *S. boganidae*, *S. krogiusae*, *S. sp. 4–7* (см. Богуцкая, Насека, 2004), а также *S. alpinus erythrinus* sensu R. Behnke (1984) из арктической Канады). Окончательное выделение этой линии датируется временным интервалом 460–215 тыс. лет назад (Taylor et al., 2008; May-McNally et al., 2015) и связано с переходом к озерному нересту.

Группа популяций из Британской Колумбии оказалась за южной границей распространения ледникового щита, испытала меньшее сокращение численности и, сохранив элементы предкового генома, дала начало американскому комплексу мальмоидных гольцов *S. malma lordi* – *S. confluentus* (рис. 2 и 4, четвертый этап дивергенции). Согласно анализу полиморфизма мтДНК, эта группа генетически расположена ближе к группе гольца Таранца, чем к разделяющей их географически северной мальме из Берингова моря (Yamamoto et al., 2014; Oleinik et al., 2015; Osinov et al., 2015). Архаичные элементы, сближающие *S. m. lordi* – *S. confluentus* с древними видами гольцов, также выявлены в ядерном геноме (ряд аллозимов, спейсеры генов рРНК ITS 1+2) (Phillips et al., 1999; Shedko et al., 2013).

На заключительном пятом этапе дивергенции *S. confluentus* отделился от *S. m. lordi* в бассейне р. Колумбия (Taylor et al., 2001; Redenbach, Taylor, 2002), а из берингийского популяционного центра сформировались оставшиеся 2 большие группы гольцов (рис. 3 и 4). Из популяций бассейна Берингова моря в результате сокращения численности и утраты значительной части изначального полиморфизма в Иллинойский и последний Висконсинский ледниковые периоды выделилась группа северных мальмоидных гольцов *S. malma* (Osinov, 2002; Oleinik et al., 2013). В один из плейстоценовых оптимумов, вероятно, в Ярмутское (в Берингии) – Тобольское (в Сибири) межледниковье 200–400 тыс. лет назад) гольцы смогли расселиться по Арктике на запад за пределы водной сети Берингии и Колымы. Эта группа колонизировала бассейны Сибирских морей. Во время Иллинойского (Самарского – Тазовского в Сибири, по Еникееву (2009)) ледникового периода 130–200 тыс. лет назад популяции нижнего течения восточно-сибирских рек, по-видимому, вымерли, что способствовало окончательной дивергенции евразийской линии от базальной аркто-берингийской. В континентальных водоемах Восточной Сибири обособилась новая группа альпиноидных гольцов *S. alpinus*. В дальнейшем эта группа широко расселилась по Сибири, проникла в Фенноскандию, Европу, и далее через Арктические архипелаги в Северную Америку (Brunner et al., 2001; Alekseyev et al., 2009a).

На филогенетических деревьях группы *S. taranetzi* – *S. m. lordi* – *S. malma* – *S. alpinus*, построенных по данным соответствия гаплотипов мтДНК (сиквенсы участков и тотальный рестриктивный анализ), *S. malma* всегда сближается с *S. alpinus*, а *S. taranetzi* –

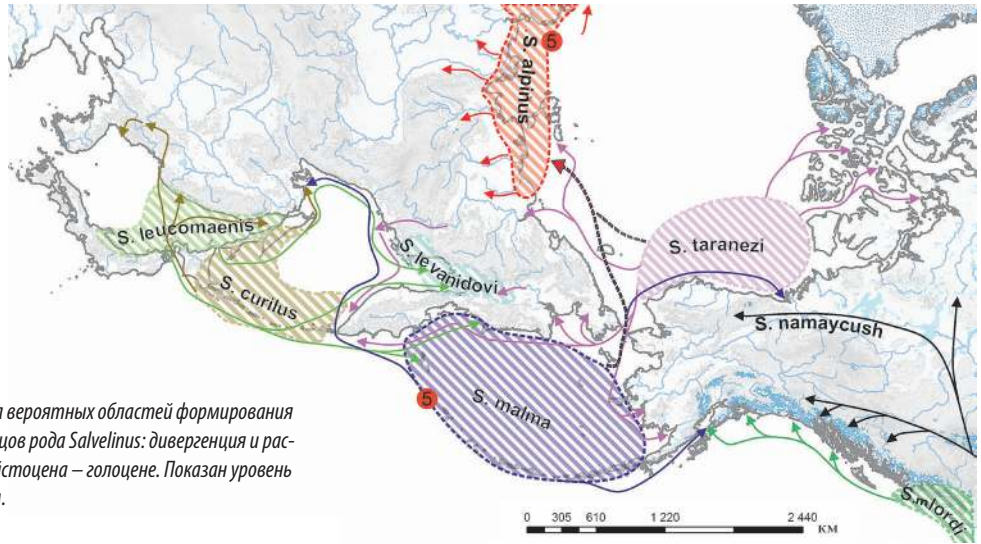


Рис. 3. Карта-схема вероятных областей формирования основных групп гольцов рода *Salvelinus*: дивергенция и расселение в конце плейстоцена – голоцене. Показан уровень мирового океана 0 м.

с *S. m. lordi*. Сходный результат дает анализ полиморфизма генов гистосовместимости (Conejeros et al., 2012). По частотам аллелей спейсеров рРНК близки *S. malma* и *S. taranezi* на фоне обособленности *S. confluentus* (при отсутствии в анализе *S. alpinus*) (Phillips et al., 1995, 1999). По данным анализа изменчивости аллозимов и ядерного гена RAG1 *S. malma* сближена с *S. m. lordi*, а *S. taranezi* – с *S. alpinus* (Osinov, 2001; Shedko et al., 2012; Osinov et al., 2016). По морфологическим признакам линии плейстоценового возраста явно разделяются на тихоокеанскую (*S. malma* – *S. m. lordi*) и арктическую (*S. taranezi* – *S. alpinus*), но по окраске (в т.ч. специфике брачного наряда) на общем фоне выделяется *S. taranezi*. Таким образом, нестабильное положение групп плейстоценового возраста на филогенетических дендрограммах косвенно указывает на сходный возраст их дивергенции и их близкий таксономический статус.

Распространение основных групп гольцов

***S. fontinalis*.** Нативный ареал американского ручьевого гольца охватывает северо-восток Северной Америки от р. Сил, впадающей в Гудзонов залив, до притоков залива Лоуэр и левобережных притоков Миссисипи, стекающих с Аппалачских гор (Power, 1980). На юге ареала, вне зоны влияния плейстоценовых оледенений, распространена сильно обособленная группа ручьевых популяций (рис. 5). Уровень различий между северной и южной формами достигает подвидового уровня, зона гибридизации между ними проходит по бассейну р. Нью Ривер (Guffey, 1998; Davis, 2008). Северные популяции *S. fontinalis* представлены ручьевого, речной и, реже, озерной формами; в притоках Гудзонова залива воспроизводится проходная форма (McPhail, Lindsey, 1970; Power, 1980). Анализ филогеографии вида затрудняют повсеместная масштабная интродукция и искусственное воспроизводство ручьевого гольца на фоне деградации естественных популяций. При этом вид является самым теплолюбивым среди гольцов Северной Америки (Power, 1980; McCormick et al., 1972), что может указывать на его формирование южнее зоны оледенений. На основе анализа аллозимной и микросателлитной изменчивости было установлено, что во время Висконсинского ледникового периода северная форма сохранялась в водоемах верхнего течения рек Миссисипи – Миссури и на осушенном шельфе Атлантики в районе залива Мэн (Perkins et al., 1993; Pilgrim et al., 2012). После расселения по северо-востоку континента около 10 тыс. лет назад обмен генами между популяциями разных бассейнов фактически прекратился (Castric et al., 2001). В результате, например, в южном Квебеке по разнообразию гаплотипов D-петли мтДНК выделяется 3–4 аллопатричные группы, сохранившиеся со времен заселения бассейнов (Angers, Bernatchez, 1998).

***S. namaycush*.** Ареал кривомеры охватывает озера Северной Америки от Аляски до Квебека, исключая бассейн Юкона, и почти целиком совпадает с областью распространения ледников конца плейстоцена (рис. 5). Специализация вида шла по пути освоения озерных биотопов (Martin, Olver, 1980). К середине плейстоцена этот голец широко расселился по северным водоемам Америки. *S. namaycush* ведет преимущественно хищный образ жизни (достигает массы 46 кг), может обитать на глубинах до 400 м (Behnke, 1980). На участ-

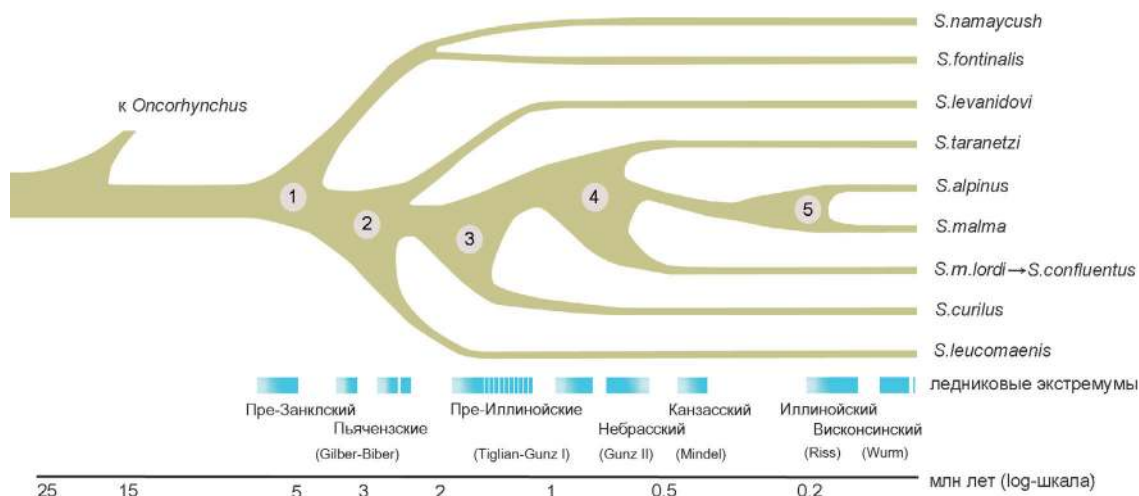


Рис. 4. Дендрограмма вероятного пути эволюции голецов рода *Salvelinus*.

ке арктического побережья от дельты р. Маккензи до Гудзонова залива в состав популяций также входят полупроходные особи (Swanson et al., 2010). В конце плейстоцена кристивомер сохранялся в озерных системах на 4 приледниковых участках: во внутреннем рефугиуме Британской Колумбии (к востоку от Берегового хребта), в верховьях рек Миссисипи – Миссури, на осушенном шельфе залива Мэн и на шельфе моря Бофорта. Во время последнего таяния ледников вид быстро распространился по системе перигляциальных озер и спиллвеев сквозных долин вдоль всего континента, в результате рыбы с Аляски достигли озер Квебека, а с побережья Атлантики – района Великих озер (Wilson, Hebert, 1996, 1998; Power, 2002). В голоцене поток генов между популяциями разных озер прекратился (Harris et al., 2013).

***S. levanidovi*.** Гонец Леванидова сохранил примитивный карิโอтип, свойственный также американским видам (Фролов, 2000; Frolov, Frolova, 2004), и архаичный митохондриальный геном (Oleinik et al., 2003), приобретая в результате длительной изоляции специфические фиксированные аллели белков скелетных мышц и некоторых ферментных локусов (Omelchenko et al., 1996). В конце плиоцена в результате неотектонических процессов был перекрыт выход рек из Марковской депрессии в южном направлении, в результате чего бассейн р. Пенжина отделился от Анадырского и оформился в современных очертаниях (Берингия, 1976). Судя по уникальной ихтиофауне района, данный рефугиум сохранялся в течение всех четвертичных оледенений (Черешнев, 1998). В условиях холодного климата гонец Леванидова адаптировался к нересту в зоне вечной мерзлоты и наледей. Во времена температурных оптимумов такие условия сохранялись лишь на удаленных участках рек залива Шелихова и Пенжинской губы, стекающих с отрогов Колымского нагорья и Омолонского хребта. Данный комплекс адаптаций препятствовал расселению этого вида на юг. В результате гонец Леванидова остался эндемиком северной части Охотского моря (рис. 5).

***S. leucomaenis*.** Кунджа в процессе экспансии на север смогла продвинуться от о. Хонсю и залива Петра Великого до бассейна р. Пенжина и залива Корф. Вне Японского архипелага этот теплолюбивый гонец повсеместно заселил речные бассейны с развитыми эстуариями или озерными системами, изменчивость морфо-экологических характеристик у него не высока. В водотоках о. Хоккайдо кунджа обитает парapatрично с *S. curilus*, занимая узкую обособленную нишу (Fausch et al., 1994). При низкой эффективной численности может происходить ограниченная интрогрессивная гибридизация между кунджей и мальмой без потери их таксономической идентичности. Такие зоны контакта выявляются, в частности, на о. Хоккайдо (Yamamoto et al., 2006) и материковом побережье Охотского моря (Radchenko, 2004b). В центре формирования вида – на о. Хонсю – в среднем плейстоцене образовались специализированные аллопатричные ручьевые подвиды, которые заняли горные водотоки северной, центральной и южной частей водораздельного хребта (рис. 5): *S. l. pluvius*, *japonicus* и *imbrius* соответственно (Yamamoto et al., 2004; Koichiro et al., 2011). Анализ изменчивости микросателлитных и аллозимных локусов *S. l. leucomaenis* Дальнего Востока России показал подразделение на более полиморфную южную (Приморье, Сахалин и Курилы) и северную системы популяций (Salmenkova et al., 2014).

S. curilus. Ареал южной мальмы охватывает материковые водоемы от Удской губы Охотского моря до Корейского полуострова (McPhail, Lindsey, 1970), включая притоки р. Усури и оз. Ханка (Barabanshchikov, 2003), а также верховья р. Ялу, впадающей в Желтое море (Mori, 1935). По островам Пацифики южная мальма распространена на о. Хоккайдо, Сахалине и Шантарском архипелаге; повсеместно встречается на Курилах (Reist et al., 1997; Shedko et al., 2007). Северная граница распространения таксона практически совпадает с границей последнего четвертичного оледенения (рис. 5), следы которого найдены на Парамушире, но отсутствуют южнее (Корсунская, 1958).

Вероятно, в течение холодных эпох плейстоцена жилые популяции сохранялись повсеместно, включая водотоки о. Онекотан и осушенного шельфа Камчатки, поглотившего северные Курильские острова (Олейник, 2013; Shubina et al., 2007). Эволюция таксона в этих условиях проходила на фоне незначительных демографических колебаний, поэтому за счет отбора, дрейфа генов и множественных локальных эффектов основателя происходила дивергенция популяций. Изоляция популяций при доминировании жилых форм (особенно на юге) сопровождалась ограничением потока генов между нерестовыми бассейнами отдельных островов и локальных участков побережья. Процесс территориальной сегрегации вне пояса оледенений, вероятно, имел примерно постоянную скорость и масштаб в течение всего периода существования вида. Современное филогенетическое древо южной мальмы содержит следы вторичных контактов изолированных филогенетических групп, генетическое разнообразие линии максимальное в роде (Омельченко, 2005; Олейник, 2013; Shedko et al., 2007; Shubina et al., 2007; Osinov, Mague, 2008; Salmenkova, Omelchenko, 2013). При этом выделяются 3 основные системы популяций: сахалинская вместе с популяциями Курильской гряды, японская и материкового побережья. (Омельченко, 2005; Олейник, 2013; Osinov, 2001).

Наиболее генерализованные популяции, отличающиеся специфическими частотами аллелей изоферментов, населяют водоемы о. Хоккайдо (Osinov, 2001). Преобладают жилые группировки, проходные гольцы встречаются только на п-ове Сиреток (Maekawa, 1978; Morita et al., 2005; Morita et al., 2009). Морфологическое и генетическое разнообразие японской мальмы чрезвычайно высокое. Наиболее обособленным считается изолят из бассейна оз. Шикарибетсу ("Miyabei", бассейн р. Токачи). Местная озерно-речная мальма специализируется на потреблении планктона, отличается специфическими эколого-морфологическими чертами и вместе со своими ручьевыми дериватами генетически обособлена как минимум на уровне подвида (Mitsuboshi et al., 1992).

Приморье, Сахалин, южные и северные Курилы вплоть до о. Шумшу населяют разнообразные популяции ручьевых, речных, озерных и проходных гольцов. Группа неоднородна по своему составу: на материке и островах выделяются в разной степени обособленные формы, между которыми существует сложная система репродуктивных отношений. Повсеместно встречаются ручьевые формы, изолированные и нет. На о. Онекотан обнаружен своеобразный изолированный озерный «голец Гриценко» (Vasil'eva, Stygar, 2000). Другой специализированный озерный голец населяет оз. Большое Черное на о. Парамушир (Savvaitova et al., 2001). В водотоках, впадающих в Амурский лиман и Сахалинский залив со стороны материка и северо-западного Сахалина, обитает полупроходной «голец Васильевой», выделяющийся низким числом сериальных структур и очень высоким телом (Safronov, Zvezdov, 2005).

Наступление новейшего температурного оптимума, по-видимому, сопровождалось кратковременной экспансией южной мальмы на новые территории. Через временные водные перехваты вид проник в реки, дренирующие западный макросклон Сихотэ-Алиня (в частности, р. Ялу). На севере ареал южной мальмы в конце плейстоцена достигал Янской губы и юго-восточной части Камчатки (Radchenko, 2004b; Yamamoto et al., 2014), но в дальнейшем этот голец был оттеснен на юг более многочисленной северной мальмой.

***S. malma* (берингийская группа)**. Ареал северной мальмы охватывает приазиатский участок Северной Пацифики от Чукотки до Удской губы, Алеутский архипелаг и тихоокеанское побережье Аляски до бассейна р. Сазитна, впадающей в залив Кука. В Арктике северная мальма повсеместно распространена от р. Колыма в Сибири до левобережных притоков устьевой части Маккензи в Северной Америке (рис. 5).

В эволюционной истории группы прослеживается чередование стабильных периодов, характеризующихся ограниченным потоком генов между популяциями, и периодов расширения ареала с его последующей фрагментацией в процессе реколонизации водоемов вслед за отступающими ледниками. Вероятно, 100 тыс. лет назад восстановившие численность после Иллинойского экстремума мальмоидные гольцы продвинулись до Чукотки. Наступление Висконсинского ледникового периода привело к изоляции новой группы в рефугиуме Берингова моря. Южной границей ее ареала стал незамерзший бассейн р. Камчатки на западе и временные водотоки шельфа Бристольского залива на востоке. За 80 тыс. лет ледниковой эпохи группа сократила численность, утратив значительную долю своего генетического разнообразия (Oleinik et al., 2013). Уровень средней аллозимной гетерозиготности снизился в 3 раза (Osinov, 2002a), диплоидный набор хромосом сократился с 82–86 до 76–78 (Фролов, 2000; Phillips et al., 1999). Гипотеза о наличии у северной мальмы второго ледникового рефугиума в бассейне Охотского моря (DeCicco, Reist, 1999; Frolov, 2006) последующими исследованиями не подтвердилась (Oleinik et al., 2013; Yamamoto et al., 2014). После потепления и начала подъема уровня моря 17–20 тыс. лет назад север-

ная мальма с проходным экотипом стала стремительно расселяться вдоль побережий на север и запад, колонизировав Арктический и Охотский бассейны. В р. Камчатка при этом до настоящего времени сохранилась сложная система популяций, сформировавшаяся на границе первоначального ареала. Здесь обитают специализированные жилые и полупроходные популяции – «каменный» и «белый» гольцы (Савvaitова, 1989; Глубоковский, 1995).

Установлено, что авангардные волны расселения северной мальмы проникали далеко от центра формирования группы. Так, элементы митохондриального генома мальмы прослеживаются в Сибири в популяциях альпиноидных гольцов до дельты р. Лена и р. Оленек (Alekseyev et al., 2009a). В Америке мальмоидные гольцы распространены до нижнего течения р. Маккензи (Moore et al., 2015). В Пацифике северная мальма проникла до о. Хоккайдо и Ванкувера, т.к. гаплотипы мтДНК *S. malma* единично встречаются у *S. curilus* из рек Кунашира и *S. m. lordi* из притоков р. Фрейзер (Олейник, 2013; Shedko et al., 2007; Yamamoto et al., 2014). Единичные особи северной мальмы изредка отлавливались в северо-восточных реках о. Хоккайдо и в историческое время (Ishigaki, 1967). Масштабного скрещивания с близкородственными группами не произошло. Зона гибридизации северной мальмы и *S. curilus* не распространялась за пределы водотоков северной стороны о. Шумшу, северной оконечности Сахалина и материкового побережья к северу от устья р. Амур. Об этом свидетельствуют морфологические данные (Savvaitova et al., 2004), частоты аллозимных аллелей (Osinov, 2002a; Omelchenko et al., 2002) и микросателлитов (Gordeeva et al., 2010). Гибридизация мальмы и *S. taranetzi* в некоторых реках Чукотки (Савvaitова, 1989) и Юкона (McCart, 1980), как правило, ограничивается первым поколением. Гибриды устойчиво составляют менее 5 % численности популяций, что подтверждает репродуктивную обособленность двух видов (Картавцев и др., 1983; May-McNally et al., 2015). Масштабы интрогрессии с арктоидными гольцами на Аляске, оцененные по сходству частот аллозимов, относительно невелики (Crane et al., 1994; Reist et al., 1997). Следы интрогрессии с *S. m. lordi* на Аляске прослеживаются на довольно широком участке побережья на запад от р. Сазитна (Osinov, 2002a; Reist et al., 1997; Taylor, May-McNally, 2015). Присутствие гаплотипов мтДНК *S. malma* в крайних популяциях всех групп гольцов, обитающих по периферии ареала мальмы, убедительно свидетельствует в пользу ограниченной интрогрессивной (исторической) гибридизации между видами в период масштабного переформирования ареалов в конце ледниковой эпохи. Альтернативная гипотеза предполагает изначальное присутствие гаплотипов северной мальмы в геномном пуле предков альпиноидных гольцов восточной Сибири (Shedko et al., 2007).

Быстрое расселение северной мальмы обусловило низкую генетическую изменчивость ее дочерних популяций в Азии и Северной Америке (Everett et al., 1997; Salmenkova et al., 2000; Osinov, 2001, 2002a). В новейшее время ограничение потока генов между популяциями азиатских и американских рек привело к вторичному частичному обособлению проходных стад. Заселение мальмой Камчатки совпало с активизацией вулканических процессов на полуострове, в результате чего несколько популяций оказались изолированы в подпруженных озерах и верховьях рек, пополнив структуру комплекса специализированными эндемичными формами (симпатричный комплекс гольцов Кроноцкого озера, гольцы озер кальдеры Узон, Ичинского вулкана и др.). Некоторыми морфологическими особенностями также выделяются эндемичные жилые популяции из рек хребта Брукс на Аляске – т.н. «Angayukaksurak charr» (Morrow, 1973), однако самостоятельный таксономический статус этих популяций не подтверждается (Ayers, 2010).

***S. taranetzi* (арктоидная группа).** Современный ареал группы гольца Таранца охватывает нерестовые водоемы арктического бассейна от Восточно-Сибирского моря до залива Унгава (Brunner et al., 2001; Osinov et al., 2003; Radchenko, 2004a; Moore et al., 2015). В Арктике проходная форма распространена на Чукотке к востоку от р. Колыма, а также в Америке по архипелагу Нунавут и в бассейне заливов Амундсена и Бутия (Behnke, 1980; Reist et al., 1997). В Пацифике проходные и полупроходные представители комплекса распространены в приазиатском секторе до р. Хатырка (Черешнев, 2008). Жилые (в т.ч. изолированные) озерные популяции известны на прибрежных арктических территориях по всему северо-востоку Азии, из верховьев Колымы, Анадыря и охотоморской стороны Колымского нагорья (Черешнев и др., 2001; Gudkov et al., 2003; Radchenko, 2004a), а также из Корякии и с Камчатки (Есин и др., 2015; Esin et al., 2017). В Северной Америке жилые гольцы обитают в горных озерах хребта Брукс и водоемах вдоль побережья к востоку от залива Бутия (Behnke, 1980; Reist et al., 1997). Южнее ареал разорван, известны изолированные озерные популяции основания полуостровов Аляска и Кенай (Reist et al., 1997). Наиболее южный американский изолят населяет оз. Карлук на о. Кодьяк (рис. 5) (DeLacy, Morton, 1943).

Вероятно, в последний ледниковый период группа разделялась на популяции нескольких рефугиумов. В Сибири гольцы сохранялись в долине Колымы, возможно, также Индигирки (Osinov et al., 2003) и верховьев Анадыря. В Берингии рыбы заселяли временные водоемы на осушенном шельфе и в континентальной Аляске. Далее на восток выделяются линия бассейна моря Бофорта – озер бассейна р. Маккензи и линия Арктического архипелага. После потепления группировки из разных рефугиумов перемешивались, но географическая дифференциация арктоидной системы популяций по полиморфизму микросателлитных локусов (Moore et al., 2015), а также



некоторым биологическим признакам угадывается и сейчас. Так, в озерах Колымской низменности обитают гольцы с низким числом жаберных тычинок (обычно 17–25), сохранившие максимальное число архаичных краниологических признаков (Глубоковский, 1995); на Чукотке и Юконе – вторично проходной «голец Таранца» (ж.т. 20–32); далее на восток – жилой «многотычинковый» (25–35) «гудзонский голец» (Sprules, 1952; McPhail, 1961; McCart, 1980).

В конце плейстоцена – первой половине голоцена началось активное расселение арктоидных гольцов. Из Нунавута через Гудзонов залив они распространились до восточной Гренландии и, судя по данным географической изменчивости аллозимов и мтДНК, вступили во вторичный контакт с *S. alpinus* на п-ове Лабрадор (Wilson et al., 1996; Moore et al., 2015). В Сибири арктоидные гольцы, возможно, продвинулись до Новосибирских островов (Глубоковский, Черешнев, 1981). В Пацифике проходной голец Таранца проник до южной Камчатки, расселившись по озерам обоих побережий полуострова (Oleinik et al., 2015; Esin et al., 2017). Новейшее потепление привело к исчезновению проходной формы в южной части ареала (южные рек, впадающих в бухту Дежнева) и изоляции разрозненных озерных популяций, сохранившихся до сих пор в горных постледниковых озерах.

К последнему ледниковому экстремуму арктоидные гольцы распространились до истоков бассейна р. Колыма. В настоящее время они населяют озера верховий бассейна (Radchenko, 2003, 2004a): известны популяции из озер Джульетта, Макси, Малык, Энгтери, Черечень и др. Жилые гольцы из горных озер бассейна Мал. Анюй (Черешнев, 2008), озер Нутенеут и Гытвылгэйгытгын в бассейне Анадыря (Черешнев и др., 2001), без сомнения, также относятся к этой группе. В течение второй половины плейстоцена реки этого региона сохранялись незамерзшими, очаговые оледенения охватывали не более 30 % площади (Черешнев, 1998; Кириллов и др., 2008). Напротив, верхнее – среднее течения колымских рек южного стока закрывали ледники (Глушкова, 1984). Во время их таяния озерные гольцы могли распространяться между истоками рек по цепям перигляциальных озер, связывавших Алдан, Индигирку, Яну и Тауй (Grossvald, 1998). Но даже если признать теорию М. Гроссвальда о существовании столь крупной перигляциальной системы несостоятельной, не вызывает сомнений возможность миграции рыб между бассейнами по небольшим временным спиллвеям. В частности, по временным перехватам в бассейн Охотского моря из рек арктического стока проникли хариус *Thymallus arcticus*, пестроногой подкаменщик *Cottus gr. poecilopus*, речной голянь *Phoxinus phoxinus* (Черешнев, 1998). Вместе с этими видами в охотский бассейн могли вселиться и арктоидные гольцы. Подобный миграционный путь был доступен в конце плейстоцена на нескольких низменных участках Колымского нагорья, где истоки арктических рек сближаются с истоками Наяхана, Ямы, Олы и Армани (Ананьев и др., 1984). Также возможно расселение гольцов через верховья р. Ваеги бассейна Анадыря в р. Пенжина и далее в притоки залива Шелихова. В Анадырь гольцы, в свою очередь, могли проникнуть из притоков Малого Анюя по Мечкрынотвеевской впадине с одноименной рекой (Черешнев и др., 2001). Менее убедительной представляется гипотеза об обратном пути расселения арктоидных гольцов на Колыму с Камчатки.

***S. alpinus* (сибирская, атлантическая и акадийская группы).** Альпиноидные гольцы распространены на участке арктического побережья длиной 12 тыс. км от Лабрадора до Восточной Сибири и на островах арктического бассейна, включая Гренландию, Исландию, Шпицберген, Британию и Новую Землю; они проникли в озера Альп и Забайкалья. Чрезвычайная вариабельность *S. alpinus* по морфологическим признакам позволяет выделить не менее 15 видов (Kottelat, Freyhof, 2007), анализ молекулярно-генетических маркеров указывает на существование трех больших групп (Brunner et al., 2001; Alekseyev et al., 2009a).

Базальная сибирская группа *S. alpinus* сохранила максимальный генетический полиморфизм и расселилась за 200 тыс. лет от водоемов Колымо-Индигирской низменности до Карелии и Шпицбергена (рис. 5). Оледенения в Сибири не были сплошными, и гольцы могли распространяться по бассейнам больших рек арктического стока. На восточной границе ареала альпиноидные гольцы сохранились в водоемах среднего – верхнего течения Яны и Индигирки, откуда известны не менее 9 популяций (Alekseyev et al., 2009a). В озерах нижнего течения этих рек по полиморфизму мтДНК и аллелей некоторых ферментов прослеживается историческая гибридизация альпиноидных гольцов с северной мальмой (Osinov et al., 2003; Alekseyev et al., 2009a). К сибирской альпиноидной группе относятся популяции из бассейна Байкала, притоков верхнего – среднего течения Лены (Alekseyev et al., 1999a, 1999b, 2009a), включая бассейны рек Алдан и Олекма (Alekseyev, Kirillov, 2001; Alekseyev et al., 2009a). В связи с уточнением филогенетического статуса гольцов из бассейна Алдана возникают дополнительные аргументы в пользу гипотезы Р. Бенке о принадлежности т.н. гольца-«нейвы» из бассейна р. Охота (или, по крайней мере, из озер верховьев этого бассейна) к альпиноидной линии (Behnke, 1984). Проникновение этой группы в Пацифику могло произойти не через истоки Колымы, а из притоков Лены. В конце плейстоцена с большой вероятностью возникали временные перехваты между истоками р. Охота и Алданом (Ананьев и др., 1984). Таким образом, в континентальных озерах охотоморского стока могут обитать одновременно альпиноидные, арктоидные и мальмоидные гольцы. Данный вопрос требует дополнительных исследований.



В Европе местом сохранения альпиноидных гольцов и других лососевых рыб в течение последнего ледникового периода оставалось перигляциальное оз. Коми, а в самом конце плейстоцена – освободившийся ото льда рефугиум в северном Прионежье (Koskinen et al., 2002; Svendsen et al., 2004; Asplund et al., 2004; Makhrov, Bolotov, 2006; Leskinen et al., 2013). Отсюда утратившие часть первоначального генетического разнообразия озерные гольцы на границе плейстоцена – голоцена расселились по Карелии, озерам Беломорского стока и проникли в Балтику. Единство происхождения популяций данного региона подтверждается генетическими данными (Brunner et al., 2001; Leskinen et al., 2013). После начала потепления гольцы этой группы расселились до Таймыра (Brunner et al., 2001) или рек Восточно-Сибирского бассейна (Алексеев, 2016), захватив пустующие озера арктического побережья. В Забайкалье в это же время сохранилась более древняя и полиморфная система популяций.

Низкое генетическое разнообразие альпиноидных гольцов в бассейне Атлантики свидетельствует в пользу гипотезы о расселении представителей атлантической группы из немногих ледниковых рефугиумов в момент начала таяния ледников 15–18 тыс. лет назад (Brunner et al., 2001). В конце плейстоцена популяции *S. alpinus*, вероятно, сохранялись в двух озерно-речных рефугиумах на осушенном шельфе северо-восточной Атлантики: в районе залива Святого Лаврентия и южнее в заливе Мэн, – т.н. «Акадийский» рефугиум (Wilson et al., 1996; Brunner et al., 2001). Из северного рефугиума гольцы заселили восточный Лабрадор и Ньюфаундленд, и далее – южную Гренландию, Исландию, Британию и побережье Скандинавии. Одна из миграционных ветвей проникла по временным постледниковым водным перехватам в Альпы (рис. 5), другая – на Таймыр, где вступила в контакт с сибирской группой *S. alpinus*. В бассейне таймырского оз. Лама обитают представители обеих групп (Osinov et al., 2016). Особого внимания в этом разнообразии заслуживает «горный голец» атлантической линии из р. Микчангда, который выделяется из совокупности выборок по результатам рестрикционного анализа ДНК (Максимов и др., 1995; Шубина и др., 2006). В целом, у американских гольцов сохранился более высокий уровень аллозимного полиморфизма, чем у европейских (Kornfield et al., 1981; Osinov et al., 1996). Гольцы Альпийских озер дивергировали дальше всех от предка, но отличаются минимальным генетическим разнообразием (Hindar et al., 1986; Brunner et al., 2001).

В момент таяния льдов гольцы из «Акадийского» рефугиума проникли в Новую Шотландию и во внутренние водоемы южного Квебека. Митохондриальный геном этой группы в результате интрогрессии также сохранился на прилежащих островах в некоторых популяциях *S. fontinalis* (Bernatchez et al., 1995). Теплый климат, установившийся в бореальной Атлантике, помешал широкому расселению акадийской группы. В настоящее время сохранились 3 системы жилых узкоареальных популяций, известные как «Blueback trout», «Sunapee trout» и «Quebec red trout» (вместе – *S. alpinus oquassa*). Их обособленность подтверждается генетическими данными, в частности, представители *S. alpinus oquassa* выделяются специфическими вариантами локуса *mh-11b* комплекса гистосовместимости (Conejeros et al., 2012).

***S. m. lordi* и *S. confluentus* (южная американская группа).** Современный ареал *S. m. lordi* включает участок южного побережья Аляски от р. Сазитна до Пьюджет-Саунд и, возможно, о. Кодьяк. Бычья форель (*S. confluentus*) распространена вдоль побережья от Стивенс-Пасседж (Британская Колумбия) до р. Колумбия, а также в верхнем течении континентальных рек внутреннего и Арктического стока, включая р. Маккензи (рис. 5) (Kowalchuk et al., 2010; Mochnaczc et al., 2013; Taylor, May-McNally, 2015; Taylor, 2016).

Вероятно, в ходе одного из ранних вселений в составе американского комплекса обособилась подгруппа, давшая начало *S. confluentus*. Оледенения второй половины плейстоцена в Северной Америке были значительно масштабнее, чем в Азии (Hewitt, 2000), и ледники сместили ареал этого гольца в материковый рефугиум долины р. Колумбия (рис. 5, южная часть ареала), где, пройдя несколько бутылочных горлышек, популяции утратили изначальный полиморфизм. Места обитания *S. confluentus* при этом были изолированы от береговых рефугиумов, населенных популяциями из более молодых волн вселения, давших начало *S. m. lordi*. В ходе последнего ледникового экстремума *S. confluentus* имел вторичный контакт и интрогрессивную гибридизацию с *S. taranetzi* в верховьях рек Колумбия и Маккензи (Wilson et al., 1996; Elz, 2003) и с *S. m. lordi* в водотоках, впадающих в Пьюджет-Саунд с юга (Redenbach, Taylor, 2002). После окончания оледенения *S. m. lordi* и *S. confluentus* стали активно расселяться и образовали обширную область гибридизации в Британской Колумбии (Taylor et al., 2001). В результате *S. confluentus* стал обитать парapatрично с *S. m. lordi*, сформировав 2 системы популяций: материковую и береговую (Taylor et al., 2001; Taylor, 2016).

***Salvelinus (S.) svetovidovi*.** Уникальный эндемичный вид, населяет профундаль древнего оз. Эльгыгытгын на севере Чукотки в пределах ареала гольца Таранца (Черешнев и др., 2002). На основе мозаичного набора морфологических признаков, свойственных как филогенетически продвинутым, так и древним группам гольцов, а также уникальных черт морфологии и экологии данной популяции был формально присвоен родовой статус (Черешнев, Скопец, 1990). Глубоководный образ жизни в водоеме с крайне суровыми условиями



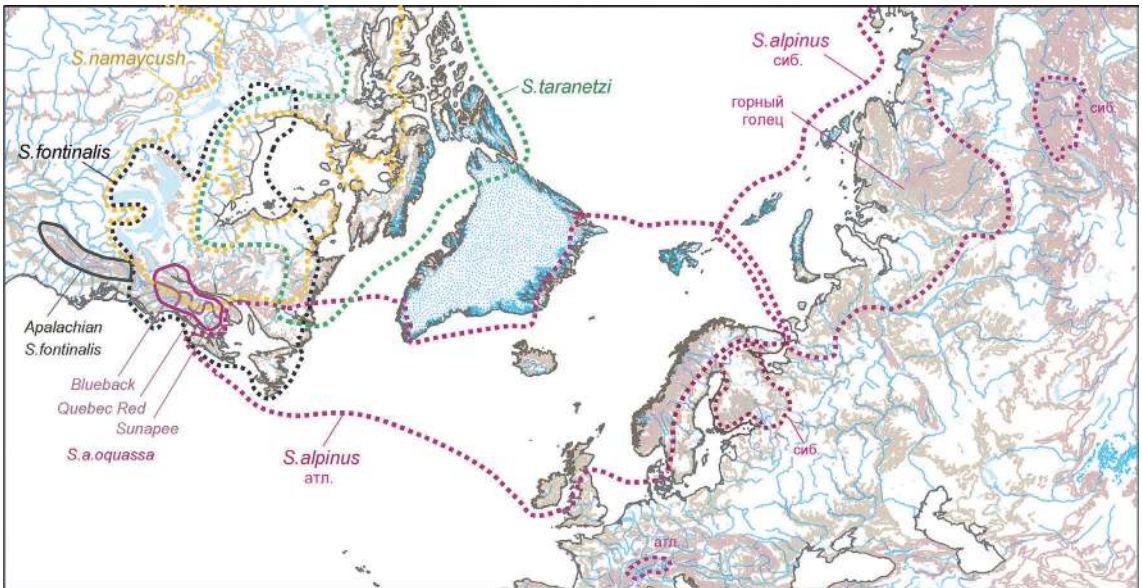
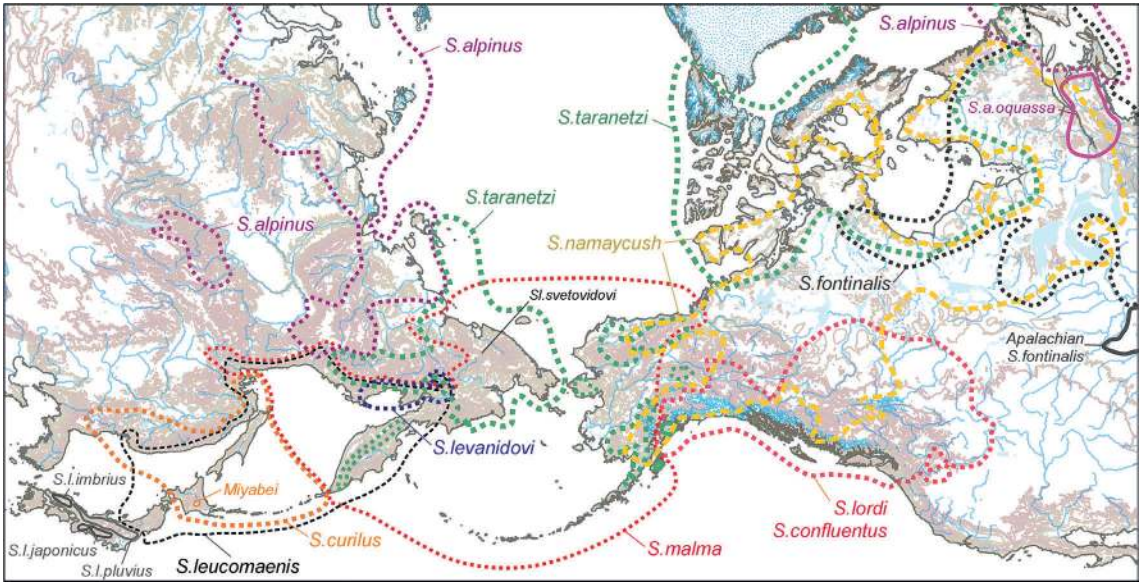


Рис. 5. Границы естественных современных ареалов основных групп гольцов рода *Salvelinus* в пацифическом (сверху) и атлантическом (снизу) секторах Голарктики.

среды привел к значительной специализации. Кариотип *Sl. svetovidovi* состоит всего из 56 хромосом (98 плеч), в то время как у гольца Таранца – из 76–78 хромосом (Глубоковский, Фролов, 1993). В то же время гетерохроматин занимает около 28.5 % общей длины хромосомом, что больше, чем у любого другого вида *Salvelinus* (Frolov, 1993). Молекулярно-генетические исследования показали, что *Sl. svetovidovi* по последовательностям регионов *cyt B – D-loop* мтДНК отстоит от двух симпатричных с ним популяций гольцов из группы гольца Таранца на 45 мутаций, в то время как сами эти популяции различаются на 4–9 мутаций (Osinov et al., 2015). Генетические особенности *Sl. svetovidovi* определяют его положение на кладограммах, построенных по данным изменчивости аллозимов и мтДНК, в ранге сестринской группы по отношению к группам *S. taranetzi – S. m. lordi – S. malma – S. alpinus* (Шубина и др., 2006; Osinov, 2001; Crete-Lafreniere et al., 2012). Таким образом, реальная степень генетической обособленности *Sl. svetovidovi* примерно соответствует *S. curilus*, появление вида статистически датируется плиоценом (Osinov et al., 2015). Высказано предположение, что формирование вида связано с выщеплением и фиксацией одной из адаптивных норм предка в результате хромосомной перестройки (Махров, 2005). Предки симпатричных с *Sl. svetovidovi* форм гольцов вселились в оз. Эльгыгытгын лишь в конце плейстоцена через бассейн р. Мечекрынотвеем из Колымы (Черешнев, 1998; Osinov et al., 2015). Гипотеза о плиоценовом возрасте популяции *Sl. svetovidovi* входит в противоречие с историей озера, которое в течение плейстоцена хотя и не промерзало, однако многократно покрывалось поверхностным льдом на десятки и даже сотни лет, о чем свидетельствуют слои черного ила, сформировавшегося в анаэробных условиях (Melles et al., 2012). О вероятности выживания рыб в таких условиях на протяжении всего плейстоцена судить трудно, но в современных условиях гольцы населяют только водоемы, вскрывающиеся ото льда ежегодно: севернее оз. Хэйзен со стабильным ежегодным периодом распаления льда (Kock et al., 2012) озерные рыбы не обнаружены. Если все же гипотеза о плиоценовом происхождении данной популяции верна, то длинноперая палия Световидова является носителем элементов генома ныне исчезнувшего вида, близкого к предковой форме системы *S. taranetzi – S. m. lordi – S. malma – S. alpinus* (Stearley, Smith, 1993). Более подробно биология палии описана ниже.

Внутриозерная микроэволюция гольцов



Своей эволюционной историей многие группы животных демонстрируют примеры специализации с образованием новых форм (видов) без видимых географических барьеров. Такое формирование биоразнообразия путем симпатрической радиации было описано еще Дарвином на примере галапагосских вьюрков (Darwin, 1859), получив название Теории симпатрической эволюции. Несмотря на обстоятельную критику этой концепции приверженцами географической (аллопатрической) модели эволюции (Mayr, 1947), во второй половине XX века многочисленные натурные исследования, лабораторные эксперименты и математические модели подтвердили ее состоятельность (Smith, 1966; Kondrashov, Mina, 1986; Rice, Salt, 1990). Случаи биологической специализации описаны для самых различных групп позвоночных и беспозвоночных животных: ракообразных, моллюсков, рыб, птиц и т.д. (Kozhova, Izmetseva, 1998; Takhteev, 2000; Sorensen et al., 2003). Под симпатрическим формо- (видо-) образованием при этом понимается возникновение двух и более морфологически и/или генетически обособленных родственных групп в одной экосистеме без видимых непреодолимых природных барьеров для совместного размножения и нагула.

В основе адаптивной эволюции в симпатрических «пучках» форм лежат классические механизмы естественного отбора, осуществляемого благодаря постоянным процессам мутационной и модификационной изменчивости (Медников, 1988). Современные исследования показывают, что в результате рекомбинации или мутации небольшой группы генов-регуляторов возможны значительные модификации признаков, приводящие к формированию адаптивных морфологических черт. Во многих случаях одни и те же гены могут регулировать формирование адаптивных вариантов у совершенно разных групп животных. Например, показано, что полиморфные гены *Vmp4* и *CaM1*, отвечающие за формирование скелета и кальциевый обмен, индуцируют развитие различных морфотипов как у дарвиновских вьюрков, так и у африканских цихлид сем. Cichlidae (Parsons, Albertson, 2009). Изменение активности сигнала гена *Wnt/β*-кэтеин приводит к значительной модификации формы головы у эндемичных цихлид оз. Малави. В результате высокой активности *Wnt* в раннем развитии происходит образование костных закладок и формирование короткорылового морфотипа с характерным нижним ртом. Напротив, низкая активность этого гена индуцирует позднюю оссификацию и формирование морфотипа без выраженных адаптивных признаков (Parson et al., 2014). Для лососевых также выявлены генные сети, отвечающие за формирование адаптивной морфологии, поведения и т.д. (Filteau et al., 2013; Ahi et al., 2014). Для симпатрических форм гольцов из исландских озер показана различная экспрессия генов, отвечающих за развитие краниофациальной области в течение эмбриогенеза (Gudbrandsson et al., 2015). После перехода на личиночную стадию формы достоверно различаются уровнем экспрессии мРНК, отвечающей за развитие костных и нервных тканей (Kapralova et al., 2015).

Симпатрическая диверсификация у рыб

Наибольшее число примеров симпатрического формообразования описано для озерных рыб. Трофический полиморфизм отмечен у 97 видов, относящихся к 52 родам и 17 семействам (Robinson, Wilson, 1994). Основными процессами, способствующими симпатрической специализации, считаются: освоение различных глубин, разделение ресурсов пелагиали и бентали, освоение бентосных ресурсов на мягких и твердых грунтах (Seehausen, Wagner, 2014). Водоемов, в которых известно более 10 близкородственных форм, немного – около 12 (Голубцов, 2010). Как правило, это большие по площади озера возрастом более 100 тыс. лет. Рекордсменами по числу симпатрических форм (видов) в одном пучке являются цихлиды озера Малави, Танганьика, Виктория – более 100 эндемичных видов в каждом водоеме (Seehausen, 2000). Следующими по разнообразию являются костнощечки п/отр. Cottoidei из оз. Байкал. На сегодняшний день описано 33 вида байкальских костнощечек, специализирующихся в двух основных направлениях: к питанию на разных глубинах в бентали и пелагиали (Sidleleva, 1994; 2001; Kontula et al., 2003). Кроме того, в литоральных экосистемах оз. Байкал обитает 3 вида эндемичных широколобок п/сем. Cottoidei, питающихся почти исключительно амфиподами. Разделение экологических ниш и снижение пищевой конкуренции у широколобок происходит за счет питания различными видами эндемичных гаммарид (Толмачева, 2007). Похожие пучки видов образуют эндемичные карпозубые рыбы рода *Orestias* в оз. Титикака. Для водоема описано 15 видов, различающихся по пищевым предпочтениям на всеядных, хищных, планктоноядных, растительноядных и бентосоядных (Lauzanne, 1992; Maldonado et al., 2009). Так же, как и в оз. Байкал, приспособление к питанию бентосом привело к образованию нескольких видов (форм), сменяющих друг друга на разных глубинах (Lauzanne, 1992). Наибольшее разнообразие приурочено к мелководной зоне (менее 10 м),



заросшей водными макрофитами (Loubens, Sarmiento, 1985). Во всех описанных выше случаях параллельно с рыбами пучки видов образовались у беспозвоночных животных, населяющих водоемы (Leloup, 1953; Haas, 1975; Crawford et al., 1993; Kamal'tynov, 1999). Существует множество параллелей в структуре пучков рыб и беспозвоночных в этих озерах. Например, у цихлид африканских озер и амфипод Байкала наблюдаются сходные линии ресурсной диверсификации на фоне исключительного морфологического разнообразия, в частности, как у цихлид, так и у гаммарид наблюдается образование морфотипов с пелагическим образом жизни, совершенно не характерным для предкового вида (Fryer, 1991; Schön, Martenes, 2004).

Приведенные выше примеры иллюстрируют симпатрическое формообразование в больших по площади и, за редким исключением, древних озерах возрастом более 100 000 лет. Однако уже вполне понятно, что эволюционные процессы могут приводить к образованию пучков видов за значительно более короткий период времени и в водоемах существенно меньшего размера. Общеизвестными примерами формообразования в сравнительно молодых озерах являются пучки карповых рыб в оз. Тана (Эфиопия) и Ланао (Филиппины). Оба озера имеют возраст около 10–15 тыс. лет, их площадь составляет 2156 и 300 км² соответственно. В оз. Ланао во внешнеморфологическим признакам было описано 18 видов барбусов рода *Puntius* и близких родов (Herre, 1933; Myers, 1960). На сегодняшний день этот пучок почти полностью уничтожен в результате перелова и массовых интродукций. По данным на 2008 г. известно, что сохранилось лишь 2 эндемичных вида (Ismail et al., 2014). К сожалению, особенности трофической экологии рыб оз. Ланао описаны не были. Для оз. Тана известна группа из 15–17 форм, имеющих неясный систематический статус. Отличительной особенностью местных барбусов рода *Labeobarbus* стало образование не менее 8 хищных форм (Nagelkerke et al., 1994; Nagelkerke, Sibbing, 2000). В нескольких небольших по площади древних озерах острова Суловеси описаны разнообразные «пучки» видов рыб сразу нескольких семейств. Наибольших масштабов (31 вид) диверсификация достигла у представителей сем. *Telmatherinidae* (Atheriniformes), помимо рыб группы симпатрических форм образовались у гастропод, крабов и креветок. Ряд авторов делает выводы о сопряженных процессах специализации животных, находящихся на разных трофических уровнях (Vaillant et al., 2011; von Rintelen et al., 2012).

К наиболее доказательным случаям симпатрического формообразования¹ в небольших по площади озерах (достоверная изоляция водоема, невозможность повторных волн вселения) относятся примеры появления пучков в бессточных кратерных водоемах. В южном Камеруне (экваториальная Африка) описано три подобных пучка цихлид из озер разного возраста (Bolnick, Fitzpatrick, 2007). Самый разнообразный пучок, состоящий из 11 видов, населяет небольшое (4.2 км²), но глубокое (110 м) кратерное оз. Баромби Мбо, возникшее порядка 1.0 млн лет назад. Пучок состоит из нескольких видов, специализирующихся на питании бентосными организмами, фитопланктоном, насекомыми, фруктами, детритом и рыбой (Trewavas et al., 1972). В соседних бассейнах описаны пучки цихлид из оз. Берми (площадь 0.6 км², глубина 14.4 м, возраст около 2.5 млн лет) и оз. Эджогхам (площадь 0.49 км², глубина 18 м, возраст 10 тыс. лет). Они состоят из 9 и 5 видов соответственно. В обоих озерах пучки представлены придонными и пелагическими группами видов (Schliewen et al., 1994, 2001). Симпатрическая диверсификация также наблюдается в бессточном кратерном оз. Апойо (площадь 20 км², глубина около 200 м, возраст 23 тыс. лет) в Центральной Америке недалеко от оз. Никарагуа. В водоеме обитают 2 вида цихлид рода *Amphilophus*, различающиеся по морфологии и характеру питания. По своей структуре этот пучок можно признать самым простым у цихлид, виды занимают ниши планктофага и бентофага (Barlow, Munsey, 1976; Stauffer et al., 2008). Генетическими методами показано, что они репродуктивно изолированы друг от друга (Barluenga et al., 2006; Elmer et al., 2010).

В озерах северных широт, несмотря на значительно меньшую стабильность условий и многократные оледенения, примеры симпатрического формообразования встречаются не реже, а, пожалуй, даже чаще, чем в южных широтах. Рекордсменами по количеству симпатрических форм (видов) являются колюшки рода *Gasterosteus*, сига и гольцы (Schluter, 1996; Robinson, Parsons, 2002). Наблюдаемые примеры экологической специализации демонстрируют образование ограниченного числа форм (видов), что в первую очередь связано с гораздо меньшим разнообразием вариантов кормовых ресурсов. При этом именно в водоемах северных широт можно выделить десятки примеров независимого возникновения идентичных групп симпатрических форм, которые рассмотрены ниже.

У трехглазых колюшек *Gasterosteus aculeatus* выявлено множество независимых пар проходных и жилых популяций в десятках водоемов Голарктики (Bell, Foster, 1994; Deagle et al., 2011). Переход к пресноводному образу жизни обычно маркируется потерей боковых костных пластинок и килей (Reimchen, 1980; Colosimo et al., 2004). При этом было показано, что потеря элементов защитного экзоскелета у пресноводных форм замедляется присутствием в водоеме хищника (Bell, 1981; Marchinko, Schluter, 2007). Кроме того, в небольших изолированных водоемах Британской Колумбии описаны параллельно возникшие пары пелагических и бентических

¹ Достоверная изоляция водоема, невозможность повторных волн вселения



форм колюшек со сходной морфологией (Larson, 1976; McPhail, 1984, 1992; Taylor, McPhail, 1999). Сравнение условий среды в озерах, населенных парами форм или единичными популяциями, не выявило какой-либо специфики, но пары форм (видов) возникали только в водоемах с обедненной ихтиофауной (Ormond et al., 2011). Показано, что помимо смещения рта в нижнее положение, у бентических форм в разных озерах независимо, но по сходному пути происходила перестройка жаберной крышки для повышения эффективности всасывания добычи (McGee, Wainwright, 2013). Пелагические формы имеют другой набор адаптаций, приводящих к ускоренному раскрытию рта и захвату добычи за счет модификации верхней челюсти (McGee et al., 2013).

Несколько случаев симпатрической диверсификации описано для кумжи *Salmo trutta*. В оз. Гарда (Доломитовые Альпы) обитает 2 формы форелей – крупная пелагическая и мелкая глубоководная (Behnke, 1972). Мелкая форма питается димерсальным зоопланктоном (Melotto, Alessio, 1990), крупная занимает нишу пелагического хищника (Nümann, 1947). Формы различаются по темпам роста и срокам нереста (D'Ancona, Merlo, 1958-1959). Молекулярно-генетическими методами показана репродуктивная изоляция между формами (Gratton et al., 2014). Пары генетически изолированных форм описаны для кумжи также в небольшом карстовом оз. Поста-Фибрено в Апенинах (Gratton et al., 2013) и в оз. Бунерхуана в Скандинавии (Allendorf et al., 1976; Ryman et al., 1979). В оз. Лох-Ней (северная Ирландия) 2 формы кумжи различаются размерами головы, окраской, цветом мышц; в некоторые сезоны года показана пищевая сегрегация между ними (Crozier, 1985). В России 2 формы кумжи известны из бессточного оз. Эйзенам (сев. склон Главного Кавказского хребта). Мелкая форма питается преимущественно гастроподами, крупная – пескарями (Фортунова, 1933). Приведенные выше примеры описывают стандартный случай разделения в ресурсных осях «пелагиаль-бенталь», однако для кумжи известны два примера более сложной внутриозерной диверсификации. Первый из них – фауна форелей мезотрофного оз. Лох-Мелвин (Ирландия). Экосистема водоема сформировалась после последнего ледникового периода 13 тыс. лет назад. За это время здесь появилось три формы форелей: первая («сонохен») питается в толще воды зоопланктоном, вторая («гилару») – около дна бентосом, третья («ферекс») является пелагическим хищником (Ferguson, 1986). Формы достоверно различаются пропорциями головы и тела, длиной плавников (Cawdery et al., 1988). Результаты исследования изозимных локусов позволяют сделать вывод о полной репродуктивной изоляции между ними (Ferguson, Mason, 1981; Ferguson, Taggart, 1991). Ключевая особенность, способствующая репродуктивной изоляции – сегрегация на нерестилищах. «Сонохен» размножается в небольших ручьях, «ферекс» – в нижнем течении одного из крупных притоков, а «гилару» – в реке, вытекающей из озера (Ferguson, 1986). Второй сложный пучок форелей населял оз. Севан (Закавказье). На данный момент он полностью уничтожен в результате хозяйственной деятельности (Экология, ... 2010). Озеро находится на вулканическом плато, и его фауна сформировалась после окончания последнего ледникового периода (Дадикян, 1969). В водоеме обитало четыре формы форелей *S. ischchan*, филогенетически близких к кумже (Осинов, 1983): «гегаркуни», «боджак», летний «бахтак» (Фортунов, 1927). В реках и ручьях, стекающих в озеро – ручьевая форель «алабалах», никогда не выходившая в озеро (Владимиров, 1948). Формы различались по длине нижней челюсти, ширине головы и диаметру глаза, характеру озубления сошника, длине и форме жаберных тычинок (Фортунов, 1927). В отличие от описанных выше случаев симпатрии у форелей, в оз. Севан не было резкого разделения по типу питания, все формы потребляли литоральных амфипод (Дадикян, 1955). Некоторые различия наблюдались лишь по второстепенным объектам питания, что говорит о некотором биотопическом разделении группировок. Между формами существовали различия по срокам и местам нереста. «Гегаркуни» нерестился в реках в конце декабря – начале января. Летний и зимний «бахтак» – в нижнем течении рек и на литорали озера, существенно различаясь по срокам размножения (май – июнь и январь – март). Нерест «боджака» происходил только в литорали озера с октября по середину ноября; в отличие от остальных форм «боджак» не строил гнезд (Маркосян, 1968). Таким образом, форели оз. Севан демонстрировали исключительный путь симпатрической диверсификации, сравнимый по своей структуре с литоральным комплексом широколобок оз. Байкал.

Многочисленные параллельные группы описаны в сем. Coregonidae. Симпатричные формы этого семейства, как правило, различаются положением рта, длиной и формой нижней челюсти, количеством и длиной жаберных тычинок (Bernatchez, 2004; Ostbye et al., 2006). Формы с большим числом длинных тычинок питаются зоопланктоном, с малым числом коротких тычинок – бентосом (Svardson, 1979; Amundsen et al., 2004). Количество симпатричных форм варьирует от 2 до 4. Так, в оз. Фемунд (южная Норвегия) выявлены 4 формы *S. lavaretus*; помимо морфологических отличий для них показаны различия в сроках и местах нереста, темпах роста, частичная репродуктивная изоляция (Ostbye et al., 2005b). В северной Норвегии в 9 озерах бассейнов рек Пасвик, Тана и Алта описаны пары форм, различающиеся по числу жаберных тычинок, характеру питания, темпам роста. Наблюдается явное конвергентное сходство внутри групп бентосоядных и планктоноядных форм, но по микросателлитным маркерам формы из каждого бассейна ближе друг к другу,



чем схожие по морфологии и образу жизни формы из разных бассейнов (Amundsen et al., 2004; Ostbye et al., 2006). Наряду со случаями диверсификации в ресурсных осях «пелагиаль-бенталь» описан ряд случаев, когда симпатричные формы осваивают разные участки бентали. Например, из оз. Мадусярви (северная Финляндия) известны 3 формы, различающиеся пластическими и меристическими признаками. Форма с наибольшим числом и длиной жаберных тычинок питается зоопланктоном, форма со средним числом тычинок промежуточной длины является прибрежным бентофагом, а с короткими редкими тычинками – профундальным бентофагом (Kahilainen, Ostbye, 2006). Образование двух бентосоядных форм известно как минимум для 6 водоемов северной Скандинавии. Во всех случаях прибрежные и глубоководные сиги отличаются по числу и длине жаберных тычинок, морфологии тела и головы, а также пищевым спектром (Præbel et al., 2013; Siwertsson et al., 2013). Аналогичный вариант симпатрической диверсификации сигов наблюдается в Северной Америке. На территории Юкона как минимум в четырех озерах сиг *C. dupeaformis* образует по 2 формы, различающиеся числом жаберных тычинок, темпом роста, характером питания (Lindsey, 1963; Bodaly, 1979). Степень морфологической дивергенции изменяется от озера к озеру (Bodaly, 1979). Несколько пар симпатричных форм на разных уровнях морфологической и генетической дивергенции также описаны из озер бассейна р. Сент-Джонс в северном Квебеке (Pigeon et al., 1997; Lu, Bernatchez, 1999). Авторы статей обращают внимание на ведущее значение экологических процессов, способствующих образованию сходных пар форм в разных водоемах. Сравнение комплекса лимнологических характеристик озер со слабо- и сильно дивергировавшими формами озерного сига показало, что во втором случае водоемы характеризуются низкой концентрацией кислорода в гипolimнионе, меньшей плотностью и разнообразием кормового зоопланктона, а также сниженной степенью перекрытия между планктонными и эпибентическими кормовыми объектами по их размерам (Landry et al., 2007; Landry, Bernatchez, 2010). Другим механизмом, объясняющим образование многочисленных параллельных пар форм у сигов, является специализация вдоль температурного градиента, свойственного всем димиктическим озерам. Каждая форма сига занимает свою температурную зону, отличающуюся уровнем богатства кормовой базы и годовой динамикой ее развития, кислородным режимом и т.д. Адаптация к разным условиям приводит к сдвигам во времени полового созревания и нереста, что запускает специализацию (Ohlberger et al., 2013; Kahilainen et al., 2014).

Несмотря на наличие во многих симпатрических пучках своеобразных черт, во многих симпатрических пучках следует констатировать стабильность общих направлений специализации у рыб внутри озерных экосистем. Занимаемые пищевые ниши, особенности морфологии тела и ротового аппарата, механизмы репродуктивной изоляции с завидным постоянством сохраняются в самых разных, иногда эволюционно далеких друг от друга группах. Наблюдаемый параллелизм однозначно свидетельствует о наличии общих универсальных механизмов инициации, развития и поддержания симпатрического формообразования. Многократная повторяемость процессов позволяет сделать заключение о важности не столько биологии самого подборного вида, сколько комплекса факторов среды, сходным образом индуцирующих симпатрическую эволюцию в озерах.

Разнообразие гольцов озер Голарктики

Несмотря на чрезвычайно высокую пластичность, далеко не все виды рода *Salvelinus* склонны к образованию симпатричных форм в озерах. Например, у *S. levanidovi*, а также *S. leucomaenis* и *S. confluentus* симпатрическая диверсификация не выявлена (Черешнев и др., 2002; Dunham et al., 2008). Отсутствие форм, по всей видимости, связано с занимаемой этими видами узкой пищевой нишей речного хищника. Не отмечено симпатрическое формообразование и у *S. m. lordi*, а для *S. fontinalis* известны лишь единичные случаи образования пар форм в озерах восточной части Канадского щита (Dynes et al., 1999; Proulx, Magnan, 2004). Для *S. malma* к настоящему времени обнаружено лишь несколько примеров симпатрического формообразования в Камчатских озерах. Известен один случай для *S. curilus* в оз. Черное на курильском о. Онекатан (Savvaitova et al., 2000). Чаще симпатричные формы образуются у *S. namaycush*. Несколько пучков форм описано из крупнейших озер Северной Америки – Верхнего, Большого Медвежьего и Большого Невольничьего (Eshenroder, 2008; Moore, Bronte, 2001; Chavarie et al., 2013; Muir et al., 2015). Рекордсменами по количеству озерных форм среди гольцов являются представители *S. alpinus* и *S. taranetzi*. Обе группы хорошо преадаптированы к озерному образу жизни и в десятках водоемов образуют от двух до четырех форм (Jonsson, Jonsson, 2001; Adams, Maitland, 2007; Reist et al., 2013). Морфологический полиморфизм в симпатрических пучках *S. alpinus* не уступает межвидовому морфологическому разнообразию в роде, а в некоторых случаях – превосходит его (рис. 6).

Рассматривая варианты формообразования у гольцов, следует разделить их на несколько типов. Самым простым и, вероятно, стартовым для всех прочих случаев является вариант образования нескольких эпигенетических форм, различающихся размерами тела



и характером питания. При так называемых «вертикальных» трансформациях они возникают *de novo* в каждом следующем поколении от потомства любой из наблюдаемых форм. При «горизонтальных» в течение жизни отдельных особей происходит последовательный ступенчатый переход от формы к форме благодаря ряду ускорений и задержек роста (Adams, 1999). Переход из одного размерного класса в другой обычно связан с изменением характера питания и нерестовой стратегии. Возможность таких переходов была впервые показана на основе анализа приростов на отолитах изолированных арктических гольцов оз. Нордлагуна (Skreslet, 1973) и частотного распределения возрастных групп кристивомера в водоемах арктической Канады (Johnson, 1976). На данный момент считается, что одним из ведущих факторов эпигенетического формообразования является переход крупных особей к каннибализму (Reist et al., 2013). Сегрегация образующихся группировок достигается в результате пространственного перераспределения особей разного размера, при этом каннибалы появляются в результате повышения плотности рыб в водоеме (Johnson, 1980). В оз. Тасерсуак (западная Гренландия) описано 3 ненаследственные формы арктического гольца, в ряде более мелких соседних озер – по 2 формы. Основные различия между формами наблюдаются в размере производителей. Показано, что мелкие рыбы стабильно держатся в прибрежье около дна и питаются хирономидами; средние летом обитают в пелагиали, осенью – около берега питаются зоопланктоном; крупные встречаются повсеместно и являются каннибалами (Sparholt, 1985; Riget et al., 1986). Трансформации мелкоразмерной формы арктического гольца в средне- и крупноразмерную отмечена также для 9–12 озер Забайкалья (Alekseyev et al., 1999b и 2009b). Анализ регистрирующих структур (отолитов и лучей спинного плавника) показал, что ускорение роста происходит в результате пропуска нереста в течение нескольких лет. Аналогичная ситуация описана и для единственного случая формообразования у южной мальмы. В бессточном оз. Черное на о. Онекотан по размерам выделяется 3 группировки рыб, выход в крупный размерный класс связан с началом питания собственной молдью (Рыбы... 2012; Savvaitova et al., 2000).

Наиболее часто арктические гольцы образуют 2–3 симпатричные формы, осваивающие пищевые ресурсы пелагиали (планктофаг и/или хищник) и бентали (прибрежный и/или глубоководный бентофаг). На тему разнообразия и симпатрической диверсификации у гольцов опубликован ряд крупных обзоров (Савваитова, 1989; Behnke, 1972, 1980; Jonsson, Jonsson, 2001; Wilson et al., 2004; Klemetsen, 2010). Единого мнения о числе случаев и масштабах распространения явления не существует. Заметные морфологические и экологические различия между формами часто не согласуются с данными о молекулярно-генетической изменчивости, что ставит под сомнение как валидность описываемых форм, так и возможность их долговременного существования (Wilson et al., 2004). Всего по современным литературным данным можно выделить не менее 40 озер, где возникли в результате процессов симпатрического формообразования и совместно обитают несколько форм гольцов. В ряде случаев озерные морфотипы образовались вследствие нескольких последовательных инвазий проходной формы, однако в большинстве случаев наблюдаемое разнообразие объясняется именно симпатрическим формообразованием *de novo* в каждом озере. Масштабы и распространение данного явления пока не поддаются точной оценке, поскольку для многих водоемов истинное разнообразие гольцов описано далеко не полностью. Например, судя по данным, собранным в начале XX века, многие высокогорные озера Альп населяли по 2–3 формы гольцов (Reisinger, 1953). В частности, в Боденском озере было обнаружено 2 формы гольцов (нормальная и глубоководная), различавшихся по морфологии и по срокам и местам нереста (Dörfell, 1974). Точно известно, что в некоторых из озер региона часть форм исчезла в результате хозяйственной деятельности (Brenner, 1980). На данный момент исследования этих популяций не проводятся, различные морфотипы гольцов Альп известны исключительно по коллекционному материалу (Kottelat, Freyhof, 2007). В Северной Америке описаны всего 6–7 случаев адаптивной радиации арктоидных гольцов. В оз. Хэйзен (о. Элсмир) совместно обитают 2 формы, имеющие разные темпы роста и характер питания: мелкая – бентосоядная, крупная – каннибал. Генетические различия между ними не обнаружены, что может говорить или об их эпигенетическом происхождении, или о малом сроке эффективной репродуктивной изоляции (Reist et al., 1995; Guiguer et al., 2002; Arbour et al., 2011). В оз. Гэндер (о. Ньюфаундленд) и оз. Эгно (северный Квебек) описано по 2 формы гольцов, однако на данный момент не существует единого мнения о механизмах возникновения этих морф. Исследователи, впервые описавшие данные системы, не делали однозначных выводов о генезисе групп (Gomez-Uchida et al., 2008; Power et al., 2009). По мнению других авторов, эти формы, вероятнее всего, возникли не в результате экологической диверсификации, а благодаря двум последовательным вселениям (Reist et al., 2013). В оз. Ниж. Тазимина (п-ов Кенай, Аляска) найдено 3 формы гольца Таранца, отличающиеся друг от друга по размерам, внешней морфологии, числу жаберных тычинок, питанию. Мелкая форма имеет максимальное число тычинок, населяет пелагиаль и питается зоопланктоном, средняя и крупная формы обитают около дна и питаются преимущественно насекомыми и моллюсками. Между ними обнаружены генетические различия, свидетельствующие об их репродуктивной изоляции (Woods et al., 2013; May-McNally et al., 2014).



Малоизученными остаются случаи симпатрического формообразования у гольцов российской Арктики, севера Сибири и Дальнего Востока. На Чукотке в Пегтымельских озерах совместно обитают 3 формы гольца Таранца: мелкая глубоководная – планктонофаг; «длинноголовая» пелагическая – хищник; прибрежная «высокотелая» – полифаг, тяготеющий к потреблению бентоса (Черешнев, 2008; Савваитова, Максимов, 1991). На Таймыре на данный момент известно несколько совместно обитающих форм арктического гольца из Норило-Пясинской озерной системы: боганидская палия и голец Дрягина – преимущественно хищники; «пучеглазка», таймырский голец и «паторанчик» (мелкая форма из оз. Аян) – эврифаги со склонностью к планктофагии; есейская палия – бентофаг (Савваитова и др., 1980; Разнообрази..., 1999; Заделенов и др., 2015). В озерах системы Лама-Мелкое совместно обитают обе хищные формы и «пучеглазка». Боганидская палия является типичным хищником-угонщиком, обитает на мелководьях и питается сига́ми. Гонец Дрягина осваивает глубоководную часть акватории, специализируется на питании ряпушкой и «пучеглазкой» (Pichugin, Chebotareva, 2011). В оз. Собачье обитают 3 симпатричные формы. Две из них – голец Дрягина и «пучеглазка» – нерестятся в озере, третья форма (по-видимому, бентофаг) заходит на нерест в единственный приток озера; молодь первый год жизни проводит в реке (Pichugin, 2009). В целом, описанные формы в разном сочетании встречаются во всех озерах Норило-Пясинской системы. Ключевые особенности биологии форм значительным образом варьируют от озера к озеру, что может свидетельствовать о независимом происхождении форм в каждом озере (Савваитова, 1989; Osinov, 2002b). При этом показано значительное конвергентное сходство строения черепа глубоководных форм из разных озер (Романов, 2006). Репродуктивные взаимоотношения форм и структура популяций в отдельных водоемах не выявлены и требуют дополнительных исследований.

Кроме приведенных выше примеров, по всей российской Голарктике мозаично описаны случаи сосуществования двух форм озерных гольцов. Так, в оз. Азабачье на Камчатке мальмоидные гольцы представлены хищной и бентосоядной формами (Савваитова, 1970; Савваитова, Кохменко, 1971). Прибрежная (или пелагическая) и профундальная формы арктических гольцов обнаружены в оз. Большое Щучье на Полярном Урале. Гольцы различаются по окраске, диаметром глаза, длиной верхней челюсти (Амстиславский, 1976). В оз. Лабынкыр в Якутии были выделены 3 формы (мелкая, крупная и самая крупная, т.н. «топь»), имеющие отличия по форме головы и длине верхней челюсти, а также по темпам роста и – отчасти – срокам нереста. Питание всех трех форм было смешанным, однако у мелкой формы в желудках присутствовал зоопланктон, а крупные особи питались преимущественно рыбой. Интенсивность заражения дифиллоботриумом последовательно снижалась от мелкой формы к крупной (Кириллов, 1972; Савваитова, 1991). В оз. Хадды бассейна р. Иня (северное Охотоморье) описано 2 формы: мелкая, питавшаяся зоопланктоном и бентосом, и крупная – хищник (Gudkov et al., 2003). В озерах бассейнов рек Охота и Амгуэма выделяются «нормальная» бентосоядная форма и карликовая форма-планктофаг (Волобуев, 1977; Черешнев, 2008). В оз. Форелевое (дельта Лены, Хараулахский хребет) обнаружено 2 группировки гольцов с различиями в линейном и весовом росте, однако, судя по наличию в популяции особей с промежуточным фенотипом и значительному перекрытию сроков нереста, группы в данном случае являются ненаследственными (Савваитова, Максимов, 1980). В крупных озерах Карелии и Кольского полуострова (Ладожское, Онежское, Сегозеро, Куйто, Большой Колгивяр, Умбозеро и др.) описаны специализированные группировки гольцов, называемых здесь палиями; в некоторых из перечисленных водоемов они представлены двумя формами (Смирнов, 1933, 1964). Наиболее полно пелагическая (лудная) и профундальная (ямная) формы изучены в озерах Ладожское и Онежское. Их нерест происходит в одних и тех же местах на мелководьях у островов, но у ямной – позже. Лудная палия имеет темную окраску с рядом красных пятен на боках, ямная отличается светло-серым брюхом, пятна розовые и плохо заметные. Голова у ямной палии значительно короче, чем у лудной (Мельянцева, 1958). По темпу весового роста ямная палия значительно отстает от лудной, при этом максимальные зафиксированные размеры профундальной формы составляют 74 см и 3.4 кг, пелагической формы – 74 см и 4.2 кг. Также существуют отрывочные сведения о питании лудной палии в оз. Большой Колгивяр, где в желудках рыб встречали рыбную пищу и организмы бентоса (Смирнов, 1968). Сведений о питании ямной палии в литературе нет, однако по аналогии с кристивомерами Северной Америки можно предположить, что ее рацион, вероятно, составляют реликтовые эпибентические ракообразные морского происхождения – мизиды. Кроме Ладожского и Онежского озер палии известны в оз. Сегозеро. Помимо лудной палии здесь обитает глубоководная «черноротая» форма, отличающаяся небольшими размерами и черной окраской. Эту форму ассоциируют с ямной палией Ладожского и Онежского озер (Смирнов, 1956). Обе формы, по крайней мере в зимний период, питаются ряпушкой, при этом рост зимней палии происходит значительно медленней, чем у лудной. В озерах Топозеро и Пяозеро местные рыбаки различали также несколько форм палий, однако более поздние исследования показали,



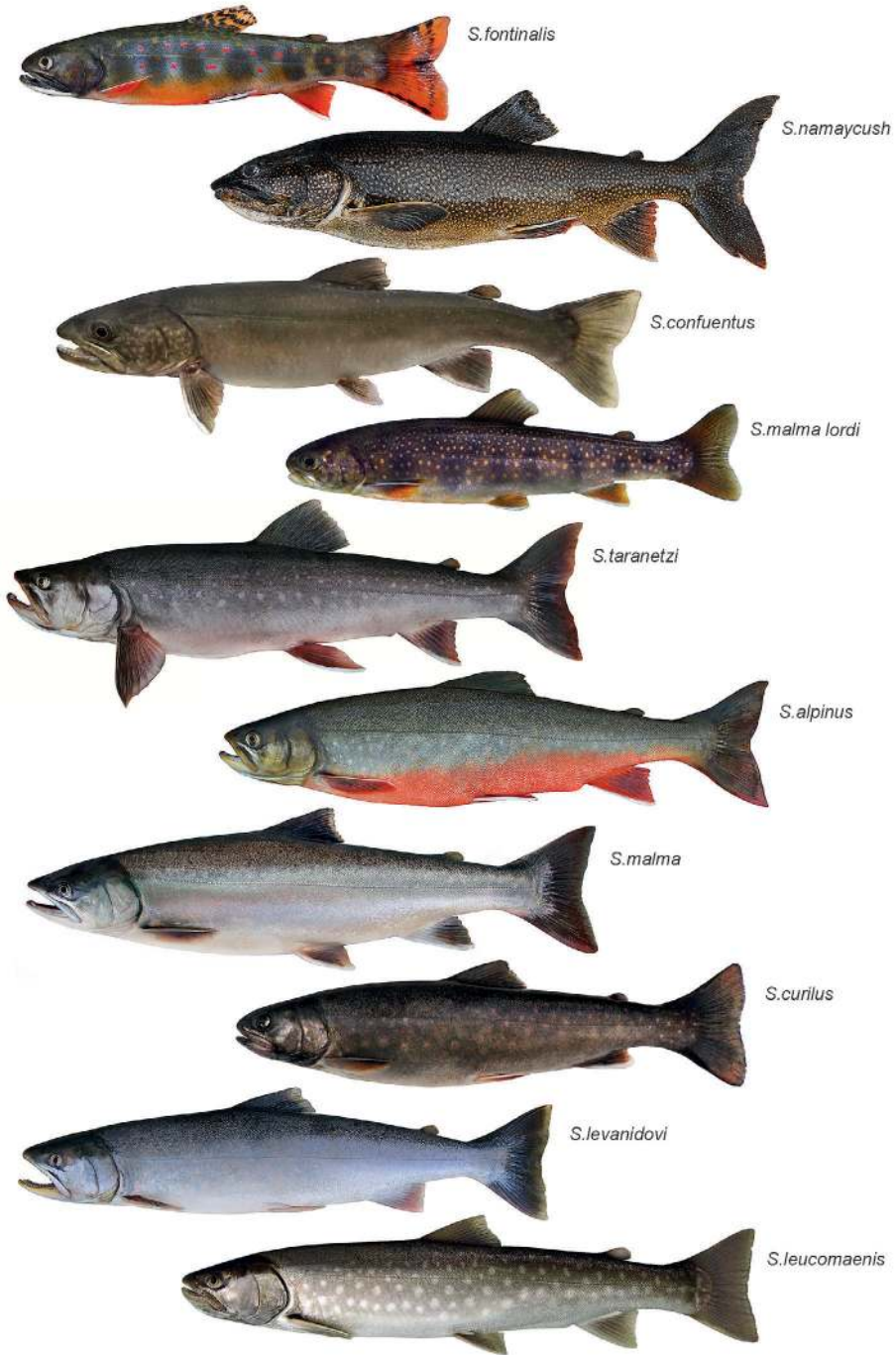


Рис. 6. Морфологический полиморфизм у гольцов рода *Salvelinus*: межвидовые различия (слева) и разнообразие внутриозерных пучков *S. alpinus* (справа).

Пучок форм из кольского озера Ловозеро



«Палия»
крупная
придонная форма

«Голец»
мелкая
пелагическая форма



Пучок форм из скандинавского озера Скогсфьордватн

Глубоководный
хищник



Прибрежный
бентофаг



Глубоководный
карликовый
бентофаг



Пучок форм из забайкальского озера Камканда

Хищник



Планктофаг



Карликовый
бентофаг



что они принадлежат одной популяции (Мельянцева, 1958). Сведения о современном состоянии популяций гольцов озер Карелии и Кольского полуострова отсутствуют.

В мире можно выделить 4 региона, на которых сосредоточено внимание исследователей симпатрического формообразования арктических гольцов. Региональная фауна в этих областях изучена хорошо, и можно говорить о действительном масштабе явления. Три из четырех «горячих точек» находятся в северной Атлантике: в Исландии – 7 случаев образования пучков с подтвержденной генетической изоляцией форм, в Скандинавии – около 12, в Шотландии – 4 (Wilson et al., 2004; Klemetsen, 2010). Четвертый регион – Забайкалье, где обнаружено 10 озер с репродуктивной изоляцией форм гольцов (Gordeeva et al., 2015). Ниже рассмотрены наиболее показательные и изученные случаи формообразования у гольцов.

Одним из явных примеров симпатрической диверсификации считается случай образования двух форм гольцов в исландском оз. Галтабол (Bolnick, Fitzpatrick, 2007). Озеро представляет собой небольшой бессточный водоем ледникового происхождения (площадь 1.2 км², максимальная глубина 10 м) с ихтиофауной, состоящей из арктического гольца и трехиглой колюшки. Оба вида представлены парами симпатричных форм (Jonsson, 2002). Две формы арктического гольца (хищная и бентосоядная) различаются окраской и внешней морфологией; несмотря на малые размеры водоема, они демонстрируют четкую репродуктивную изоляцию (Gislason et al., 1999). В целом, образование пар симпатричных форм характерно для многих водоемов Исландии. Согласно сводке А. Вильсона (Wilson et al., 2004) генетическая сегрегация выявлена для 6 из 18 местных озер. В северной Британии (Шотландии) и Ирландии по материалам конца XIX – начала XX века было описано 15 видов озерных гольцов (Adams, Maitland, 2007). Ревизия этого разнообразия (Alexander, Adams, 2000) включает описание популяций из 24 озер, в некоторых из которых отмечено наличие нескольких симпатричных форм. Наиболее изученными случаями симпатрического формообразования считаются гольцы оз. Лох-Раннох (3 формы), Лох-Мари, Лох-Стак и Лох-О (по 2 формы). Формы гольцов в этих водоемах различаются по молекулярно-генетическим маркерам (Adams et al., 2007, 2008). В оз. Лох-Тэй также описаны 2 формы арктического гольца, но их образование связывают с двумя последовательными вселениями (Garduno-Paz et al., 2012). В оз. Лох-Ранок обитают крупная пелагическая хищная и близкие между собой по размерам планктоноядная и бентосоядная формы (Adams et al., 1998, 2003). Помимо внешней морфологии они различаются характерной для каждого типа питания паразитофауной (Dorucu et al., 1995). Мелкая форма выделяется также яркой нерестовой окраской с выраженным половым диморфизмом, в то время как средняя и крупная формы имеют блеклый брачный наряд с невыраженным половым диморфизмом. Важная особенность данного пучка на фоне прочих – нерест средней (бентосоядной) формы не в озере, а в устье вытекающей реки (Adams et al., 1998). Морфологические различия между этими формами проявляются в мальковом возрасте, что подтверждает генетическую основу их специализации (Adams, Huntingford, 2002). Все остальные случаи, описанные для Шотландии, показывают типичное расхождение в пелаго-бентических ресурсных осях. В Скандинавии существует не менее 12 водоемов, населенных несколькими формами гольцов, сформировавшимися в результате симпатрических процессов (Jonsson, Jonsson, 2001). Наиболее изучены на данный момент 2 формы, обитающие в оз. Фьелсфросватн (северная Норвегия). Диверсификация прошла здесь с образованием крупной эпилимнической и мелкой профундальной формы (Klemetsen et al., 1997). Они значительно отличаются по характеру питания и составу паразитов-индикаторов. Эпилимническая форма в основном питается гаммарусами, гастроподами, личинками и имаго насекомых, планктонными ракообразными. Профундальная форма имеет более узкую пищевую нишу, основными объектами ее питания являются хирономиды, двусторчатые моллюски и демерсальные циклопы (Knudsen et al., 1997; Klemetsen et al., 2006). Формы репродуктивно изолированы: крупные рыбы нерестятся на мелководьях в сентябре, мелкие – в профундали в феврале (Klemetsen et al., 1997). Изоляция подтверждена микросателлитными маркерами (Westgaard et al., 2004). В оз. Скогсфьордватн описано 3 формы: литоральная всеядная, профундальная хищная и профундальная бентосоядная, – различающиеся темпом роста, возрастом созревания и локализацией нерестилищ (Smålås et al., 2013). Отличительная особенность данного пучка – наличие двух форм в профундали (Knudsen et al., 2015; Saltykova et al., 2015; Simonsen et al., 2015). Один из наиболее ярких случаев специализации гольцов при освоении глубоководных экосистем описан из оз. Тиннсён (южная Норвегия) с предельными глубинами около 350 м. Здесь найдено 4 формы гольца, причем три из них – бентофаги, осваивающие различные участки бентали, а одна – пелагический хищник. Форма, живущая на максимальных глубинах, демонстрирует пределы морфологической специализации, доступной гольцам (Ostbye et al., 2015; Præbel et al., 2015).

Пожалуй, один из самых ярких примеров параллельной радиации у арктических гольцов – образование серии симпатричных форм в озерах Забайкалья (истоки р. Лена и бассейн оз. Байкал). Высокое генетическое разнообразие (мтДНК, микросателлиты) гольцов



района, не соответствующее таковому у рыб из Скандинавии и Британии, может рассматриваться как свидетельство их большего возраста и позволяет предполагать заселение озер Забайкалья еще в плейстоцене (Алексеев, 2016). Согласно современным данным по 2–3 морфотипа гольцов встречаются как минимум в 12–14 озерах, т.е. в половине населенных гольцами озер Забайкалья (Alekseyev et al., 2000, 2002). В 10 из них расхождение форм подтверждено молекулярно-генетическими исследованиями (Gordeeva et al., 2015). Показано, что степень генетической дивергенции внутриозерных форм в первую очередь коррелирует с глубиной водоема и не связана с возрастом озер. В регионе существуют все возможные переходы от эпигенетических вариантов (Alekseyev et al., 1999a, 1999b, 2009b) до хорошо дивергировавших форм (Алексеев, Пичугин, 1998; Alekseyev et al., 2014; Gordeeva et al., 2015). В разных озерах трофические взаимоотношения форм могут варьировать. Встречаются случаи симпатрии планктофагов и хищников, бентофагов и хищников, бентофагов и полифагов, двух планктофагов (Самусенок, 2000; Alekseyev et al., 2002). При этом во всех исследованных озерах крупная форма занимает нишу хищника, а мелкая и карликовая – либо планктофага, либо бентофага (Alekseyev et al., 2002). Наиболее выраженная трофическая специализация наблюдается в озерах Даватчан и Камканда. Для обоих озер описаны по 3 формы: крупная хищная; мелкая, питающаяся летом зоопланктоном, а осенью – прибрежным бентосом; карликовая, которая в оз. Камканда является глубоководным бентофагом, а в оз. Даватчан может питаться со дна в прибрежье, но в основном локализуется в районе свала глубин (Alekseyev et al., 2014). В ряде других водоемов с тремя симпатричными формами пищевая специализация мелких и карликовых экотипов выражена в заметно меньшей степени.

В ряду примеров симпатрической диверсификации гольцов совершенно отдельное место занимает озерная форель – кристивомер *S. nanauscush*, приспособившийся к жизни в крупных озерах Северной Америки. Наряду с простыми случаями с образованием двух форм в стандартных ресурсных пелаго-бентических осях, описанными для озер Мистасини, Раш и, возможно, Атлис (Zimmerman, 2007; Northrup et al., 2010; Muir et al., 2015), для кристивомеров известны примеры формирования нескольких глубоководных форм и один случай образования нескольких прибрежных форм (Muir et al., 2015). Наибольшее разнообразие кристивомеров известно из Великих Американских озер, где в недавнем прошлом оно, по-видимому, было значительно шире, однако в результате нерегулируемого промышленного вылова и массовых интродукций чужеродных видов многие представители нативной фауны были уничтожены (Goodier, 1981; Muir et al., 2012). Здесь, по данным начала XX века, насчитывалось от 7 до 10 экологических групп, различавшихся по характеру нереста, питанию и предпочитаемым глубинам (Goodier, 1981; Thomson, 1883). Из всех Великих Американских озер естественная популяция кристивомеров на данный момент сохранилась только в оз. Верхнее, в котором, по современным сведениям, разнообразие представлено четырьмя формами: хищной прибрежной – «лин», двумя хищными глубоководными – «сисковет» и «рэдфин», и одной бентосоядной глубоководной – «хампер» (Eshenroder, 2008; Muir et al., 2014). «Лин» перешел на питание вселенной в озеро зубастой корюшкой, держится на мелководьях (Muir et al., 2015). Основной пищей обоих глубоководных хищников являются сиги, при этом «сисковет» совершает суточные вертикальные миграции вслед за планктоноядными сигагами, а «рэдфин», вероятно, держится у дна (Hrabik et al., 2006; Ray et al., 2007). «Хампер» питается мизидой *Mysis diluviana*, мелкими глубоководными бычками и личинками хирономид (Peck, 1975; Muir et al., 2015). Пелагический хищник имеет прогонистое тело, короткие парные плавники, длинный и узкий хвостовой стебель. Глубоководные хищники характеризуются длинными плавниками, коротким широким хвостовым стеблем. Бентофаг отличается небольшими парными плавниками, коротким узким хвостовым стеблем (Muir et al., 2014). Освоение обширной гипolimнической зоны крупных американских озер также привело к формированию ряда уникальных морфологических и физиологических адаптаций, свойственных исключительно кристивомерам. В частности, формы различаются размером и положением глаз: у «хамперов» и «сисковетов» глаза крупные и сдвинуты в верхнюю часть головы, что, вероятно, упрощает поиск пищи в условиях недостаточной освещенности (Bond, 1996). Также обнаружены различия в липидном обмене и жиракопчении (Goetz et al., 2010, 2013): способность накапливать липиды последовательно увеличивается в ряду «лин» – «хампер» – «сисковет» (Eschmeyer, Phillips, 1965). Жирность коррелирует с глубинами обитания и обеспечивает требуемый уровень плавучести, позволяющий осуществлять вертикальные перемещения (Muir et al., 2014). В Большом Невольничьем озере описаны 3 формы кристивомеров: одна из них по морфологии и экологии близка к «лин»-форме из оз. Верхнее, 2 другие аналогичны «сисковетам» (Zimmerman et al., 2006). «Хампер» в озере отсутствует, однако встречаются отдельные особи с характерным для данной формы питанием (Zimmerman et al., 2009). Среди случаев симпатрической диверсификации у кристивомеров особое место занимает пучок форм из оз. Большое Медвежье. Здесь описаны сразу 4 формы из прибрежных экосистем (глубины менее 30 м). Показано, что данные формы в отличие от вышеописанных случаев в первую



очередь различаются длиной жаберных тычинок, формой головы и плавников, а не формой тела (Chavarie et al., 2013). Несмотря на сезонные вариации и перекрывание спектров питания, все 4 формы можно разделить по характеру пищевой специализации. Две из них (с короткими тычинками) питаются в пелагической зоне, основой питания одной является рыба, другой – крупные мизиды. Форма с длинными тычинками специализируется на потреблении бентосных организмов, а форма с тычинками средней длины является эврифагом (Chavarie et al., 2016). Выявлены генетические различия между формами. При этом оказалось, что генетически они ближе друг другу, чем к кривомемерам из соседних озер, что доказывает их симпатрическое происхождение внутри экосистемы Большого Медвежьего озера (Harris et al., 2015).

Суммируя известную информацию о симпатричных формах кривомемеров, следует отметить, что специфичность их эволюции обусловлена несколькими особенностями экосистем Великих Американских озер. Во-первых, в озерах имеется специализированное сообщество глубоководных сигов, совершающих суточные вертикальные миграции (Eshenroder et al., 1999; Muir et al., 2013). Именно специализация сигов могла индуцировать эволюцию гольцов и привести к независимому образованию хищных глубоководных форм с их своеобразной морфологией и биологией. Вторая важная особенность экосистем Великих озер – наличие крупных мизид, служащих специфическим кормом ряда форм бентосоядных кривомемеров. Более того, последовательное вселение в оз. Фледхед сначала «лин»-формы кривомемера, а затем мизиды привело к разделению кривомемера на 2 формы. Новообразовавшиеся формы стали обитать на разных глубинах, они отличаются друг от друга морфологией и темпами роста (Stafford et al., 2014). Отсутствие глубоководных форм кривомемеров в Большом Медвежьем озере, вероятно, обусловлено его термическим режимом – в нем не формируется эпилимнион (мономиктический водоем), что приводит к чрезвычайно низкой продуктивности зоны глубже границ освещенности (около 30 м). Афотическая зона водоема, по сути, представляет собой безжизненную пустыню (Johnson, 1975, 1976).

В заключение целесообразно остановиться отдельно еще на трех водоемах, где по разным причинам у гольцов наблюдаются исключительные случаи симпатрического формообразования у гольцов, возникшие по разным причинам. Первый из них – оз. Эльгыгытгын, находящееся на Чукотке. Это озеро, в отличие от многих арктических водоемов, имеющих ледниковый генезис, возникло около 2.8 млн. лет назад в метеоритном кратере (Layer, 2000). Водоем находится в чрезвычайно суровых климатических условиях, относится к мономиктическому типу и полностью освобождается ото льда всего на 1.5–2.5 месяца в году (Nolan et al., 2003; Nolan, Brigham-Grette, 2007). Набор симпатричных группировок представлен хищником (боганидская паляя), планктонофагом (малоротая паляя) и глубоководным планктофагом (длинноперая паляя Световидова). Выделенная в отдельный род (Черешнев, Скопец, 1990) паляя Световидова имеет чрезвычайно большое число длинных густо посаженных жаберных тычинок, длинные парные плавники, специфическое строение хондрокраниума. Она обитает в придонном слое на глубинах более 50 м, заселяет склон и котловину озера, икру, вероятно, мечет на илистый субстрат (Черешнев, Скопец, 1992а). Малоротая паляя также характеризуется большим числом жаберных тычинок, но прочие морфологические характеристики не выходят за пределы, типичные для рода *Salvelinus* (Викторовский и др., 1981; Черешнев, Скопец, 1992а). Эта форма обитает в пелагиали, днем держится на больших глубинах, а ночью подходит к берегу, совершая таким образом значительные вертикальные миграции. Боганидская паляя представлена типичным хищным морфотипом, описанным из многих озер Голарктики. Мелкая боганидская паляя, характеризующаяся длиной до 40 см, питается молодью малоротой палии, рыбы размером 40–60 см питаются взрослой малоротой и длинноперой палиями, в желудках рыб длиной более 60 см преобладает длинноперая паляя (Черешнев, Скопец, 1992б). Боганидская паляя значительно варьирует по темпам роста и в возрасте 16+...20+ может различаться размерами более чем в 2 раза. В популяции можно выделить быстро и медленно растущие группировки (Черешнев, Скопец, 1993). Анализ микросателлитных локусов показал полную репродуктивную изоляцию между всеми тремя группами (Сенчукова, 2014; Osinov et al., 2015). Несмотря на то, что все 3 формы принадлежат к пелагической пищевой цепочке, между ними обнаружены различия по зараженности паразитами (Атрашкевич, Орлова, 1993). Специализированные планктонофаги дифференцируются по питанию димерсальным и пелагическим планктоном. При этом в данном гольцовом сообществе нет формы, специализирующейся на питании бентосом. Такой тип диверсификации не описан ни для одного другого озера. Хотя во всех прочих известных случаях гольцы не образуют глубоко специализированных форм в моновидовых сообществах, здесь они фактически являются единственными представителями локальной ихтиофауны (Черешнев, Скопец, 1992а, 1992б, 1993). Как правило, в таких условиях возникают стабильно существующие эпигенетические группировки, переход между которыми осуществляется за счет задержек и спуртов роста. В оз. Эльгыгытгын глубина специализации групп, напротив, достигла высокого уровня, превышающего таковой в других гольцовых водоемах. Ещё один аспект



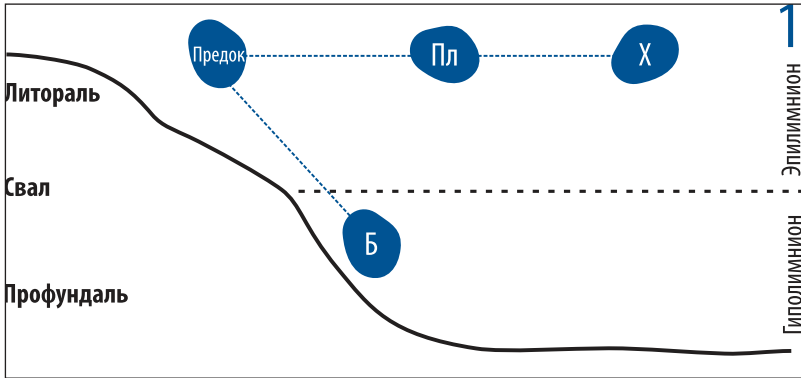
проблемы связан с историей самого озера. Даже в условиях современного относительно теплого климата оз. Эльгыгытгын освобождается ото льда на считанные месяцы. В более холодные климатические периоды плейстоцена, в частности во времена Висконсинских экстремумов, озеро, хотя и не закрывалось ледником, было покрыто льдом круглогодично в течение многих (возможно, сотен) лет (Melles et al., 2007, 2012). Маловероятно, чтобы фауна рыб могла сохраняться в таких условиях. Соответственно, гольцовое сообщество не может быть чрезвычайно древним. Единственный способ объяснить феномен пучка форм из оз. Эльгыгытгын – предположить, что фауна гольцов сформировалась в результате нескольких последовательных вселений. Каждая последующая волна, попадая в суровые условия экосистемы оз. Эльгыгытгын, проходила ряд бутылочных горлышек, что способствовало быстрой эволюции вселенцев и обеспечивало их репродуктивную изоляцию. В частности, вселение малоротой и боганидской палии в озеро, по мнению ряда авторов, происходило из разных рефугиумов (Osinov et al., 2015).

Второй водоемом, который следует рассмотреть отдельно – оз. Тингвалаватн, находящееся в юго-западной части Исландии. Именно пример диверсификации гольцов из этого озера стал хрестоматийным и одним из наиболее изученных в мире. Водоем возник около 10 тыс. лет назад в результате запруживания долины лавовым потоком (Jonasson, 1992). Сейчас гольцы озера представлены четырьмя морфотипами: крупным бентофагом, мелким бентофагом, планктофагом и хищником (Jonsson et al., 1988; Sandlund et al., 1992). По сути, как и во многих других озерах, диверсификация гольцов в оз. Тингвалаватн происходит в ресурсных осях «пелагиаль-бенталь», однако здесь этот процесс привел к образованию не одной, а двух форм в каждой станции. Различия в питании между двумя ресурсными группами морфотипов начинают проявляться с возраста в 1 год. В пелагиали мелкая форма питается преимущественно зоопланктоном, крупная – трехглой колюшкой (Malmquist et al., 1992). По-видимому, пелагические формы имеют эпигенетическое происхождение – при достижении длины 23 см рыбы могут менять характер питания с последующим спуртом роста (Snorrason et al., 1994). Особенностью данного пучка является то, что формы бентофаги обитают совместно на одних и тех же участках литорали. Различия между крупными и мелкими бентофагами выражаются в разных способах освоения биотопа и, соответственно, пищевых ресурсов: крупная форма занимает эпибентическую стацию, а мелкая живет в пространствах между камнями (Sandlund et al., 1987, 1992). В отличие от многих случаев симпатрической диверсификации арктических гольцов, в данной экосистеме отсутствует профундальный бентофаг. Мелкая и крупная бентосоядные формы имеют очень близкие спектры питания, основной кормовой объект – гастропода *Lymnaea peregra* (Snorrason et al., 1994). По трофо-паразитарным маркерам между бентофагами показаны значимые различия. Мелкая бентосоядная форма в значительной степени инфицирована трематодами *Diplostomum* spp., крупная инвазирована преимущественно нематодой *Cystidicola farionis* (Frandsen et al., 1989). Морфологический анализ показал, что бентофаги характеризуются укороченной нижней челюстью, большими грудными плавниками, а пелагические морфы, напротив, имеют длинную нижнюю челюсть и небольшие грудные плавники (Snorrason et al., 1994). Пелагические формы нерестятся в августе – сентябре, крупные бентофаги – в июле – августе, а мелкие – с июля по октябрь. Разница в температурах во время эмбриогенеза приводит к более раннему переходу крупной бентосоядной формы на внешнее питание (Sk'ulason et al., 1989a, 1989b). Ряд морфологических особенностей, связанных с дальнейшей пищевой специализацией, проявляется уже у ранних личинок. В серии экспериментов были выявлены достоверные отличия между пелагической, крупной и мелкой бентосоядными формами по строению головы (Sk'ulason et al., 1989a; Kapralova et al., 2015). Результаты молекулярно-генетических исследований дискуссионны и не дают однозначного ответа на вопрос об изоляции форм. В частности, полиморфизм по 6 микросателлитных локусам не показал ассортативности скрещивания (Wilson et al., 2004). Впоследствии генетическая подразделенность, свидетельствующая о пониженном потоке генов, была обнаружена при сравнении мелкой бентосоядной и пелагической форм (Kapralova et al., 2011). Также для лимнической и бентической линий гольцов существуют различия по уровню экспрессии генов, отвечающих за развитие кранио-фациального комплекса признаков во время эмбриогенеза (Ahi et al., 2014). Анализ четырех генов, кодирующих иммунологические маркеры, показал, что можно с уверенностью говорить о существовании в оз. Тингвалаватн трех форм (Kapralova et al., 2013).

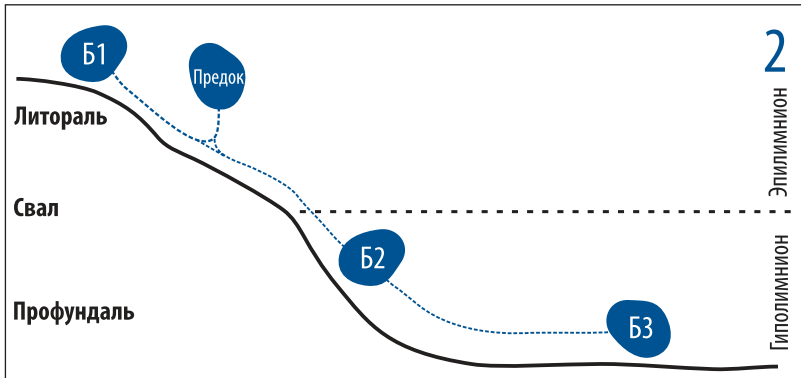
Третий водоем, где наблюдаются отличия от общих тенденций – оз. Кроноцкое на Камчатке. По нашим данным, в озере обитает по меньшей мере 7 симпатричных форм северной мальмы, что делает этот пучок самым разнообразным для всего рода *Salvelinus* в мире. Высокий уровень адаптивной радиации, вероятно, связан с особенностями биологии мальмы, которая, в отличие от арктических гольцов и кристивомеров, может эффективно осваивать не только озерные, но и речные нерестилища. Подробно пучок кроноцких гольцов описан в соответствующем разделе монографии.



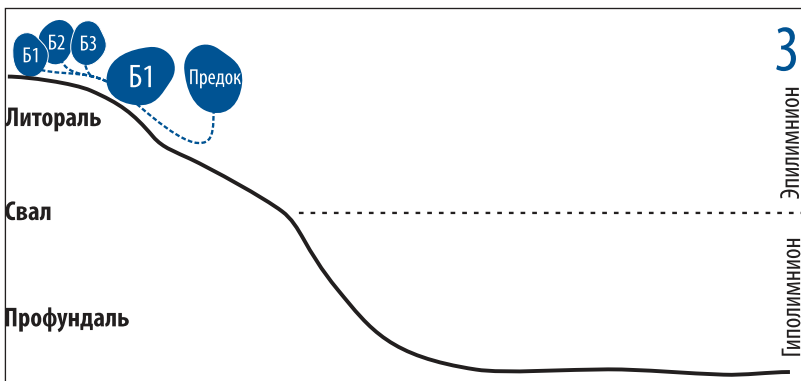
Схема, демонстрирующая магистральные направления внутриозерной диверсификации у рыб северных широт. Варианты приведены в порядке приоритета их реализации:



Диверсификация в ресурсных осях «пелагиаль-бенталь» с образованием бентофага, планктофага и/или хищника



Специализация вдоль ресурсного градиента бентали с образованием нескольких бентосоядных форм, занимающих разные глубины и питающихся разными группами бентоса



Разделение на несколько прибрежных гаммарусоядных и/или моллюско-/насекомоядных форм

Предок – неспециализированная предковая форма; Пл – планктофаг; Х – хищник; Б1 – литоральный бентофаг; Б2 – полуглубоководный бентофаг; Б3 – глубоководный бентофаг; Б1', Б2'... – группы литоральных бентофагов.



Регион исследований



Книга посвящена разнообразию гольцов Камчатки и окружающих территорий: Корякии и восточной Чукотки, Курильских островов и северного побережья Охотского моря (рис. 7), – региона, ставшего одним из центров формо- и видообразования в роде. Местные популяции гольцов имеют исторические репродуктивные связи, поскольку в плиоценово-голоценовое время сеть расположенных здесь нерестовых водоемов неоднократно объединялась и переформировывалась за счет регрессий уровня океана и перехватов верховьев рек (Баранова и др., 1968; Линдберг, 1972; Наумов и др., 1990; Черешнев, 1998; Lambeck et al., 2002). Множественные перестройки миграционных путей, фрагментации ареалов, изоляция и изменения условий обитания – все это способствовало обособлению 5 из 9 основных групп гольцов: *S. leucomaenis*, *S. levanidovi*, *S. malma*, *S. curilus* и *S. taranetzi*.

На юге в течение ледниковых периодов шел процесс соединения Камчатки с островами Шумшу и Парамушир, ставший возможным в результате осушения мелководных проливов. Первым самостоятельным островом Курильской гряды все это время оставался Онекотан, отделенный от палео-Камчатки проливом шириной не более 45 км (современная ширина 54 км). На Северо-Востоке пролив Литке и частично Карагинский залив превращались в распресненный полузамкнутый водоем, через который объединялся сток рек от Караги до Вывенки. С реками Олюторского залива пресноводная связь могла возникать через перигляциальные озера Корякского нагорья и опресненную прибрежную зону, образовавшуюся в результате таяния ледников. На Северо-Западе при падении уровня океана происходило объединение материковых рек (включая реки Парень и Кенгевзем), камчатских рек (возможно, вплоть до р. Лесная) и бассейна рек Пенжина – Таловка. Затопления перешейка и превращения Камчатки в остров никогда не имело места: в восточной всхолмленной части Парапольского дола обнаружены только ледниковые отложения плейстоцена, но не морские отложения (Мелекесцев, 1974; Карта, 1999). В плейстоцене – голоцене через низменные водораздельные пространства с цепями озер с большой вероятностью осуществлялись миграции рыб из верховьев р. Ваеги бассейна Анадыря через реки Белая – Пенжина – Таловка до камчатской реки Рекинники. По временным водным путям пресноводные рыбы распространялись далее на юго-восток вплоть до р. Еловка и далее – по Центрально-Камчатской низменности в реки Камчатка и Большая. Существование такого пути подтверждается распространением по полуострову камчатского хариуса *Thymallus arcticus mertensii*. До конца плиоцена бассейн р. Пенжина был объединен с Анадырем (Берингия, 1976), и в состав этой колоссальной речной сети входили притоки верхнего течения рек Яна и Тауй (Баранова и др., 1968). Следы плейстоценовых спиллбеев и ледниковые озера сохранились на водоразделах истоков р. Пенжина и рек Арктического стока Омолон и Олой, а также истоков р. Белая и рек Берингийского стока Пахача, Апука, Хатырка.

В конце плиоцена на месте Камчатки находились гряды вулканических островов, а береговая граница материка проходила в районе пролива Литке (Черешнев, 1996). Наиболее вероятно, что в современных очертаниях полуостров оформился 2.5–3 млн лет назад при отступлении Эталонского моря (Сметанин, Демидов, 2007) в ходе одной из ранних океанических регрессий (Hopkins, 1972; Manfred, Maureen, 2005). С этим событием по времени совпала мощная интенсификация вулканической деятельности и поднятие водораздельного хребта. Возникший полуостров оказался на пути встречного расселения формирующихся групп гольцов, что способствовало окончательному обособлению охотоморских предков *S. levanidovi*. В период климатического оптимума, сменившего похолодание около 2.4 млн лет назад (Rio et al., 1998), низменные территории региона были затоплены, а в Восточном хребте Камчатки начался активный вулканизм (Петров, 1966; Демидов, Сулима, 1984). В первой половине плейстоцена, судя по данным спорово-пыльцевого анализа, оледенения носили локальный горный характер. По полуострову проходил стык ареалов обособившихся предков *S. curilus* и берингийских гольцов. Около 600–700 тыс. лет назад (Небрасский и Канзасский ледниковые периоды в Северной Америке) оледенение, вероятно, приобрело черты полупокровного (Брайцева и др., 1968; Гросвальд, 1999; Flint, 2008), и береговая линия местами отступила от современной более чем на 100 км. В таких условиях должна была осушиться Пенжинская губа с частью залива Шелихова, а также пролив Литке, на шельфе которого объединялась водная сеть, по масштабам сопоставимая с речной сетью бассейна р. Камчатка (Линдберг, 1972; Черешнев, 1996). Большую часть региона заняли ледники (Брайцева и др., 1968; Стратиграфия, 1991; Карта, 1999). В период Ярмутского оптимума 200–450 тыс. лет назад ледники сохранялись лишь на Чукотке и Колымском нагорье. Мощный сток сформировал долины, по которым сейчас протекают крупнейшие реки территории. С юга в период потепления регион, вероятно, заселили предковые популяции *S. leucomaenis*. Иллинойское оледенение на Камчатке было горно-долинным. Ледники далеко стекали с хребтов по крупным долинам, достигая морских берегов. В частности, следы замыкающих морен до сих пор отчетливо прослеживаются в устьях рек Карагинского залива Камчатки (Гросвальд, 1999).



Незамерзающими сохранялись р. Камчатка и крупные водотоки арктического стока и Анадырско-Пенжинской низменности (Черешнев, 1998; Кириллов и др., 2008). В Сангамонийский оптимум 100–130 тыс. лет назад произошла новая вспышка вулканизма, обусловленная сводно-глыбовым поднятием водораздельного хребта Камчатки и Корякии. В этот период сформировался современный расчлененный горный рельеф территории (Сметанин, Демидов, 2007). Восточную и южную Камчатку из Берингова моря заселили предковые популяции *S. malma*. Последнее – Висконсинское – оледенение, начавшееся 100 тыс. лет назад, было менее мощным, чем Иллинойское, и ледники выходили на прибрежные равнины лишь севернее Карагинского залива (Брайцева и др., 1968; Мелекесцев, 1974; Elias, Brigham-Grette, 2013). В бассейнах крупнейших рек, в т.ч. Большой – Быстрой, Камчатки, Пенжины, рек пролива Литке и Паропольского дола сохранялись рефугиумы для пресноводных рыб (Черешнев, 1996). Глобальное потепление климата в регионе началось около 10 тыс. лет назад (Klimaschewski et al., 2015). В этот период здесь повсеместно расселилась *S. malma*, а вслед за ней – *S. taranetzi*. *Salvelinus curilus* был вытеснен из водоемов полуострова южнее. Климат голоцена характеризовался значительными флуктуациями. Выделяется до трех сравнительно коротких периодов значительного похолодания, когда ледники продвигались на многие километры вниз по долинам. Эти периоды датируются временем 8.5 (Brooks et al., 2015) или, по другим данным, 6.8 тыс. лет назад (Barr, Solomina, 2015), 4.2 тыс. лет назад (наиболее сильное похолодание голоцена) и 1.9–0.7 тыс. лет назад (т.н. малый ледниковый период) (Brooks et al., 2015; Hoff et al., 2015). Возможно, что продвижение *S. taranetzi* на юг происходило именно в эти короткие периоды.

Широкое распространение и высокое разнообразие гольцов в регионе обусловлены разнообразием нерестово-выростных водоемов и бедностью аборигенной ихтиофауны. В пределах региона насчитывается свыше 500 пресноводных озер площадью более 1 км² и протекает 100 тысяч рек. Крупнейшие реки – Камчатка (длина 758 км), Пенжина (713 км), Вывенка (395 км), Тигиль (300 км), Большая – Быстрая (278 км); крупнейшие озера – Нерпичье (площадь 527 км²), Кроноцкое (242 км²), Курильское (77 км²), Азабачье (57 км²), Таловское (44 км²). Из-за сильной расчлененности рельефа и близости основных водоразделов к побережьям большинство рек имеют сравнительно небольшую длину, редко превышающую 100 км (около 95 % водотоков короче – 10 км), а среди озер преобладают водоемы с площадью менее 1 км². Север региона вплоть до 58° с.ш. находится в субарктической зоне, для рек характерна высокая неравномерность годового стока, пересыхания и перемерзания в межень. В р. Пенжина средний расход воды в половодье и зимнюю межень различается в среднем в 300 (максимально – до 800) раз (Горин и др., 2015). В долинах и на поймах распространены наледи. Южнее значимую роль в питании рек приобретают грунтовые воды, водный режим здесь характеризуется высокой зимней меженью, летне-осенними дождевыми паводками и выраженным половодьем. В р. Камчатка средний расход воды в половодье и зимнюю межень различается в 7–8 раз. Повсеместно преобладают горные и предгорные водотоки с галечно-гравийным дном и мутностью менее 5 мг/л, участки русел равнинного типа встречаются только в пределах приморских равнин и Западно-Камчатской низменности. Специфической особенностью руслового режима является активное переформирование рельефа и блуждания русел. Среднее течение крупных рек представляет собой сильно разветвленную сеть рукавов, протоков и старичных водоемов. Часто встречаются ключи и лимнокрены с грунтовым питанием. Локальное влияние на русловые процессы оказывают сели и вулканическая деятельность. На вулканических территориях распространены мутные реки с токсичной водой, в которых воспроизводятся только гольцы.

Заселение рыбами освободившихся ото льда озерно-речных систем происходило почти исключительно с моря проходными и эвригалинными видами (Берг, 1948; Куренков, 1965). Основу разнообразия сформировали представители семейства лососевые *Salmonidae* – больше нигде в мире нет пресноводных бассейнов, где одновременно обитают 10 видов этого семейства. На севере в реках, впадающих в Пенжинскую губу, обитают пресноводные сиги: пыжьян *Coregonus pidschian*, чир *C. nasus* и валёк *Prosopium cylindraceum*, а также щука *Esox lucius*, пестроногий подкаменщик, тонкохвостый налим *Lota lota leptura*, речной голянь и озерный голянь *Rhyncocypris perenurus*. Южнее, на западной Камчатке, все эти виды отсутствуют. Западнее до рек Тауйской губы широко распространен только речной голянь, в р. Наяхан обитают валёк и налим, в р. Гижига и реках, впадающих в Тауйскую губу, также встречается хариус и валёк. По побережью Берингова моря граница материкового ихтиокомплекса более размыта – отдельные пресноводные виды проникли на Камчатку несколько дальше. Так, щука встречается на восточном побережье до реки Тымлат, а валёк – вероятно, до р. Ука. На центральной и южной Камчатке роль истинно пресноводных видов минимальна, аборигенный ихтиокомплекс образован мозаично распространенным камчатским хариусом. Эндемизм в составе региональной ихтиофауны, если не считать пенжинского омуля *Coregonus subautumnalis*, обеспечивают исключительно гольцы. Эволюция гольцов в регионе проходила в условиях постоянного численного доминирования тихоокеанских лососей. Массовый нерест лососей способствует евтрофикации малокормных горных рек и озер за счет гибели производителей, нагулявшихся в морских водах, что создает для гольцов дополнительный корм и стабилизирует функционирование экосистем.



Описание фауны гольцов



Фауна рыб Камчатки, северного побережья Охотского моря, Корякии, восточной Чукотки и северных Курил включает 5 больших групп гольцов, 3 из которых представлены множеством локальных форм и экотипов. Описания всех популяций составлены по единой схеме и содержат краткую информацию о размерной изменчивости, образе жизни, ключевых особенностях внешней морфологии, строении черепа, специфике окраски, условиях обитания и характеристиках нерестово-выростных водоемов. Уделено внимание статусу описываемых популяций в структуре разнообразия рода и антропогенных угрозах. Приведенные иллюстрации отражают экстерьерный полиморфизм описываемых групп. Для центральных групп гольцов приведены фоторяды, отражающие изменения рыб в онтогенезе. Учитывая значительные изменения морфометрических признаков по мере роста и развития, морфологические описания всех групп составлены по взрослым особям с минимальными брачными изменениями. Все использованные в описаниях признаки, за редким исключением, получены на выборках объемом более 30 экз., что обеспечивает достаточное снижение погрешностей значений и позволяет отказаться от их представления.

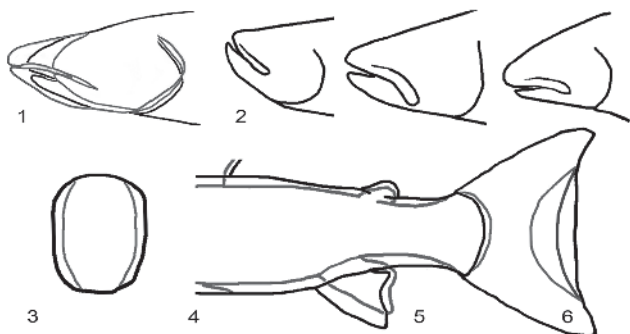


Рис. 8. Использованные признаки внешней морфологии (расшифровки см. в тексте).

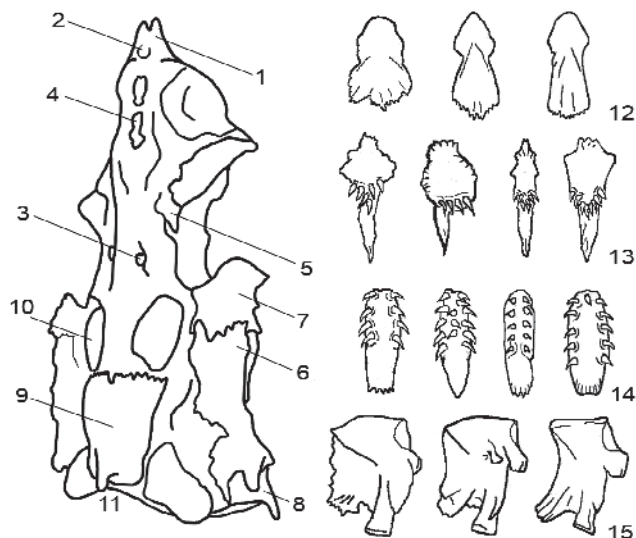


Рис. 9. Использованные краниальные признаки (расшифровки см. в тексте).

При описании внешней морфологии рыб (рис. 8) используются, в частности, такие качественные признаки как форма головы (удлиненная / коническая / скругленная [1]), положение рта (верхнее / конечное / нижнее [2]), форма верхней челюсти (прямая / дугообразно изогнутая / слабо изогнутая [2]); форма тела (уплощенное / вальковатое [3], низкое / высокое, массивное / грацильное [4]), форма хвостового стебля (высокий и короткий / низкий и длинный [5]), форма хвостового плавника (глубоко выемчатый / слабо выемчатый / усеченный [6]). Для видов приведены антедорзальное (*aD*) и антевентральное (*aV*) расстояния от кончика рыла до основания спинного и брюшных плавников соответственно. Дополнительно учитываются специфические и уникальные признаки групп.

Для большинства групп приведены средние значения и диапазоны варьирования количественных меристических признаков: числа тычинок на первой жаберной дуге (*sb*); пилорических придатков (*pc*); позвонков с двумя сочленениями, не учитывая уростиль (*vt*); прободенных чешуй боковой линии до конца чешуйного покрова (*ll*); жаберных лучей (*rb*); ветвистых лучей в спинном (*D*), анальном (*A*), грудных (*P*) и брюшных (*V*) плавниках. Меристический диагноз указан в левой колонке первой страницы описания группы.

При описании анатомии черепа (рис. 9) основное внимание уделено ряду качественных признаков хондрокраниума (хрящевого черепа), его замещающих костей (*sphenoticum* и *supraoccipitale*), осевых покровных костей (*supraethmoideum* и *vomer*) и висцеральных костей головы (*glossohyale* и *hyomandibulare*). Для цен-

тральных групп описана форма челюстных костей. Также учитываются специфические и уникальные краниальные признаки групп.

Для хондрокраниума приводятся следующие признаки: рострум [1] раздвоен / закруглен, ростральная ямка [2] хорошо выражена / незаметна, ширина основания рострума шире / сопоставима / уже ширины моста на уровне фонтанелей [3]; также число и размер фонтанелей обонятельной (этноидной) области [4], наличие / отсутствие орбитальных выступов этноидного отдела [5] и фонтанелей на мосту [3], профиль дорзальной стороны этноидного отдела прямой / скошенный. Для замещающих костей: pteroticum не достигает / достигает / налегает своей передней частью [6] на sphenoticum [7], задние нижние выросты pteroticum [8] длинные / короткие; supraoccipitale [9] не достигает / достигает / выходит за края фонтанелей на дорзальной стороне черепной коробки [10], при этом кость закрывает / не закрывает заднюю поверхность затылочной области [11]. Для осевых костей: ширина головки supraethmoideum относительно задней части и наличие перетяжки между головкой и задней частью кости [12]; форма головки vomer, положение зубов на ней (в один прямой или V-образный ряд, в 2 ряда, гроздью), относительная ширина и длина рукоятки кости [13]. Для висцеральных костей: форма переднего и заднего краев glossohyale, наличие добавочных зубов в центральной части пластинки [14]; форма переднего края hyomandibulare прямая / вогнутая, развитость заднего и латерального гребней [15]. Схематичные изображения, характеризующие наиболее типичную форму хондрокрания, supraethmoideum, vomer, hyomandibulare и glossohyale приведены в боковой колонке ниже меристического диагноза.

Издание содержит иллюстрации всех известных локальных групп гольцов из центральной части региона. Для них также приведены границы ареалов и карты-схемы мест обитания.



Северная мальма *Salvelinus malma* (Walbaum, 1792)



- sb 21.4 (18–26)¹
- 22.5 (19–26)²
- 21.7 (20–24)³
- 24.0 (20–26)⁴
- 21.1 (19–25)⁵
- pc 30.5 (19–42)¹
- 26.5 (19–36)²
- 28.2 (20–37)³
- 29.2 (20–36)⁴
- vt 67 (64–69)¹
- 66 (62–69)²
- 65 (62–67)³
- 66 (62–67)⁴
- II 137 (122–150)¹
- 136 (122–149)²
- 135 (124–141)³
- 129 (125–136)⁵
- D 8–11
- A 7–10
- P 11–14
- V 7–9

- 1 – р. Угхлоок, С-З
- 2 – р. Большая, Ю-З
- 3 – р. Камбальная, Ю
- 4 – р. Шумная, В
- 5 – р. Морская, о. Шумшу

Наиболее широко распространенный вид рыб на Камчатке, в Корякии и северном Охотоморье (рис. 10). Нерест проходит осенью в реках и ручьях; молодь тяготеет к биотопам с быстрым течением, наиболее многочисленна в горной зоне рек, но также заселяет озера всех размеров, болотные и временные ручьи. В истоках рек и бессточных водоемах по всему ареалу обитают жилые популяции. Северная мальма способна потреблять все доступные животные корма: от планктона до рыбы, включая разлагающиеся останки в виде детрита. Распространение вида ограничивает прогрев воды выше 15–18 °С, он делает невозможным нерест и смолтификацию северной мальмы.

В крупных озерно-речных бассейнах северная мальма реализует полный спектр жизненных стратегий (жизненных форм или экотипов), доступных представителям сем. Salmonidae: от типично проходной до оседлой ручьевогой. Как и у других лососей, выбор той или иной стратегии связан с влиянием факторов среды, доступностью мест обитания и конкуренцией за них, обеспеченностью и качеством пищи. Выбор лабилен и обратим, определяется метаболической и социальной активностью рыб (Thorpe, 1989; Pavlov, Savvaitova, 2008; Bond et al., 2015). Отдельные особи могут менять экотип даже в половозрелом состоянии. В большинстве бассейнов рыбы разных экотипов образуют единую популяционно-генетическую систему и служат резервом генетического разнообразия стада данной реки. Из удаленных истоков часть гольцов ручьевых группировок скатывается в главные реки и пополняет их стада, обеспечивая однонаправленный перенос генофонда. Высокой экологической и адаптационной пластичности мальмы способствует растянутый индивидуальный морфогенез (Kawanabe et al., 1989; Pichugin, 2015). Северная мальма может смолтифицироваться в возрасте от 3 до 9 лет и достигать половой зрелости при массе тела от 7 до 300 г. Предельная масса на севере ареала составляет 13.6 кг, а возраст – 15 (по некоторым данным – 17) лет (Черешнев и др., 2002; Фадеев, 2005). Плодовитость проходных рыб доходит до 8–10 тыс. икринок, тогда как у жилых ручьевых самок этот показатель, как правило, не превышает 800 икринок. Максимальное популяционное разнообразие северной мальмы на Камчатке свидетельствует о том, что здесь находится экологический оптимум вида (Савваитова, 1989).

Характерной особенностью репродуктивного цикла мальмы является откорм непосредственно перед размножением. Лишь самые крупные проходные особи подходят к нерестилищам со зрелыми половыми продуктами, остальные для дозревания вынуждены потреблять высококалорийную икру, которая сносится потоком с нерестилищ тихоокеанских лососей. Вероятно, такой механизм ускорения собственного созревания встроился в жизненный цикл мальмоидных гольцов в процессе продолжительной коэволюции с представителями рода тихоокеанских лососей (Волобуев, 1976; Pichugin et al., 2006).

В зоне нереста тихоокеанских лососей мальма, как правило, выбирает для размножения участки перед перекатами на границах медиали со слабой фильтрацией руслового потока в гравийно-песчаные отложения. Нерест длится с конца августа по декабрь; икра закапывается в грунт, поверх которого сооружается бугор. В верховьях рек производители тяготеют к источникам ключевой воды, мечут икру на крупнокаменистый субстрат, не раскапывая его.

Во время нереста между самцами мальмы устанавливаются иерархические взаимоотношения. Стабильную нерестовую пару с самкой образует самый сильный самец, подтверждающий свое доминирование прямой физической агрессией. Такие особи занимают центральные нерестилища в основных руслах. Проявляющие агрессию, но не выдерживающие конкуренцию самцы вытесняются на периферические нерестилища или исключаются из нереста. Самые мелкие особи избегают борьбы, реализуя «стрикинг»-стратегию. Они держатся позади нерестовой пары, а в момент вымета икры вторгаются на территорию гнезда и выпускают сперму (Maekawa, Hino, 1986; Leggett, 1980). Постнерестовая смертность среди доминантных рыб за счет полученных травм достигает 50 %, в то время как у самок и мелких самцов – не более 10 % (Armstrong, Kissner, 1969).

Эмбриональное развитие длится 4–7 месяцев (350–500 градусо-дней) до вылупления и до трех месяцев в виде свободного зародыша и предличинки в донном субстрате (Blackett, 1968; Armstrong, Morrow, 1980). За счет растянутого нереста и различного температурного режима на нерестилищах выход личинок из грунта может затянуться на год (часть предличинок к зиме не успевает перейти на внешний корм и остается зимовать в гнездах). Молодь характеризуется высокой разнокачественностью по размерам, физиологическому статусу и поведению. Часть особей занимает ближайшие к нерестилищам отмели, другие потоком разносятся по реке. При длине тела 27–34 мм молодь полностью переходит на внешнее питание. Зимой при температуре воды меньше 3–4 °C мальма практически перестает питаться и мигрирует в укрытия. После спада половодья годовики широко расселяются по рекам, проникая в самые верхние притоки (до высоты 800 м над у.м.). С наступлением летне-осенней межени пестрятки из притоков переходят к территориальному образу жизни и агрессивно охраняют свой кормовой участок. В нижнем течении крупных рек молодь мальмы, как правило, ведет стайный образ жизни. Перераспределение молоди и созревающих рыб происходит в начале каждого лета, зимой, а также при значительных паводках. Старшие особи в реках держатся группами на ямах.

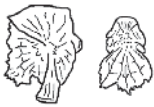
В связи с разнообразием форм и экотипов для северной мальмы в целом характерно значительное морфологическое разнообразие. Представители большинства популяций характеризуются конической головой, уплощенным с боков телом, сравнительно высоким хвостовым стебелем, слабо выемчатым хвостовым плавником. Верхняя челюсть выходит за задний край глаза. Спинной и анальный плавники расположены ближе к голове, чем к хвосту, *aD* составляет 0.38–0.45, *aV* – 0.44–0.50 длины тела. Основание жирового плавника у молоди широкое.

Статус. Северная мальма была описана Д. Вальбаумом в 1792 г. по экземплярам из р. Паратунка. Систематический статус северной мальмы длительное время остается предметом дискуссии. Противоречия в оценке ранга и родственных отношений разнообразных популяций мальмы и других гольцов Северной Пацифики стимулировали разработку «гольцовой проблемы» в СССР и Северной Америке, суть которой – таксономическая и филогенетическая интерпретация описанного морфологического и молекулярного разнообразия. В настоящее время общепризнан самостоятельный видовой статус северной мальмы. Некоторые специалисты рассматривают ее как комплекс или надвид (Атлас... 2003).



Рис. 10. Ареал северной мальмы.

Северная мальма *Salvelinus malma* проходные экотипы



Нагульная стратегия проходной мальмы после смолтификации и ската в эстуарии может реализовываться по трем основным путям. Анализ состава отолитов камчатских гольцов показал, что часть особей, обладающая типично проходной (анадромной) жизненной стратегией, уходит на откорм в море на нескольких лет и возвращается в реки только после достижения половой зрелости (Pavlov et al., 2013a). Наиболее многочисленная проходная прибрежная мальма нагуливается в море не более одного сезона, после чего т.н. «тысячниками» возвращается в реку на зимовку, а следующей весной вновь выходит нагуливаться в море на 1.5–3.5 месяца. Таким образом, ее жизненный цикл состоит из нескольких последовательных выходов в море, а заход в реку не обязательно связан с половым созреванием (Тиллер, 2007, 2012). Полупроходная мальма в летние месяцы нагуливается в эстуариях и морском взморье с динамичной переменной соленостью и богатой кормовой базой, на зимовку и нерест возвращается в нижнее течение рек (Савваитова, 1989; Bond, 2013). У рыб с морским и эстуарным нагулом выражен строгий хоминг, для нереста они возвращаются в родные реки. В арктической Канаде генетическими методами и мечением доказана репродуктивная самостоятельность стад разных нерестовых притоков одного бассейна (Reist, 1989; Reist et al., 1997; Sandstorm, Harwood, 2002; Mochnac et al., 2010; Bond et al., 2014). У камчатских популяций также удается проследить устойчивую многолетнюю локализацию нереста.

Размеры. Взрослая проходная мальма на Камчатке, как правило, имеет длину 30–70 см и массу 300–3600 г. В среднем самцы крупнее самок. Размеры смолтов составляют 12–20 см при массе 15–40 г, «тысячников» – 20–40 см при массе выше 50 г. Размеры жилых карликовых самцов обычно не превышают 15–20 см при массе 40–80 г.

Образ жизни. Пестрятки мальмы встречаются по всей реке, предпочитая укрытия на быстром течении. В начале третьего – четвертого года жизни самцы с самым высоким темпом роста начинают созревать и превращаются в т.н. карликов (Савваитова, 1960). Самцы средних размеров и крупные самки в этом возрасте скатываются в соленые воды, а самые мелкие экземпляры с массой менее 15 г остаются в реке еще как минимум на год. Запуск полового созревания или смолтификации регулируется соотношением тропных, тиреоидных и половых гормонов, активность синтеза которых также связана с количеством запасенных липидов и их метаболизмом (Saunders et al., 1982). У будущих карликов обмен смещен в сторону жиронакопления, синтез тиреоидных гормонов подавлен. Для созревания самок требуются значительные энергетические затраты, поэтому в небольших водотоках, как правило, они не остаются. Массовая смолтификация мальмы завершается в возрасте 4+...5+ (Тиллер, 2003). Скаты в море начинаются ранней весной после прогрева воды до 5.5 °С, пик ската приходится на половодье. Нерестовый ход в реки южной и центральной Камчатки продолжается с начала июля по конец августа, севернее – в среднем на месяц позже.

В крупнейших бассейнах выделяется несколько волн нерестового хода с пиками в июле – сентябре. Анадромные миграции «тысячников» еще более растянуты, но их пик, как правило, приходится на конец июля – время массовой анадромной миграции горбуши. Среди поднимающейся в реки мальмы некоторую часть всегда составляют старшие рыбы, пропускающие нерест этого года. Доля таких особей увеличивается ближе к осени. Для популяций анадромной мальмы характерны межгодовые колебания численности с 22–28-летними и 8–11-летними циклами (Тиллер, 2007; Гудков, Скопец, 1987), которые в целом совпадают с динамикой численности горбуши.

В нерестовых стадах доминируют рыбы возраста 5+...7+, совершившие 3–4 морские миграции. «Тысячники» преимущественно представлены особями в возрасте 3+...4+ (Tiller, 2013). Предельный возраст камчатской мальмы – 11–13 лет (на 2–3 года меньше, чем на Чукотке), карликовые самцы обычно живут 6–7 лет.

Средняя плодовитость проходной мальмы составляет 2.5–3.0 тыс. икринок; диаметр икры 3.0–3.5 мм. Среди старших особей численно преобладают самки, но вместе с проходными гольцами в нересте повсеместно участвуют как речные рыбы, среди которых преобладают самцы, так и многочисленные карликовые самцы, в течение всей жизни не мигрирующие далеко от нерестилищ. Перезимовавшие гольцы мигрируют в море с мая по июнь. В крупных реках денатантные миграции растянуты, и в устье одновременно могут присутствовать скатывающиеся и поднимающиеся особи разного размера и зрелости. «Тысячники» во время миграции в море образуют плотные стаи и держатся обособленно от старших рыб.

По характеру питания проходные гольцы являются эврифагами. В реках молодь и старшие рыбы в основном питаются бентосными организмами (Тиллер, Введенская, 1988; Есин и др., 2009), в августе в желудках гольцов встречается икра. В питании покатной смолтифицированной молоди появляется молодь тихоокеанских лососей (Тиллер, 2007). В море гольцы потребляют крупных планктонных ракообразных, рыбная пища встречается в их желудках сравнительно редко (Черешнев и др., 2002).

Морфология. Голова округленная у самок и коническая у самцов, средней длиной 0.18–0.25 от тела; ее высота составляет 0.6–0.7 длины. Рот у молоди полунижний, у «тысячников» и взрослых рыб – конечный. Верхняя челюсть в длину 0.33–0.48 головы, нижняя – 0.53–0.71. Крюк на нижней челюсти и выемка на верхней во время нереста развиты сильно. Тело массивное, с относительно высоким хвостовым стеблем. Плавники сравнительно короткие.

Окраска. Цветовая гамма молоди разнообразна, с преобладанием бурых, зеленых или блекло-желтых тонов; встречаются очень темные экземпляры. На боках контрастные мальковые пятна в светлом обрамлении. У мальков крупнее 5–6 см на теле проступают мелкие светлые пятнышки, у пестряток крупнее 10 см к ним добавляются красные и розовые пятнышки. Смолты, «тысячники» и старшие рыбы – серебристые, по всему телу разбросаны светлые и красноватые пятнышки диаметров со зрачок. Пятнышки, как правило, не выходят на основания плавников и жаберную крышку. Ротовая полость зеленая у незрелых рыб и почти черная у нерестующих. В брачном наряде голова и бока темнеют; в окраске брюха, рыла и плавников появляются оранжевые и розовые тона. Нерестующие самки обычно окрашены несколько светлее самцов. Карликовые самцы пестрые, с мальковыми пятнами на боках; перед нерестом их окраска интенсифицируется.

Краниология. Рострум хондрокrania глубоко раздвоен, ширина его основания сопоставима с шириной моста; роstralная ямка хорошо выражена. Этмоидные фонтанели две, они крупные и имеют неправильную форму. Орбитальные выступы этмоидного отдела чаще не развиты. На мосту фонтанели мелкие, ассиметричные. На мозговом отделе pteroticum налегает на sphenoticum, его задние выросты короткие. Supraoccipitale не достигает краев дорзальных фонтанелей, кость закрывает заднюю поверхность черепа. Дорзальный профиль этмоидного отдела прямой.

Supraethmoideum клиновидной формы, задняя часть шире головки; перехват выражен относительно плохо. Vomer с узкой рукояткой и вытянутой или округлой головкой, на которой хорошо развита только передняя лопасть. Зубы на головке сошника расположены в 1 прямой ряд. Профиль кости вогнутый. Пластика glossohyale овальная, со слабо зазубренным задним краем; добавочных рядов зубов в центре пластинки нет. Nuotmandibulare с ровным передним краем и развитым задним гребнем, латерального гребня нет. Praemaxillare с загнутым назад сочленовным отростком; maxillare прямая или слабо изогнутая, без выраженного верхнего гребня; профиль dentale прямой.

Череп карликовых самцов похож на череп «тысячников»; выраженных брачных изменений не происходит – хондрокрании и кости сохраняют ювенильные морфологические черты.

Статус. Проходные экотипы образуют основу популяционной системы северной мальмы. В охране они не нуждаются, повсеместно эксплуатируются лососевым промыслом в качестве прилова.



Внешний вид молоди в пресноводный период жизни



Свободный зародыш



Личинки



Поздние личинки



Мальки



Пестрятки



Старшая молодежь

Внешний вид смолтифицированной молодежи



Смолты («серебрянки»)



Рыбы на раннем морском периоде нагула



«Тысячники»

Внешний вид взрослых рыб проходных экотипов



Рыбы в морской окраске, наблюдается высокое разнообразие по форме головы и тела



«Вальчак» – недавно отнерестившаяся особь, возвращающаяся на нагул в море

Варианты нерестовой окраски



Вариант 1. Преобладает у рыб, недавно поднявшихся в зону нереста, но у некоторых особей сохраняется во время размножения. Интенсивность окраски боков и оттенки могут варьировать. Частота данного варианта брачного наряда выше у жилых экотипов, от возраста особей не зависит. Рыбы с таким вариантом окраски в небольших количествах встречаются на нерестилищах всех типов.



Вариант 2. Преобладает у полупроходного и жилого экотипов. Частота выше у рыб, нерестящихся первый раз. В местах массового нереста такие особи оттесняются на периферийные нерестилища или в небольшие боковые притоки. В верхнее течение, как правило, не поднимаются.



Вариант 3. Преобладает у наиболее крупных и старших особей. Частота встречаемости выше у проходного экотипа. Рыбы занимают центральные нерестилища в среднем течении и поднимаются в верховья рек. Самцы с таким вариантом окраски наиболее агрессивны. Чаще других сооружают полноценные нерестовые гнезда и забрасывают оплодотворенную икру гравием.



Карликовые самцы. Встречаются любые варианты брачного наряда, но на боках сохраняются следы мальковых пятен. Мелкие жилые самцы в больших количествах присутствуют на всех нерестилищах мальмы, держатся позади крупных производителей, реализуют «стрикинг»-стратегию.

Северная мальма *Salvelinus malma* речной экотип



- sb 22.0 (18–25)¹
22.3 (20–24)²
pc 26.8 (20–36)¹
23.3 (21–25)²
vt 68 (65–69)¹
66 (64–67)²
ll 135 (128–140)¹
134 (128–139)²

1 – притоки
р. Анадырь
2 – притоки р. Яма

По всему ареалу часть мальмы не смолтифицируется и остается на нагул в реках. Жилую группировку преимущественно популяет молодь с наиболее выраженным агрессивным территориальным поведением. Численность речных рыб выше в крупных разветвленных бассейнах с кормными местообитаниями. Здесь в отдельных притоках образуются обособленные группировки, приуроченные к собственным нерестилищам. В малых реках с канализованным руслом доля речной (потамодромной) мальмы сильно варьирует от года к году, ее численность по большей части определяется текущими кормовыми условиями.

Размеры. Жилые рыбы редко достигают массы свыше 800 г. Например, в бассейне р. Большая-Быстрая средние размеры мальмы из разных притоков составляют от 25 до 40 см при массе от 85 до 600 г. Скорость роста в 1.5–2 раза ниже, чем у проходного экотипа.

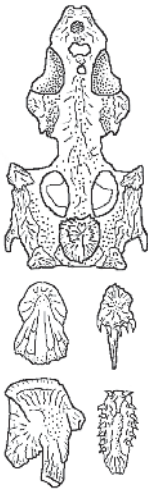
Образ жизни. Представленный возраст, как правило, не превышает 10 лет. Половое созревание начинается в возрасте 3+...5+ после достижения массы свыше 70 г. Модальную группу образуют рыбы 4+...6+. Обычно в группировках преобладают самцы.

Речная мальма нагуливается и зимует в главных реках, а для размножения поднимается в притоки. В нижнем течении крупных бассейнов протяженность миграций, как правило, выше, чем у рыб из верховий. По мере увеличения порядка нерестово-нагульных рек растут средние размеры, продолжительность жизни и пироморфность в экстерьере рыб. Плодовитость варьирует в пределах 0.6–2.0 тыс. икринок.

Морфология и окраска. От проходной мальмы рыбы отличаются более темной окраской, более короткой конической головой, прямой верхней челюстью. В горной зоне доминируют мелкие особи с полулунным ртом, часто со следами мальковых пятен на боках. Меристические характеристики не отличаются от проходной формы. Брачный наряд, как правило, первого и второго вариантов (рис. на с. 46). Различия между экотипами не явные, и однозначно дифференцировать особей можно лишь с привлечением специальных методов (по приростам и химическому составу отолитов, паразитофауне и т.п.).

Краниология. Рострум слабо раздвоенный, изредка закругленный, ширина его основания сопоставима с шириной моста или уже. Ростральная ямка имеется. Этноидных фонтанелей чаще две, передняя всегда крупнее. Чаще имеются небольшие орбитальные выступы. На мосту фонтанели обычно отсутствуют, при наличии – мелкие и ассиметричные. Pteroticum налегает на sphenoticum. Supraoccipitale достигает задних краев дорзальных фонтанелей; задняя стенка черепной коробки, в отличие от проходных рыб, не закрыта костью (хрящевая).

Supraethmoideum клиновидной формы, с широкой задней частью. Vomer с узкой рукояткой и зубами в 1 ряд, иногда зубы расположены V-образно. Пластика glossohyale со срезанным или скругленным передним краем и мелко зазубренным задним; добавочных зубов не бывает. Nuomandibulare с ровным передним краем и сравнительно слабо развитым задним гребнем.



Условия обитания. Молодь держится в нерестовых притоках в укрытиях на потоке, крупные рыбы уходят в основные русла на ямы и наиболее многочисленны в среднем течении в зоне разветвлений. Кочующая речная мальма может скатываться в устья, но она не выходит в осолоненную часть эстуариев, поскольку не переносит соленость выше 5–8 ‰.

Статус. В ряде случаев группировки размножаются на нерестилищах, куда не поднимается проходная мальма; их существование поддерживается саморегуляторными популяционными процессами. В охране речная мальма не нуждается, повсеместно является объектом любительского и спортивного рыболовства.

Внешний вид



Рыба из верхних звеньев речного бассейна



Рыбы из среднего течения крупного речного бассейна



Рыба из нижнего течения крупного речного бассейна

Северная мальма *Salvelinus malma* озерно-речной экотип



sb	23.7 (22–26) ¹
	22.2 (20–25) ²
	22.8 (20–26) ³
pc	28.1 (28–42) ¹
	27.8 (20–38) ²
	25.2 (19–35) ³
vt	66 (63–69) ²
ll	126 (122–128) ¹
	136 (124–143) ²
	133 (122–141) ³

- 1 – оз. Двухюрточное
2 – оз. Начикинское
3 – оз. Дальнее,
басс. р. Паратунка

Жилая озерно-речная мальма использует для нагула и достижения половой зрелости ресурсы озерных экосистем и ближайших участков вытекающих рек, на нерест поднимается в притоки водоемов. В случае отсутствия постоянных притоков нерест может смещаться в устьевую зону на литораль. Молодь первые годы жизни обычно проводит в притоках. Популяции с подобным жизненным циклом распространены на Камчатке повсеместно.

Размеры. Нерестовые группировки, как правило, включают особей длиной 20–35 см и массой 80–300 г. Темпы роста и размеры рыб слабо различаются между водоемами разной площади, трофности и широты. Например, в оз. Двухюрточное (площадь 11.3 км², центральная Камчатка) и Дальнее (1.3 км², юг полуострова) средние размеры гольцов составляют 24 см и 160 г.

Образ жизни. Продолжительность жизни не превышает 10–11 лет. Половое созревание начинается в возрасте 3+...5+, модальную группу образуют рыбы 5+...7+. Соотношение полов, как правило, близко к равному.

В большинстве водоемов обитают морфологически однородные популяции. В редких случаях обнаружена экологическая дифференциация двух типов. В озерах с литоралью, подверженной активному ветровому перемешиванию, мальма разделяется по типу питания. Выделяются потребители активно двигающихся организмов (как правило, гаммарид), которые схватывают жертв избирательно с использованием зрения, и потребители малоподвижных бентосных организмов (моллюсков, личинок хирономид), которые питаются неизбирательно. В желудках последних часто встречаются непищевые объекты. В распределении групп прослеживается определенная закономерность: на литорали с наветренной стороны, где мутность воды повышена из-за перемешивания, преобладают потребители моллюсков и амфибиотических насекомых, с подветренной стороны – гаммарусоядные рыбы. Судя по зараженности паразитами-индикаторами, подобное пищевое разделение устойчиво и сохраняется, как минимум с начала полового созревания (Бусарова и др., 2015). Рыбы, питающиеся неизбирательно, характеризуются сравнительно низкими темпами роста и меньшей продолжительностью жизни. Хотя избирательное питание гаммарусами оказывается более эффективным, оно приводит к повышенной паразитарной нагрузке. Морфологические различия между потребителями гаммарусов и прочего бентоса выражены слабо, визуально они не идентифицируются. Разделение данного типа, по-видимому, широко распространено в сем. Salmonidae (Kahilainen, Ostbye, 2006), в частности, оно описано для *S. alpinus* из скандинавских озер (Knudsen et al., 2010). Механизмы подобной пищевой дифференциации остаются раскрытыми не до конца, они реализуются в популяциях как с речным, так и с озерным нерестом. Одним из возможных объяснений может считаться изначальная разнокачественность молоди, часть которой агрессивно охраняла свой кормовой участок, в то время как другая вела кочующий образ жизни и питалась неизбирательно во всех горизонтах. Представители первой группировки, как правило, растут быстрее и раньше переходят на крупных жертв.

В редких случаях отмечается иной тип пищевой ненаследственной дифференциации, который связан с переходом части рыб от жизни на литорали к питанию в толще озерных вод (классическое разделение озерных рыб в ресурсных осях «пелагиаль-бенталь»). Представители групп придонных бентофагов и потребителей кормовых ресурсов пелагиали нередко приобретают различную морфологию и окраску. Пелагические рыбы с возрастом могут становиться хищниками. Тенденция к разделению на придонных и пелагических рыб отмечена, например, для голецов из оз. Верхнеавачинское.

Морфология. Особенности экстерьера рыб варьируют от озера к озеру в широких пределах. В некоторых водоемах (например, оз. Начикинское) обитают низкотельные голецы с удлинённой головой, в других (например, оз. Дальнее) – высокотельные рыбы с конической головой. Диапазон варьирования меристических признаков не выходит за пределы изменчивости, характерные для проходной мальмы.

Окраска. Окраска, как правило, яркая у рыб-бентофагов и светлая пелагическая у хищных особей. В брачном наряде встречаются все варианты окраски.

Краниология. Особенности строения черепа совпадают с жилыми речными рыбами.

Условия обитания. В озерах голецы, как правило, эксплуатируют ресурсы мелководий и верхних слоев воды. Летом концентрируются вдоль свалов глубин, в межсезонье держатся под ледовыми заберегами, зимой уходят на глубину.

Статус. Озерно-речные популяции входят в состав популяционной системы северной мальмы, присвоение им самостоятельного таксономического статуса не обосновано. Служат объектом местного любительского промысла.

Внешний вид



Голец из оз. Начикинское



Голецы из оз. Верхнеавачинское, осваивающие ресурсы толщи озерных вод и придонных горизонтов; пищевая специализация сохраняется на протяжении всей жизни

Северная мальма *Salvelinus malma* оседлый экотип



- sb 22.1 (20–23)¹
22.9 (19–27)²
22.9 (20–26)³
pc 26.7 (18–33)¹
28.4 (20–36)²
28.9 (20–38)³
vt 65 (62–67)¹
67 (63–70)²
67 (62–69)³

- 1 – руч. Апачинский
2 – р. Кававля
3 – руч. Звонкий

Оседлая тугорослая мальма населяет истоки рек и небольшие горные озера. К настоящему времени на Камчатке обнаружено не более 10 таких популяций. Еще 3 известны из ручьев материкового побережья Охотского моря, а также из верховий чукотских рек Нырвакиновтеем, Гильмимливеем, Чаун и ручьев, впадающих в бухту Провидения (Черешнев, 1981). Сравнительная редкость появления оседлого экотипа объясняется низкой репродуктивной конкурентоспособностью у мелких жилых самок лососевых (Makhrov et al., 2013). Несмотря на заложенную в геном гольцов адаптивную способность к миниатюризации (Kapralova et al., 2011), самки массово созревают в местах размножения лишь единично, в то время как самцы способны массово созревать в размерном диапазоне пестряток (Савваитова, 1960; Волобуев, 1978). На оогенез требуются большие энергетические затраты, при этом метаболические сдвиги при недостатке калорийного корма могут вызывать аномальный асинхронный рост ооцитов (Makhrov et al., 2013). Как правило, самки мальмы для созревания не только совершают морские кормовые миграции, но докармливаются икрой лососей перед размножением уже в реках (Pichugin, 2015). Абсолютная плодовитость особей мельче 20 см не превышает 400 икринок; такие рыбы не способны закапывать икру в грунт, размножаются не более 2–3 раз за жизнь, не привлекают активных самцов. Оседлые самки нерестятся позже мигрирующих, их икра содержит меньше питательных веществ. Потомство запаздывает в развитии и позже переходит на внешнее питание (Esin, 2015). Мелкая недоразвитая молодь не способна конкурировать с подростой агрессивной молодь из потомства мигрировавших рыб. В итоге самовоспроизводящиеся оседлые популяции образуются только там, куда по каким-то причинам перестали подниматься крупные производители. В основе миниатюризации лежит подавление синтеза гормонов роста и тиреоидной оси, а также интенсивная выработка иммунодепрессантов в соматических тканях (Masqeen et al., 2011). На фоне уменьшения размеров сокращается продолжительность жизни, происходит морфологическая ювенилизация.

Оседлые популяции карликовой мальмы обнаружены в горных ручьях (истоки р. Ука), равнинных водотоках (перекрытый горным обвалом руч. Апачинский, приток р. Вилига с галечной дамбой), небольших высокогорных озерах (Гаямаки, Арбунат). Становление популяций, по-видимому, связано с этапом катастрофического сокращения численности. Снижение конкуренции за места обитания вызывает формирование территориальных группировок с пониженной расселительной активностью. По мере миниатюризации оседлая стратегия фиксируется в популяциях. Таким путем карликовый экотип возникает в случаях изоляции расстоянием без географических барьеров (Ушковское озеро, истоки р. Ука) или при возникновении водопадов, непреодолимых для анадромных мигрантов. В большинстве рек с водопадами рыбы в итоге скатываются с изолированного участка, однако на Камчатке известны 2 случая с многочисленными популяциями, обитающими выше водопадов – в р. Кававля и руч. Звонкий (приток р. Кирганик).

Размеры. Нерестовые группировки включают особей длиной от 11 до 23 (в среднем 15) см и массой 12–110 (38) г.



В разных популяциях средняя длина самцов в момент полового созревания составляет 10,4–12,8 см, самок – 12,4–13,0 см. В отличие от карликовых самцов соматический рост молодежи замедлен.

Образ жизни. Молодь распределяется по прибрежным отмелям, в ручьях старшие рыбы в период нагула предпочитают эрозийные ямы и укрытия на потоке, в озерах рыбы уходят на глубину. Предельный возраст карликовой мальмы составляет 7–9 лет. Половое созревание происходит на четвертом–пятом году жизни.

Морфология. Взрослые рыбы имеют массивное тело с широким хвостовым стеблем. Голова коническая, средней длиной 0,22 от тела, ее высота составляет 0,66 длины. Верхняя челюсть прямая и широкая, в длину обычно 0,36–0,40 от головы; рот полунижний или конечный. Рыбам свойственны ювенильные черты и морфологические признаки редуционного характера. Половой диморфизм не выражен.

Окраска. Рыбы пестрые, на боках всю жизнь сохраняются мальковые пятна. Брачный наряд темный, как правило, хорошо выраженный (близок к первому или четвертому варианту нерестовой окраски проходного экотипа (рис. на с. 46)).

Краниология. Во всех популяциях в строении черепа проявлены сходные ювенильные черты. Рostrum укороченный (как и весь этмоидный отдел); рostrальная ямка имеется. Этмоидных фонтанелей одна или две. Орбитальные выступы не развиты. На мосту фонтанели мелкие, ассиметричные. Pteroticum лишь достигает sphenoticum, задние выросты укорочены. Supraoccipitale почти достигает задних краев дорзальных фонтанелей, затылок хрящевой.

Supraethmoideum с перехватом или без него, задняя часть узкая, лишь немного шире головки. Vomer с широкой рукояткой и округлой головкой, зубы расположены в 1 ряд. Пластика glossohyale прямоугольная, с укороченной озубленной частью. Nuomandibulare с вогнутым передним краем и развитым задним гребнем, латерального гребня нет. Зубы на челюстях крупные, с глубокими альвеолами. Рельефность костей как у озерно-речной мальмы.

Условия обитания. Оседлая тугорослая мальма населяет небольшие водотоки с широким спектром условий и неглубокие холодноводные озера. В питании преобладают донные беспозвоночные и имаго насекомых. Нерест проходит в конце сентября – октябре на гравийных отмелях, часто вне связи с зонами фильтрации руслового потока через дно. Нерестующие пары могут расчищать площадки, но не закапывают икру.

Статус. Гольцы оседлого экотипа впервые описаны на Камчатке из нижнего течения бассейна р. Камчатка как стабильно существующая жизненная форма *S. alpinus complex* (Савваитова, Романов, 1969). К настоящему времени известно о широком распространении оседлых популяций, филогенетически принадлежащих *S. malma* (Esin, 2015). Несмотря на низкую численность, в охране они не нуждаются.

Внешний вид



Взрослый голец из руч. Апачинский



Взрослый голец из озерно-ручьевой системы Гальямаки

Северная мальма *Salvelinus malma* изолированные ручьевые популяции



- sb 21.7 (19–25)¹
22.1 (18–25)²
23.2 (21–25)³
pc 24.7 (19–30)¹
25.6 (19–35)²
28.3 (20–35)³
vt 63 (61–66)¹
67 (62–68)²
66 (62–68)³

- 1 – р. Речка 3-я
2 – руч. Тройной
3 – р. Фальшивая

По всей Камчатке мальма проникает в ручьи, дренирующие территории современного вулканизма. Такие водо-токи отличаются повышенной мутностью, токсичной водой и нестабильностью форм руслового рельефа. В случае изоляции в вулканических ручьях некоторые рыбы выживают и в дальнейшем вынуждены существовать в крайне неблагоприятной среде. Из их потомков в итоге возникают малочисленные короткоцикловые группировки оседлого экотипа с канализованным развитием. Для них характерно ускоренное половое созревание, ранняя остановка соматического роста, низкий уровень анатомической дифференциации тела, высокая интенсивность метаболизма и очень мелкая икра. Развитие происходит на фоне повышенной смертности и частоты аномалий развития. Генеральное направление специализации мальмы в вулканических ручьях – педоморфоз по пути прогенеза, позволяющий с большей вероятностью закончить репродуктивный цикл в условиях повышенных рисков при существовании на границах адаптационных возможностей (Esin, 2015, 2017). Отбор направлен на ускорение обмена веществ для более эффективного противодействия физиологическому стрессу. К настоящему времени подробно исследованы 3 популяции из руч. Тройной (басс. р. Шануч), руч. Нижнекошелевский (приток р. Речка 3-я) и р. Фальшивая.

Размеры. Нерестовые группировки, как правило, включают особей длиной от 11 до 21 (в среднем 13) см и массой 12–76 (в среднем 25) г. Скорость роста низкая.

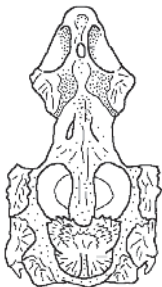
Образ жизни. Летом рыбы предпочитают держаться вблизи устьев временных притоков, которые за счет снегового питания разбавляют токсичные воды приемных рек. Здесь же в начале осени проходит нерест. Критическим периодом в жизни рыб становится зимняя межень, когда сток притоков прекращается, и концентрация загрязнителей возрастает.

Предельный возраст составляет 5–6 лет. Половое созревание происходит на третьем-четвертом году жизни, основная часть рыб нерестится в этом же возрасте и погибает. Повсеместно до половой зрелости самок доживает меньше, чем самцов.

Морфология. Взрослые рыбы имеют низкое тело с длинными плавниками. Голова коническая, средней длиной 0.22 от тела. Верхняя челюсть прямая, в длину 0.38 от головы; рот полунижний. Половой диморфизм не выражен. Число счетных элементов низкое.

Окраска. Как правило, рыбы характеризуются бледной, темно-серой или крайне нехарактерной для мальмы окраской с преобладанием зеленоватых или золотистых тонов. Покровы могут быть полупрозрачными. Брачный наряд не формируется.

Краниология. Рострум чаще скругленный, его основание значительно уже моста; ростральная ямка выражена слабо. Этноидный отдел небольшой, скругленный с боков. Фонтанель на нем чаще одна, овальная. На мосту фонтанели крупные, ассиметричные или отсутствуют. Pteroticum лишь касается sphenoticum, его задние выросты редуцированы.



Supraoccipitale достигает или заходит за края дорзальных фонтанелей, вместо медиального гребня в кости сохраняется шов. Череп высокий и не рельефный. Supraethmoideum без выраженного перехвата, с вытянутой головкой и узкой задней частью. Vomer с короткой узкой рукояткой и массивной головкой, зубы расположены в 1 ряд. Пластика glossohyale широкая, с сильно укороченной озубленной частью. Nuotmandibulare со слабо вогнутым передним краем, задний гребень развит слабо. Orbitosphenoideum и supraorbitale редуцированы.

Условия обитания. Небольшие горные водотоки в пределах Восточного вулканического пояса и Срединного хребта. Места обитания изолированы непреодолимыми для рыб препятствиями. Обнаружены как физические преграды – каменные завалы, лавовые потоки, сели, так и отпугивающие мальму гидрологические барьеры – зоны с горячей, высоко токсичной или мутной водой. Места воспроизводства и нагула характеризуются экстремальным хроническим загрязнением тяжелыми металлами, минеральными взвесями, высоко минерализованными термальными водами.

В вегетационный период рыбы питаются падающими на поверхность воды насекомыми или донными беспозвоночными из временных притоков. Зимой и весной они голодают, т.к. бентосные сообщества в вулканических реках развиты слабо. В некоторых случаях появляются специализированные хищные группировки, которые питаются собственной молодью.

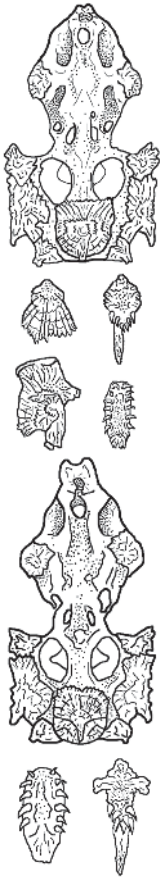
Статус. Прогенетические изолированные формы произошли независимо от проходного и речного экотипов в голоцене. На фоне своеобразия морфологии и низкого генетического полиморфизма, уникальных молекулярных маркеров у них пока не обнаружено. Вероятно, срок существования самостоятельных популяций в районах активного вулканизма ограничен тысячами лет. Тем не менее данный тип специализации, несомненно, имеет эволюционное значение. Известно, что адаптация к хроническому физиологическому стрессу обеспечивает снижение пенетрантности некоторых вредных мутаций (Queitsch et al., 2002). В случае глобальных изменений условий существования на ареале группировки с ускоренным метаболизмом, прошедшие несколько бутылочных горлышек, могут дать новый вектор развития популяционной системы северной мальмы.

Внешний вид.



Взрослые гольцы из руч. Нижнекошелевский, р. Фальшивая и руч. Тройной

Северная мальма *Salvelinus malma* изолированные популяции малых озер



При отсутствии подходящих мест для размножения в притоках озер жилая мальма может смещать нерест непосредственно в озерную котловину. Высокая вулканическая и тектоническая активность на полуострове приводит к возникновению популяций мальмы, изолированных в бессточных запрудах без притоков, заполненных водой оползневых цирках, кальдерах, кратерах, маарах и т.п.

Для озерного экотипа камчатской мальмы характерна экологическая дифференциация по типу питания, которую принято считать начальным этапом внутриозерного симпатрического формообразования (Schluter, 1996). Большинство популяций в ответ на нестабильность условий реализует «горизонтальную» трансформацию в позднем онтогенезе *sensu* C. Adams (1999) из «нормальной» бентосоядной в гигантскую хищную форму. Часть медленнорастущих рыб нерестится несколько лет, а затем ускоряется в росте, переходя на питание собственной молодью. После пропуска 1–2 нерестовых сезонов каннибалы опять нерестятся вместе с «нормальными» рыбами. Численное соотношение группировок, как правило, нестабильно. Судя по нашим данным, в бессточных камчатских озерах доля каннибалов меняется от 5 до 10 %. В редких случаях возможна трансформация в каннибалов и сопутствующий скачок роста в период полового созревания.

Волны численности каннибалов связаны с изменением доступности ресурсов экосистем. Популяции в небольших изолированных озерах крайне лимитированы по пище, нерестилищам и нагульным акваториям ранней молодки. В неблагоприятные периоды происходит почти полная элиминация нескольких поколений, и плотность рыбного населения сильно снижается. В период, когда условия обитания меняются на благоприятные, несколько первых поколений дают взрывной рост численности. По мере увеличения плотности популяции и ухудшения кормовых условий созревающая рыба мельчает, но размерный состав нерестовой группировки становится бимодальным, а доля каннибалов достигает своего максимума. В истории некоторых изолированных популяций подобные процессы могли повторяться десятки и сотни раз, вызывая при каждом цикле эффекты «бутылочных горлышек» и спурт экологического отбора. В оз. Крокур (маар вблизи Кроноцкого озера) описанный цикл, по нашим наблюдениям, занял около 10 лет. Явление также подробно описано на примере озерных арктических гольцов (Bystrom, 2006; Alekseyev et al., 2009b; Berg et al., 2010).

Размеры. В оз. Крокур обнаружена самая мелкая взрослая озерная мальма длиной 11–25 см и массой 36–120 г, в то время как длина каннибалов в 2003 г. составляла 48–58 см при массе 600–780 г. В оз. Гольцовое (басс. р. Плотникова) «нормальные» рыбы имеют длину 19–28 см и массу 67–195 г, каннибалы – 32–35 см и 240–250 г соответственно. В оз. Тополовое (басс. р. Паратунка) тугорослые гольцы в 1950-е годы имели длину 20–37 см и массу 67–380 г; каннибалы выросли до 43 см и 650 г (данные из архива К.А. Савваитовой).

Образ жизни. Продолжительность жизни «нормальной» формы не превышает 9 лет, каннибалы живут на 2–3 года дольше, если не погибают от паразитарной суперинвазии. Половое созревание начинается в возрасте

4+...5+, модальную группу образуют рыбы 5+...8+. Рыбы размножаются не ежегодно, плодовитость бентофагов составляет 0.2–0.8 тыс. икринок, каннибалов – 0.5–1.5 тыс. икринок.

Морфология. Для озерной мальмы характерна высокая изменчивость формы головы и тела. «Нормальные» рыбы характеризуются грацильным телом, уплощенным с боков. Тело каннибалов вальковатое, хвостовой стебель узкий; парные плавники смещаются каудально. Голова трансформированных рыб массивная, с широким лбом и длинными челюстями. В течение более года после нереста рыбы обеих форм похожи на «вальчаков». В большинстве популяций меристические структуры с пониженным числом элементов, однако пределы варьирования признаков не выходят за диапазон, характерный для жилой северной мальмы.

Окраска. Нерестовая окраска в некоторых популяциях имеет специфические черты. В ряде случаев пятнышки на боках рыб во время нереста не краснеют, оставаясь белыми, или нерестовая окраска вообще не развивается. В оз. Гольцовое нерестящиеся рыбы имеют пепельно-серую окраску. В других озерах брачный наряд соответствует первому варианту окраски проходного экотипа (см. рис. на с. 46).

Краниология. Череп гольцов из оз. Тополовое имеет типичное для жилой мальмы строение. В некоторых популяциях отмечаются разнообразные специфические краниальные признаки. Например, особенностью хондрокrania мальмы оз. Гольцовое является очень узкий рострум, составляющий 20–24 % ширины этмоидного отдела (рис. на с. 56). В остальных популяциях этот показатель всегда превышает 25 %. У рыб из оз. Гольцовое также 2 этмоидные фонтанели, в остальных популяциях у 70–80 % рыб 1 фонтанель. *Supraethmoideum* без перехвата (80 % случаев). На сошнике зубы располагаются в 1 прямой ряд (50 %), V-образно (25 %) или в 2 ряда. Пластика *glossohyale* прямоугольная (50 %) или с заостренными краями; передний край *hyomandibulare* вогнутый или прямой, вентральный отросток не развит.

Трансформация в каннибалов во всех озерах сопровождается соответствующими изменениями черепа. Увеличивается относительный размер этмоидного отдела хондрокrania, прежде всего за счет разрастания рострума. Передний конец рострума раздваивается. На сошнике разрастается зубная пластинка, размер зубов на всех костях увеличивается (нижний рис. на с. 56). На переднем отростке парасфеноида пропадает перетяжка, на *hyomandibulare* у половины рыб вырастает вентральный отросток. Рельефность всех костей значительно возрастает.

Условия обитания. Горные олиготрофные озера глубиной более 15 м. Площадь водоемов редко превышает 1 км², в ряде случаев диаметр водного зеркала составляет всего 200 м. Положение озер над уровнем моря колеблется в широких пределах: от 295 м (высота оз. Тополовое) до 760 м (оз. Костакан) над у.м., но в равнинной зоне на побережье популяции озерной мальмы пока не обнаружены. До 9 месяцев в году озера покрыты льдом. Как правило, литораль развита слабо, склоны озерных котловин круто обрываются вниз. Прозрачность по диску Секи в августе – сентябре всегда больше 10 м, илы в центральной части имеют минимальную мощность. Нерест в разных водоемах проходит с конца августа по ноябрь. В редких случаях, когда удалось локализовать нерестилища, они были приурочены к выходам грунтовых вод на склоне котловины, где рыбы закапывали икру в грунт. Молодь, как правило, держится в прибрежье.

Статус. Озерные изоляты представляют собой в разной степени обособленные формы северной мальмы голоценового возраста. Историческое развитие северной мальмы, многократно изолировавшейся в малых бессточных озерах Камчатки, происходит в условиях высокой нестабильности среды. В результате конвергентные тренды морфологической специализации в популяциях с однотипной структурой проявляются слабо. Морфотипы формируются при выщеплении уникальных признаков на фоне фиксации ряда предковых черт. Адаптация к освоению ресурсов озерных экосистем идет по пути разделения на две трофо-морфологические группы по простейшему ненаследуемому механизму. Несмотря на морфологическое своеобразие ряда локальных популяций, придавать им самостоятельный таксономический статус представляется нецелесообразным. Информация об озернонерестующей северной мальме из малых изолированных водоемов Камчатки приводится впервые. Большинство популяций населяет труднодоступные водоемы и в специальных мерах охраны не нуждается.



Внешний вид



Гольцы оз. Гольцовое, «нормальная» форма в брачном наряде и форма-каннибал



Гольцы из оз. Крокур, «нормальная» форма и форма-каннибал

Северная мальма *Salvelinus malma* система популяций бассейна р. Камчатка



- sb 21.1 (17–24)¹
- 20.9 (15–25)²
- 19.3 (17–22)³
- 20.3 (16–24)⁴
- 22.9 (19–27)⁵
- pc 27.4 (17–39)¹
- 29.4 (24–40)²
- 23.9 (15–35)³
- 27.8 (17–35)⁴
- 28.4 (20–36)⁵
- vt 65.3 (63–68)¹
- 63.7 (61–66)²
- 67.1 (65–69)³
- 66.7 (62–70)⁴
- 66.6 (63–70)⁵

- 1 – проходные гольцы
- 2 – жилые гольцы из нижнего течения основного русла
- 3 – жилые гольцы из притоков среднего течения
- 4 – озерные гольцы из притоков оз. Ушки
- 5 – ручьевые гольцы из притока р. Быстрая

Мальма из бассейна р. Камчатка характеризуется максимально полным разнообразием экологических форм и вариантов стратегии воспроизводства. В бассейне также обитают предельно специализированные группы мальмоидных гольцов. По всем признакам местная система популяций представляет собой речной пучок. Сложность структуры населения объясняется четырьмя основными факторами: большим размером бассейна и разобщенностью мест нереста локальных популяций, высоким разнообразием условий среды, со сравнительно стабильной повторяемостью годовых и сезонных экосистемных циклов, длительной историей развития популяционной системы.

Река Камчатка значительно превосходит размерами все прочие водотоки полуострова. Суммарная протяженность речных русел – более 30 тыс. км; общее число озер – 5 419, их площадь – 1 038 км². В пределах водной сети встречаются реки и озера всех типов, а также разнообразные эстуарные водоемы (рис. 11). Во второй половине плейстоца нижняя часть бассейна не замерзала, и р. Камчатка оставалась важным нерестовым рефугиумом на границе ареала северной мальмы. Само формирование вида, по-видимому, тесно связано с этой рекой. В последний ледниковый максимум в нижнем течении бассейна, возможно, существовало обширное Пракамакское озеро, подпруженное обвалами и языками ледников, спускающихся с вулкана Шивелуч и хребта Кумроч (Брайцева и др., 1968; Куренков, 2005).

Огромная разветвленность речной системы позволяет различным группам мальмы осваивать самые разнообразные экологические ниши. Локальные популяции распадаются на формы и экотипы, характеризующиеся уникальными особенностями. Проходная мальма р. Камчатка представлена типично морским и прибрежным (со стадией «тысячника») экотипами. Смолтификация в зависимости от условий отдельных притоков происходит в возрасте 2+...7+ (чаще 4+...5+, т.е. в среднем позже, чем в других реках полуострова). С учетом пресноводных лет жизни и числа нагульных миграций нерестово-зимовальные скопления в нижнем течении включают до 28 биографических групп. Доминируют рыбы в возрасте 7–8 лет, предельная продолжительность жизни – 13 лет. Средняя длина (масса) тела взрослых проходных рыб составляет 40 см (1.2 кг). Отдельные экземпляры достигают 90 см и массы 5.5 кг (Черешнев и др., 2002), что является рекордными для полуострова значениями. Идущие на нерест типично проходные гольцы по срокам миграции и типам избираемых нерестилищ разделяются на расы. В среднем течении проходная мальма нерестится в главном русле перед перекатами после горбуши, помимо этого – вдоль берегов и в боковых протоках на выходах грунтовых вод. Неотъемлемой частью нерестовых группировок являются карликовые самцы. Проходные гольцы бассейна р. Камчатка эксплуатируются прибрежным промыслом. В 2000-е годы ежегодный вылов в среднем составлял 430 т (Бугаев и др., 2007). Речная мальма размножается в притоках р. Камчатка, значительных миграций не совершает, нагуливаясь в зависимости от сезона в устьях притоков или в районах нереста. В бассейне выделяется несколько локальных субпопуляций (Савваитова,



Рис. 11. Бассейн р. Камчатка
длина главной реки 758 км
площадь бассейна 55.9 тыс. км²
число притоков – 7 700
густота речной сети 0.54 км/км².

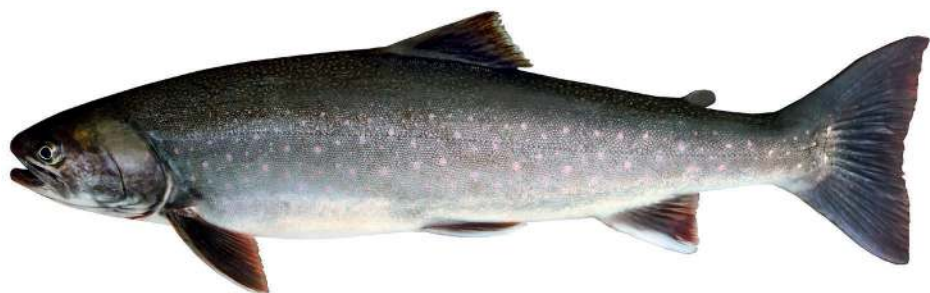
1989; Савваитова и др., 1992; Бугаев и др., 2007). Гольцы из притоков верхнего течения обычно созревают быстрее и живут меньше, в их облике сохраняется больше ювенильных черт. Верховья некоторых горных рек бассейна, в особенности при наличии труднопреодолимых преград на пути миграций рыб, заселены тугорослой оседлой мальмой. Оседлый экотип известен из р. Кававля (приток р. Быстрая) и руч. Звонкий (бассейн р. Кирганик) с многометровыми водопадами, а также из оз. Галямаки. Оседлая педоморфная мальма доживает до 8–9 лет, редко вырастая до 23 см и 75 г (Esin, 2015, 2017). Многочисленные озера бассейна населены мальмой озерно-речного экотипа и в разной степени обособленными изолированными озерными формами.

Специфическая жилая популяция обитает в небольшом пойменном оз. Ушки в среднем течении бассейна. Водоём образован мощным выходом грунтовых вод, имеет площадь 0.65 км², преобладающие глубины менее метра. Ушковский гольец в течение всей жизни не покидает озеро; по своему экстерьеру, меристическим признакам и зараженности паразитами он отличается от заходящей в озеро речной и проходной мальмы (Буторина и др., 2009). Внешне рыбы выделяются массивной скругленной головой с коротким рылом. В 1933 г. ушковский гольец был описан А.Я. Таранцом как форма мальмы *S. malma* ifrsp. kuznetsovi. Популяция является носителем единственного распространенного гаплотипа мтДНК северной мальмы (Shedko et al., 2007). Присвоение ушковскому гольцу самостоятельного видового статуса (Каталог, 2000; Красная, 2006) на данном этапе не обосновано.

Особого внимания заслуживают многочисленные полупроходные и частично жилые гольцы, воспроизводящиеся в притоках нижнего течения бассейна, включая р. Радуга и реки, впадающие в оз. Азабачье. Эти гольцы перешли к хищничеству, что крайне нетипично для северной мальмы. Рыбы осваивают богатые кормовые ресурсы огромной эстуарной системы и нижнего течения главной реки. Основу питания составляет проходная трехиглая колюшка, а также малоротая корюшка *Hypomesus olidus* и молодь тихоокеанских лососей; к хищничеству молодь переходит на третий год жизни при длине тела 12–15 см. По скорости роста хищные гольцы не уступают типично проходной мальме, предельные размеры составляют 75 см и 4.0 кг. Продолжительность жизни составляет 15 лет, основу нерестовой группировки образуют рыбы возрастом 7+...8+ и весом 1.0–1.5 кг. Половое созревание начинается на четвертый год жизни, нерест происходит в начале осени (Глубоковский и др., 1991). Период нагула в соленых водах очень короткий, часть рыб возвращается в реку вслед за корюшкой в марте – апреле, другие поднимаются в начале лета вместе с анадромной трехиглой колюшкой, достигая устья р. Еловка. Скопления рыб отмечаются в Азабачинской протоке и одноименном озере, а также в главном русле р. Камчатка в районе пересечения рекой хребта Кумроч (Савваитова и др., 1992). По всей видимости, в отдельные годы хищные гольцы пропускают миграцию в эстуарий. В оз. Азабачье обитает жилая популяция. От типичной мальмы хищные гольцы отличаются массивным высоким телом, большим ртом и изогнутыми челюстями; рыб маркирует паразит *Diphyllobothrium* spp. (Веригина, Савваитова, 1974). Морфологическая специфика хищных гольцов нижнего течения р. Камчатка позволила выделить их в отдельный вид – белый гольец *S. albus* Glubokovsky, 1977 (Глубоковский, 1977а, 1977б, 1995). Экологические аспекты репродуктивной изоляции белого гольца от мальмы специально никогда не изучались. По аллельным частотам микросателлитных локусов между группами выявляется ограничение генетического обмена (Salmenkova et al., 2009). Значимые различия в изозимных системах, последовательностях мтДНК и рибосомальной ДНК между группами не обнаружены (Омельченко, 2005; Oleinik et al., 2010, 2015).



Разнообразие мальмоидных голецов бассейна р. Камчатка



Проходная мальма



Полупроходной белый голец



Жилая речная мальма



Ушковский голец, жилая озерная форма

Северная мальма *Salvelinus malma* каменный гольц: эндемик бассейна р. Камчатка



sb 23.2 (21–26)
pc 29.2 (22–35)
ll 133 (128–139)
vt 65.6 (63–67)
rb 10–13
D 9–11
A 8–10
P 11–14
V 7–9

Жилой каменный гольц представляет собой самую обособленную группу мальмоидных гольцов бассейна р. Камчатка. Специфическая окраска и форма головы позволяют идентифицировать даже 5-сантиметровую молодь. Воспроизводство каменного гольца приурочено к небольшим притокам рек Кимитина, Кирганик, Щапина, Козырека, Еловка и др. (рис. 12). Эти же водотоки служат местами нереста жилой северной мальмы, однако молодь с промежуточным морфотипом нигде не встречается. Эволюционные механизмы, приведшие к специализации каменного гольца в условиях симпатрии с северной мальмой и белым гольцом, ясны не до конца. Тем не менее не вызывает сомнений современная репродуктивная изоляция данной группы.

Размеры. Нерестовая часть популяции включает особей длиной от 27 до 60 (в среднем 47) см и массой 200–2200 (в среднем 1200) г. Самцы обычно крупнее самок.

Образ жизни. Предельный возраст составляет 12 лет. Половое созревание начинается в возрасте 5+, молодую группу образуют рыбы 8+...10+. Скорость роста высокая, как у проходной мальмы. В популяции преобладают самцы.

Экология каменного гольца изучена недостаточно. Взрослые рыбы хищники-засадчики в сумерках и на рассвете патрулируют мелководья в поисках жертв. Ведут одиночный образ жизни. В конце зимы и весной до половодья каменные гольцы ловятся в основном русле р. Камчатка и устьях притоков от слияния рек Правая Камчатка и Озерная Камчатка до Азабачинской протоки. В летне-осенний период в р. Камчатка значительно повышается мутность воды, и каменный гольц исчезает из главного русла. В многочисленных пойменных озерах при этом он не встречается. К концу лета рыбы скапливаются в нерестовых водотоках. Размножение проходит сентябре – начале октября; плодовитость высокая – в среднем 2.2 тыс. икринок. Молодь держится в районах нерестилищ до трех-четырёх лет. Она занимает участки русла со спокойным течением, тяготеет к уздам слияния рукавов и проток. В отличие от молоди мальмы, которая питается преимущественно со дна, молодь каменного гольца схватывает пищевые объекты главным образом из потока и с поверхности. В желудках 9–10-сантиметровых пестряток летом встречаются сеголетки лососей. У особей крупнее 15 см рыба составляет основу рациона.

Морфология. Голова удлинённая, приплюснутая, с вытянутым рылом, средней длиной 0.24 от тела; высота головы составляет 0.65 длины. Ноздри расположены заметно выше, чем у проходной северной мальмы. Рот конечный (у ранней молоди – полунижний), верхняя челюсть слабо изогнутая, в длину 0.42 головы. Тело массивное; спина за головой очень широкая, заметен горб. Хвостовой стебель длинный и широкий. Хвостовой плавник усечённый. Основание грудных плавников низкое. *ad* – расстояние составляет 0.42–0.46 длины тела, *av* – 0.47–0.50.

Окраска. Голова, тело и плавники черные или пепельно-серые, брюхо белесое или розоватое. Пятнистость очень высокая: по всему телу, жаберным крышкам и затылку разбросаны розовые пятнышки неправильной формы, часть пятнышек имеет характерную гантелевидную или кольцевую форму. Ряды белесых пятнышек также имеют



ся на лопастях плавников. Брачный наряд выражен слабо: на жаберных крышках появляются фиолетовый блеск, брюхо краснеет или приобретает оранжевый оттенок, пятна становятся контрастнее.

Краниология. Ротрум слабо раздвоенный, немного уже моста; ямка выражена отчетливо. Этмоидных фонтанелей чаще две. Орбитальные выступы имеются у половины рыб. На мосту фонтанели обычно отсутствуют. Pteroticum достигает или налегает на sphenoticum. Epioticum с мощными задними выростами. Supraoccipitale не достигает (80 %) или достигает краев фонтанелей. На дорзальном профиле этмоидного отдела крупных особей основание ротрума выступает вверх, чего никогда не бывает у проходной северной мальмы.

Supraethmoideum с широкой задней частью, без выраженного перехвата. Vomer с массивной треугольной или овальной головкой; зубы расположены V-образно, у крупных особей разрастается зубная пластинка. Glossohyale с обрезанным, изредка закругленным передним и мелко зубренным задним краем; добавочных зубов нет. Nuomandibulare с прямым передним краем и развитыми боковыми гребнями; латерального гребня не бывает. Форма maxillare прямая или слабо изогнутая, кость с разитым верхним гребнем. Профиль dentale прямой.

Число зубов на челюстных и небных костях заметно выше, чем у проходной мальмы. В отличие от последней, крупные зубы также имеются на базибранхиальной кости. Жаберные тычинки с рядами боковых зазубрин.

Условия обитания. Магистральное русло бассейна р. Камчатка характеризуется специфическими для полуострова условиями среды. Медленное течение, глубокие ямы-омуты в излучинах и устьях притоков, сравнительно высокая мутность потока позволяют крупному хищнику эффективно охотиться в период ската молоди тихоокеанских лососей. Нерест проходит в равнинных руслах небольших притоков на гравийно-галечном субстрате перед гребнями перекатов. Данные притоки также использует для размножения микижа *Oncorhynchus mykiss*. Ее молодь часто становится основой пищи пестряток каменного гольца.

Статус. Хотя впервые о каменном гольце («каменце») упоминали еще С.П. Крашенинников и Г.-В. Стеллер в «Описание земли Камчатки», до настоящего времени он изучен недостаточно. В среднем течении бассейна местные жители легко идентифицируют эту рыбу. В нижнем течении название «каменец», или «каменная мальма», также как и в Анадыре, используется для обозначения постнерестовой или мелкой жилой мальмы (Черешнев, Штундюк, 1987).

От симпатричной проходной и жилой мальмы у каменного гольца обнаруживаются значительные отличия по образу жизни, внешней морфологии и окраске (Савваитова, Максимов, 1970; Pavlov, Savvaitova, 1991); результатам молекулярной гибридизации термостабильных участков ядерной ДНК (Каукоранта и др., 1982); антигенному составу сыворотки крови (Захарова и др., 1971); особенностям кариотипа (Васильев, 1985). По частотам аллозимных локусов отличия от проходной мальмы оказались недостоверны (Pavlov, Savvaitova, 1991; Osinov, Pavlov, 1998), однако по локусам *Adh** и *Idh** аллельную изменчивость каменного гольца из р. Еловка и мальмы из р. Камчатка нельзя объяснить внутривидовым полиморфизмом (Ефремов, 1991). Митохондриальный геном каменного гольца принадлежит кластеру северной мальмы (Медников и др., 1994; Brunner et al., 2001; Balakirev et al., 2016b). По всей видимости, каменный гольец — это узкоареальный эндемик, обособившийся от берингийской системы популяций мальмы в конце плейстоцена. Специализации группы могло способствовать возникновение временных барьеров для миграций рыб через зону размыва катастрофических обвалов, сходявших с вулкана Шивелуч 16–30 тыс. лет назад (Певзнер и др., 2012; Пономарева, 2014). Рядом авторов высказывалось предположение о филогенетической близости каменного и белого гольца

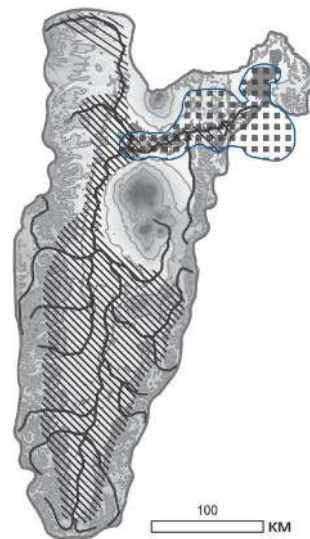


Рис. 12. Места обитания каменного (III) и белого гольца в бассейне р. Камчатка.

(Глубоковский, 1995; Черешнев и др., 2002). В связи с этим необходимо отметить, что каменный гольц единично встречается в устье р. Радуга и в крупных притоках оз. Азабачье, т.е. в нерестовых притоках белого гольца. Возможно, популяции каменного и белого гольца представляют собой остатки фауны, населявшей бассейн на этапе возникновения северной мальмы как вида. Прослеживается явная параллель между комплексами 'северная мальма – каменный и белый гольцы' в бассейне р. Камчатка и 'южная американская мальма – континентальная и береговая бычья форель' в реках Британской Колумбии. В случае подтверждения репродуктивной изоляции каменного гольца и мальмы молекулярно-генетическими методами первому, так же как и бычьей форели, представляется целесообразным присвоить самостоятельный видовой статус.

Численность каменного гольца повсеместно низкая и продолжает снижаться. Популяционная система представляет несомненный научный интерес и нуждается в охране и регулировании нагрузки от спортивного и любительского лова.

Внешний вид



Малек



Ранняя пестрятка



Поздняя пестрятка



Созревающая рыба



Взрослые рыбы из верхнего – среднего течения р. Камчатка



Белый голец из нижнего течения р. Камчатка



Нерестовый самец типично проходной мальмы



Нерестовый самец жилой мальмы



Нерестовый самец белого гольца



Нерестовый самец каменного гольца

Северная мальма *Salvelinus malma* голец Малого и Большого Гольцовых озер



На Камчатке обитает ряд специализированных локальных озерных и озерно-ручьевых популяций северной мальмы, изоляция которых продолжается многие тысячи лет. В частности, изолированная мальма обнаружена в Гольцовых озерах в бассейне р. Хайрюзова. Озерно-речная система запружена лавовым потоком доголоценового (15–20 тыс. лет) извержения Кекукнайского вулканического центра (Певзнер, 2015).

Размеры. Население верхнего и нижнего озера кардинально различается по длине тела: в оз. Бол. Гольцовое нерестовая группировка включает особей длиной 8–20 см (массой 7–70 г), в оз. Мал. Гольцовое – 19–40 см (80–500 г). Популяция из верхнего озера, по-видимому, демонстрирует предел миниатюризации, доступный северной мальме, а также гольцам в целом.

Образ жизни. Предельный возраст рыб в верхнем и нижнем озере составляет 6 и 12 лет соответственно. Нерест происходит в притоках, первые годы жизни молодь проводит вблизи нерестилищ.

Судя по наполнению желудков и паразитофауне проанализированной выборки, все рыбы в озерах питаются одинаково. Основу корма составляют личинки амфибиотических насекомых, также в желудках встречаются бокоплавы. Старшие рыбы изредка заглатывают собвенную молодь. Размножение проходит в сентябре–октябре.

Морфология. В популяциях отмечено высокое разнообразие по форме головы. Среди старших рыб встречаются особи с удлинённой, конической и скругленной головой длиной 0.18–0.23 от тела (высота головы 0.55–0.79 длины). Верхняя челюсть прямая, длиной от 0.38 до 0.60 от головы.

Окраска. Яркие красные и розовые пятнышки проявляются на боках только после полового созревания. Нерестовая окраска близка третьему варианту проходного экотипа (см. с. 47).

Краниология. Длительная изоляция популяций привела к появлению ряда специфических морфологических признаков. На роstrуме полностью отсутствует ямка; в жаберной крышке suboperculum с характерным восходящим каудальным отростком, чего не бывает у проходной северной мальмы.

Условия обитания. Ручей соединяет верхнее и нижнее озера только в половодье, в межень участок на выходе из кальдеры пересыхает (рис. 13). Трофность экосистем различается на порядок. Других видов рыб в озерах нет.

Статус. Многочисленная форма северной мальмы, в охране не нуждается. Молекулярно-генетические исследования популяции не проводились.

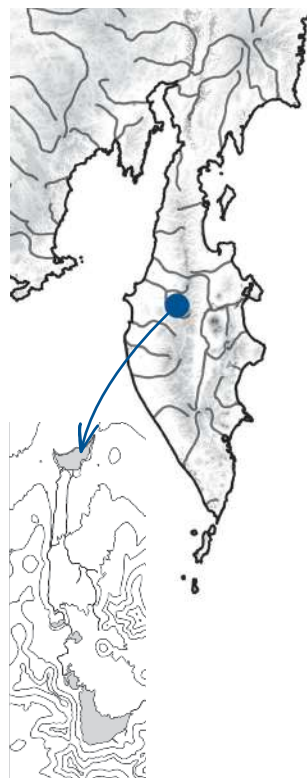


Рис. 13. Оз. Бол. / Мал. Гольцовые
площадь 2.5 / 0.9 км²
глубина 30 / 5 м
высота над у.м. 850 / 600 м
впадают постоянные водотоки

Северная мальма *Salvelinus malma*

гольцы кальдеры Узон: оз. Центральное – р. Шумная



sb 21.5 (19–24)
 pc 32.4 (26–39)
 ll 129 (125–134)
 vt 63.9 (62–67)
 rb 11–14
 D 9–11
 A 8–9
 P 12–14
 V 7–9

Озерно-речную систему кальдеры Узон населяет изолированная мальма с более сложной, чем в оз. Мал. Гольцовое, популяционной структурой. В месте выхода единственной реки из депрессии более 5 тыс. лет назад в результате размыва лавового уступа возник 50-метровый водопад (Леонов и др., 1991), отделивший верхний участок бассейна р. Шумная. Гольцы расселились по верховьям реки и стали использовать для нагула оз. Центральное, собирающее сток верхней части кальдеры. Позднее они проникли и в другие водоемы кальдеры. Снизу к водопаду на р. Шумная поднимается проходная мальма.

Размеры. Нерестовая группировка гольцов из верховьев р. Шумная включает особей длиной от 35 до 55 (в среднем 44) см и массой 430–1600 (в среднем 780) г. В притоках озера обитают карликовые самцы длиной 16–25 см и массой 45–145 г.

Образ жизни. Предельный возраст составляет 11 лет. Половое созревание начинается в возрасте 4+, модальную группу образуют рыбы 5+...8+. Карликовые самцы доживают до 6 лет. По численности в популяции преобладают самцы.

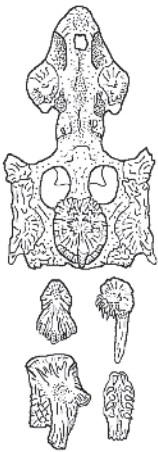
Во время нереста основная часть гольцов спускается из оз. Центральное в р. Шумная и ее крупнейший приток – руч. Западный. Размножение проходит в в августе – сентябре. Сеголетки в течение лета мигрируют с отмелей в окрестностях нерестилищ к истоку реки. Здесь молодь проводит 4–5 лет. Вниз по течению заселенность реки падает, уже в 3 км от истока средняя плотность обитания молоди в сентябре снижается в 4 раза, перед водопадом молодь не встречается. Достигнув длины 13–15 см, рыбы начинают выходить из реки в озеро и вести озерный образ жизни. Взрослые особи по большей части нагуливаются и зимуют в озере. Здесь они питаются бокоплавами, клопами-гребляками *Callicorixa producta*, моллюсками, планктонными ракообразными. Молодь потребляет речной и озерный бентос. Канныализм не отмечен.

Часть самцов и единично самки в озере не зимуют, а мигрируют в верхнее течение впадающих ручьев, подверженных мощному вулканическому загрязнению. Здесь рыбы созревают и нерестятся, уже никогда не скатываясь в озеро и р. Шумная.

Морфология. Голова коническая, средней длиной 0.21 от тела; ее высота составляет 0.62 длины. Рот конечный, верхняя челюсть слабо изогнутая, в длину – 0.55 головы. Тело массивное, хвостовой стебель высокий. Спинной плавник по сравнению с проходной мальмой отставлен назад; хвостовой плавник усеченный.

Окраска. Бока с характерным фиолетовым отливом. Мелкие розовые и белесые пятнышки имеются не только на теле, но и на жаберной крышке, а также основаниях спинного и хвостового плавников. Ротовая полость и брюшина белые, мышцы светло-розовые. Нерестовая окраска соответствует второму варианту брачного наряда северной мальмы.

Краниология. Рострум скругленный (70 %) или слабо раздвоенный, его основание уже моста; ямка выра-



жена только у старших рыб. Этмоидная фонтанель одна (70 %) или две; на мосту чаще фонтанели имеются. Орбитальные выступы короткие. Pteroticum лишь достигает sphenoticum. Supraoccipitale достигает (60 %) или не достигает краев фонтанелей.

Supraethmoideum клиновидной формы (20 %) или с выраженным перехватом, задняя часть шире головки. Vomer с округлой головкой и длинной узкой рукояткой; зубы у половины рыб расположены не в прямой ряд, а V-образно. Glossohyale со скругленным передним краем и зазубренным задним; добавочных зубов нет. Nuomandibulare уже, чем у проходной мальмы, с прямым передним краем и развитым задним гребнем. Крышечные кости по сравнению с проходной мальмой более широкие.

Условия обитания. Эвтрофное озеро имеет низкие сплавинные берега, заиленное дно и малые глубины. Впадающие в водоем ручьи собирают стоки с сольфаторных и термальных полей (рис. 14). Термальная подпитка обуславливает отсутствие постоянного ледового покрова в зимние месяцы на большей части акватории. Рыбы нагуливаются по всему водоему. Вытекающая из озера река и ее притоки в пределах кальдеры имеют равнинные русла и спокойное течение. Кормовая база богатая. Нерест приурочен к крупному перекату на р. Шумная и двум перекатам на ее притоках. Размножение проходит за гравийными гребнями на выходах подруслового потока, гольцы закапывают икру в грунт.

Статус. Первоописание выполнено Е.В. Есиным с соавторами (Esin et al., 2015). Популяция представляет собой эндемичную форму северной мальмы, в морфологии которой прослеживаются черты специализации и пedomорфной редукции. Сохранение узонских гольцов обеспечено режимом Кроноцкого государственного заповедника, в дополнительных мерах охраны она не нуждается.

Внешний вид



Взрослый узонский гольец



Карликовый самец в брачном наряде

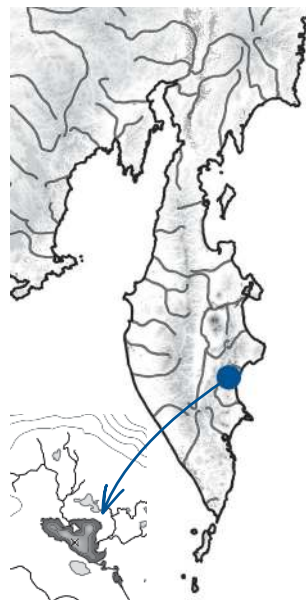


Рис. 14. Оз. Центральное
площадь 3 км²
глубина до 3 (в среднем 1.2) м
высота над у.м. 650 м
впадает 3 постоянных водотока.

Северная мальма *Salvelinus malma* гольцы кальдеры Узон: оз. Дальнее



sb 21.1 (19–24)
pc 29.1 (24–38)
ll 136 (130–141)
vt 64.3 (63–67)
rb 10–14
D 10–12
A 8–10
P 10–14
V 7–9

Из верховьев р. Шумная не менее 2 тыс. лет назад узонские гольцы смогли проникнуть в бессточное озеро-маар Дальнее, возникшее в северной части кальдеры в среднем голоцене (Пономарева, Брайцева, 1990; Belousov, 2006). Специфичность среды изолированного кратерного водоема привела к появлению тугорослой формы с озерным нерестом. Анатомически и морфологически гольцы из маара близки к гольцам из оз. Центральное.

Размеры. Нерестовая группировка включает особей длиной от 35 до 48 (в среднем 42) см и массой 320–820 (в среднем 540) г. Карликовых самцов нет.

Образ жизни. Популяция представлена двумя экологическими группировками молоди и единым нерестовым стадом. Возрастная структура идентична гольцам из оз. Центральное, половое созревание начинается в возрасте 4+...5+. В популяции преобладают самцы.

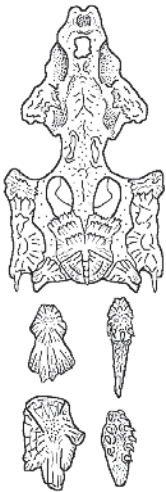
Большая часть сеголеток в начале лета распределяется по литорали вдоль всего периметра озера, остальные мигрируют в ручей с богатой кормовой базой, где проводят 3 года. К моменту полового созревания от озерной группировки в результате недостатка корма и каннибализма старших рыб остается не более 5% особей. Нерестовое стадо пополняют гольцы, скатившиеся из притока при длине тела 17–20 см и созревшие на следующий год в озере. Нерест проходит в устье ручья с конца августа. В ручье молодь питается бентосными организмами. В озере гольцы существуют в условиях постоянной нехватки корма, при длине тела 12–13 см все они становятся каннибалами (Busarova, Esin, 2015). Помимо собственной молоди даже рыбы крупнее 500 г интенсивно питаются планктонными ракообразными, имаго роящихся насекомых, а также личинками и куколками комаров-звонцов. Крупные рыбы ночью подходят к берегу, где охотятся на мальков. Озерная молодь мельче 12 см, которая ловится вдоль берегов, часто имеет на теле характерные следы от зубов. Таким образом, каннибалы присутствуют в озере постоянно, и их появление не связано с динамикой численности популяции, как во многих других бессточных озерах Камчатки.

Морфология. Голова удлинённая, с широким лбом, большими жаберными крышками; ее средняя длина составляет 0.21 от тела; высота головы – 0.61 длины. Верхняя челюсть прямая, в длину 0.54 головы. Тело низкое, стреловидное. Брюшные плавники короткие, сдвинуты вперед. Хвостовой плавник глубоко выемчатый.

Окраска. Тело блеклое, плавники темные. У трети рыб пятнышки имеются на основаниях спинного и хвостового плавников. Ротовая полость пигментирована ярко-зеленый цвет. Мускулатура ярко-красная. Брачный наряд с черными боками и розовым брюхом развивается у трети рыб, у других лишь немного темнеют бока.

Краниология. Ротруст раздвоенный, его основание шире моста; ямка выражена отчетливо. Этмоидная фонтанель одна (70%) или две; на мосту фонтанели имеются. Орбитальные выступы не развиты. Pteroticum налегает на sphenoticum. Supraoccipitale достигает (80%) или не достигает краев фонтанелей.

Supraethmoideum с заметным перехватом, задняя часть шире головки. Vomer с маленькой головкой и широкой рукояткой; зубы расположены в прямой ряд. Пластинка glossohyale широкая, с закругленным задним краем; до-



бавочных зубов нет. Форма *hyomandibulare* узкая, с прямым передним краем; задний гребень развит у 80 % рыб. Крышечные кости гипертрофированы.

Условия обитания. Ультраолиготрофное озеро диаметром 0.9 км имеет ярко выраженную литораль и склон, глубина достигает 45 м в 100 м от берега (рис. 15). Пляж и литораль сложены пемзовой галькой, глубже дно образовано глыбовой навалкой. Прозрачность воды в августе составляет более 12 м, минерализация – всего 6 г/л. В отличие от оз. Центальное, маар оз. Дальнее совершенно не подвержен термальным стокам. Период без поверхностных ледовых явлений длится не более четырех месяцев. Бентос в озере практически отсутствует, планктон малочислен. Взрослые голецы летом держатся разрозненно у поверхности и в толще воды над глубинами 5–20 м. Нерест проходит на свале дна вблизи устья единственного постоянного притока, имеющего длину 2.5 км; икра закапывается в грунт. В сам ручей взрослые особи не заходят по причине его маловодности.

Статус. Популяция описана как эндемичная озерная форма северной мальмы (Esin et al., 2014). Специфических отличия маркеров у голецов не обнаружено, митохондриальный геном идентичен варианту из оз. Центральное. Наиболее вероятно, что две самостоятельные популяции узонских голецов произошли от общего предка. Обособившиеся группы параллельно утратили генетический полиморфизм, сохранив общие специфические морфологические признаки. Сохранение голецов обеспечено режимом Кроноцкого государственного заповедника, в дополнительных мерах охраны они не нуждаются.

Внешний вид



Ручьевая молодь



Озерная молодь



Взрослая рыба



Рис. 15. Оз. Дальнее
площадь 0.79 км²
глубина до 50 (в среднем 35) м
высота над у.м. 700 м
впадает 1 постоянный водоток.

Северная мальма *Salvelinus malma*

голец оз. Снежное



sb 21.3 (20–23)
 pc 26.8 (20–33)
 vt 64.3 (63–66)
 rb 10–13
 D 8–11
 A 8–10
 P 12–14
 V 8

Самое высокогорное из известных на данный момент гольцовых озер Камчатки расположено на склоне горы Снежная в истоках р. Быстрая на отметке 1120 м над у.м. Озеро диаметром всего 200 м находится в оползневом цирке раннеголоценового возраста (Певзнер, 2015). Мальма является единственным представителем ихтиофауны, специфические условия обитания предопределили уникальность ее морфологии.

Размеры. Нерестовая группировка разделяется на «нормальных» рыб и гигантских каннибалов. Несмотря на небольшие размеры водоема темпы роста рыб сравнительно высокие: взрослые «нормальные» особи имеют длину 18–34 см и массу 65–265 г, гиганты – 37–48 см и 480–600 г.

Образ жизни. Рыбы равномерно распределены по бессточному водоему без притоков, численность мальмы высокая. Половое созревание проходит в возрасте 4+, реже – в 5+; трансформация части особей в каннибалов – в возрасте 6+...7+. Предельный возраст нетрансформировавшихся бентофагов – 8 лет, каннибалов – 10 лет. В популяции незначительно преобладают самцы. Нерест зимний.

Морфология. Голова короткая и широкая, средней длиной 0.19 от тела; высота головы составляет 0.70 длины. Верхняя челюсть прямая, в длину 0.45 головы. Тело сигаровидное, с высоким хвостовым стеблем. У старших каннибалов голова увеличена (0.22 длины тела), челюсть удлинена (0.50 головы), спинной и брюшной плавники смещены назад. Хвостовой плавник выемчатый у «нормальных» рыб и усеченный у каннибалов. Для гольцов из оз. Снежное также характерно пониженное число лучей в спинном плавнике и повышенное – в грудных плавниках (в среднем 9.4 и 13.2 разветвленных лучей соответственно). Эти меристические признаки в норме малоизменчивы у мальмы.

Окраска. Рыбы средних размеров имеют серые бока и желтоватое брюхо, у старших особей бока темнеют, брюхо краснеет. Пятнистость высокая. Брачный наряд типичен для проходной крупной мальмы.

Краниология. В строении черепа проявляется глубокая специализация. У «нормальных» рыб рострум слабо раздвоен или закруглен (1:1), этмоидная фонтанель одна, а орбитальные выступы в 80 % случаев приращены к мосту, в результате чего появляется вторая пара медиальных фонтанелей. Ранее у мальмы такой тип строения черепа отмечен не был, хотя он известен для *S. alpinus* некоторых озер Карелии. Pteroticum налегает на sphenoticum, supraoccipitale достигает дорзальных фонтанелей. У трансформированных рыб рострум глубоко раздвоен, этмоидный отдел хондрокrania увеличен, supraoccipitale не достигает фонтанелей.

Supraethmoideum с недоразвитой головкой и широкой задней частью, отчего кость приобретает треугольную форму. Vomer с узкой рукояткой, зубы чаще расположены V-образно, у каннибалов – гроздью. Пластинка glossohyale со скругленным передним краем и заостренным или срезанным (1:1) задним; добавочных зубов не бывает. Nuomandibulare с ровным передним краем, у 80 % «нормальных» рыб и у всех каннибалов на подвеске развит латеральный гребень.



Условия обитания. Несмотря на расположение в поясе горных пустошей (рис. 16), озеро отличается сравнительно высокой трофностью. Взрослые «нормальные» рыбы питаются главным образом ручейниками и гаммарусами; каннибалы охотятся на мальков, летом в их желудках встречаются землеройки и грызуны. Каннибалы из оз. Снежное заражены *Diplostomum* spp. Биология размножения не изучена.

Статус. Популяция была обнаружена и обловлена экспедицией природного парка «Быстринский» под руководством В.В. Бурога в 2015 г. Описание популяции приводится впервые. Несмотря на то, что молекулярно-генетические исследования не проведены, не возникает сомнений в происхождении гольцов оз. Снежное от *S. malma*. Интерес вызывает значительное морфологическое своеобразие данной формы. Вероятно, возраст изоляции в данном случае выше, чем во многих других бессточных озерах.

Внешний вид



«Нормальная» рыба-бенитофаг



Каннибал

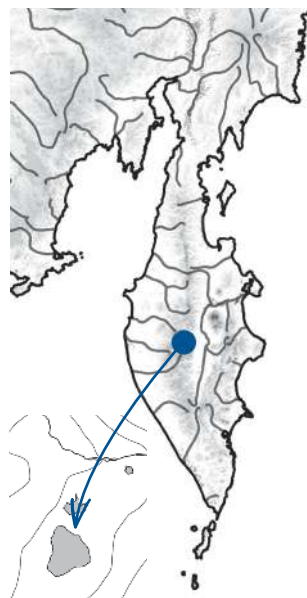


Рис. 16. Оз. Снежное
площадь 0.04 км²
глубина более 15 м
высота над у.м. 1120 м
постоянных притоков нет.

Северная мальма *Salvelinus malma*

гольцы оз. Сево



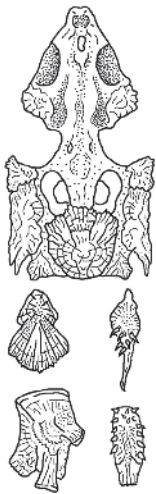
sb 21.7 (19–24)
 pc 25.8 (22–31)
 ll 129 (122–138)
 rb 10–13
 D 9–12
 A 8–10
 P 12–15
 V 8

Популяционная система представляет собой модель для изучения стартовых механизмов и скоростей экологической диверсификации гольцов. Бессточное озеро изначально было населено жилой озерной мальмой, но в конце 1980-х гг. сюда также интродуцировали планктоноядную кокани *Oncorhynchus nerka* из оз. Кроноцкое. В результате вселения в водоеме была смоделирована природная ситуация, педалирующая запуск симпатрического формообразования. В частности, ситуация напоминает стартовые условия развития пучка форм в оз. Кроноцкое. Исследования показали, что по прошествии 30 лет (4–6 поколений у гольцов, 8 – у кокани) мальма разделилась на 3 группы. Основу популяции образуют нормально растущие рыбы, встречаются быстро созревающие карлики обоих полов (10 % численности) и хищники-каннибалы (менее 10 % численности). Гольцы с разной скоростью роста нерестятся вместе. Отсутствие обособленной хищной формы, перешедшей на питание кокани, может быть связано с крайне низкой продуктивностью водоема и недостаточным разнообразием нагульных биотопов, либо с недостаточным периодом времени, прошедшим с момента интродукции кокани в озеро. Тем не менее популяция демонстрирует наиболее сложный для озерной мальмы пример онтогенетического (эпигенетического) разнообразия.

Размеры. «Нормальная» форма созревает при длине 16–22 см и массе 42–97 г, предельные размеры – 39 см и 520 г. Взрослые карлики имеют длину 14–21 (в среднем 17.3) см и массу 24–89 (45.8) г. Упитанность созревающих карликов ниже, чем у «нормальной» формы. К хищничеству часть рыб переходит при длине тела более 30 см, предельные размеры рыб – 42 см и 580 г.

Образ жизни. Модальную группировку «нормальной» формы образуют рыбы 6+...9+, созревшие в возрасте 6+...7+; предельный возраст – 13 лет. Карлики созревают в возрасте 3+...4+, живут до 9 лет. Зарегистрированный возраст хищников – 9+...11+. Формы начинают различаться по темпам роста с пятого – шестого года жизни.

Весь жизненный цикл гольцов проходит в озерной котловине, в притоки рыбы не поднимаются. Молодь распределена по литорали, в летние месяцы концентрируется вблизи устьев ручьев на мелководье. Взрослые рыбы преимущественно держатся вдоль литорали, отдельные особи встречаются в пелагиали до глубины 40 м. В питании у молодых и мелких рыб доминируют личинки хирономид, по мере роста практически все гольцы переходят на потребление бокоплавов, что подтверждается чрезвычайно высоким заражением скребнями *Echinorhynchus salmonis*. К концу жизни небольшая часть рыб становится хищниками-каннибалами, перейдя на питание собственной молодью и кокани. У таких особей отмечено чрезвычайно высокое заражение *Diphyllbothrium* spp., что нередко приводит к гибели гиперинвазированных рыб. Нерест, вероятно, происходит в осеннее время (сентябрь – октябрь) на участках вдоль берегового свала. Судя по наличию особей с характерными повреждениями хвостовых плавников, гольцы оз. Сево строят гнезда. Плодовитость «нормальной» формы составляет 900–2500 икринок.



Морфология. Различия по форме и длине головы между карликами, нормально растущими особями и каннибалами не обнаружены (составляют 0.19 длины тела). Верхняя челюсть у мелких рыб прямая, не доходит до заднего края глаза, у крупных – слабо изогнутая, заходит за глаз. Между карликами и «нормальными» рыбами различий по длине верхней челюсти не обнаружено (0.64 длины головы), у хищников челюсть больше – 0.66 длины головы. Нижняя челюсть у «нормальных» рыб и карликов составляет 0.53 длины головы, у хищников – 0.56 длины. Рыбы характеризуются прогонистым телом, плавники имеют обычную длину. По меристическим признакам различий между группировками не обнаружено.

Окраска. У взрослых нормально растущих гольцов и хищников бока светлые, спина с зеленоватым оттенком, брюхо белесое, иногда с бледно-красным оттенком. Голова серая, нижняя челюсть белая. Пятнистость умеренная, на плавниках пятен нет. Перед нерестом рыбы приобретают темно-зеленую окраску, брюхо краснеет; голова чернеет, однако контрастная «маска» не появляется. У карликов расцветка более пестрая: бока и спина темно-зеленые, брюхо желтое или розовое; голова черная; нерестовый наряд темный.

Краниология. Рострум у старших рыб раздвоенный; роstralная ямка имеется. Этмоидная фонтанель одна (90 %) или две. Орбитальные выступы не развиты. На мосту фонтанели имеются у 60 % рыб. Pteroticum с мощными задними выростами, налегает на sphenoticum. Supraoccipitale выходит за края дорзальных фонтанелей. Дорзальный профиль этмоидного отдела с изломом, рострум низкий.

Supraethmoideum с выраженным перехватом, задняя часть шире (60 %) головки или сопоставима с ней по ширине. Vomer с короткой и широкой (50 %) или длинной и узкой рукояткой, зубы у 60 % рыб расположены V-образно. Пластика glossohyale чаще со срезанным передним краем и мелко зубренным задним; у 50 % имеется 3 добавочных зуба в передней части. Nuomandibulare с вогнутым передним краем и слабо развитым задним гребнем, у старших рыб развивается латеральный гребень.

Строение черепа у «нормальных» рыб, карликов и каннибалов в целом сходно.

Условия обитания. Бессточное озеро образовалось в результате обвала, выход из висячей долины перегорожен скальной плотиной. Водоем находится в окружении горных хребтов, коэффициент открытости долины очень низкий (рис. 17). Котловина имеет крутые склоны, литораль развита слабо. Термоклин опускается до глубины 18–20 м. Озеро освобождается ото льда в середине июня, ледостав происходит в ноябре. Берега и свал сложены крупными камнями, в западной части – скалами. Профундаль закрыта илами. В озеро стекает несколько небольших горных ручьев, непригодных для обитания или нереста гольцов. Кормовая база в озере бедная. Средняя прозрачность по диску Секи в августе составляет 14 м. Летом рыбы концентрируются в восточной части водоема.

Статус. О существовании популяции впервые сообщили Е.Г. Погодаев и С.И. Куренков (2007). Подробное описание приводится впервые по материалам, собранным в 2015 г. Гольцов оз. Сево следует рассматривать как изолированную форму северной мальмы. Морфологическая и генетическая специфика не позволяет присвоить им специальный таксономический статус. Популяционный полиморфизм озерной мальмы создает предпосылки для симпатрического формообразования. На современном этапе реализуются два механизма ненаследственных трансформаций: в карликов на ранних этапах онтогенеза и в гигантских каннибалов после полового созревания. Численность гольцов невысокая, лимитируется естественными причинами. Угроз для популяции не обнаружено, в охране она не нуждается.

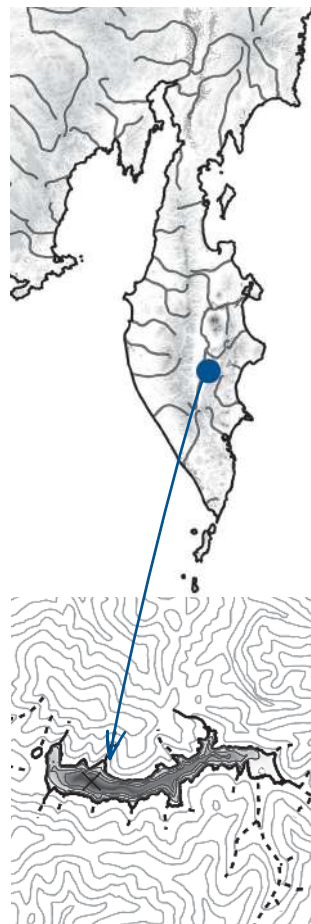


Рис. 17. Оз. Сево
площадь 1.88 км²
глубина до 100 (в среднем 67) м
высота над у.м. 620 м
впадает 4 постоянных водотока.

Внешний вид



«Нормальная» форма



Карлики



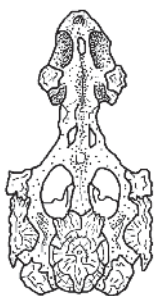
Хищник-каннибал

Северная мальма *Salvelinus malma* гольцы оз. Ангре



sb 21.3 (19–24)¹
22.5 (20–25)²
pc 24.1 (21–32)¹
ll 133 (128–145)¹
rb 10–13¹

1 – бентофаги,
2 – планктофаги



Две формы северной мальмы с разным типом питания населяют небольшую озерно-ручьевую систему без поверхностного стока у подножья Ичинского вулкана. Формы изолированы по местам и срокам нереста. Данный пример диверсификации можно признать одним из простейших в мире. В бассейне нет других видов рыб, что говорит о возможности симпатрического формообразования даже в условиях отсутствия межвидовой конкуренции. Кроме того, популяционная система демонстрирует редкий пример образования специализированной формы-планктофага у северной мальмы.

Размеры. Нерестовая группировка озерно-ручьевой формы включает рыб длиной 25–35 см и массой 200–350 г; размеры самцов и самок близки. Взрослые особи озерной формы имеют длину 12–20 см и массу 15–140 г, самки крупнее самцов.

Образ жизни. Озерно-ручьевые рыбы созревают в возрасте 4+...5+, живут до 10 лет. Самки озерной формы достигают половой зрелости на четвертый год жизни, предельный возраст – 9 лет; жизненный цикл самцов короче. Основными объектами питания для озерно-ручьевой формы являются двустворчатые и брюхоногие моллюски, личинки хирономид, а также бокоплавы; для озерных рыб – планктонные кладоцеры и копеподы. Пищевая специализация не строгая; формы характеризуются сходной паразитофауной.

Гольцы-бентофаги нагуливаются в оз. Ангре и по ручью поднимаются в мелководное оз. Тымкыгытгын. Нерест проходит во второй половине сентября – начале октября в ручье; здесь же обитает молодь. Ручьевые карликовые самцы не обнаружены. Озерные планктофаги нерестятся позже – с середины декабря.

Морфология. Голова у озерно-ручьевых рыб коническая, длиной 0.20 от тела и высотой 0.69 длины, рот конечный; верхняя челюсть прямая, 0.48 длины головы. У озерных планктофагов голова скругленная, длиной 0.20 от тела и высотой 0.66 длины, рот полунижний или конечный; верхняя челюсть прямая или слабо загнутая вверх, в длину 0.43 от головы. Планктофаги характеризуются сигаровидным телом с короткими плавниками и высоким хвостовым стеблем. У бентофагов тело выше, плавники длиннее.

Окраска. Бентофаги имеют красноватое брюхо и серые бока с ярко-красными пятнышками меньше диаметра зрачка. Анальный, брюшные и грудные плавники интенсивно окрашены в красные или ярко-розовые тона. У ряда особей первые лучи анального и брюшных плавников молочно-белые. Планктофаги отличаются более светлой окраской. Бока серебристые, брюхо белое; пятнышки на боках практически не различимы; плавники окрашены слабо.

Краниология. Бентофаги имеют череп с типичным для жилой мальмы строением. У планктофагов этмоидный отдел хондрокrania уменьшен; рострум скругленный. Ямка выражена отчетливо, этмоидная фонтанель одна; на мосту две крупные фонтанели. Все замещающие кости тонкие, но рельефные. Pteroticum налегает на sphenoticum, supraoccipitale достигает (80%) или выходит за края дорзальных фонтанелей.

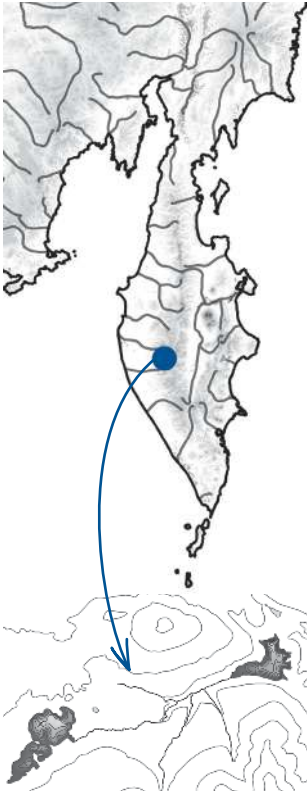


Рис. 18. Тымкыгытгын, Ангре
площадь 0.40, 0.23 км²
глубины до (в среднем) 11, 25 (3.2, 9.9) м
высота над у.м. 875, 750 м
озера соединены ручьем.

Supraethmoideum узкой формы, с выраженным перехватом. Vomer с небольшой округлой головкой и короткой рукояткой, зубы расположены в прямой ряд. Пластика glossohyale прямоугольная, слабо окостеневающая в центре, с мелко зазубренным задним краем. Nuomandibulare с вогнутым передним краем и слабо развитыми гребнями. Зубы на челюстях мелкие и легко опадающие.

Условия обитания. Лавово-подпрудное оз. Ангре возникло в результате извержения конуса Северный Черпук 6.5 тыс. лет назад (Певзнер, 2015). Андезитовый поток протяженностью около 15 км перекрыл долину р. Палео-Кетачан. Вода из озера фильтруется через тело лавовой плотины и выклинивается через 4 км, формируя истоки р. Кетачан. Высокая проницаемость слагающих ложе пород способствуют значительным колебаниям уровня в оз. Ангре. В процессе активного снеготаяния в мае – июне происходит накопление воды, затем в течение лета уровень опускается на 5 м. За летний период водоем теряет около 30% объема, в результате чего происходит концентрация зоопланктона. Описанная специфика водного режима определила, по нашему мнению, появление в экосистеме планктофага. Впадающий в озеро ручей дренирует небольшое ледниковое оз. Тымкыгытгын. Значительная часть этого водоема зимой промерзает до дна.

Статус. Описание форм приводится впервые по сборам 2016 и 2017 годов. Систематический статус форм и степень их генетической изоляции на данный момент не установлены. Озерно-ручьевого бассейн находится на территории Быстринского природного парка (входит в состав природного парка «Вулканы Камчатки»), в специальных мерах охраны локальная популяционная система не нуждается. Тем не менее в случае повышения рекреационной нагрузки будет необходимо ведение строгих ограничений на отлов гольцов в силу исключительности симпатрического пучка и малого размера водоемов.

Внешний вид



Гольц-планктофаг



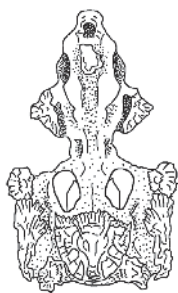
Гольц-бенитофаг

Северная мальма *Salvelinus malma* гольцы оз. Азабачье



sb	21.4 (18–25) ¹
	21.7 (17–24) ²
	20.0 (16–24) ³
pc	30.6 (20–44) ¹
	28.2 (20–42) ²
	28.8 (21–35) ³
vt	65.7 (64–68) ¹
	66.7 (63–69) ²
	67.3 (62–70) ³
ll	136 (120–157) ¹
	134 (125–149) ²
	132 (125–145) ³

- 1 – хищная форма
2 – бентосоядная форма
3 – ручьевая форма



Крупнейший пресноводный водоем бассейна р. Камчатка – оз. Азабачье – населен жилым белым гольцом и жилой бентосоядной мальмой. Обособлению популяций способствовало наличие стабильных пищевых и нерестовых ниш, а также изоляция расстоянием от мест воспроизводства анадромной мальмы и белого гольца из главной реки. Специализация белого гольца была связана с переходом на питание оседлой озерной трехиглой колюшкой и малоротой корюшкой. Бентосоядная мальма, в свою очередь, разделилась на крупную озерную и тугорослую озерно-ручьевую формы. Между белым гольцом и озерной мальмой выявлены различия в анатомическом и гистологическом строении пищеварительного тракта (Веригина, Савваитова, 1974), по числу и расположению ядрышкообразующих районов на хромосомах (Васильев, 1985; Frolov, 2001), по группам крови (Васильев, Савваитова, 1972) и особенностям липидного обмена (Мацук, Лапин, 1972). Есть все основания полагать, что диверсификация белого гольца и мальмы в оз. Азабачье генетически закреплена, поскольку обнаружены статистически значимые различия по аллельным частотам 4 из 9 проанализированных микросателлитных локусов (Salmenkova et al., 2009). Ситуацию осложняет присутствие в экосистеме полупроходного белого гольца и единично – проходной мальмы и каменного гольца, которые поднимаются на нагул в восточную часть озера по Азабачинской протоке. На нерестилищах жилого белого гольца и озерно-ручьевой мальмы держатся карликовые самцы.

Размеры. Размеры взрослых жилых белых гольцов составляют 15–65 см и 50–1500 г (в среднем 33.2 см и 375 кг), озерных бентофагов – 16–40 см и 60–520 г (26.5 см и 174 г); взрослые озерно-ручьевые гольцы имеют длину 10–25 см и массу 12–110 г (20 см и 74 г).

Образ жизни. Предельный возраст хищных гольцов – 15 лет, модальную группу образуют рыбы 7+...8+, половое созревание происходит в возрасте 3+...4+. Озерные бентофаги доживают до 12 лет, преобладают рыбы 6+...7+, созревшие в возрасте 5+...6+. Скорость роста хищников почти в 2 раза выше, достоверные различия в годовых линейных приростах начинают проявляться на третий год жизни (Савваитова, Кохменко, 1971; Савваитова, 1989). Озерно-ручьевые бентофаги доживают до 8–9 лет, отличаются низкими темпами роста, нерестятся в возрасте 3+...4+. Абсолютная плодовитость хищников составляет 1514–2782 (в среднем 2019) икринок, крупных бентофагов – 900–1324 (1180), мелких – 165–346 икринок (Савваитова, 1989). Соотношение хищников и бентофагов в озере близко к 2:1. Хищники переходят на питание колюшкой и корюшкой на третий год жизни при длине 12–15 см (Буторина, 1975), их маркирует специфический состав паразитов, в частности, высокая зараженность *Diphyllbothrium* spp. (Маховенко, 1972; Веригина, Савваитова, 1974). По интенсивности инвазии этим гельминтом озерные белые гольцы в несколько раз превосходят полупроходных из реки. Озерные бентофаги с раннего возраста разделяются на питающихся преимущественно или гаммарусами и мизидами, или другими организмами бентоса (главным образом моллюсками). Пищевая специализация стабильна и сохраняется в течение всей жизни. В распределении трофических групп прослеживается некоторая локализация: рыбы, питающиеся ракообразными,



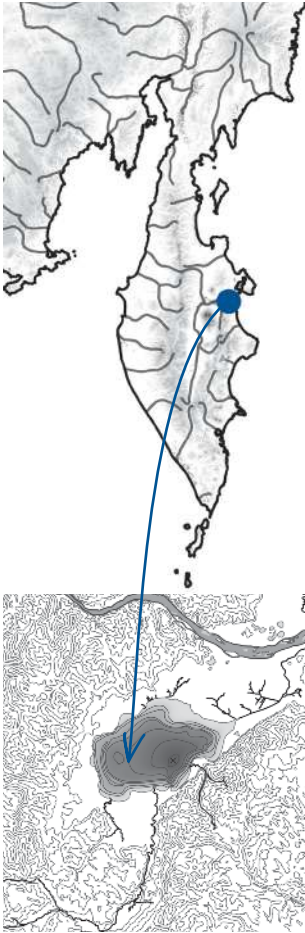


Рис. 19. Оз. Азабачье
площадь 56,5 км²
глубина до 37 (в среднем 18) м
высота над у.м. 6 м
впадает 11 постоянных водотоков.

чаще встречаются вдоль приглубого северного берега, потребители моллюсков – на мелководьях с замутненной водой вдоль южного берега. Пелагические хищники распределены более равномерно и выходят на нагул в вытекающую из озера протоку. Основная часть самок и единично самцы озерно-ручьевого формы летом скатываются на нагул в озеро и распределяются по мелководьям. Молодь всех форм нагуливается совместно в нижнем течении притоков озера и на его литорали.

Белые гольцы нерестятся в крупнейших реках бассейна – Бушуйка, Островная, Култучная; размножение чрезвычайно растянуто. Крупные бентофаги, по-видимому, нерестятся в озере и нижнем течении крупных притоков. Нерестилища озерно-ручьевого мальмы известны в руч. Пономарский (Савваитова, Романов, 1969), однако, вероятно, находятся и в других небольших порожистых притоках с ключевым питанием.

Морфология. Хищники и бентофаги различаются по числу позвонков, лучей в спинном и грудных плавниках (Савваитова, Кохменко, 1971), строением сейсмочувствительной системы (Чебанова, 1974), длиной кишечника. Молодые особи визуальны различимы плохо, экстерьерные различия начинают проявляться лишь после полового созревания: у хищников удлиняется этмоидный отдел головы, S-образно искривляется верхняя челюсть. У наиболее крупных моллюскоядных гольцов происходит увеличение пилорического отдела желудка, мышечные стенки желудка утолщаются (Веригина, Савваитова, 1974). Озерно-ручьевые гольцы отличаются низким телом и длинной приостренной головой.

Окраска. Хищники имеют типично пелагическую серебристую окраску. Взрослые бентофаги характеризуются более темными боками, но в большинстве случаев идентифицировать форму только по окраске не удастся. Брачный наряд бентофагов несколько ярче. Взрослые озерно-ручьевые гольцы в озере блеклые, мальковые пятна проявляются на боках только во время нереста.

Краниология. Череп бентофагов имеет типичное для мальмы строение. Между хищниками и бентофагами имеются частотные различия по некоторым признакам. В частности, у белых гольцов более широкий роstrum, чаще отсутствуют фонтанели на мосту, редуцированы отростки sphenoticum (рис. на с. 79). Vomer у половины рыб с V-образным рядом зубов; все денальные части костей развиты сильнее.

Условия обитания. Озеро находится в котловине между горными хребтами и соединяется с нижним течением р. Камчатка 11-километровой протокой (рис. 19). Вероятно, в Сангамонийское межледниковье, когда уровень океана превышал современный, на месте водоема находился морской залив (Куренков, 2005). Термоклин в летний период опускается на глубину 10 м. Водоем обычно замерзает в середине ноября, вскрывается в июне. Литораль занимает около 15 % акватории, трофность озера достаточно высокая. Росту кормовой базы способствует евтрофикация вулканическими пеплами. Средняя прозрачность по диску Секи составляет всего 3 м.

Озеро Азабачье является важнейшим нерестово-нагульным водоемом для нерки *Oncorhynchus nerka* бассейна р. Камчатка. В озере воспроизводится собственная субпопуляция, а также нагуливается молодь из притоков, среднего и нижнего течения р. Камчатка (Бугаев и др., 2007). Помимо нерки и гольцов в состав ихтиофауны входят еще 13 видов рыб: девятииглая *Pungitius pungitius* и трехиглая колюшки (жилые формы), малоротая корюшка, кижуч *Oncorhynchus kisutch*, чавыча *O. tshawytscha*, кета, горбуша, микижа, хариус, звездчатая камбала *Platichthys stellatus*. Также интродуцированы амурский сазан *Cyprinus carpio haematopterus*, серебряный карась *Carassius auratus gibelio* и сибирский усатый голец *Barbatula toni*. Таким образом, видовое разнообразие рыб здесь максимально для озер Камчатки, заселенных гольцами.

Статус. Первописание форм в составе *S. alpinus* complex выполнено К.А.Савваитовой и Л.В. Кохменко в конце 1960-х годов. М.К. Глубоковский описал хищную форму вместе с хищными полупроходными и жилыми голецками из р. Камчатка как новый вид – *S. albus* Glubokovsky, 1977 (Глубоковский, 1977). Исследование молекулярно-генетических маркеров, ранее применявшихся для выделения видов у голецов, не позволило обнаружить существенных различий между белым голецком и мальмой из оз. Азабачье ни по аллозимам (Омельченко, 2005; Osinov, 2001), ни по гаплотипическому составу мтДНК (Oleinik et al., 2010, 2015), ни по последовательностям рибосомальной ДНК (Phillips et al., 1995). Тем не менее наиболее вероятно, что образование пучка связано с независимым вселением в озеро северной мальмы и уже обособившегося в нижнем течении реки белого гольца (Oleinik et al., 2010). Впоследствии эксплуатирующая донный источник кормовых ресурсов мальма разделилась на типичную озерно-ручьевую и озерную формы.

Симпатрические формы, похожие на хищного белого гольца и тугорослую бентосоядную мальму, также обнаружены в оз. Чистое в нижнем течении р. Ола. Местный хищный голец был предварительно выделен в самостоятельный таксон *S. sp. 5* (Черешнев, 1990). Специализированные икhtiологические исследования в оз. Чистое еще не проведены.

Внешний вид



Молодой белый голец



Белый голец средних размеров



Белый голец старшего возраста



Озерная малья



Озерно-ручьёвая малья

Северная мальма *Salvelinus malma* гольцы оз. Курильское



sb 21.6 (20–24)
pc 28.2 (20–38)
vt 64 (61–67)
ll 134 (124–141)

Во втором по величине и самом глубоком пресноводном озере Камчатки – Курильском – недавно обнаружен еще один симпатрический пучок северной мальмы. Прибрежные мелководья озера служат местом зимовки и нагула проходного экотипа и карликовых самцов, которые нерестятся в притоках. Глубже обитают две всеядные озерные формы. Между жилыми формами выявлены различия во внешней морфологии, по размерам, скорости роста, возрасту созревания, предпочитаемым глубинам и срокам нереста.

Размеры. Нерестовая группировка проходной мальмы включает особей длиной от 28 до 66 см и массой 190–2000 г. Жилые гольцы «нормальной» формы созревают при длине тела 20–22 см и массе 70–90 г; предельные размеры и вес составляют 30 см и 200 г соответственно (в среднем 24 см и 110 г). Зрелые гольцы более многочисленной мелкой формы имеют длину 13–21 см и массу 20–80 г (в среднем 18 см и 52 г). Самки обеих озерных форм в среднем крупнее самцов.

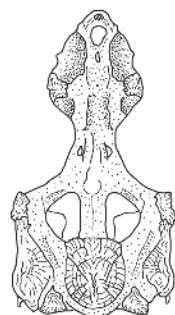
Образ жизни. Специфической особенностью проходной курильской мальмы является ранний скат молоди из нерестовых притоков в озеро – из холодных ключей мигрируют в основном сеголетки (Pavlov et al., 2015). Смолтификация молоди на озерных мелководьях происходит весной пятого или шестого года жизни.

Озерные гольцы живут до 9–10 лет. «Нормальная» форма достигает половой зрелости в возрасте 4+, редко – в 5+; соматический рост взрослых рыб продолжается. Мелкая форма в среднем созревает на год позже, на шестой год рост практически прекращается. Озерные формы нерестятся несколько раз в жизни. Плодовитость мелкой формы составляет 140–300 икринок, «нормальной» – по-видимому, в 2 раза выше.

В начале лета взрослые гольцы мелкой формы концентрируются на глубинах 80–120 м, но встречаются от границы фотической зоны до 220 м и глубже. Рыбы «нормальной» формы в основном ловятся на горизонте 30–50 м, но не единично встречаются в диапазоне глубин от 5 до 150 м. Озерные формы намного сильнее заражены паразитами, чем проходные рыбы и оседлые самцы из притоков. В желудках рыб с глубины встречается зообентос, гаммарусы, но основу рациона составляет икра нерки и фрагменты трупов отнерестившихся производителей.

Морфология. Жилые озерные гольцы отличаются от карликовых самцов проходной мальмы более крупной головой с коническим, а не полулунным ртом. Верхняя челюсть выходит за край глаза, в то время как у карликовых самцов лишь достигает; хвостовой стебель более длинный и низкий. У средних рыб голова коническая, длиной 0.20 от тела; высота головы 0.70 длины. Верхняя челюсть прямая, в длину 0.51 от длины головы. У мелкой формы размеры и форма головы сходны, челюсти чуть короче, но глаз крупнее (0.24 длины головы против 0.20); также длиннее грудные плавники. Различия по меристическим признакам не выявлены. Около 10 % рыб, выловленных на глубине, идентифицировать по размерам, скорости роста и габитусу не удается.

Окраска. Взрослые озерные рыбы характеризуются темной окраской, чем отличаются от серебристой молоди и проходного экотипа, а также пестрых ручьевых самцов. У «нормальной» формы, в отличие от мелкой,



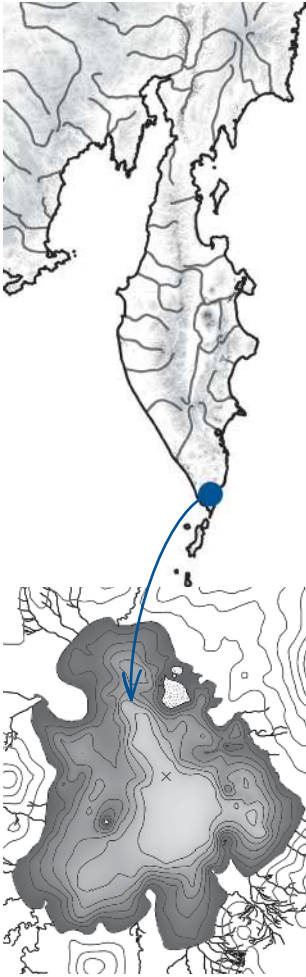


Рис. 20. Оз. Курильское
площадь 77 км²
максимальная (средняя)
глубина 316 (195) м
высота на у.м. 104 м
из озера вытекает р. Озерная.

выражены как брачный наряд, так и половой диморфизм в окраске.

Краниология. Рыбы «нормальной» формы имеют хондрокракий типичной озерно-речной мальмы со слабо раздвоенным рострумом, двумя этмоидными фонтанелями, короткими орбитальными выступами. Хондрокракий мелкой формы (рис. на с. 83) отличается выраженными ювенильными чертами: рострум скруглен, орбитальные выступы не развиты, этмоидные фонтанели и весь передний отдел черепа уменьшенные. Pteroticum налегает на sphenoticum, задние отростки pteroticum укорочены. Supraoccipitale достигает дорзальных фонтанелей, гребень на этой кости не развивается. Дорзальный профиль этмоидного отдела сильно скошен.

У supraethmoideum мелкой формы головка шире задней части. Vomer с массивной головкой и очень маленькой рукояткой; зубы мелкие, расположены в 1 ряд. Пластика glossohyale очень узкая, с ассиметричным или заостренным передним краем и мелкими зубами. Hyomandibulare с вогнутым передним краем и развитыми гребнями. У средних рыб supraethmoideum типичной клиновидной формы, задняя часть шире головки. Vomer с шарообразной головкой и узкой рукояткой нормальной длины. У 70 % рыб на головке vomer имеется только два крупных зуба. Пластика glossohyale узкая, с заостренным (60 %) или обрезанным передним краем. Hyomandibulare с прямым или слабо вогнутым передним краем и развитыми гребнями; у 40 % рыб имеется латеральный гребень. Формы также различаются зазубренностью переднего края parasphenoideum: у средних рыб он рассеченный и зазубренный, у мелких – скругленный (панцетовидный).

Условия обитания. Озерная котловина представляет собой вулканотектоническую депрессию с очень крутым свалом глубин (рис. 20), образовавшуюся около 8 тыс. лет назад (Бондаренко, 1990). Стабильный ледовый покров на озере формируется лишь в отдельные зимы. Мелководья зимой оказываются переохлаждены, и кормовой зообентос на них развит слабо. «Нормальная» форма населяет литораль и склон, выходит в устья притоков. Мелкая форма заселяет склон и подножье котловины со стабильными условиями (годовые колебания температуры в пределах 2–5 °С). В районе островов в центре озера встречается только мелкая форма.

В озере воспроизводится крупнейшее в Азии стадо проходной нерки. Икhtiофауну дополняют немногочисленные кижуч, трехиглая и девятииглая колюшки. Огромная биомасса, привносимая неркой в озеро из океана, оказывается в проFUNДАЛИ и медленно разлагается круглый год в холодной воде, служа постоянным источником корма для мелкой формы. Ее нерест сильно растянут и, вероятно, начинается в середине летом. Обитающая на сравнительно небольших глубинах «нормальная» форма интенсивно отъедается икрой нерки непосредственно в период ее нереста, что позволяет ей самой созреть и отнереститься до зимы.

Статус. Подробное описание проходной северной мальмы из оз. Курильское выполнено М.Ю. Пичугиным (1991). Наличие в бассейне озера жилой мальмы было подтверждено существенно позже (Кириллова и др., 2014), однако типизация имеющегося полиморфизма приведена впервые. Сведения о биологии глубоководных гольцов представлены по результатам обловов в 2016 г. Гольцы оз. Курильское являются уникальным объектом биоразнообразия Камчатки. Численность эндемичных форм высокая, оз. Курильское защищено особым режимом Южно-Камчатского заказника. Присутствие на литорали озера скатившихся из притоков карликовых самцов ставит вопрос о репродуктивных взаимоотношениях озерных форм и проходной мальмы. Степень обособленности эндемичных форм оз. Курильское требует дополнительных исследований.

Внешний вид



Самец и самка «нормальной» формы



Самец и самка мелкой формы



Карликовый самец

Северная мальма *Salvelinus malma* гольцы оз. Кроноцкого: экосистема водоема

Кроноцкое озеро является самым большим пресноводным водоемом Камчатки. Оно расположено в 40 км от побережья Кроноцкого залива Тихого океана. Берега сильно изрезаны, особенно в юго-западной части, представляющей собой систему глубоких закрытых заливов. Литораль озера сложена крупными валунами, в некоторых местах – песками и илами. Температура воды летом не поднимается выше 13 °С в открытой части и 17 °С в заливах. Озеро относится к димиктическому типу, устойчивая температурная стратификация устанавливается в середине июля и сохраняется по конец октября. Особенностью термического режима является формирование мощного температурного градиента в приповерхностном слое воды в июне – июле. Он возникает под действием бризовых ветров, дующих в летний период с юго-востока, а в зимний – с северо-запада. С конца ноября по начало июня водоем закрыт льдом. Притоки озера берут начало с горных снежников и ледников, лежащих на склонах окружающих вулканов и горных хребтов. В водоем впадает 6 рек длиной более 10 км и около 18 ручьев (рис. 21). Реки в верхнем течении отличаются порожистыми руслами и бурным потоком, в среднем течении они вырываются из теснин на просторы приозерной равнины, и скорость течения замедляется, образуются широкие меандрирующие русла с плесами и перекатами. Фауна водных беспозвоночных и личинок амфибиотических насекомых стандартна для озер Камчатки: зоопланктон представлен 10 видами ракообразных, но высокие биомассы образуют только *Cyclops scutifer*, *Daphnia longiremis* и *Leptodiptomus angustilobus*. Бентосное сообщество можно разделить на две группы, обитающие на твердых грунтах литорали и на илах глубоководной части. Для первой экосистемы характерны гаммарусы, гастроподы и личинки насекомых, для второй – личинки насекомых, олигохеты и двусторчатые моллюски.

Горное окружение оз. Кроноцкого начало формироваться 40–50 тыс. лет назад в процессе воздымания конусов вулканов Кроноцкий и Крашенинникова (Braitseva et al., 1995). В результате ряда извержений в среднем течении реки палео-Кроноцкая между массивами этих вулканов возник участок узкой речной долины. Около 12–14 тыс. лет назад в ходе очередного извержения этот участок был перекрыт лавовым потоком, и верхнее течение реки оказалось отрезано лавовой плотиной (Smirnov, 2012). Началось наполнение нового подпружного водоема. Рассматривая рельеф дна озера, до сих пор можно видеть следы русел рек, гор и холмов, находившихся на месте современной котловины. Часть гор была затоплена не полностью и в настоящий момент представляет собой систему из 11 островов. Наряду с островами в открытой части озера по границам древнего русла реки существует гряда мелководных банок. Современная р. Кроноцкая после заполнения озерной чаши и образования системы порогов в верхнем течении оказалась непроходимой для анадромных рыб. Ихтиофауна озера сформировалась из переживших геологическую катастрофу видов, способных к нагулу и воспроизводству в пресных водах. Изоляция экосистемы и появление новых разнообразных местообитаний (по мере заполнения водоема) привели к запуску эволюционных процессов, результатом которых стало образование специфической фауны эндемичных рыб.

Уникальная ихтиофауна Кроноцкого озера давно вызывала интерес исследователей. Первые упоминания об озере встречаются в монографии С.П. Крашенинникова «Описание земли Камчатка», опубликованной в 1755 г. Однако до начала XX века озеро из-за своей труднодоступности учеными не посещалось, все описания водоема в научной литературе были сделаны со слов местных жителей. Впервые научная экспедиция побывала на озере в 1908 г. в ходе комплексного обследования Камчатки Императорским русским географическим обществом (экспедиция, организованная на средства Ф.П. Рябушинского). Полевым отрядом руководил выдающийся российский ихтиолог П.Ю. Шмидт. Коллекции рыб, собранные на озере и датируемые 1916 г., до сих пор хранятся в Зоологическом музее Санкт-Петербурга и общедоступны для широкого круга исследователей. В дальнейшем в 1930–40-х гг. на озере несколько раз побывал сотрудник КоТИНРО, известный первоисследователь водоемов Камчатки Е.М. Крохин (1936). В 1970–80-е гг. здесь работали экспедиции КоТИНРО и ДВО РАН. Среди участников научных групп следует упомянуть С.И. Куренкова и Р.М. Викторовского, М.К. Глубоковского и К.А. Савваитову. Под руководством этих специалистов было проведено обстоятельное описание разнообразия местных рыб и выявлено, что водоем населен озерной неркой-кокани и гольцом, близким к северной мальме. Обе группы рыб образуют формы, различающиеся пищевой специализацией. В 1970-е гг. были описаны экологические, морфологические и кариологические особенности трех форм гольцов, обитающих в озере, и выдвинута гипотеза о их нескольких последовательных вселениях в озеро (Викторовский, 1978). Некоторым формам гольцов оз. Кроноцкого был придан видовой ранг, но дискуссия о их



статусе и происхождении растянулась на десятилетия (Введенская, 1983; Савваитова, 1989; Борисенко, 1999; Салменкова и др., 2003; Butorina et al., 2008; Ostberg et al., 2009; Senchukova et al., 2012; Pavlov et al., 2013b).

В 2010 г. при содействии Кроноцкого государственного заповедника начато новое масштабное исследование механизмов формирования и устойчивого поддержания разнообразия рыб в водоеме. В частности, удалось обнаружить 2 ранее неописанные группы глубоководных гольцов, а также выявить ряд ключевых факторов, способствовавших формированию и поддержанию разнообразия у местных рыб. По современным представлениям ихтиофауна оз. Кроноцкого демонстрирует один из лучших в мире примеров появления новых групп (форм, видов) животных под действием экологических факторов. Разнообразие рыб, возникшее в озере, является живым свидетельством происходящих в природе эволюционных процессов без географических барьеров. На данный момент для нерки (кокани) описаны 2 эндемичные формы, для гольцов – 7 форм.

Морфологическая специализация обоих видов рыб связана в первую очередь с преобразованием ротового аппарата. При этом у нерки и гольцов специализация прошла по-разному. У кокани процесс диверсификации был связан с появлением группировки с увеличенным числом жаберных тычинок, что позволило повысить эффективность фильтрации мелких пищевых объектов. Таким путем появилась кокани, питающаяся всю жизнь планктонными ракообразными. Другая часть кокани сохранила число жаберных тычинок, характерное для родительской популяции проходной нерки. Эта группа специализируется на питании донными беспозвоночными и личинками насекомых.

У гольцов основные морфологические преобразования были связаны с изменением положения рта и степени развитости зубов на челюстях и костях ротовой полости. Гольцы освоили все доступные пищевые ресурсы, места обитания и нерестилища водной системы. Описано по меньшей мере 2 всеядные формы, 2–4 бентосоядные и 1 хищная. Две группы всю жизнь проводят в глубоководной толще вод, куда не проникает волнение и свет (профундаль), они никогда не выходят в притоки. Три другие группы населяют эпилимнион (верхний перемешанный слой водоема) и поднимаются в реки на нерест. Эволюция и специализация рыб в оз. Кроноцкое активно продолжается. В частности, прибрежные гольцы-бентофаги, нерестящиеся в разных притоках, начали осваивать различные узкие трофические ниши и адаптироваться к более эффективному потреблению наиболее массовых кормовых ресурсов, приобретая по мере специализации уникальные морфологические особенности. Хотя описываемые группировки вместе с нерестящейся в притоках всеядной формой на данный момент скорее образуют квазистационарные популяции, по совокупности морфологических признаков их можно рассматривать как отдельные формы. Анализ полиморфизма митохондриальной ДНК кроноцких гольцов показал низкий уровень различий между формами (Salmenkova et al., 2005; Radchenko et al., 2006; Ostberg et al., 2009; Senchukova et al., 2012), различия скорее связаны с уровнем генетического разнообразия. Тем не менее новейшие исследования экологии нереста форм выявили наличие устойчивой презиготической (экологической) репродуктивной изоляции между ними. Микросателлитные маркеры ядерной ДНК, по нашим данным, подтверждают репродуктивную изоляцию наиболее специализированных форм.

Рыбы с промежуточными морфотипами встречаются в озере единично. Такие особи внешне наиболее близки к всеядной форме-генералисту. В периоды нестабильности или изменений условий среды в экосистеме, по-видимому, могут временно возникать эфемерные

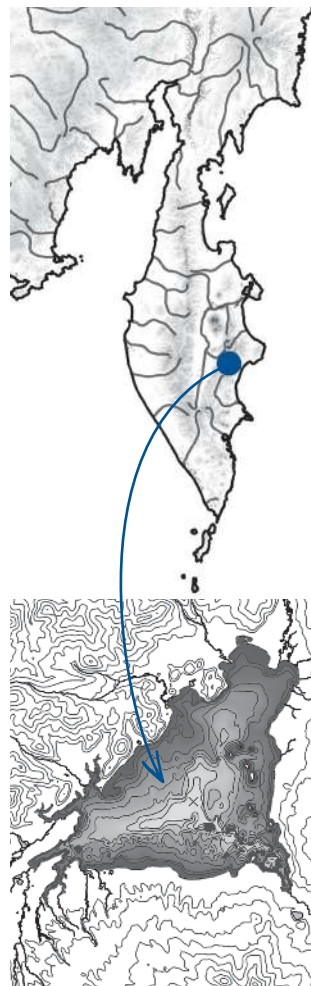
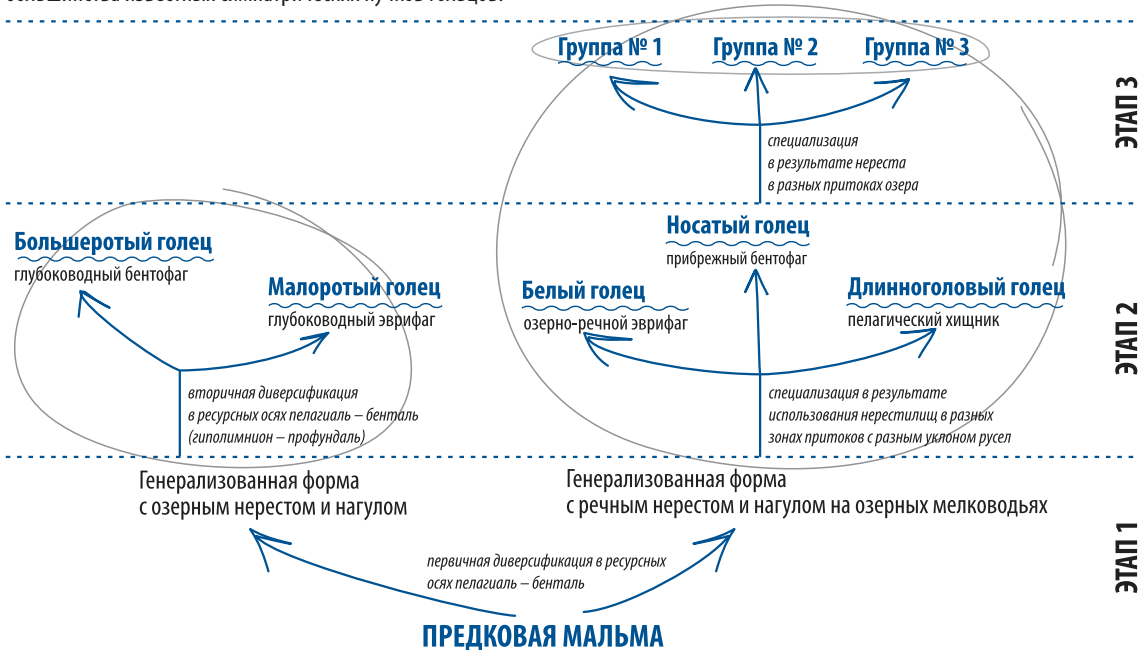


Рис. 21. Оз. Кроноцкое
площадь 246 км²
площадь водосбора 2 330 км²
максимальная (средняя)
глубина 143 (58) м
высота над у.м. 370 м.

формы. Так, по однократному сбору из истока р. Кроноцкая была описана карликовая форма гольца (Pavlov et al., 2012; Pavlov et al., 2013b), которая впоследствии больше никогда не ловилась. В условиях переменчивого климата и активного вулканизма подобные «нарушения» популяционной структуры могут повторяться многократно.

Несмотря на то, что симпатрическая диверсификация у гольцов является обычным явлением, описанным в десятках водоемов по всей Голарктике, пучок форм из оз. Кроноцкое занимает в этом списке особое место. На данный момент это единственный известный в мире водоем, где совместно обитает 5, а с учетом морфологических групп у прибрежных гольцов-бентофагов – 7 форм. Беспрецедентно высокое разнообразие связано, по-видимому, с особенностями биологии самой мальмы, преадаптированной, в отличие от многих других видов гольцов, к нересту в водотоках. По нашим представлениям эволюция гольцов оз. Кроноцкое проходила как минимум в 3 этапа (см. схему). На первом образовались две формы, одна из которых продолжила нереститься в реках и стала осваивать ресурсы эпилимниона (как типичная озерно-речная мальма), другая перешла к озерному нересту и обитанию в профундали, т.е. произошло первичное разделение в ресурсных осях «пелагиаль-бенталь». На втором этапе форма с озерным нерестом вторично разделась по тем же ресурсным осям на глубоководного эврифага и специализированного бентофага (левый блок схемы). У гольцов с речным нерестом за счет высокой разнокачественности популяционной системы и освоения различных типов нерестилищ выделились группировки хищников и бентофагов (правый блок). Разделению на формы способствовал отбор по миграционной активности рыб, связанной с гормональным статусом и общей интенсивностью метаболизма. На третьем этапе наметилась тенденция к разделению прибрежных бентофагов и, возможно, эврифагов на несколько морфологических групп. Вероятно, благодаря строгому хоумингу происходит изоляция части группировок по местам нереста. Направление новейшей диверсификации бентофагов определяется специализацией ротового аппарата для более эффективного схватывания подвижных жертв (гаммарусов). Генетически и морфологически наиболее обособлены в пучке форм глубоководный бентофаг и эпилимнический хищник с речным нерестом. Эти формы полностью репродуктивно изолированы друг от друга и от прочих форм и находятся на полярных частях ресурсных осей. Высокая степень обособленности крайних групп подтверждает ключевое значение базовых экологических механизмов симпатрической диверсификации у гольцов, способствующих формированию репродуктивной изоляции в сжатые сроки. Факторы, индуцирующие генеральное направление специализации, вероятно, должны быть универсальны для большинства известных симпатрических пучков гольцов.



Северная мальма *Salvelinus malma* гольца оз. Кроноцкое: белый голец



sb 22 (18–24)
pc 33 (24–40)
II 136 (130–143)
vt 70 (57–66)
rb 10–14
D 9–11
A 8–9
P 11–15
V 7–9

Размеры. Речные белые голцы достигают длины 30 см и массы 250 г. Крупные рыбы, обитающие в озере, вырастают до 80 см и массой превышают 4.5 кг. Нерестовая группировка включает особей крупнее 20 см, модальной группой на нерестилищах являются рыбы длиной 30–60 см и массой 0.2–2 кг. Размеры самцов и самок близки.

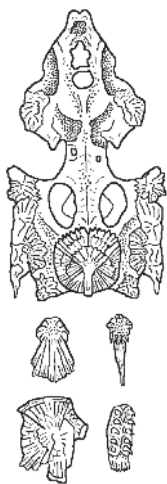
Образ жизни. Большая часть популяции представлена озерно-речной жизненной формой. Некоторые рыбы могут все лето держаться в устьях притоков. В котлах порогов вблизи нерестилищ обитают многочисленные оседлые речные группировки. Соотношение полов повсеместно близко к 1 : 1.

Молодь нагуливается в верхнем – среднем течении рек от 3 до 5 лет, при размере 8–20 см мигрирует в озеро. Белые голцы обоих экотипов достигают половой зрелости в возрасте 5+...7+, предельный возраст составляет 13–14 лет. Нерестовая миграция из озера начинается в десятых числах августа и продолжается до середины сентября. Так же как и мальма, белые голцы строят гнезда; диаметр нерестовых бугров варьирует от 0.5 до 2 м. Нерест продолжается с десятых чисел сентября до середины октября. Плодовитость составляет 1000–2500 икринок. В реках молодь питается водными беспозвоночными и личинками амфибиотических насекомых. У неполовозрелых рыб, населяющих озерную акваторию, в питании преобладают бентосные организмы, обитающие на небольшой глубине на поверхности грунта: легочные моллюски и личинки хирономид. По мере роста спектры питания меняются, в конечном итоге крупные рыбы полностью переходят на хищничество, питаются кокани и молодьью голцов. Старшие рыбы летом охотятся на кокани и глубоководных голцов в профундали.

Морфология. Форма тела и головы белых голцов варьирует в широких пределах. Голова может быть конической или сильно вытянутой (0.17–0.22 длины тела). Типизировать наблюдаемый полиморфизм и выявить связь формы головы с особенностями питания не удастся. Рот конечной у обоих экотипов, челюсти равной длины, верхняя челюсть изогнутая, в длину чаще 0.50 головы. У мелких и средних рыб тело прогонистое, сжатое с боков, среди крупных рыб встречаются очень высокотелые. Хвостовой стебель высокий, основание хвостового плавника закругленное или трапецевидное, хвостовой плавник усеченный. Крупные белые голцы отличаются огромным желудком. По внешнему облику данная форма наиболее близка к предковой северной мальме.

Окраска. У неполовозрелых рыб голова и туловище сверху светло-зеленые, серые или оливковые, редко – бурые. Бока серебристые, брюхо белое или желтоватое. На спине и боках тела многочисленные мелкие (меньше диаметра зрачка) светлые пятнышки с желтоватым или розоватым оттенком. На спинном и анальном плавниках также есть мелкие пятна. Челюсти обычно грязно-желтые. Окраска хвостового плавника крайне пролиморфна, иногда встречаются особи с серебристыми лучами и светлой каймой по краю лопастей. Нерестовая окраска подробно описана ниже.

Краниология. Рострум слабо раздвоенный или скругленный (единично), его ширина в 1.5 раза уже моста; ямка выражена отчетливо. Этмоидные фонтанели две. Орбитальные выступы короткие, развиты у 75 % рыб. На мосту



также имеются мелкие фонтанели. Pteroticum достигает (40 %) или налегает на sphenoticum. Supraoccipitale не достигает (60 %) или достигает краев дорзальных фонтанелей. Череп низкий, дорзальный профиль прямой.

Supraethmoideum клиновидной формы, с широкой задней частью. Vomer с развитыми гребнями на головке и узкой рукояткой, зубы расположены в прямой ряд (60 %), V-образно (30 %) или гроздью. Пластика glossohyale узкая, со скругленным передним краем и слабо зазубренным задним; добавочных зубов нет. Hyomandibulare с ровным передним краем и развитым задним гребнем, латерального гребня не бывает. Форма maxillare слабо изогнута.

Условия обитания. В реках молодь разделяется на территориальную и стайную группировки. На магистральных участках русла мальки удерживают индивидуальные кормовые участки вдоль берегов, на поток не выходят. Напротив, в ямах порогов молодь вместе со взрослыми речными рыбами образует стаи по 20–30 особей, держится на участках с обратным течением. В озере мелкие белые гольцы встречаются вдоль всего побережья в диапазоне глубин 1–20 м. Крупная рыба в основном концентрируется на небольшой глубине около берегов, образует скопления в истоке р. Кроноцкая и в устьях впадающих в озеро притоков. Наиболее крупные экземпляры начинают выходить в пелагиаль и профундаль. Нерест происходит в верхнем течении рек на участках с порожиисто-водопадным руслом. Гнезда, как правило, сооружаются в зоне фильтрации руслового потока в дно перед сливами порогов. Рыбы крупнее 50 см занимают центральную часть русла, более мелкие нерестятся на отмелях и в боковых протоках.

Статус. Первые сборы белого гольца были проведены П.Ю. Шмидтом в 1908 г. в рамках Камчатской экспедиции Ф.П. Рябушинского. Коллекция на данный момент находится в Зоологическом музее Санкт-Петербурга. Детальное описание выполнено Р.М. Викторовским (1978). Единого мнения о систематическом статусе данной группировки не существует. Первоначально белый голец был описан как подвид северной мальмы (Викторовский, 1978), позже М.К. Глубоковский включил его в состав вида *S. albus* Glubokovsky, 1977, описанного им ранее из бассейна р. Камчатка (Глубоковский, 1995). В то же время К.А. Савваитова (1989) рассматривала группировку в составе мальмоидного комплекса. Полиморфизм мтДНК не выявил отличий белого гольца от северной мальмы (Oleinik et al., 2010). При этом молекулярная дивергенция популяций из оз. Кроноцкое и р. Камчатка выше, чем между большинством удаленных популяций мальмы (Zhivotovsky et al., 2016). Белый голец представляет собой наиболее многочисленную форму в оз. Кроноцкое.

Внешний вид



Оседлые взрослые рыбы из притоков озера



Взрослые рыбы из озера. Наблюдается высокий полиморфизм по форме головы и окраске

Северная мальма *Salvelinus malma* гольцы оз. Кроноцкое: длинноголовый гольец



sb 23(21–25)
pc 32 (24–43)
ll 131 (120–142)
vt 66 (63–68)
rb 10–14
D 9–12
A 8–10
P 11–14
V 8–10

Размеры. Крупные рыбы, предельная длина составляет 65 см, масса – 2,2 кг. Половой зрелости достигают при длине 34 см; в нерестовом стаде преобладают особи размером 40–50 см. Размеры самцов и самок близки.

Образ жизни. Структура популяции мономорфная. Морфологические или экологические группировки у длинноголового гольца не известны, карликовых самцов не обнаружено. Молодь проводит от 3 до 5 лет в самых верхних рек в районе нерестилищ; при размере 10–20 см мигрирует в озеро. Длинноголовые гольцы достигают половой зрелости в возрасте 5+...7+, максимально зафиксированный возраст составляет 13–14 лет. Нерестовая миграция начинается с середины августа и продолжается до первых чисел сентября. Нерест происходит с середины сентября до середины октября. Плодовитость составляет 1000–2500 икринок. В реках молодь питается личинками амфиботических насекомых. После миграции в озеро длинноголовые гольцы становятся хищниками, потребляя сначала молодь, а по мере роста и взрослому кокани. По своей биологии являются хищниками-угонщиками.

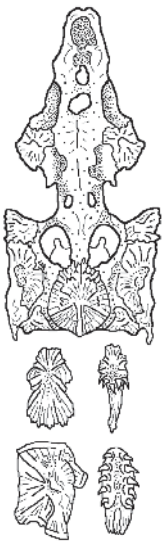
Морфология. Голова удлинённая, низкая, средней длиной 0,22 от тела. Лоб прямой, рыло вытянутое. Рот конечный, верхняя челюсть длиннее нижней, заходит далеко за задний край глаза. Верхняя челюсть дугообразная, сильно загнута вниз, составляет 0,57 от длины головы. Тело низкое и прогонистое. Хвостовой стебель укороченный и высокий, основание хвостового плавника закруглённое или трапецевидное, его лопасть чаще усечённая. От всех прочих форм отличается чрезвычайно большой головой и торпедовидным телом с отставленными назад плавниками.

Окраска. Имеет типичную пелагическую окраску. Туловище выше боковой линии серое с серебристым отливом, ниже боковой линии серебристое. Пятна на теле бледно-оранжевые, почти невидны. Голова сверху серо-зеленая или черная, снизу серебристая. Челюсти также светлые, без желтого окаймления. Хвостовой плавник серый, основания лучей с серебристыми вставками; пятен на плавниках нет.

Краниология. Рострум слабо раздвоенный (60 %) или скругленный, длинный, его основание шире моста; ямка очень крупная и глубокая. Этмоидный отдел гипертрофирован, с короткими орбитальными выступами. Этмоидных фонтанели две. На мосту фонтанели имеются. Pteroticum достигает (40 %) или налегает на sphenoticum. Supraorbitale достигает или заходит за края (единично) дорзальных фонтанелей. Череп низкий, дорзальный профиль прямой.

Supraethmoideum с крупной вытянутой головкой, которая обычно уже задней части. Vomer с узкой головкой, широкой и длинной рукояткой; зубы у мелких особей расположены поперечно, у крупных – V-образно или гроздьё. Glossohyale с закругленным передним краем и зубренным задним; добавочных зубов нет. Nuomandibulare с прямым передним краем и развитыми гребнями (включая латеральный). Maxillare у крупных рыб сильно изогнутая.

Условия обитания. Молодь на этапе нагула населяет укрытия истоков рек в районах нерестилищ. В озере неполовозрелые и взрослые особи характеризуются сходным образом жизни – обитают на открытой акватории,



к берегам подходят редко. Длинноголовые голецы следуют за стадами своего основного пищевого объекта – кокани. Мелкие рыбы в основном ловятся в центральной части крупных закрытых заливов. В весеннее время длинноголовые голецы концентрируются в юго-западной части озера, по мере прогрева водоема и расселения стад кокани также распределяются по всей акватории. Рыбы редко поднимаются к поверхности и в основном концентрируются на границах эпилимниона на глубине 10–15 м. Нерест происходит только в верховьях крупнейших притоков, впадающих в реки Унана и Лиственничная. Длинноголовые голецы поднимаются выше участков пороисто-водопадного русла и нерестятся в небольших водотоках с относительно спокойным течением.

Статус. Впервые описан Р.М. Викторовским (1978) как новый вид *S. kronocius* Viktorovsky, 1978. Единого мнения о систематическом статусе данной группировки не существует. К.А. Савваитова (1989) рассматривала длинноголового гольца как форму мальмы. Результат анализа полиморфизма 11 локусов микросателлитной ядерной ДНК (smт3, 10, 17, 21, 22, 24; sco204, 205, 218; Ssa197; SSOSL456) показал, что данная форма является одной из двух наиболее обособленных (наряду с большеротым гольцом) в пучке кроноцких голецов. Она полностью репродуктивно изолирована от прочих форм (неопубликованные данные, молекулярные исследования проведены Е.С. Бочаровой в лаб. молекулярной генетики ВНИРО). Численность низкая, по-видимому, ограничена из-за небольшой площади нерестилищ. Длинноголовый голец является уникальным узкоареальным эндемиком и нуждается в соблюдении строгих мер охраны популяции.

Внешний вид



Взрослые рыбы из озера.

Полиморфизм по форме головы и окраске не проявляется

Северная мальма *Salvelinus malma* гольца оз. Кроноцкое: большеротый голец



sb 16 (15–18)
pc 33 (27–42)
ll 127 (123–132)
rb 10–12
D 8–10
A 7–9
P 12–14
V 8–9

Размеры. Рыба среднего размера, длиной до 36 см и массой до 360 г. Половой зрелости достигает при длине более 20 см и массе 100 г. В нерестовом стаде преобладают особи размером 27–30 см, размеры самцов и самок близки.

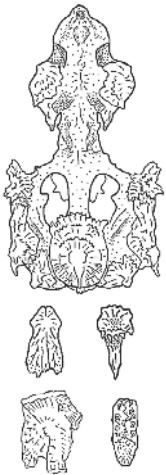
Образ жизни. Структура популяции монотипная, обособленных экологических групп не выявлено. Молодь, по всей видимости, так же как и взрослые рыбы, обитает в профундали водоема. Большеротые гольцы достигают половой зрелости в возрасте 5+...7+, максимальный зафиксированный возраст составляет 13+. Непосредственно во время нереста наблюдения не проводились, однако, судя по косвенным признакам, нерест происходит в юго-западной части озера в январе – феврале, на глубине 50–60 м. Плодовитость большеротых гольцов варьирует от 300 до 850 (в среднем 550) икринок. Рыбы всех возрастов питаются личинками хирономид, олигохетами и мелкими двустворчатыми моллюсками.

Морфология. Голова коническая, средней длиной 0.20 от тела. Выдаются надглазничные дуги; крупные глаза расположены ближе к верхней части головы. Верхняя челюсть прямая, далеко заходит за задний край глаза, составляет 0.50 от длины головы; нижняя челюсть длинная, изогнутая, выступает вперед верхней. Рот широкий, имеет верхнее положение. Тело вальковатое, хвостовой стебель длинный и низкий. Хвостовой плавник усеченный или слабовеямчатый. От прочих форм отличается верхним ртом и длинными парными плавниками. Большеротые гольцы рано приобретают характерные черты, и уже при длине тела 7–10 см хорошо идентифицируются по характерному изгибу нижней челюсти.

Окраска. Туловище выше боковой линии серое с металлическим отливом, хорошо заметными и многочисленными бледно-красными пятнами. Ниже боковой линии туловище светло-серое или серебристое с переходом до красного или белого на брюхе, пятна красные или розовые, хорошо заметные, меньше диаметра зрачка. Голова темно-зеленая, режа черная сверху и серо-серебристая с боков. Челюсти серые, иногда имеют оранжевую или желтую окантовку.

Краниология. Рострум скругленный, короткий, ширина его основания сопоставима с шириной моста; роstralная ямка хорошо выражена. Этмоидные фонтанели у 70 % рыб закрыты хрящевой пленкой; у 20 % особей имеется лишь одна фонтанель небольшого размера. Орбитальные отростки этмоидного отдела хорошо развиты. На мосту фонтанели имеются у 40 % рыб. Pteroticum налегает на sphenoticum. Supraoccipitale не достигает (40 %) или достигает краев дорзальных фонтанелей. Череп высокий, дорзальный профиль прямой.

Supraethmoideum клиновидной формы, головка по ширине сопоставима с задней частью. Vomer с округлой массивной головкой, зубы у половины рыб расположены не поперечно, а V-образно; лишь у трети особей рукоятка кости заметно уже головки. Glossohyale со срезанным передним краем и гладким срезанным (60 %) или приостренным задним; зубы мелкие, имеется добавочный центральный ряд. Hyomandibulare с ровным передним



краем и развитым задним гребнем. Форма maxillare прямая и узкая, кость без гребня. Dentale имеет характерный изогнутый профиль. Articulare с низким задним краем и сильно укороченным восходящим отростком. Parashenoideum с расширенной передней частью без перетяжки.

Условия обитания. Населяет озерную котловину, в реках и ручьях бассейна встречен не был. Большеротые голец обитают в профундали, предпочитая участки с мягкими илистыми грунтами. Максимальная численность отмечена в придонном горизонте на глубинах 30–60 м, отдельные экземпляры ловятся до глубины 100 м. По водоему распределены равномерно, встречаются как в открытой части, так и в глубоководных участках заливов. В ночное время могут подходить к берегам.

Статус. Впервые форма обнаружена в 2013 г. в ходе сетного облова озерной профундали (Markevich et al., 2017). Систематический статус данной группировки не определен, но молекулярно-генетические исследования (анализ изменчивости 11 микросателлитных локусов) однозначно свидетельствуют об обособленности большеротого гольца от прочих форм пучка Кроноцкого озера. Репродуктивная изоляция формы не вызывает сомнения. Численность находится на высоком уровне. Большеротый голец защищен особым природоохранным режимом Кроноцкого биосферного заповедника.

Внешний вид



Взрослые рыбы из озера

Северная мальма *Salvelinus malma*

гольцы оз. Кроноцкое: малоротый гольец



sb 19 (15–22)
 pc 32 (24–43)
 ll 126 (121–136)
 rb 10–13
 D 9–11
 A 8–10
 P 12–13
 V 7–9

Размеры. Мелкие рыбы длиной до 30 см и массой до 140 г. Половой зрелости достигают при длине более 15 см и массе 25 г. В нерестовом стаде преобладают особи длиной 20–22 см; размеры самцов и самок близки.

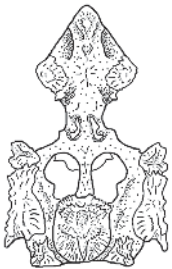
Образ жизни. Структура популяции мономорфная. Специальных морфологических или экологических групп не выявлено. Молодь концентрируется на мелководьях вблизи нерестилищ в юго-западной части озера. По мере роста заселяет гипolimнион водоема. Малоротые гольцы достигают половой зрелости в возрасте 4+...5+, максимальный зафиксированный возраст составляет 12 лет. Нерестятся непосредственно в озерной котловине с конца октября по середину декабря. Плодовитость варьирует от 150 до 500 (в среднем 280) икринок. Малоротые гольцы имеют более широкий спектр питания по сравнению с большеротыми. Помимо бентосных организмов (олигохет, личинок хирономид, двустворчатых моллюсков) в желудках встречаются куколки и имаго насекомых, планктонные ракообразные, которых малоротые гольцы потребляют из водной толщи.

Морфология. Голова скругленная, составляет 0.19 от длины тела. Челюсти равной длины, верхняя – прямая и тонкая, не заходит за край глаза (0.45 от длины головы). Рот небольшой конечный. Тело грацильное, брюхо перед брюшными плавниками имеет характерный клиновидный выступ. Плавники длинные, но не широкие. Хвостовой стебель длинный и низкий. Хвостовой плавник с явственной выемкой. Характерной особенностью данной формы является чрезвычайно большой диаметр глаза – 0.32 от длины головы. В морфологии головы и тела прослеживаются педоморфные черты. Идентификация неполовозрелых особей затруднительна, т.к. они похожи на некрупных белых гольцов.

Окраска. Окраска боков светлая, спина темная, плавники бледно-красные со слабо заметным белым окаймлением. Пятнышки на теле блеклые, светло-розового цвета, иногда почти незаметны, у ряда взрослых особей на теле видны раг-пятна. На плавниках пятнышек нет.

Краниология. Рострум заостренный, ширина его основания часто уже моста; роstralная ямка не выражена. У 30 % рыб имеется лишь одна небольшая этмоидная фонтанель. Сам этмоидный отдел укороченный, без орбитальных выступов. На мосту фонтанели крупные, симметричные. Pteroticum с характерными латеральными гребешками, налегает на sphenoticum. Supraoccipitale достигает задних краев дорзальных фонтанелей.

Supraethmoideum с округлой головкой, выраженным перехватом и удлиненной узкой задней частью. Vomer с вытянутой головкой без гребней, зубы расположены в прямой ряд (70 %); вариант с узкой рукояткой встречается единично. Glossohyale со срезанным (55 %) или скругленным передним краем и гладким приостренным (70 %) или срезанным задним краем; у 40 % рыб имеются добавочные зубы. Nuomandibulare с ровным передним краем и небольшим латеральным гребнем; задний гребень у трети рыб не развит. Maxillare без гребня, чаще прямой формы, заметно шире, чем у большеротых гольцов. Articulare с низким задним краем и сильно укороченным восходящим отростком. Parashenoideum с узкой передней частью и выраженной перетяжкой типичной для мальмы формы.



Условия обитания. Населяет котловину озера, в реках и ручьях бассейна не встречается. Малоротые голец в основном держатся в толще воды и у дна на глубине 20–50 м, отдельные экземпляры – на глубинах до 100 м. По водоему распределены равномерно, попадают как в профундали открытой части, так и в глубоководных участках заливов. В ночное время могут подходить к берегам. Нерест происходит на глубинах 30–40 м в заливе озера, из которого берет начало р. Кронецкая. Нерестилища расположены вдоль крупноглыбовых лавовых потоков вулканов Крашенинникова и Кронецкой сопки.

Статус. Малоротый голец впервые обнаружен в 2013 г. (Markevich et al., 2017). Систематический статус данной группировки не определен, но, по всей видимости, он не ниже, чем у белого гольца. Численность высокая, форма защищена особым природоохранным режимом Кронецкого биосферного заповедника.

Внешний вид



Взрослые рыбы из озера

Северная мальма *Salvelinus malma* гольцы оз. Кроноцкое: носатый гольец



sb 21 (18–23)
pc 32 (23–41)
ll 133 (122–143)
vt 66 (63–69)
rb 10–14
D 8–11
A 7–10
P 12–14
V 7–9

По форме головы носатые гольцы разделяются на 3 хорошо обособленные морфологические группы, которые нерестятся на разных нерестилищах и могут быть рассмотрены как отдельные формы. Наиболее многочисленный морфотип N1 (70 % носатых гольцов) отличается скругленным широким рылом, развитыми (в крайних вариантах – гипертрофированными) соединительнотканными накладками на челюстях; нижняя челюсть всегда закрывает небо целиком. Носатые гольцы N2 (20 %) характеризуются узким заостренным рылом, полным отсутствием соединительнотканых накладок на челюстях; нижняя челюсть укорочена и не закрывает часть неба. Гольцов N3 отличает характерное «шишковидное» расширение на рыле. Соединительнотканые накладки развиваются только на переднем конце челюстей. Нижняя челюсть укороченная, с «валиком» по краю; небо всегда остается частично открытым (рис. 22).

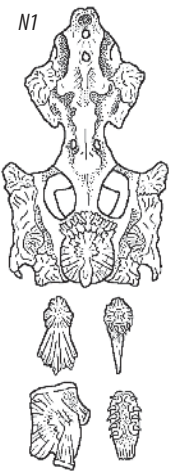
Размеры. Рыбы всех морфотипов имеют сходные размеры. Предельная длина 46 см, масса – до 0.7 кг. Половой зрелости достигают при длине тела 20–35 см. В нерестовой группировке преобладают особи длиной 28–35 см и массой до 500 г, размеры самцов и самок близки.

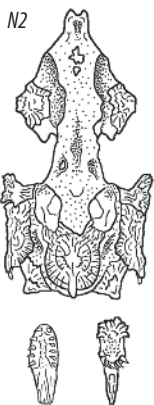
Образ жизни. Подавляющая часть рыб ведет озерно-речной образ жизни, однако в районах нерестилищ у всех морфотипов обнаружены карликовые самцы. Гольцы морфотипа N1 в озере разделяются на 2 экологические, резко различающиеся по питанию группировки.

Молодь проводит не более трех лет в реках недалеко от нерестилищ, затем мигрирует в озеро. Носатые гольцы достигают половой зрелости в возрасте 5+...7+, максимальный зафиксированный возраст составляет 15 лет. Нерестовая миграция начинается с десятых чисел августа и продолжается до середины сентября; к зиме производители скатываются в озеро. В реке у молоди в питании доминируют личинки амфибиотических насекомых. После миграции в озеро рыбы продолжают потреблять амфибиотических насекомых и донных беспозвоночных. Небольшая часть (около 30 %) взрослых гольцов морфотипа N1 всю жизнь в озере потребляет личинок хирономид и изредка моллюсков; характер питания не избирательный – пищевой комок по массе может содержать до 70 % непищевых частиц. Основная часть рыб морфотипа N1 и все особи двух других морфотипов питаются исключительно гаммарусами; характер питания избирательный. Такие рыбы отличаются более высокими темпами роста и крупными размерами, живут они в среднем на 2-3 года дольше (Бусарова и др., 2015, 2017).

Морфология. Тело всех носатых гольцов прогонистое, позади спинного плавника сжатое с боков, основание хвостового плавника закругленное или трапециевидное, хвостовой плавник усеченный. Парные плавники длинные. У рыб N2 и N3 более короткий и высокий хвостовой стебель, брюшные плавники отставлены назад. Также рыбы N2 и N3 отличались от N1 более короткими жаберными тычинками, часто редуцированными или искривленными.

Гольцы морфотипа N1 характеризуются конической головой средней длиной 0.18 от тела; высота головы в среднем составляет 0.79 длины. Верхняя челюсть широкая, в длину 0.43 длины головы, нижняя – 0.58 длины.





Около островов встречаются носатые гольцы с широкими «губами», которых также можно рассматривать как вариант морфотипа N1. Характерные соединительно-тканые накладки на челюстях, формирующие специфический облик этих рыб, являются, по-видимому, результатом реализации эпигенетической адаптации, возникающей при питании с твердого абразивного субстрата.

Носатые гольцы N2 отличаются приостренной головой, имеющей среднюю длину 0.19 тела; высота головы 0.75 длины. Верхняя челюсть узкая, в длину 0.50 длины головы, нижняя — 0.52 длины. Голова гольцов N3 имеет среднюю длину 0.20 тела; высота головы 0.73 длины. Верхняя челюсть узкая, в длину 0.51 длины головы, нижняя — 0.49 длины.

Окраска. По окраске морфотипы не различаются. Голова и туловище сверху светло-зеленые, серые или оливковые, редко — бурые. Бока тела окрашены так же, как и спина, но несколько светлее. Брюхо бывает ярко-оранжевым, светло-оранжевым, кирпично-красным или желтым. На спине и боках многочисленные мелкие (меньше диаметра зрачка) пятнышки розоватого или красного цвета. Спинной и хвостовой плавники темно-серые, без пятен; по краю хвостового плавника иногда имеется оранжевая кайма.

Краниология. Три морфотипа носатых гольцов различаются рядом качественных признаков строения черепа. Рострум у гольцов N1 слабо раздвоенный (60 %) или скругленный, в 1.4–1.6 раз уже моста, в длину меньше 20 % этмоидного отдела; ямка имеется. Этмоидные фонтанели две (65 %), маленькие, или имеется только задняя. Дорзальный профиль этмоидного отдела с переломом за счет опущенного рострума. Pteroticum с укороченными задними выростами, достигает (40 %) или налегает на sphenoticum. Supraoccipitale закрывает заднюю стенку хондрокrania, не достигает (60 %) или достигает краев дорзальных фонтанелей.

У гольцов N2 рострум всегда раздвоенный, в 1.9–2.0 раза уже моста, в длину 25–32 % этмоидного отдела. У гольцов N3 рострум равен по ширине мосту, в длину более 46 % этмоидного отдела. Supraoccipitale у гольцов N2 и N3 достигает (50 %) или выходит за края фонтанелей, при этом задняя сторона черепной коробки хрящевая. Дорзальный профиль хондрокrania у этих морфотипов прямой как у белого гольца. Этмоидные фонтанели чаще две. Орбитальные выступы развиты у всех морфотипов. На мосту одна (40 %) или две крупные фонтанели.

Supraethmoideum носатых гольцов шире в задней части; перехват выражен. Nuomandibulare с ровным передним краем и слабо развитым вентральным отростком; у большинства рыб развиты задний и небольшой латеральный гребни. Морфотипы различаются формой и озублением костей спланхнокраниума. У гольцов N1 maxilla широкая прямая (90 %) или узкая прямая; vomer с прямым рядом мелких зубов (60 %) или V-образным рядом; dentale с глубокой вырезкой и скошенным передним концом. У гольцов N2 maxilla узкая и изогнутая; vomer с массивной головкой, гроздью крупных зубов (80 %) или V-образным рядом; dentale типичной формы, с гроздью крупных зубов в передней части. У гольцов N3 maxilla узкая и прямая; vomer массивный, с гроздью зубов (80 %) или V-образным рядом; dentale вытянутой формы, с гроздью крупных зубов в передней части. У гольцов N2 и N3 зубы на glossohyale смещены вперед; добавочных зубов не бывает.

Ряд особенностей строения рта трех морфотипов связан с различным положением зон смыкания/сжатия озубленных костей. В типичном для мальмы случае смыкание нижней и верхней челюстей происходит по всему краю челюстной дуги, нижняя челюсть своим концом примыкает к углу сочленовного отростка maxilla. Такой вариант характерен для носатых гольцов морфотипа N1. У гольцов N2 и N3 в связи с укорочением нижней челюсти смыкания челюстной дуги по переднему краю не происходит, но за счет измененного положения зубов на языке и сошнике, по-видимому, достигается эффективное сжатие пищевых объектов в ротовой полости.

Условия обитания. Во время речного периода жизни молодь занимает биотопы со спокойным течением, после миграции в озеро рыбы расселяются вдоль берегов. Все 3 формы населяют одни и те же биотопы (мелководья до глубины 10–15 м), предпочитая участки с жесткими грунтами: галечниками или крупнокаменистыми глыбовыми навалками. Основные скопления отмечены около островов, вдоль скальных берегов заливов Унана, Узон и Крашенинникова, а также в районе истока р. Кроноцкая, в биотопах, сформированных лавовыми потоками вулканов Крашенинникова и Кроноцкая сопка.



N1



N2



N3

Рис. 22. Разнообразие формы головы носатых гольцов.

Нерест трех морфотипов проходит в разных притоках озера – обнаружена строгая пространственная изоляция по местам размножения. Наиболее распространенный морфотип N1 осваивает нерестовые участки в среднем течении рек или в небольших ручьях с полугорным характером русла. Нерест всегда проходит большими группами по всей ширине водотоков на отмельных участках вдоль намываемого берега, в боковых протоках, местах слияния русел рукавов и проток в зоне подпора, или в расширениях магистрального русла. Рыбы строят гнезда диаметром 30–40 см.

Носатые гольцы N2 размножаются в ручьях с мощным грунтовым питанием (т.н. «лососевые ключи»), впадающих в р. Долинная; строят бугры в медиальной части русла между гравийными гребнями и куртинами растительности. Гольцы N3 поднимаются на нерест в среднее течение р. Крашенинникова с равнинным меандрирующим руслом. Пик нереста приходился на разное время: гольцы N1 размножаются в сентябре, N2 – с середины августа по десятые числа сентября, N3 – в конце сентября – начале октября. На нерестилищах рыбы с промежуточным морфотипом не попадают.

Статус. Первые сборы носатого гольца были проведены П.Ю. Шмидтом в 1908 г. в рамках Камчатской экспедиции Ф.П. Рябушинского. Коллекция на данный момент находится в Зоологическом музее Санкт-Петербурга. Типовой экземпляр, судя по характерным соединительнотканым накладкам на челюстях, был пойман около островов. Детальное описание носатого гольца было проведено Р.М. Викторовским (1978). Группировка была описана как отдельный вид *S. schmidt* Viktorovsky, 1978. Единого мнения о систематическом статусе носатого гольца не существует, по мнению К.А. Савваитовой (1989), он является узкоареальной эндемичной формой мальмы.

В первоописании носатых гольцов указывается на их чрезвычайно высокий морфологический полиморфизм (Викторовский, 1978). Р.М. Викторовским было высказано предположение, что носатые гольцы могут быть подразделены на несколько сезонных группировок, отличающихся сроками нереста. Другие исследователи озера также отмечали неоднородность популяции этой формы (Паренский и др., 2004). Типизация полиморфизма носатых гольцов впервые проведена авторами монографии (Маркевич и др., 2017). Степень изоляции и таксономический статус трех морфотипов остается дискуссионным, т.к. пока не удалось обнаружить генетических маркеров, свидетельствующих об их репродуктивной изоляции. Судя по морфологическому своеобразие и обособленности нерестовых площадей, носатых гольцов N2 и N3 следует рассматривать как более специализированные группы по отношению к N1. Общий тренд специализации носатых гольцов связан с укорочением нижней челюсти. При этом рыбы морфотипа N1, по-видимому, захватывают и удерживают добычу так же, как и неспециализированные белые гольцы, а у гольцов N2 и N3 возник несколько иной механизм работы ротового аппарата за счет изменения взаимного положения костей спланхнокраниума. Над полунижним ртом у рыб N2 и N3 выступает гипертрофированный рострум, способный нести тактильную функцию или использоваться для ворошения гальки, под которой укрываются гаммарусы. Вероятно, именно специализация ротового аппарата морфотипов N2 и N3 привела к окончательному сужению их пищевой ниши и формированию избирательного характера питания. Особенности строения головы, характерные для трех морфотипов носатых гольцов, угадываются и у карликовых самцов, которые многочисленны на нерестилищах. Все ручьевые самцы носатых гольцов отличаются полунижним ртом и выдающимся вперед рылом, при этом у рыб N2 и N3 недоразвита нижняя челюсть, а у N3 рыло длиннее, чем у N2 и N1. На этом фоне по другим биологическим характеристикам различия

между оседлыми ручьевыми самцами не выявляются, их окраска также повсеместно варьирует в широких пределах. В нижнем течении рек и в самом озере, ниже зоны нерестилищ, карликовые самцы не встречаются. Исследования разнообразия носатых гольцов продолжаются.

Внешний вид



Карликовый самец N1



Карликовый самец N2



Карликовый самец N3



Рыба из озера, морфотип N1



Рыба из озера, морфотип N1 с хрящевыми обкладками челюстей



Рыба из озера, морфотип N2



Рыба из озера, морфотип N3

Северная мальма *Salvelinus malma* гольцы оз. Кроноцкое: особенности морфологии молоди

Вопреки сложившимся представлениям о генерализованном развитии форм кроноцких гольцов на ранних этапах жизни (Викторовский, 1978; Глубоковский, 1995), морфологические различия между ними начинают проявляться еще на пестряточной стадии. На фоне вариаций в окраске, высоте тела, длине и положении плавников молодь, обитающая вблизи нерестилищ разных форм, достоверно различается длиной и формой головы, положением рта, длиной челюстей.



Белый гольец



Длинноголовый гольец



Носатый гольец



Большеротый
голец



Малоротый гольец

Северная мальма *Salvelinus malma* гольцы оз. Кроноцкое: нерестовая биология

Эндемичные гольцы Кроноцкого озера по типу избираемых нерестилищ разделяются на 2 группы: с ранним речным (белый, длинно-головый, носатый) и поздним озерным (большеротый, малоротый) нерестом. Рыбы из первой группы мигрируют в притоки и размножаются в одно время – в период с конца августа по начало октября. Икра закапывается на участках фильтрации руслового потока в дно, как у типичной анадромной мальмы (рис. 23 А, Б, В). При этом формы различаются характером избираемых нерестилищ, а пространственная изоляция между местами нереста достигается благодаря различиям в мотивационной составляющей реореакции *sensu* D.S. Pavlov (1994). Для каждой формы в период нерестовой миграции вверх по течению характерны свои критические скорости течения и реопреферендум. Белые гольцы размножаются на участках среди порогов при скоростях течения 1.3–1.6 м/с, выбирая места с крупной галькой между порогами и гребнями (рис. 23 А) на прямолинейных отрезках русел. Инкубация икры происходит при чрезвычайно низких температурах: среднемесячные температуры в период с ноября по апрель составляют 0.2–0.5 °С. Все группировки носатых гольцов предпочитают размножаться на гравийном субстрате в боковых протоках со спокойным течением или на отмелях в среднем и нижнем течении рек. Скорость потока на нерестилищах составляет 0.7–1.1 м/с (рис. 23 Б). Инкубация происходит при относительно высоких температурах. Для групп N1 и N3 среднемесячные температуры инкубации икры составляют 1.1–1.9 °С; для группы N2 инкубационные температуры выше: 2.3–2.5 °С. Длинноголовые гольцы характеризуются чрезвычайно высокой плавательной способностью, они поднимаются по рекам выше всех и нерестятся в порожисто-водопадных истоках при скоростях течения до 1.6–2.0 м/с (рис. 23 В). Их нерестилища отделены системами крупных порогов и протяженными быстринами, непреодолимыми для всех остальных форм. Инкубационные температуры выше, чем у белых гольцов, но ниже, чем у носатых, и составляют в период с ноября по апрель 0.5–1.0 °С.

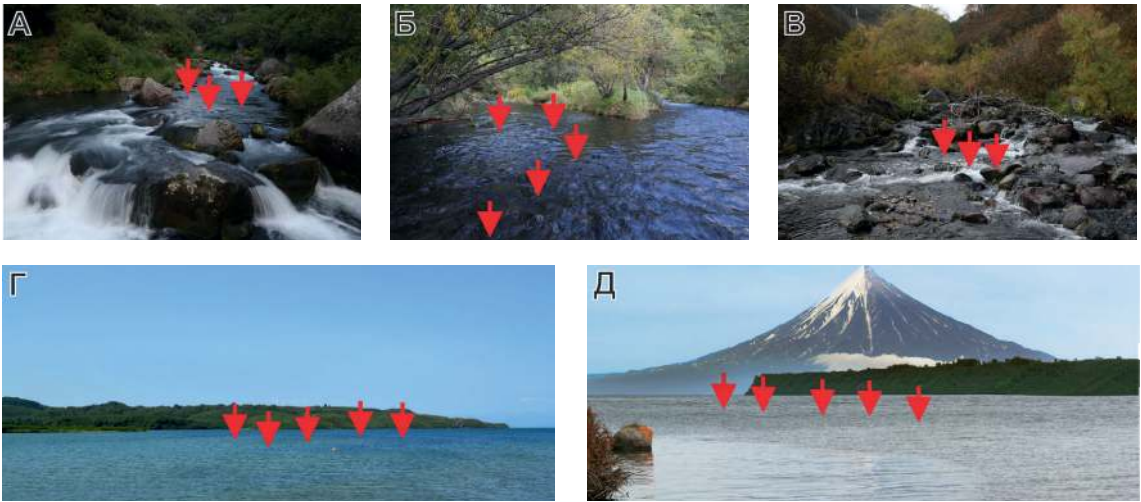


Рис. 23. Типовые места нереста различных форм гольцов оз. Кроноцкое.

Рыбы с озерным нерестом разделены как по местам размножения, так и по срокам. Малоротые гольцы начинают нереститься в момент наступления осенней гомотермии в конце октября. Для размножения они выбирают затопленные участки древнего лавового потока в юго-восточной части озера (рис. 23 Г); нерест происходит на глубине 20–45 м. Температура воды при этом изменяется в пределах 4.5–4.8 °С. Большеротые гольцы нерестятся в период ледостава, в январе – феврале. Нерест происходит в юго-западной части озера на глубине 45–60 м (рис. 23 Д). В этот период температура воды на соответствующей глубине изменяется незначительно – в пределах 3.3–3.4 °С.



Белый голец



Длинноголовый голец



Носатый голец



Малоротый голец



Большеротый голец

В завершение раздела, посвященного экосистеме оз. Кроноцкое, нужно отметить отдельно, что один из факторов, способствовавших сложной диверсификации гольцов и кокани, – волновая динамика пищевых ресурсов водоема. Бенталь озера подразделяется на 3 продукционные зоны, различающиеся как по составу сообществ беспозвоночных, так и по срокам формирования максимумов продукции. Обширные крупнокаменные литоральные экосистемы до глубины 10 м (12 % площади озера, 30 км²) главным образом населены бокоплавами *Gammarus lacustris*, личинками веснянок *Arcynopteryx polaris*, хируномидами *Pseudodiamesa* spp., *Constempellina* spp., *Tanytarsus* spp., *Micropsectra* spp., легочными моллюсками *Anisus* spp. и *Limnea* spp. С осени по весну за счет ледового покрова прибрежные экосистемы оказываются переохлажденными и демонстрируют низкую продукционную способность. После распаления льда начинается быстрой прогрев литорали, к середине июля – началу августа формируется максимальная биомасса кормового бентоса. Экосистема берегового склона на глубинах от 10 до 30 м (22 % площади водоема, 55 км²) сформирована слоем мелкодисперсных седиментарных илов и находится на границе фотической зоны. Основу бентосного сообщества здесь составляют личинки хируномид *Chironomus* spp., *Stictochironomus* spp., *Sergentia* spp., *Procladius* spp. По сравнению с литоралью данная экосистема характеризуется значительно более стабильным температурным режимом. В течение зимы здесь происходит рост личинок хируномид и, соответственно, накопление биомассы кормового бентоса. Максимум продукции достигается к моменту распаления льда – в начале – середине июня. По мере вылета хируномид биомасса бентоса в течение лета снижается и достигает своего минимума к середине сентября – началу октября. Ниже берегового склона на глубине более 30 м находится профундаль (66 % площади, 161 км²), закрытая илами. В бентосном сообществе здесь доминируют двустворчатые моллюски *Pisidium* spp. и олигохеты. Экосистема характеризуется стабильным температурным режимом, эффекты летнего прогрева почти не регистрируются. Биомасса бентоса в течение всего года находится на стабильном уровне. Поскольку озеро относится к димиктическому типу, то пелагиаль разделяется на 2 зоны: высокопродукционный прогреваемый эпилимнион (4.54 м³) и низкопродукционный непрогреваемый гиполимнион (9.82 м³). В летний период 80 % всех ресурсов сосредоточены в верхнем слое. Кормовой зоопланктон представлен тремя доминирующими видами: *Cyclops scutifer*, *Leptodiantomus angustilobus* и *Daphnia longiremis*. Рачки формируют максимум продукции в конце августа – начале сентября.

Таким образом, в озере существует как минимум 4 пищевые ниши с разной продукционной динамикой. В каждой из ниш кормятся определенные группы рыб. Прибрежные экосистемы, формирующие пик продукции в середине лета, населены носатыми гольцами. По-видимому, именно в июле – августе в озеро спускается их молодь, в этот же период взрослые рыбы наиболее активно питаются и быстро растут. Экосистема берегового склона населена бентосоядной кокани. Скат ее молоди из мелких ручьев происходит в конце мая – начале июня, когда в условиях весеннего перемешивания концентрация зоопланктона находится на самом низком уровне, а биомасса бентоса на свале дна – максимальна. В итоге бентосоядная кокани занимает именно эту зону и проводит здесь всю оставшуюся жизнь. Профундаль озера населена высокоспециализированными бентофагами – большеротыми гольцами, – чей жизненный цикл полностью проходит в условиях стабильных температур и нединамической пищевой ниши (большеротые гольцы стабильно обеспечены кормовыми ресурсами в течение года). Экосистема эпилимниона населена двумя группами рыб – планктоноядной кокани и длинноголовыми гольцами. В отличие от бентофагов, скат кокани-планктофага продолжается с середины июня по конец августа. В это время происходит прогрев водных масс пелагеали и активный прирост биомассы зоопланктона. В результате кокани-планктофаги оккупируют именно эту пищевую нишу. Длинноголовые гольцы, специализирующиеся на питании планктоноядной кокани, по сути, являются интеграторами ресурсов пелагиали. Белые и малоротые гольцы не имеют постоянной пищевой ниши и могут перемещаться из одного биотопа в другой. Малоротые гольцы потребляют ресурсы берегового склона, профундали и гиполимниона. Белые гольцы могут быть встречены во всех продукционных зонах водоема. Две эти формы гольцов-эврифагов имеют наименее специализированную морфологию ротового аппарата, могут питаться со дна и в толще воды.

Подобные экосистемные блоки в том или ином виде существуют в большинстве пресных озер Голарктики. Наиболее полярное положение по времени, за которое формируется максимум кормовой продукции, здесь занимают экосистемы берегового склона и пелагиали. По-видимому, именно существование двух устойчивых пиков продукции в начале и в конце летнего периода и способствует возникновению одного из магистральных направлений микроэволюции у рыб северных широт – разделению по ресурсным осям пелагиали и бентали. Специализация по градиенту глубин бентали возможна только в случае наличия обширных литоральных и профундальных экосистем, способных прокормить высокочисленные популяции рыб. В этом ключе остаются совершенно неясными механизмы разделения несколькими симпатрическими формами единого пищевого ресурса на литорали. Так, хотя в оз. Кроноцкое 3 формы носатых гольцов питаются гаммарусами, данное эволюционное направление иногда реализуется у рыб разных групп и, в частности, отмечено у севанских форелей *Salmo ischchan* и широколобок п/сем Cottoidei из оз. Байкал.



Голец Леванидова *Salvelinus levanidovi* (Chereshnev, Skopetz et Gudkov 1989)



sb 23.1 (20–26)
pc 27.6 (19–35)
ll 138 (127–144)
vt 68.7 (66–71)
rb 11–14
D 9–12
A 8–11
P 12–15
V 8–10

Эндемик северной части Охотского моря. Места воспроизводства приурочены к горной зоне крупных рек залива Шелихова на участке от р. Яма до р. Пенжина. Вид ведет проходной прибрежный образ жизни со стадией «тысячника». Голец Леванидова – филогенетически древний вид, характеризующийся преобладанием предковых, примитивных состояний всех признаков (Гудков и др., 1991; Черешнев и др., 1991; Черешнев и др., 2002; Oleinik, Skurikhina, 1999). Его отличает нерест в зоне распространения наледей, отсутствие жилых форм (или их крайняя немногочисленность), ранний скат молоди в море, хищный образ жизни, укороченный репродуктивный цикл и повышенная плодовитость. Биология гольца Леванидова изучена явно недостаточно.

Размеры. Нерестовая группировка включает особей длиной от 40 до 67 (в среднем 45) см и массой 600–2200 (в среднем 915) г. Размеры самцов и самок близки. Скорость роста взрослых рыб ниже, чем у проходной мальмы и кунджи.

Образ жизни. Структура популяций мономорфная, жилые группировки и карликовые самцы на данный момент не известны. Миграция взрослых особей и смолтов в море проходит в мае – июне. Впервые скатывающиеся рыбы в бассейне р. Пенжина имеют возраст 0+...2+ (в среднем 1.8 лет), в р. Яма – 1+...3+ (средний возраст 2.7 лет). Во время морского нагула гольцы расселяются вдоль побережья, отдельные особи достигают устьев рек Тауйской губы. «Тысячники» летом заходят в устья рек, где нерест гольца не отмечен. В течение жизни гольцы совершают 5–7 морских миграций, предельный возраст составляет 10 лет. Половое созревание обычно начинается на 6–7 год жизни, причем рыбы этого возраста образуют модальную группу анадромных мигрантов. Анадромная миграция длится в течение июля, первыми идут половозрелые особи, которые будут нереститься в этом году, затем – пропускающие размножение. Нерест начинается во второй половине августа – сентябре на стрежне основных русел. На нерестилищах преобладают самки. Плодовитость в среднем составляет 5.6 (от 3.7 до 7.4) тыс. икринок. Рыбы строят гнезда и закапывают икру.

Мальки держатся вблизи нерестилищ, после зимовки расселяются вниз по течению. В летние месяцы молодь единично ловится в основном русле нижнего течения р. Пенжина. Пестрятки питаются организмами бентоса и дрифта, икрой хариуса и лососевых рыб; хищничают факультативно. В море голец Леванидова питается рыбой, идущие на нерест особи перестают охотиться. Зимующий голец активно поедает мелкую рыбу.

Морфология. Голова коническая, средней длиной 0.20 от тела; высота головы составляет 0.61 длины. Рот конечный, верхняя челюсть дугообразно изогнутая, в длину 0.42 головы. Тело сравнительно низкое, вальковатое. aD составляет 0.38–0.42 длины тела, aV – 0.44–0.48 длины. Вид характеризует очень длинный и узкий хвостовой стебель. Хвостовой плавник слабо выемчатый. Парные плавники короткие. Молодь в смешанных скоплениях с мальмой отличается вытянутой головой и очень крупным ртом с тонкой прямой верхней челюстью.



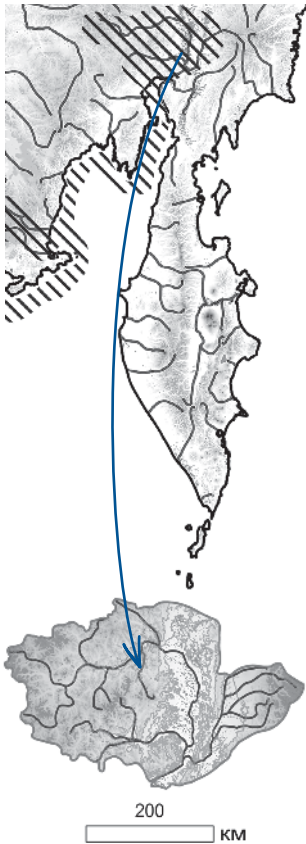


Рис. 24. Бассейн р. Пенжина
длина главной реки 713 км
площадь водосбора 73,5 тыс. км²
число водотоков – 27 тыс.
густота речной сети 0,86 км/км²
среднегоголетний расход
воды в устье 682 м³/с.

Окраска. Бока взрослых рыб серебристо-серые. Серебристый налет выходит на лучи хвостового плавника. Ротовая полость желтая. Пятнистость очень высокая, мелкие пятнышки имеются на лопастях спинного, жирового и хвостового плавников. Молодь с раннего возраста выделяется серебристым отливом, мальковые пятна блеклые.

В брачном наряде бока и затылок темнеют, приобретая оливковый отлив. Рыло и нижняя часть желтеют, брюхо белеет. Парные и анальный плавники чернеют, красный пигмент отсутствует, их наружные лучи остаются светлыми.

Краниология. Рострум слабо раздвоен, ширина его основания уже моста; ямка выражена неотчетливо. Этимидная фонтанель одна, округлая, средних размеров. Орбитальные выступы не развиты. На мосту мелкие симметричные фонтанели. Pteroticum налегает на sphenoticum, задние отростки кости очень длинные – в 2 раза длиннее, чем у северной мальмы. По этому признаку хондрокраний гольца Леванидова легко узнаваем. Передний край supraoccipitale заходит за уровень задних краев фонтанелей. Дорзальный профиль этомидного отдела прямой.

Supraethmoideum с закругленной спереди головкой; перехват выражен плохо. Vomer с узкой вытянутой головкой и короткой рукояткой. На дорзальном крае головки массивный выступ, профиль кости прямой. Зубы расположены гроздью, у старших рыб разрастается дентальная пластинка. Контур glossohyale прямоугольный, на переднем конце кости непарный зуб; добавочных рядов зубов нет. Nuomandibulare с ровным передним краем и мощным задним гребнем; задний верхний край срезан, он тонкий и прозрачный. Форма maxillare дугообразная; нижний край dentale выпуклый.

Условия обитания. Центром воспроизводства популяционной системы является р. Пенжина (рис. 24), образующая треть по величине (после Амура и Анадыря) речную сеть на Тихоокеанском побережье Азии. В бассейне р. Пенжина нерестилища расположены в 500 км от устья, в р. Яма на западной границе ареала – в 250 км. Размножение проходит на локальных участках древних горных долин Колымских хребтов в больших водотоках. Скорость течения на нерестилищах достигает 1,6 м/с, грунт гравийно-песчаный, вода очень чистая. Молодь держится на отмелях основных русел вблизи нерестилищ. Воспроизводство проходит в субарктической климатической зоне, реки отличаются стабильной зимней меженью, ледовые явления в руслах обычно продолжаются с середины октября по июнь. В отличие от камчатских гольцов, голец Леванидова делит места обитания с видами материкового ихтиокомплекса. В верхнем – среднем течении р. Пенжина нерестятся и нагуливаются сиги, хариус, налим, пестророгий подкаменщик, речной голянь. Река Пенжина впадает в огромный гиперприливной эстуарий (колебания уровня до 10–12 м) с мощными реверсивными течениями скоростью более 1,0–1,5 м/с, высокой мутностью и значительными приливными колебаниями солёности.

Статус. Гольц Леванидова был описан в 1989 г. по экземплярам из бассейна р. Яма (Черешнев и др., 1989). Его видовая самостоятельность не вызывает сомнений, все молекулярно-генетические исследования демонстрируют фиксированные и/или высоко достоверные отличия от мальмы и прочих групп гольцов (Oleinik, Skurikhina, 1999; Oleinik et al., 2003; Омельченко, 2005). Численность гольца Леванидова повсеместно невелика, в среднем в нерестовых реках его в 4–5 раз меньше, чем мальмы. Как эндемичный вид включен в «Красную книгу Севера Дальнего Востока России» и «Красную книгу Камчатки», однако в небольшом количестве добывается в качестве прилова при промысле кеты (вместе с мальмой и кунджей).

Внешний вид



Речная молодь



«Тысячник»



Взрослые рыбы



Кунджа *Salvelinus leucomaenis* (Pallas, 1814)



sb 19.0 (15–22)
pc 19.5 (14–25)
ll 121 (116–133)
vt 61 (59–62)
rb 10–13
D 9–12
A 7–10
P 12–15
V 7–9

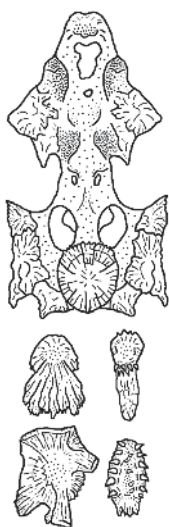
Кунджа распространена повсеместно до залива Корф, но нигде не достигает высокой численности и встречается по рекам мозаично. Крупнейшие стада воспроизводятся в бассейнах с протяженными равнинными участками и обширными эстуариями. Вид занимает нишу хищника-угонщика, на рыбную пищу переходит еще на стадии пестрятки.

Основная часть популяционной системы реализует проходной экотип со стадией «тысячника». Во время нагула в соленых водах рыбы держатся вблизи устьев рек, укрываясь в эстуариях во время штормов. Образуя скопления, кунджа может выедать значимую часть покатников тихоокеанских лососей. В крупных эстуариях нагуливаются полупроходные группировки. В верхнем течении рек Камчатка, Большая – Плотникова, Пенжина и в крупных реках Курильских остров обитает потамодромная кунджа (рис. 25). В составе популяций западной Камчатки и Курил также присутствуют карликовые самцы (Savvaitova et al., 2007; Рыбы... 2012). Репродуктивные связи жилых группировок с полупроходным экотипом не изучены.

В материковых реках, впадающих в Охотское море, немногочисленная жилая кунджа встречается лишь в бассейнах крупнейших рек: Тауй, Парень, Кава, Пенжина (Черешнев и др., 2002); обособленная жилая популяция обитает в озерно-речной системе Чукча в бассейне р. Тауй (Volobuev et al., 1985).

Размеры. Камчатская кунджа достигает длины 70 см и массы 4.8 кг. Средние размеры взрослых проходных рыб составляют 40–50 см и 1.3–1.5 кг. Предельная масса речной кунджи – 1.5 кг. В реках Пенжинской и Тауйской губы попадаются экземпляры более 90 см длиной и массой свыше 9 кг (Волобуев, 1987).

Образ жизни. Молодь ведет территориальный образ жизни. После нескольких лет нагула в пресных водах (обычно 4 зимовки) и достижения массы 75–90 г кунджа начинает совершать ежегодные миграции в эстуарии и морское побережье. Смолты и старшие рыбы скатываются в мае и возвращаются в реки в июле – начале августа. Смолтификация может задерживаться на 1–2 года в случае наличия богатой кормовой базы (в особенности, бокоплавов) в нижнем течении. Первый нерест происходит после двух-трех таких миграций. Некоторые особи уходят на нагул в море на несколько лет (Павлов и др., 2014). Ход в реки всегда разреженный, причем первыми поднимаются самцы, а затем – более зрелые самки. Модальную нерестовую группу образуют особи в возрасте 6+...8+, предельный возраст в крупнейших речных бассейнах составляет 12–13 лет. Жилая кунджа созревает на 5–6 год и живет до 10–15 лет. Большая часть рыб нерестится ежегодно в начале сентября. Абсолютная плодовитость крупных проходных особей составляет 2–4 тыс. икринок, жилой кунджи из р. Камчатка – от 510 до 1956 икринок (Бугаев и др., 2007). Рыбы продолжают питаться в реках вплоть до начала размножения. Важную часть их рациона составляет вымытая из гнезд икра тихоокеанских лососей и местная молодь рыб.



Морфология. Голова удлинённая, средней длиной 0.22 от тела; её высота составляет 0.64 длины. Верхняя челюсть изогнутая, в длину 0.53, нижняя – 0.62 от головы. Тело низкое, хвостовой стебель высокий и короткий. Спинной и брюшной плавники отставлены назад, *aD* составляет 0.41–0.46 длины тела, *aV* – 0.45–0.53 длины. Хвостовой плавник у крупных рыб усечённый. Основание жирового плавника у молоди узкое. Число позвонков, жаберных тычинок и пилорических придатков ниже, чем у северной мальмы.

Окраска. Преобладают бурые и палевые тона. На теле не бывает красных и розовых пятен, есть только крупные светлые пятна. Брачный наряд проявляется сравнительно слабо. Половой диморфизм не выражен.

Краниология. Ротум слабо раздвоенный (70 %) или скругленный (чаще у мелких рыб), его основание по ширине сопоставимо с мостом, редко – уже моста; ямка обычно выражена слабо. Этмоидный отдел большой, фонтанелей на нем две (65 %), одна или три; передняя фонтанель крупная, неправильной формы. Орбитальные выступы длинные. На мосту у $2/3$ рыб имеются симметричные фонтанели. Pteroticum налегает на sphenoticum. Supraoccipitale достигает (80 %) или не достигает дорзальных фонтанелей.

Supraethmoideum с выраженным перехватом, задняя часть шире головки. Vomer с округлой головкой и широкой рукояткой; зубы расположены в два ряда. Пластинка glossohyale прямоугольная или овальная, с зубчатым задним краем; зубы мощные, в центре пластинки мелкие добавочные зубы. Nuomandibulare с вогнутым (80 %) или прямым передним краем; латеральный гребень не развит, задний имеется у 80 % рыб. Форма maxillare дугообразная; нижний край dentale выпуклый.

Условия обитания. Вид демонстрирует высокую вариабельность в предпочтении мест речного нагула и нереста. Обычно молодь тяготеет к зонам спокойного течения с высокой температурой воды. Сеголетки держатся на открытых прогреваемых отмелях вблизи нерестилищ, после зимовки пестрятки скатываются на ямы нижнего течения, важнейшее значение в их распределении играют затененные укрытия вдоль берегов. Нерест группировок, эксплуатирующих нижнее течение рек, проходит в равнинных притоках, гнезда строятся на гравийно-песчаном субстрате, как правило, в местах с глубиной более 1 м. В некоторых реках, особенно на западной Камчатке, кунджа поднимается для нереста в мелководные верховья горных притоков, где мечет икру на галечные грунты без сооружения гнезд. Ранняя молодь обитает здесь же на бурном потоке. Образование карликовых самцов более характерно для группировок, нерестящихся в верхнем течении. При выборе мест размножения кунджа обычно предпочитает места слабой фильтрации руслового потока в дно между перекатами. В других случаях нерестилища приурочены к выходам подруслового потока за перекатами, или связь мест нереста с вертикальными токами вообще не угадывается (например, на обширных плесах).

Статус. Кунджа впервые описана П.С. Палласом в 1814 г. в *Zoographia rosso-asiatica*, V. 3 как *Salmo leucomaenis* по экземплярам из рек Охота, Кара и водотоков Камчатки. На полуострове и прилегающих территориях распространен номинативный подвид *S. leucomaenis leucomaenis* (Черешнев и др., 2002). Кунжда рассматривается систематиками как «хороший» вид. Узкоареальные группы популяций, которым может быть присвоен самостоятельный подвидовой статус, обнаружены лишь в центральной и южной части о. Хонсю (Kawanabe, 1989; Nagasawa, 1989). Кунджа является типичным обитателем рек Северной Пацифики и в специальных мерах охраны не нуждается.

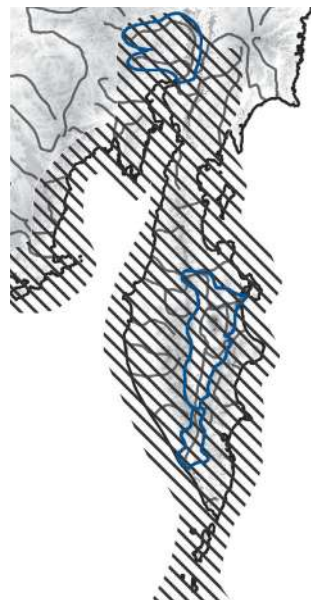


Рис. 25. Ареал кунджи в пределах региона исследований (синими границами показаны бассейны, где обнаружены жилые популяции).

Внешний вид молодежи



Мальки



Пестрятки



Смолты



«Тысячник»

Внешний вид проходных рыб



Взрослая камчатская кунджа



Кунджа залива Шелихова, отличающаяся особо крупными размерами и массивным телом



Кунджа в брачном наряде



«Вальчак» проходной кунджи



Полупроходная кунджа из эстуария р. Большая

Внешний вид живых рыб



Озерно-речная кунджа из верхнего течения р. Плотникова



Речная кунджа из р. Камчатка



Речная кунджа из верхнего течения р. Пенжина



Карликовый самец из р. Коль



Речная кунджа о. Парамушир, характеризующаяся разнообразием по скорости роста и уровню педоморфоза

Кунджа *Salvelinus leucomaenis* популяция руч. Теплый



sb 19.3 (18–21)
pc 19.7 (16–24)
ll 127 (122–130)
vt 60 (59–62)
rb 12–14
D 10–12
A 7–9
P 13–15
V 8

Кунджа с оседлым ручьевым экотипом в пределах региона исследований обнаружена в единственном водотоке, впадающем в Семячский лиман (Кроноцкий залив п-ва Камчатки). Формированию уникальной жилой популяции способствовали благоприятные и очень стабильные условия обитания на фоне малых размеров термального водотока. Нерестовая группировка включает не более 500–600 особей. Вероятно, в северной части ареала ручьевая кунджа может выживать только в подобных специфических условиях и без изоляции от проходного экотипа. В ручье создаются условия обитания, более характерные для Японии и южных Курил, где кундже свойственно образование жилого экотипа.

Размеры. Нерестовая группировка включает особей длиной от 18 до 29 (в среднем 21) см и массой 60–245 (в среднем 114) г. Скорость роста низкая, но рыбы стабильно растут всю жизнь.

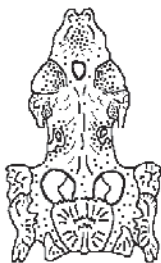
Образ жизни. Половое созревание начинается в возрасте четырех лет. Модальную группу образуют особи 4+, представленный возраст – 7 лет. В популяции преобладают самцы. Нерест проходит в самой теплой части ручья под термальным водопадом в сентябре – октябре. Средняя плодовитость самок не превышает 350, максимальная – 700 икринок. Рыбы могут участвовать в нересте повторно. Ранняя молодь питается личинками хирономид. Основу питания взрослых особей составляют бокоплавы, а также крупные личинки амфибиотических насекомых и имаго роящихся насекомых.

Морфология. Голова коническая или скругленная, массивная, средней длиной 0.23 от тела; ее высота составляет 0.65 длины. Рот полунижний, верхняя челюсть слабо изогнутая, в длину 0.50 от головы. Зубы на челюстях и небе мелкие и слабые. Рыбы характеризуются массивным вальковатым телом и относительно низким для кунджи хвостовым стеблем. Хвостовой плавник выемчатый.

Окраска. Ручьевая кунджа окрашена в темно-бурые тона, брюхо и непарные плавники часто оранжевые. У молоди ниже боковой линии, помимо белесых пятен, бывают крупные розовые пятна в светлом обрамлении, как у эндемичных подвидов кунджи с о. Хонсю. Рыбы созревают, сохраняя мальковую окраску, брачный наряд не выражен.

Краниология. Рострум раздвоенный, его основание лишь немного шире моста; ямка выражена отчетливо. Этмоидная фонтанель небольшая; орбитальные выступы хорошо развиты. На мосту фонтанели есть у $2/3$ рыб. Мозговой отдел короткий и, как и мост, очень широкий. Pteroticum налегает на sphenoticum (70 %) или достигает его. Supraoccipitale достигает (20 %) или выходит за края дорзальных фонтанелей.

Supraethmoideum клиновидной формы, без выраженного перехвата. Vomer без гребешка, рукоятка массивная; у подавляющего числа рыб зубов на сошнике не больше двух-трех, причем они легко опадают, оставляя плохо различимые альвеолы. Пластинка glossohyale овальная, с зазубренным задним краем; добавочных зубов нет. Nuomandibulare с прямым передним краем, латеральный гребень не развит, а задний – мощный



и рельефный. К специфическим особенностям также следует отнести закругленный передний край *parasphenoideum* без выступов и зазубрин.

Условия обитания. Кунджа населяет 7-километровый участок горного ручья ниже уступа с выходами высокоминерализованных грунтовых вод (рис. 26), имеющих постоянную температуру 22 °С. Сток в значительной степени зарегулирован, расход в устье ручья равен 0.5 м³/с. Сеголетки держатся стайками в нижнем течении, крупные рыбы – одиночно в укрытиях вблизи нерестилищ. Средняя температура воды в августе в 2.5 раза выше, чем в соседних водотоках, зимой эта разница может повышаться до 10 крат. В водах ручья сильно превышен региональный фон концентрации алюминия и ванадия. Непреодолимых преград на пути миграции анадромных рыб нет, но ручей впадает в мелководный, заросший и сильно заиленный залив эстуария, поэтому проходные голец к устью подходят редко. Кормовая база богатая, в ручье много бокоплавов, ручейников и поденок.

Рыбное население, помимо жилой кунджи, которая не спускается в приустьевую зону, включает трехиглую и девятииглую колюшку. Из крупного лимнокрена, соединенного с устьем ручья протокой, в нижнее течение поднимается молодь нерестящихся здесь кижуча и нерки.

Статус. Первописание популяции выполнено Е.В. Есиным и Ю.В. Сорокиным (Esin, Sorokin, 2012). Молекулярно-генетические исследования оседлой кунджи не проводились, однако строгой изоляции между жилым и проходным экотипами быть не может. Наиболее вероятно, что некоторая часть молоди из термального ручья скатывается в эстуарий, пополняя кроноцкое стадо проходных рыб. Пedomорфную жилую кунджу из руч. Теплый можно считать уникальным компонентом биоразнообразия Камчатки. Антропогенные угрозы для популяции отсутствуют, т.к. ручей находится на территории Кроноцкого биосферного заповедника.

Внешний вид



Старшая молодь



Взрослая особь

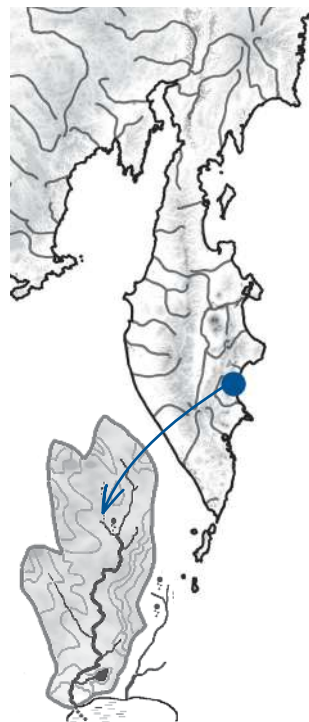


Рис. 26. Руч. Тёплый
длина 12 км
площадь бассейна 21 км².

Голец Таранца *Salvelinus taranetzi* (Kaganovsky, 1955)



sb 25.1 (20–32)
pc 45.2 (31–72)
ll 136 (125–149)
vt 68 (65–71)
rb 10–13
D 7–11
A 7–10
P 12–15
V 7–9

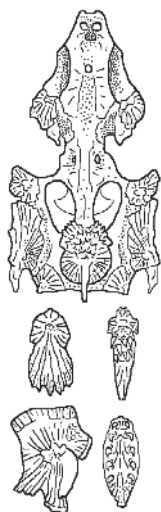
В субарктической Пацифике от Чукотки до бухты Дежнева широко распространен центральный вид арктической группы – голец Таранца. За счет присутствия проходных рыб популяционная система образует сплошной ареал и достигает высокой численности. Озера территории населены жилыми формами (Черешнев и др., 2002; Черешнев, 2008). Южнее ареал разорван, и голец Таранца представлен реликтовыми популяциями, которые населяют только глубокие озера ледникового происхождения (рис. 25). Котловины таких водоемов выпажаны ледниками в предгорьях или троговых долинах и отгорожены моренными валами.

Размеры. Нерестовая группировка проходного экотипа включает особей длиной от 38 до 96 (в среднем 57) см и массой 0.5–13.7 (в среднем 2.3) кг. Жилой голец Таранца на Чукотке растет очень медленно и редко бывает крупнее 50 см и 1.0 кг. На Камчатке рыбы достигают 60 см и массы 3.0 кг.

Образ жизни. Предельный возраст жилых голецов составляет 22 года, проходных – 12–14 лет. Половое созревание обоих экотипов начинается в 4+...7+, самцы всегда созревают на 1–2 года раньше самок. Проходные прибрежные голецы, начиная с возраста 2+...5+, во время половодья скатываются в соленые воды и через несколько недель (до 5–7) возвращаются обратно. Нерест и зимовка всех экотипов проходит в озерах. Размножение на Чукотке длится с середины лета до следующей весны. Часть рыб, в особенности отнерестившихся в прошлом году, остается в озерах. Число морских миграций достигает 6–7. Полупроходные популяции обитают в бассейнах, соединяющихся с крупными лагунами (оз. Аччен) или в самих лагунных озерах (оз. Пэкульнейское, Майниц). В удаленных от побережья горных озерах (Нутенеут, Гытгылвэйргытгын, Пычгынмыгытгын) живут типично озерные популяции. Повсеместно встречаются карликовые самцы. При изменении кормности нерестового водоема возможна быстрая перестройка образа жизни. В озерах голецы потребляют весь доступный корм: бокоплавов, имаго и личинок амфибиотических насекомых, икру нерки, рыбу, включая собственную молодь. В соленых водах они поедают амфипод, мизид, молодь морских рыб и покатников лососей. Рыбная пища играет в рационе значимую роль. Во время нерестового хода голецы прекращают питаться, но, достигнув озер, активно кормятся перед нерестом.

В водоемах Корякии и Колымы озерному гольцу Таранца присуще высокое экологическое разнообразие. Изоляты могут быть представлены двумя формами с разной скоростью роста (озера Дарпир, Черечень). В ряде случаев скорость роста, образ жизни и морфология меняются во взрослом состоянии (онтогенетические группировки из оз. Аяогытгын). На южной границе ареала популяции мономорфные, могут быть представлены формой с быстрым ростом (озера Начикинское, Двухюрточное, Подсопочное) или с медленным ростом (озера Б. Сокоч, Сапожок).

Морфология. У проходного экотипа голова коническая, в длину 0.20 длины тела. Верхняя челюсть слабо изогнутая или прямая, выходит за задний край глаза. Рыбы характеризуются вальковатым телом, хвостовой



стебель по сравнению с мальмой низкий. Хвостовой плавник глубоко выемчатый. Спинной и брюшные плавники отставлены назад, aD составляет 0.41–0.49, aV – 0.47–0.57 длины тела ($P-V$ расстояние увеличенное). Между самцами и самками большинства популяций имеются стойкие различия по расстоянию между основаниями брюшных и анального плавников и длине верхней челюсти. Число жаберных тычинок и пилорических придатков высокое. Участок надглазничного канала боковой линии, расположенный в nasale, открывается тремя порами, а не двумя, как у мальмы. Основание жирового плавника у молоди узкое.

Окраска. Взрослые рыбы имеют серые или светло-бурые бока, темно-коричневые плавники, серебристые основания лучей хвостового плавника. Ротовая полость светлая. Пятен на боках мало, они крупнее диаметра зрачка и часто разделены боковой линией на несимметричные половинки; мелких красных пятнышек не бывает.

У нерестующих рыб проходного экотипа голова и туловище сверху темные, бока и низ головы бурые с золотистым отливом, брюхо красное или оранжевое. Плавники серо-малиновые с фиолетовым отливом. Перед нерестом у самцов удлинняется нижняя челюсть и формируется заметный горб. У озерных рыб в брачном наряде преобладают красные и оранжевые тона, интенсивность нерестовой окраски варьирует в широких пределах.

Краниология. У проходного экотипа рострум слабо раздвоенный или скругленный (1:1), его основание несколько шире моста; ямка с нервальными отверстиями, отчетливо выражена только у крупных особей. Передняя этмоидная фонтанель имеется у половины рыб, задняя – у 80 %. Фонтанели маленькие, правильной формы. Орбитальные выступы этмоидного отдела развиты, длинные. На мосту фонтанели имеются у 30 % рыб. Pteroticum лишь достигает sphenoticum. Supraoccipitale достигает краев дорзальных фонтанелей.

Supraethmoideum с заметным перехватом и задней частью умеренной ширины. Vomer с широкой рукояткой, зубы расположены гроздью. Пластинка glossohyale овальная, с заостренным задним краем; добавочных рядов зубов нет. Nuomandibulare с прямым (60 %) или вогнутым передним краем и развитыми гребнями. Форма maxillare прямая или слабо изогнутая, кость с развитым верхним гребнем. Профиль dentale прямой.

Условия обитания. Для воспроизводства голец Таранца необходимы глубокие холодные озера. Реки эксплуатируются лишь как транзитные зоны между нагульными озерами и эстуариями. Наиболее многочисленные популяции известны из водоемов, где нерестятся крупные стада нерки. Голец Таранца рано переходит к хищничеству и питается молодью нерки и другими видами мелких рыб.

Статус. Широко распространенный вид, включающий множество озерных изолятов и эндемичных форм. Голец Таранца был описан А.Г. Кагановским (1955) из оз. Аччен. Позднее на основе морфологической специфики в единый таксон были объединены проходной и неизолированный озерный экотипы Чукотки и Анадырского залива (Глубоковский, 1995; Черешнев и др., 2002). Чукотские гольцы близки к более южным изолятам по локализации ядрышкообразующих районов в кариотипе (Фролов, 2000). Анализ контрольных последовательностей ДНК убедительно показал, что арктоидные гольцы Чукотки образуют единую филогенетическую линию с озерно-нерестующими гольцами северной Аляски и Канады, Камчатки и арктической Азии до р. Колыма (Brunner et al., 2001; Oleinik et al., 2015).

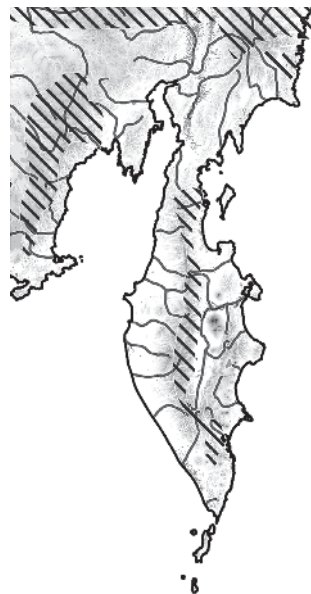


Рис. 27. Ареал гольца Таранца в пределах региона исследований.

Внешний вид молоди



Малек



Пестрятки



Старшая молодь



Созревающая рыба

Внешний вид взрослых рыб



Варианты брачного наряда у голецов из озер с разной кормностью

Труднодоступность восточной Чукотки и Корякии предопределяет слабую изученность местных популяций рыб. На восточной Чукотке обособленные жилые популяции известны из оз. Коолень (бассейн р. Кооленьваам), где обитают мелкие прибрежные планктоноядные рыбы, оз. Пычгынмыгытгын (бассейн р. Эргувеем), населенного гольцом со смешанным питанием и очень медленным ростом; ряда небольших горных озер: Нутенеут, Гытгылвэйргытгын и др. (Черешнев, 2008).

Богатая, но еще не описанная фауна озерных гольцов существует в восточной части Корякского нагорья. Известны популяции из оз. Анана в бассейне р. Таманваям и оз. Илир-гытхын.

До сих пор ничего не известно о фауне гольцов, близких гольцу Таранца, из бассейна р. Пенжина. На имеющихся фотоматериалах с зимних рыбалок можно идентифицировать рыб, чрезвычайно похожих на гольца Таранца в брачном наряде. Такие гольцы присутствуют в уловах из озер верховьев рек Белая и Оклан. Судя по опросным данным, подобные популяции также населяют ледниковые озера в горных районах истоков р. Пенжина (Цепьозеро и ряд соседних безымянных водоемов). Поиск неизвестных популяций целесообразен в троговых водоемах периферийной части Ичигемского хребта, в 40 км южнее Верхнепенжинского озера в бассейнах рек Холоховчан и Шайбовеем (системы озер Каровое – Ледниковое, Романье – Светлое и Горное). Достоверное обнаружение арктоидных гольцов в бассейне р. Пенжина позволит закрыть разрыв в ареале между участком северного побережья Охотского моря и Камчаткой.



Голец из чукотского оз. Пэкульнейское



Голец из корякского оз. Илир-гытхын

Голец Таранца *Salvelinus taranetzi* голец оз. Истихед



Размеры. Половое созревание происходит при длине тела 25–28 см, средняя длина взрослых рыб 35–40 см, масса – 500–600 г. Предельные размеры – 46 см и 3.0 кг.

Образ жизни. Популяция монотипная, по численности преобладают самки. Возрастная структура не изучена. Весь жизненный цикл проходит в озере. Взрослые рыбы населяют всю водную толщу, активны ночью. В питании преобладают крупные ракообразные. Размножение проходит в конце августа – сентябре. По-видимому, икра мечется на каменистый субстрат без строительства гнезд. Плодовитость низкая – около 1 тыс. икринок (Черешнев и др., 2002).

Морфология. Рыбы характеризуются небольшой конической горбатой головой, прямой верхней челюстью, которая редко выходит за задний край глаза. Жаберных тычинок 22–29 (в среднем 25), пилорических придатков 33–51 (42.4), позвонков 66–69, чешуй в боковой линии 120–136. aD -расстояние примерно равно pD , хвостовой стебель низкий.

Окраска. Бока темные, со следами мальковых пятен. Светлые пятнышки диаметром не больше зрачка. Ротовая полость белая. В брачном наряде брюхо краснеет, пятнышки увеличиваются в диаметре и становятся малиновыми.

Краниология. На хондрокрании нет ростральной ямки, второй этмоидной фонтанели и медиальных фонтанелей; *supraoccipitale* не достигает дорзальных фонтанелей. На соннике часто 1 поперечный ряд зубов. Пластика *glossohyale* прямоугольная, со срезанными краями; *hyomandibulare* с крупным, опущенным вниз вентральным отростком переднего края.

Условия обитания. Популяция населяет отчлененную от моря лагуну в районе бухты Провидения (рис. 26). Изоляция водоема произошла в результате поднятия участка побережья несколько тысяч лет назад (Черешнев, 1996).

Статус. Морфологическая специфика популяции позволила Л.С. Бергу описать ее как самостоятельный вид *S. andriashevi* (Berg, 1948), произошедший от кунджи (Берг, 1948). Мнения о видовом статусе гольца Андрияшева (Чукотского гольца), но в составе арктической группы видов, придерживался И.А. Черешнев (Черешнев и др., 2002). Другие авторы вносили группу в синонимию *S. alpinus* complex (Барсуков, 1960; Савваитова, 1989). Анализ кариотипа и молекулярной изменчивости гольца Андрияшева однозначно показал его место в составе *S. taranetzi* (Омельченко, 2005; Frolov, Frolova, 2004; Oleinik et al., 2015). Тем не менее изолят выделяется специфическим набором морфологических и краниологических признаков.

Современная численность популяции неизвестна, она эксплуатируется любительским промыслом. Голец Андрияшева включен в «Красную книгу Севера Дальнего Востока России».

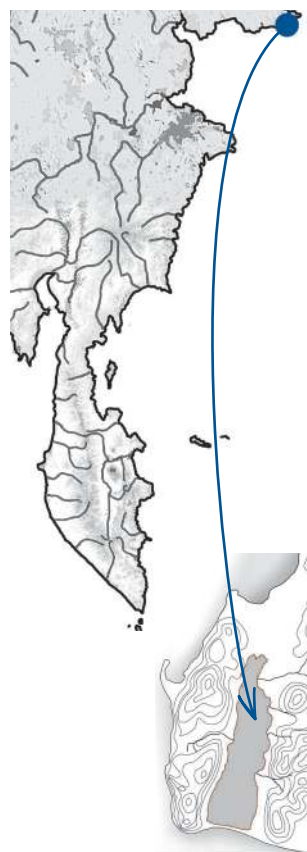


Рис. 28. Оз. Истихед
площадь 16.9 км²
глубины более 15 м
высота над у.м. 0 м.

Голец Таранца *Salvelinus taranetzi*

голец оз. Дальнее



sb 26.6 (24–29)
 pc 48.6 (34–63)
 ll 129 (118–147)
 vt 66 (63–69)
 rb 9–11
 D 9–11
 A 8–9
 P 11–13
 V 9

Популяция исчезла, последние задокументированные поимки датируются началом 2000-х годов.

Известно о существовании еще восьми популяций гольцов «таранцовой» группы на Камчатке: в озерах Начикинское и Большой Сокоц на юге полуострова, Подсопочное (Каповое), Сапожок, Копылье и Двухюрточное в его центре, а также Аяогытгын и Каланан на севере.

Размеры. В оз. Дальнее в 1970–1980-е годы основу нерестовой группировки составляли особи длиной 19–54 см и массой от 35 г до 2.6 кг. К шести годам рыбы могли достигать массы 1 кг (в среднем 300 г). Предельные размеры составляли 60 см и 4 кг.

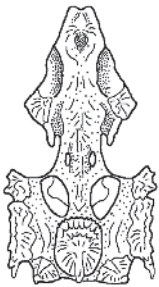
Образ жизни. Популяция характеризовалась мономорфной структурой. Предельный возраст достигал 15 лет, модальную группу образовывали особи 5+...8+. Половое созревание проходило в возрасте 5+. Соотношение полов было близко к равному, с небольшим преобладанием самок.

Молодь в период открытой воды населяла прибрежные мелководья, взрослые рыбы держались разреженно или небольшими стаями, в основном – в придонных слоях воды, ночью – подходили к берегам. Нерест был преимущественно ежегодный, был растянут с конца июля по март. Размножение проходило на каменистом грунте на глубине 20–30 м, но имелись и мелководные нерестилища. Молодь дальнеозерского гольца питалась бентосом и зоопланктоном. Взрослые рыбы зимой вели преимущественно хищный образ жизни, в теплый период, наряду с рыбой питались бокоплавами и бентосом, конкурировали за корм с озерной мальмой.

Морфология. Голова удлинённая, с крупным глазом, средней длиной 0.19 (до 0.23) от тела; ее высота составляла 0.62 длины. Верхняя челюсть слабо изогнутая, в длину 0.42, нижняя – 0.53 от головы. Тело прогонистое, цилиндрическое. Хвостовой стебель короткий, плавники сравнительно длинные. Половой диморфизм в пропорциях тела выражен не был.

Окраска. Спина темно-зеленая, бока серебристые или розоватые, плавники серые. Светлые и красноватые пятнышки выше боковой линии значительно разрежены. Брачный наряд имел выраженные половые различия. Самцы в период нереста приобретали ярко-красную или оранжевую окраску нижней части тела; плавники краснели. Самки темнели, но пятна на боках становились более яркими, иногда появлялось светлое обрамление. С возрастом интенсивность брачного наряда увеличивалась.

Краниология. Ротурм слабо раздвоенный, его основание шире моста; ямка была выражена, но у мелких особей – плохо заметна. Этмоидные фонтанели чаще отсутствовали, орбитальные выступы были хорошо развиты, с возрастом удлинялись. На мосту имелись крупные фонтанели. На мозговом отделе центральное отверстие отсутствовало. Pteroticum не достигал sphenoticum, а supraoccipitale – краев дорзальных фонтанелей. При этом затылочная кость закрывала затылочную область хондрокrania.



Supraethmoideum с выраженным перехватом, задняя часть немного шире головки. Vomer с широкой и длинной рукояткой, зубы расположены в 1 прямой ряд, как у проходной мальмы. Glossohyale со срезанным передним краем и заостренным задним; зубы мощные, без добавочных рядов. Nuomandibulare с прямым передним краем и развитым вентральным отростком, задний гребень хорошо развит.

Условия обитания. Популяция населяла небольшое озеро в нижнем течении бассейна р. Паратунка вблизи Авачинской бухты (рис. 27). Это самое южное из известных мест обитания представителей вида (52.5° с.ш.), оно на 5 км южнее оз. Начикинское на Камчатке и на 500 км южнее оз. Карлук на о. Кодьяк.

Прибрежье оз. Дальнее сложено песчано-галечными грунтами, а с глубины около 10 м дно закрыто илами. Современное рыбное население озера включает молодь тихоокеанских лососей, трехиглую и девятииглую колюшек, проходную и оседлую озерную мальму. Последняя в озере чрезвычайно многочисленна. На нерест поднимается нерка.

На удалении 3 км от оз. Дальнее расположено второе, очень похожее озеро-трог. Водоёмы лежат в параллельных тектонических депрессиях, выложенных языками ледника и перегороденных со стороны моря конечными моренами. Урез оз. Ближнее находится на высоте 15 м над у.м., площадь 3.5 км², средняя глубина 15.7 м, максимальная – 37 м. Озерные гольцы арктической группы во втором озере никогда не отмечались.

Статус. Первоописание сделано К.А. Савваитовой и Ю.С. Решетниковым (1961). По электрофоретическим спектрам белков показана полная репродуктивная изоляция озерной популяции от симпатричной мальмы (Омельченко, 1975). На основании значительного морфологического, кариологического и молекулярного своеобразия дальнеозерскому гольцу был присвоен видовой статус *S. krogiusae* Glubokovsky et Chereshev, 2002 в составе арктической группы видов (Черешнев и др., 2002; Frolov, 2005). Рестриктивный анализ и сиквенс контрольного региона мтДНК показали, что популяция являлась носителем единственного гаплотипа, идентичного одному из вариантов последовательностей мтДНК гольца Таранца из оз. Пэкульнейское на чукотском мысе Наварин (Олейник, 2013; Esin et al., 2017). Узкоареальный эндемик из оз. Дальнее был включен в «Красную книгу Севера Дальнего Востока России» и «Красную книгу Камчатского края» по II категории. Популяция представляла несомненный научный интерес.

Исчезновение популяции связано с хроническим переловом в осенне-зимний период (в двух км от озера находится город Вилючинск). Сокращение численности происходило на фоне усиления летнего прогрева воды в озере. В 2000-е годы лед на озере располагался на месяц раньше, чем на оз. Начикинское. Прослеживалась тенденция к росту трофности экосистемы. Деградирующая популяция в итоге была замещена короткоцикловой и более теплолюбивой северной мальмой. Среди возможных способов восстановления дальнеозерского гольца может быть рассмотрено зарыбление водоема гольцом Таранца из других камчатских популяций.

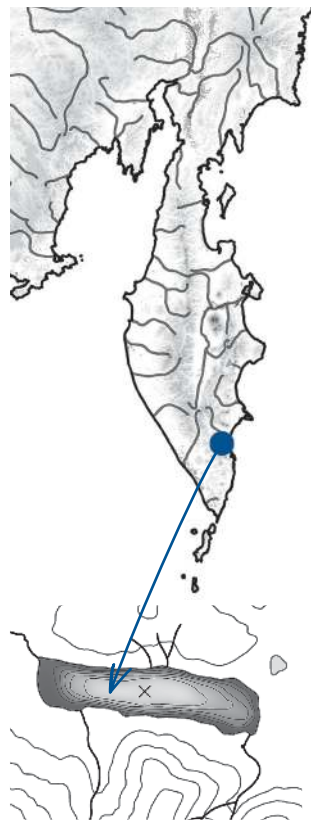


Рис. 29. Оз. Дальнее
площадь 1.3 км²
средняя глубина 31.5 м
максимальная глубина 60 м
высота над у.м. 25 м.

Голец Таранца *Salvelinus taranetzi*

голец оз. Начикинское



sb 24.8 (23–27)
 pc 46.6 (35–65)
 ll 135 (127–142)
 vt 67 (63–69)
 rb 10–12
 D 8–11
 A 8–10
 P 11–13
 V 7–10

Размеры. Нерестовая группировка включает особей длиной от 30 до 57 (в среднем 43) см и массой 0.2–2.9 (в среднем 0.95) кг. Скорость роста высокая, у рыб одного возраста наблюдается значительное варьирование размерно-весовых показателей.

Образ жизни. Структура популяции монотипная. Предельный возраст составляет 16 лет. Половое созревание начинается в возрасте 4+...5+, модальную группу образуют рыбы 6+...8+. Соотношение полов в популяции близко к равному.

В период нагула рыбы держатся разрозненно по всему водоему, скопления не выявляются. Нерест проходит на склонах озерной котловины в ноябре – декабре, в нем принимают участие не более трети половозрелой группировки. Отдельные особи могут пропускать 2–3 нерестовых сезона (Савваитова, 1976). Начикинский голец занимает верхнюю трофическую нишу в экосистеме. В питании преобладает рыба – трехиглая колюшка и молодь нерки. Молодь озерного гольца питается бентосом – брюхоногими моллюсками и личинками насекомых.

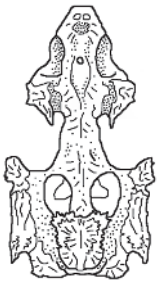
Морфология. Голова коническая, средней длиной 0.18 от тела; ее высота составляет 0.72 длины. Верхняя челюсть прямая или слабо изогнутая, в длину 0.48, нижняя – 0.55 от головы. Рыбы характеризуются очень высоким, массивным телом с короткими плавниками. Хвостовой стебель короткий и низкий.

Окраска. Взрослые рыбы имеют бурые или серые бока, белесое брюхо и темные плавники. В период нереста рыбы приобретают фиолетовый отлив на боках, брюхо становится красным или розовым, плавники краснеют. Встречаются более темные или целиком красные особи. Первые лучи плавников остаются темными. С возрастом выраженность брачного наряда увеличивается.

Краниология. Рострум скругленный (60 %) или слабо раздвоенный, его основание чаще шире моста (70 %); ямка выражена отчетливо, с нервальными отверстиями. Передняя этмоидная фонтанель имеется у половины рыб, задняя – у 80 %. Фонтанели маленькие, правильной формы. Орбитальные выступы хорошо развиты, длинные. На мосту фонтанели имеются у 1/5 рыб. На мозговом отделе в единичных случаях бывает центральное отверстие. Pteroticum достигает sphenoticum. Supraoccipitale не достигает (15 %), достигает (70 %) или заходит за края дорзальных фонтанелей. У половины рыб кость закрывает затылок.

Supraethmoideum с заметным перехватом и широкой задней частью. Vomer с широкой и длинной рукояткой, зубы расположены гроздью, дентальная пластинка не разрастается. Glossohyale с закругленным или срезанным (1:1) передним краем и заостренным (60 %) или зазубренным задним; зубы мощные, добавочных рядов нет. Nuotmandibulare с прямым передним краем и развитым вентральным отростком (80 %), латеральный гребень бывает сравнительно редко (40 %), задний – у 80 % рыб.

Условия обитания. Крупное ледниковое озеро моренно-подпрудного типа находится в истоке р. Плотникова, бассейна р. Большая (рис. 30). Рыбное население водоема, помимо озерного гольца, включает молодь тихоокеан-



ских лососей и жилую трехиглую колюшку, а также жилую озерно-ручьевую мальму. На нерест поднимается проходная мальма, нерка и кижуч.

Статус. Популяция была описана К.А. Савваитовой, которая рассматривала ее как дочернюю по отношению к проходной северной мальме (Савваитова, 1976, 1989). Позже начикинскому гольцу было предложено присвоить самостоятельный видовой статус *S. sp. 4* (Черешнев, 1990). На основе остеологических признаков М.К. Глубоковский включил популяцию в состав арктической группы в ранге подвида гольца Черского (1995). Молекулярно-генетические исследования показали предельную филогенетическую близость популяции к гольцу Таранца с Чукотки (Oleinik, Skurochina, 2007) и северной Аляски (Senchukova et al., 2015). Начикинский голец гибридизируется с северной мальмой, однако гибриды составляют менее 5 % численности популяции (Esin et al., 2017). Репродуктивная изоляция гольца Таранца и северной мальмы в условиях симпатрии подтверждена по всей Пацифике (Омельченко, 1975; Омельченко, 2005; Taylor et al., 2008; McNally et al., 2015).

Начикинский голец является узкоареальным эндемиком с уникальным набором морфологических признаков. Численность сохраняется на относительно высоком уровне благодаря эффективной охране местообитаний, приуроченных к нерестилищам начикинской нерки. Популяция занесена в «Красную книгу Камчатского края» по II категории.

Внешний вид

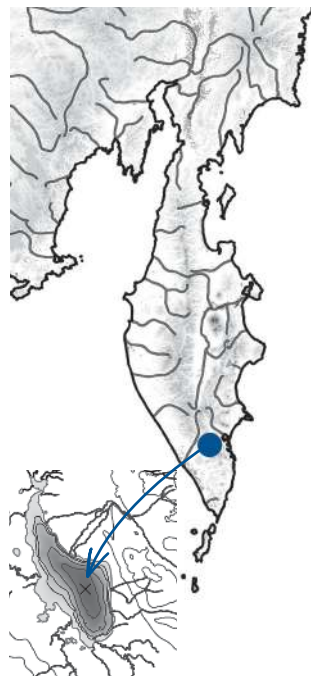


Рис. 30. Оз. Начикинское
площадь 7,44 км²
средняя глубина 14,0 м
максимальная глубина 36 м
высота над у.м. 350 м.



Самец в брачном наряде



Самка в брачном наряде

Голец Таранца *Salvelinus taranetzi*

голец оз. Большой Сокоч



sb 24.7 (23–26)
 pc 42.0 (33–53)
 ll 133 (126–139)
 vt 67 (63–68)
 rb 11–13
 D 9–11
 A 8–10
 P 11–13
 V 8

Размеры. Нерестовая группировка включает особей длиной от 21 до 35 (в среднем 27) см и массой от 77 до 330 (в среднем 170) г. Скорость роста рыб сравнительно низкая, варьирование длины и массы тела в пределах возрастных групп незначительное. Имеются сведения, что в 1970–1980-х годах этот голец был значительно крупнее – до 1.5–2.0 кг.

Образ жизни. Структура популяции мономорфная. Предельный возраст 11 лет, модальную группу образуют рыбы 5+...8+. Половое созревание проходит в возрасте 4+. В популяции, особенно в старших возрастных группах, преобладают самки.

Рыбы населяют центральную часть водоема, держатся на глубине у дна, к берегам не подходят. Нерест проходит здесь же, вероятно, в октябре – ноябре; часть половозрелых особей его пропускает. В период нагула гольцы единично заходят в оз. Малый Сокоч, соединенное с главным озером протокой. Основу питания составляет бентос, также в желудках встречается молодь тихоокеанских лососей и колюшки. Молодь гольца держится на обширном мелководье в восточной части водоема, в притоки и оз. М. Сокоч не выходит. Такое распределение не совсем типично для жилгого арктоидного гольца из малых озер. При высокой численности популяций молодь аляскинского гольца Таранца активно расселяется через протоки по озерным системам (May-McNally et al., 2015; Dennert et al., 2016). Вероятно, пониженная миграционная активность пестряток связана с низкой численностью популяции.

Морфология. Голова удлинненная, средней длиной 0.18 от тела, ее высота составляет 0.73 длины. Верхняя челюсть прямая (80 %) или слабо изогнутая, в длину 0.43, нижняя – 0.50 от головы. Рыбы характеризуются низким сигаровидным телом с короткими плавниками.

Окраска. Рыбы имеют серые бока с серебристым отливом, желтоватое брюхо и коричневые или темно-красные плавники. Интенсивность брачного наряда низкая: бока темнеют, брюхо становится желтым или палевым, плавники алеют. Ярко-красные и оранжевые рыбы, как в прочих камчатских популяциях, не встречаются.

Краниология. Рот скругленный (60 %) или слабо раздвоенный, его основание шире моста; ямка выражена отчетливо, без нервальных отверстий. Передняя этмоидная фонтанель отсутствует, задняя небольшая, имеется у 70 % рыб. Орбитальные выступы хорошо развиты, короткие. На мосту фонтанели есть у четверти рыб (чаще одна). На мозговом отделе у $\frac{2}{3}$ особей имеется центральное отверстие. Pteroticum налегает на sphenoticum (70 %) или достигает его. Supraoccipitale не достигает (60 %) или достигает краев дорзальных фонтанелей и не закрывает затылочную область хондрокrania.

Supraethmoideum с выраженным перехватом, головка и задняя часть кости соизмеримой ширины. Vomer с широкой и длинной рукояткой; зубы мелкие, расположены гроздью или в 1 ряд V-образно, дентальная пластинка не разрастается. Glossohyale со срезанным передним краем и гладким срезанным (70 %) или заостренным задним; добавочных зубов нет.



Нуотандибуларе со слабо вогнутым передним краем и выступающим вентральным отростком (развит у 70 % рыб), латеральный гребень бывает у половины рыб, задний – у 70 %.

Условия обитания. Небольшое ледниковое озеро моренно-подпрудного типа соединено протокой с верхним течением р. Плотникова, басс. р. Большая (рис. 31). Глубины у берегов не превышают 3–4 м, в центральной части они достигают 9 м. Дно галечное, ближе к берегам сильно заиленное и заросшее высшей водной растительностью.

Рыбное население озера, помимо озерного гольца, включает молодь тихоокеанских лососей и жилую трехиглую колюшку, а также жилую речную кунджу и мальму, которые заходят в озеро на нагул. На нерест поднимаются нерка и кижуч. В отличие от оз. Начикинское, верхнюю трофическую нишу в водоеме занимает не голец Таранца, а крупная жилая кунджа и по-тамодромная речная мальма. Кунджа в озере многочисленна, летом она охотится за молодью озерного гольца.

Статус. Популяция описана как эндемичная форма гольца Таранца (Есин и др., 2015; Esin et al., 2017). Все рыбы являются носителями единственного гаплотипа мтДНК, унаследованного в результате исторической интрогрессии от северной мальмы. Данная ситуация типична для популяционных систем малых озер (Taylor et al., 2008). Согласно анализу полиморфизма аллелей 9 микросателлитных локусов ядерного ДНК, голец Таранца из оз. Б. Сокок репродуктивно изолирован от мальмы из р. Плотникова (неопубликованные данные). Численность сильно подорвана из-за браконьерского перелова в период нереста нерки. Возможно, с катастрофическим снижением численности связаны сокращение продолжительности жизни и измельчание. Уникальный эндемик из оз. Б. Сокок находится на грани исчезновения и нуждается в срочном внедрении жестких мер охраны.

Внешний вид



Взрослая рыба в период нагула



Самец перед нерестом

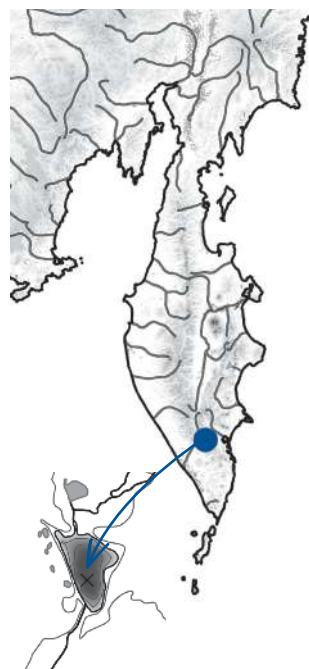


Рис. 31. Оз. Большой Сокок
площадь 0.44 км²
средняя глубина 5.9 м
максимальная глубина 9 м
высота над у.м. 495 м.

Голец Таранца *Salvelinus taranetzi* голец оз. Подсопочное



sb 26.8 (25–29)
pc 48.2 (38–56)
ll 136 (129–141)

Размеры. Нерестовая группировка включает особей длиной от 21 до 47 (в среднем 34) см и массой от 100 до 900 (385) г. Рост в течение жизни равномерный, сравнительно быстрый.

Образ жизни. Структура популяции мономорфная. Предельный возраст составляет 14 лет. Половое созревание начинается в возрасте 4+, модальную группу образуют рыбы 5+...7+. Соотношение полов в популяции близко к равному.

Гольцы населяют придонный горизонт, ночью выходят на прибрежные мелководья. В желудках рыб встречаются моллюски – катушки и прудовики, ручейники, бокоплавы, девятиглая колюшка и собственная молодь. Гольцы переходят к хищничеству на пестряточной стадии при длине тела 10–12 см. Рыбы сильно заражены гельминтами, включая *Diphilobotrium* spp.

Морфология. Голова коническая, средней длиной 0.19 от тела; высота головы составляет 0.75 длины. Верхняя челюсть прямая или слабо изогнутая, в длину 0.45–0.55, нижняя – 0.55–0.63 от головы. С возрастом челюсти заметно удлиняются. Тело цилиндрическое, со сравнительно высоким хвостовым стеблем. Плавники короткие. Хвостовой плавник у созревающих рыб выемчатый, у старших особей – усеченный. Жаберные тычинки очень короткие, часто искривленные, редуцированные на краях дужек.

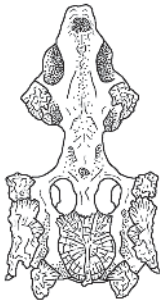
Окраска. Молодь серебристая; у созревающих и пропускающих нерест рыб краснеет брюхо и темнеют бока. В нерестовом наряде спина грязно-зеленая, бока и брюхо светло-красные, плавники алые. Пятнистость слабая, у крупных особей светлые пятна мелкие и практически незаметные.

Краниология. Рострум скругленный у молодых рыб и раздвоенный у старших, его основание примерно равно по ширине мосту (60 %) или уже; ямка без нервальных отверстий. Передняя этмоидная фонтанель отсутствует, задняя имеется у 40 % рыб. Орбитальные выступы развиты слабо. На мосту фонтанели имеются у 40 % рыб, всегда асимметричные. На мозговом отделе pteroticum достигает (40 %) или налегает на sphenoticum. Supraoccipitale достигает краев дорзальных фонтанелей, кость закрывает затылок.

Supraethmoideum с заметным перехватом и широкой задней частью. Vomer с широкой и длинной рукояткой; зубы расположены гроздью, у крупных особей разрастается дентальная пластинка. Glossohyale со срезанным (50%) или закругленным передним краем и гладко срезанным задним; добавочных зубов нет. Nuomandibulare с вогнутым передним краем и развитым вентральным отростком, латеральный и задний гребни хорошо развиты.

Условия обитания. Небольшой водоем моренно-подпрудного типа расположен в узкой боковой долине притока р. Левая Воровская (рис. 32). Постоянных притоков нет. Большую часть года озеро остается бессточным – вытекающая протока пересыхает на участке длиной около 1 км. В половодье может появляться поверхностная связь с приемным ручьем.

Озеро ультраолиготрофное, прозрачность воды в августе – сентябре до дна. Дно галечное, заросшее высшей



водной растительностью на мелководье в северной части. Помимо гольца в озере обитают жилая нерка (кокани) и девятиглая колюшка. Тихоокеанские лососи и мальма в озеро не поднимаются. Несмотря на условия, подходящие для симпатрической диверсификации рыб, все 3 вида представлены мономорфными популяциями с узкими диапазонами изменчивости морфологических признаков. Голец и кокани эффективно разделили между собой ресурсы бентали и пелагеали. Несмотря на то, что голец начинает хищничать с раннего возраста, молодь кокани, обитающая в толще воды, встречается в его желудках лишь в виде исключения. Гольцы охотятся на колюшку в прибрежье и у дна.

Статус. Сведения об экосистеме оз. Подсопочное приводятся впервые. Исследования молекулярно-генетических маркеров жилого гольца не завершены, однако нет сомнений, что филогенетически популяция принадлежит группе «таранцовых» гольцов. Численность реликтового гольца находится на сравнительно высоком уровне. На озере ведется любительский подледный лов, однако его интенсивность невысока, и для популяции в настоящее время антропогенные угрозы отсутствуют.

Внешний вид

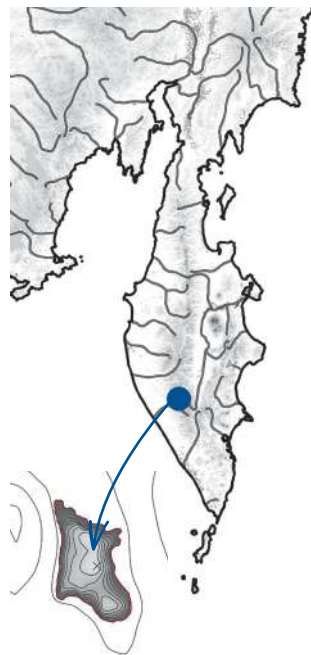


Рис. 32. Оз. Подсопочное
площадь 0,18 км²
средняя глубина 6,8 м
максимальная глубина 14 м
высота над у.м. 490 м.



Взрослая рыба в период нагула



Самец перед нерестом

Голец Таранца *Salvelinus taranetzi*

голец оз. Сапожок



sb 24.9 (23–28)
pc 41.7 (34–53)
ll 132 (126–143)

Размеры. Нерестовая группировка включает особей длиной от 25 до 40 (в среднем 31) см и массой от 130 до 660 (290) г. Рост в течение жизни равномерный, сравнительно медленный.

Образ жизни. Структура популяции мономорфная. Предельный возраст 12 лет, модальную группу образуют рыбы 5+...7+. Половое созревание проходит в возрасте 4+...5+. Соотношение полов близко к равному.

Летом и осенью голец держится у дна вдоль свала глубин. В питании встречаются разнообразные животные корма: личинки и имаго амфибиотических насекомых, бокоплавцы, моллюски, икра нерки и рыба. Гольцы в основном охотятся за колюшкой, молодь нерки заглатывают редко. В паразитофауне доминируют гельминты, передающиеся через планктонную цепь, но *Diphilobotrium* spp. отсутствует. Нерест гольцов проходит поздней осенью в озере. Икра крупная, диаметром 5 мм.

Морфология. Голова удлинённая, у старших рыб горбатая, средней длиной 0.21 от тела; высота головы составляет 0.74 длины. Верхняя челюсть прямая, в длину 0.50, нижняя – 0.60 от головы. Тело прогонистое, цилиндрическое; хвостовой стебель низкий. Плавники длинные. Жаберные тычинки очень короткие, часто рудиментарные на краях дужек.

Окраска. Типичная для гольца Таранца. Неполовозрелые и пропускающие нерест рыбы серебристые с желтым или красноватым отливом, взрослые – с ярко-красными или оранжевыми боками. Предполагается, что красная окраска гольцов – адаптация, помогающая питаться икрой нерки в период ее нереста (Скопец, 2007). Созревающие рыбы мимикрируют под более крупную и агрессивную нерку, когда нагуливаются в конце лета на литорали.

Краниология. Рострум скругленный у молодых рыб и слабо раздвоенный у старших, его основание примерно равно по ширине мосту (70 %) или немного шире; у 30 % рыб ямка с нервальными отверстиями. Передняя этмоидная фонтанель отсутствует, задняя имеется у половины рыб. Орбитальные выступы хорошо развиты, короткие. На мосту фонтанели имеются у 50 % рыб. На мозговом отделе pteroticum достигает или налегает на sphenoticum (1:1). Supraoccipitale не достигает (70 %) или достигает дорзальных фонтанелей, кость закрывает затылок.

Supraethmoideum с заметным перехватом и узкой задней частью. Vomer с широкой и длинной (75 %) или, наоборот, – очень короткой рукояткой; зубы мелкие, расположены двумя рядами, реже – гроздью; дентальная пластинка не разрастается. Glossohyale со срезанным (30 %) или закругленным передним краем и гладко срезанным задним; зубы мелкие, у четверти рыб имеется 1 или 2 добавочных зуба в передней части пластинки.

Нюомандибulare с прямым (70 %) или вогнутым передним краем и развитым вентральным отростком (80 %), латеральный и задний гребни хорошо развиты.



Условия обитания. Водоем представляет собой затопленную троговую долину с крутыми скальными склонами и типичным ригелем-островом в средней части. Озерная протока впадает в р. Прав. Воровская (рис. 33). Трофность водоема низкая.

Ихтиофауна озера бедная и включает, помимо озерного гольца, нерку и жилых колюшек (трехиглую и девятииглую). Нерестилища нерки сосредоточены в самой удаленной от протоки части водоема. Примечательно, что в самом озере и его притоках отсутствует мальма, населяющая р. Воровская. Подобная ситуация типична для озер ледникового происхождения центральной и северной Камчатки: там, где обитает многочисленная популяция гольца Таранца, мальма отсутствует, и наоборот. В ледниковых озерах южной Камчатки оба вида сосуществуют.

Статус. Сведения о гольце оз. Сапожок приводятся впервые. Исследования молекулярно-генетических маркеров популяции не завершены, однако нет сомнений, что филогенетически она принадлежит группе «таранцовых» гольцов. Численность гольца очень высокая, любительский лов на озере не ведется из-за его труднодоступности. В настоящее время угрозы для популяции отсутствуют.

Внешний вид

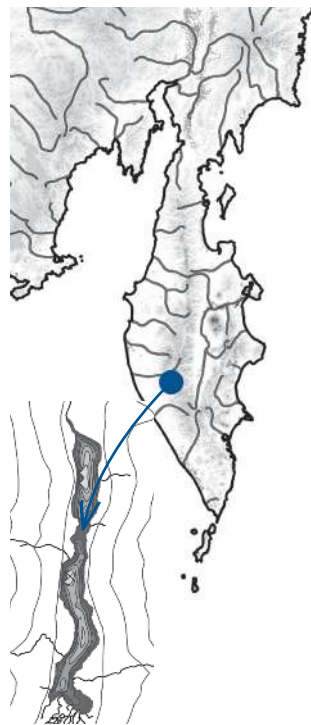


Рис. 33. Оз. Сапожок
площадь 0.41 км²
средняя глубина 14.0 м
максимальная глубина 20 м
высота над у.м. 575 м.



Взрослая рыба в период нагула



Самец перед нерестом

Голец Таранца *Salvelinus taranetzi*

голец оз. Копылье



sb 24.8 (23–27)
 pc 46.6 (35–65)
 ll 135 (127–142)
 vt 67 (63–69)
 rb 10–12
 D 8–11
 A 8–10
 P 11–13
 V 7–10

Размеры. Нерестовая группировка включает особей длиной от 26 до 47 (в среднем 35) см и массой 0.16–1.67 кг (в среднем 620 г). Небольшая часть самцов (карлики) созревает при достижении длины 23 см и массы 140 г, после чего их соматический рост резко замедляется (предельные размеры 28 см и 185 г).

Образ жизни. Максимальный возраст рыб «нормальной» формы составляет 13 лет, модальную группу образуют рыбы 5+...8+, созревание происходит в возрасте 5+. Карлики созревают в возрасте 3+...4+. Соотношение полов в популяции близко к равному.

Молодь держится разрозненно вдалеке от берегов оз. Копылье, в притоки и вытекающую из озера протоку не выходит. Взрослые рыбы перемещаются по всему водоему, многочисленны в прибрежной зоне на мелководьях. Нерест ежегодный, проходит в восточной части озера в ноябре – декабре. В отличие от большинства прочих камчатских популяций, в питании взрослых рыб преобладают бокоплавы и организмы бентоса (моллюски, личинки насекомых), а не мелкая рыба. Молодь лососей и колюшка встречается в желудках эпизодически. Карлики также питаются бентосом и в меньшей степени – планктонными ракообразными.

Морфология. Голова коническая, средней длиной 0.17 длины тела; ее высота составляет 0.79 длины. Верхняя челюсть прямая (65 %) или слабо изогнутая, в длину 0.44, нижняя – 0.51 от головы. Рыбы характеризуются массивным и очень высоким телом (в среднем 24 % длины), у отдельных особей его высота составляет 32 % длины. Межполовые морфологические различия не выражены.

Окраска. Взрослые рыбы характеризуются зелено-желтой окраской боков и белесым брюхом. Пятна на теле крупные, неправильной формы, больше диаметра зрачка. Интенсивность нерестовой окраски варьирует в широких пределах. На нерестилищах одновременно встречаются темно-коричневые, ярко-красные и оранжевые рыбы. Карлики отличаются блеклым брачным нарядом.

Краниология. Рострум скругленный (70 %) или слабо раздвоенный, его основание примерно равно мосту по ширине (70 %) или немного уже его; ямка хорошо выражена, в редких случаях – с нервальными отверстиями. Передняя этмоидная фонтанель отсутствует, задняя имеется у 55 % рыб. Орбитальные выступы хорошо развиты, с возрастом удлиняются. На мосту фонтанели имеются у четверти рыб (чаще только одна). Pteroticum чаще достигает sphenoticum или налегает на него. Supraoccipitale не достигает (45 %) или достигает краев дорзальных фонтанелей. Затылочная область хондрокrania хрящевая.

Supraethmoideum с выраженным перехватом и широкой задней частью. Vomer с узкой и длинной (50 %) или укороченной широкой рукояткой, мелкие зубы расположены гроздью или в ряд V-образно. Glossohyale с закругленным (80 %) или срезанным передним краем и обрезанным, зубренным (80 %) задним; зубы на пластинке мелкие и слабые. Nuomandibulare с вогнутым (60 %) или прямым передним краем и развитым вентральным отростком (90 %), латеральный и задний гребни развиты у 45 % рыб.



Условия обитания. Водоем трогового типа длиной 1.8 км и максимальной шириной около 350 м находится в боковой долине бассейна р. Копылье, бассейн р. Ича (рис. 34); соединяется меандрирующей протокой со спокойным течением с верхним течением реки. Озеро характеризуется сравнительно высокой трофностью. Дно валунистое, ближе к берегам сильно заиленное и заросшее высшей водной растительностью. Озеро вскрывается ото льда в самом начале июня, ледостав происходит в ноябре.

Рыбное население водоема, помимо озерного гольца, включает нерку и трехиглую колюшку. В озере расположены обширные нерестилища анадромной нерки, круглый год здесь нагуливается ее молодь и карликовые самцы. Речная мальма в озеро заходит единично, нагуливается и нерестится в р. Копылье.

Статус. Первописание выполнено Е.В. Есиным с соавторами (Есин и др., 2015; Esin et al., 2017). Популяцию можно рассматривать в ранге эндемичной формы гольца Таранца. В результате исторической гибридизации голец из оз. Копылье унаследовал единственный гаплотип контрольного региона мтДНК от северной мальмы. Численность озерных гольцов в настоящее время высокая, однако в последние годы наблюдается рост рыболовной нагрузки. Вероятно, для популяции оз. Копылье целесообразно введение природоохранного статуса.

Внешний вид



Карликовый самец



Самец «нормальной» формы

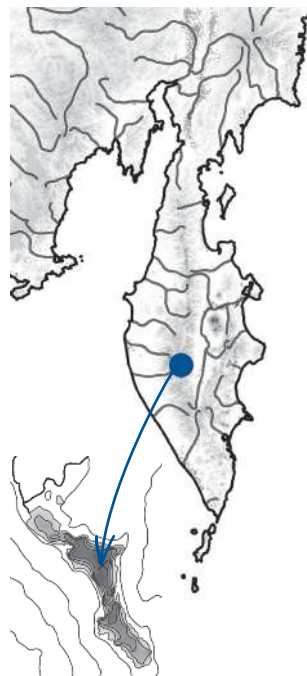


Рис. 34. Оз. Копылье
площадь 0.45 км²
средняя глубина 10.1 м
максимальная глубина 19 м
высота над у.м. 685 м.

Голец Таранца *Salvelinus taranetzi* голец оз. Двухюрточное



sb 26.6 (24–31)
pc 48.9 (40–59)
ll 127 (117–136)
vt 63–69
rb 10–13
D 9–10
A 7–9
P 12–14
V 7–9

Размеры. Крупные рыбы длиной до 60 см и массой более 2 кг. Половой зрелости достигают при длине более 25 см и массе свыше 120 г. В нерестовом стаде преобладают особи размером от 30 до 40 см. Самцы, как правило, крупнее самок.

Образ жизни. Предельный возраст 17 лет, модальную группу образуют рыбы 7+...10+. Половое созревание проходит в возрасте 6+. Численно доминируют самцы.

Структура популяции мономорфная. Рыбы всех возрастов держатся в озере, в притоки и вытекающую из озера реку не выходят. Нерест проходит вдоль берегового свала с начала ноября и, предположительно, до марта. В питании у мелких рыб преобладают бентосные организмы: гаммарусы, двустворчатые моллюски и личинки хирономид. Крупные рыбы становятся хищниками и питаются преимущественно молодью нерки.

Морфология. Голова удлинённая, в среднем составляет 0.20 длины тела; её высота – 0.70 длины. Верхняя челюсть слабо изогнутая, очень длинная, далеко заходит за край глаза, в длину 0.52 от головы, нижняя – 0.62. Рыбы характеризуются прогонистым телом с длинными парными плавниками.

Окраска. Бока темно-серые, с металлическим отливом. Пятна хорошо заметные, имеют неправильную форму. Голова сверху черная, снизу серебристая; челюсти с красным окаймлением. Плавники бледно-красные с черными вкраплениями. Нерестовая окраска самцов ярко-оранжевая; у самок спина зеленеет, а брюхо розовеет, голова приобретает оранжевый оттенок. Пятна на теле и плавниковые мембраны на концах становятся розовыми.

Краниология. Рострум скругленный (70 %) или слабо раздвоенный, короткий, его основание уже моста; ямка выражена только у крупных особей. Передняя этмоидная фонтанель есть всегда, задняя – у 45 % рыб. Орбитальные выступы развиты у половины рыб. На мосту фонтанели имеются у 70 % рыб (чаще обе). Pteroticum сильно налегает на sphenoticum. Supraoccipitale не достигает (35 %), достигает (55 %) или выходит за края дорзальных фонтанелей; кость закрывает задний свод хондрокrania.

Supraethmoideum с выраженным перехватом, скругленной головкой и широкой задней частью. Vomer с широкой и длинной рукояткой, зубы расположены в ряд V-образно (60 %) или гроздью, у старших рыб дентальная пластинка разрастается назад. Glossohyale со скругленным передним краем и гладким обрезанным (60 %) или заостренным задним; по центру пластинки имеются добавочные зубы. Nuomandibulare с вогнутым (60 %) или прямым передним краем и развитым вентральным отростком (90 %), латеральный и задний гребни всегда хорошо развиты.

Условия обитания. Популяция населяет крупное троговое озеро в центральной части Срединного хребта (рис. 35). Сток происходит по одноименной реке в р. Еловка, приток р. Камчатка. Озеро вскрывается ото льда в самом начале июня, ледостав – в ноябре. Берега и свал сложены крупными валунами, дно в глубо-



ководной части покрыто толстым слоем ила. Западная часть относительно мелководная, сюда стекают р. Двухюрточная и небольшой термальный ручей. Молодь и взрослые озерные гольцы перемещаются по всему водоему, летом многочисленны в прибрежной зоне и на глубине.

Рыбное население водоема, помимо озерного гольца, включает нерку и кижуча. Колюшки в озере отсутствуют. В термальном притоке обитает сибирский усатый голец, вселившийся из низовьев главной реки. В летне-осенний период на нагул из р. Двухюрточная в небольших количествах поднимается озерно-речная мальма. В озере расположены обширные нерестилища анадромной нерки.

Статус. Популяция описана авторами монографии (Есин и др., 2015; Esin et al., 2017). Она является носителем единственного распространенного гаплотипа контрольного региона мтДНК арктической группы и может быть рассмотрена в ранге узкоареальной эндемичной формы гольца Таранца. Численность озерных гольцов в настоящее время высокая, однако в последние годы наблюдается значительный рост рыболовной нагрузки. Вероятно, для популяции оз. Двухюрточное целесообразно введение природоохранного статуса.

Внешний вид

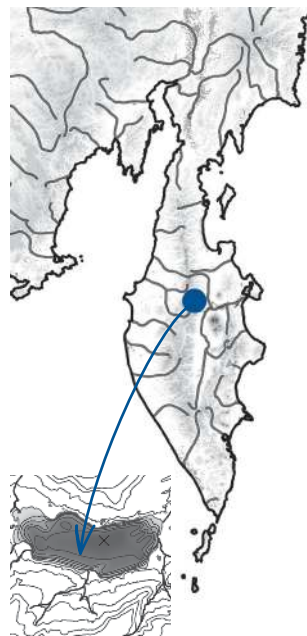


Рис. 35. Оз. Двухюрточное
площадь 11.3 км²
средняя глубина 20.3 м
максимальная глубина 29 м
высота над у.м. 265 м.



Самец в брачном наряде



Самка в брачном наряде

Голец Таранца *Salvelinus taranetzi*

голец оз. Аяогытгын



sb 26.8 (25–29)
 pc 41.5 (37–51)
 ll 130 (127–133)
 vt 67 (64–69)
 rb 10–13
 D 8–11
 A 8–9
 P 11–13
 V 7–9

Размеры. Рыбы-бентофаги из состава нерестовой группировки имеют длину от 19 до 30 (в среднем 24) см и массу от 65 до 220 (в среднем 120) г. Также встречаются хищники-каннибалы, вырастающие до 45 см и 500 г. Скорость роста низкая.

Образ жизни. Основная часть популяции представлена преимущественно бентосоядными рыбами («нормальная» группировка), которые доживают до 12 лет. Модальную группу образуют рыбы 6+...9+, половое созревание проходит в возрасте 6+...7+. В популяции преобладают самцы.

Часть половозрелых рыб-бентофагов обоих полов после достижения длины 22–25 см переходит на питание рыбной пищей, в т.ч. собственной молодь. Рост таких особей ускоряется, происходят аллометрические изменения пропорций за счет преимущественного роста передней части тела. Хищники-каннибалы пропускают нерест в течение 2–3 лет, затем начинают размножаться вместе с бентофагами. Ранее сходный механизм онтогенетической трансформации был описан в озерных популяциях *S. alpinus* в Забайкалье (Alekseyev et al., 2009b). Предельный возраст хищников из оз. Аяогытгын – 17 лет. Нерест проходит в озере, вероятно, в ноябре – декабре; часть взрослых рыб его пропускает.

Морфология. Средняя длина головы бентофагов составляет 0.18, хищников – 0.22 от тела; высота головы сходна и равна 0.65 длины. Верхняя челюсть прямая у мелких бентофагов и слабо изогнутая у старших хищников, в длину составляет 0.43 и 0.52 головы соответственно. Нижняя челюсть бентофагов имеет среднюю длину 0.50, хищников – 0.56 от головы. Бентофаги характеризуются низким сигаровидным телом с длинными плавниками, хищники – массивным, более высоким телом с большой головой и очень низким хвостовым стеблем.

Окраска. Взрослые рыбы имеют серо-фиолетовую спину, желтоватые бока, оранжевое брюхо и светло-коричневые плавники. Брачный наряд выражен относительно слабо, в период нереста плавники краснеют, пятна на боках темнеют. Нерестовые различия между бентосоядной и хищной группировками не обнаружены.

Краниология. Рострум короткий и скругленный, его основание несколько шире моста; ямка без нервальных отверстий, отчетливо выражена только у крупных рыб. Передняя этмоидная фонтанель имеется у 50 % рыб, задняя – у 80 %. Орбитальные выступы выражены. На мосту фонтанели есть у 30 % рыб (мелкие, чаще только одна). На мозговом отделе у 60 % особей имеется центральная фонтанель. Pteroticum не достигает sphenoticum. Supraoccipitale достигает (50 %) или заходит за края дорзальных фонтанелей у бентофагов, лишь достигает фонтанелей у хищников. Затылочная область хондрокrania хрящевая. У старших хищников разрастается этмоидный отдел хондрокrania, удлиняются орбитальные выступы.

Supraethmoideum с выраженным перехватом и широкой задней частью. Vomer с узкой и длинной или, наоборот, короткой и широкой рукояткой (2 морфотипа); зубы расположены гроздью, у старших хищников дентальная пластинка разрастается назад. Glossohyale со скругленным передним краем и гладким срезанным задним;



у старших рыб в центре пластинки появляются добавочные ряды зубов. *Hyomandibulare* с прямым передним краем и выступающим вентральным отростком (развит у 90 % рыб), задний и латеральный гребни всегда хорошо развиты. У хищников на челюстях значительно удлиняются зубы.

Условия обитания. Водоем ледниково-подпрудного типа расположен в среднем течении бассейна р. Лесная (рис. 36), в 43 км севернее Паланского озера. Период без сплошного ледового покрова составляет всего 3 месяца в году. Рыбное население озера, помимо озерного гольца, включает молодь тихоокеанских лососей, а также жилую форму кижуча. На нерест поднимается немногочисленная нерка и проходной кижуч. Мальма в озеро из реки не заходит.

С большой вероятностью близкий по биологии озерный голец населяет соседний ледниковый водоем, находящийся на противоположном склоне долины р. Лесная. Также известно о крупном, быстро растущем гольце той же филогенетической группы из оз. Каланан в нижнем течении бассейна р. Карага. Этот водоем расположен на той же широте с восточного побережья полуострова.

Статус. Первописание сделано авторами монографии (Есин и др., 2015; Esin et al., 2017). Популяцию можно рассматривать в ранге узкоареальной эндемичной формы гольца Таранца, она является носителем двух распространенных гаплотипов контрольного региона мтДНК данного вида. Гольцы оз. Аяогытгын демонстрируют единственный для камчатского гольца Таранца пример внутривидового полиморфизма. На озере ведется любительский подледный лов, однако численность популяции, судя по всему, находится на стабильном уровне. В специальных мерах охраны эндемик не нуждается.

Внешний вид



Рис. 36. Оз. Аяогытгын
площадь 1,25 км²
глубины более 10 м
высота над у.м. 245 м.



Бентосоядная форма, самка в брачном наряде



Хищная форма, самка в брачном наряде

Голец Таранца *Salvelinus taranetzi* гольцы Охото-Колымского нагорья



- sb 29.4 (26–35)¹
25.2 (23–28)²
26.3 (24–30)³
30.4 (27–35)⁴
30.8 (28–33)⁵
34.0 (31–39)⁶
- pc – (39)¹
25.2 (20–32)²
– (35–55)³
39.3 (26–48)⁴
37.5 (31–41)⁵
37.6 (32–48)⁶
- ll 127 (124–132)¹
135 (126–150)²
135 (129–140)³
135 (127–140)⁴
137 (133–142)⁵
125 (119–130)⁶
- vt – (67)¹
67 (65–69)²
69 (67–71)³
66 (64–68)⁴
67 (65–68)⁵
64 (62–65)⁶

- 1 – оз. Нярка
2 – оз. Гранд
3 – оз. Мак-мак
4 – оз. Хэл-Деги
5 – Вилигинское оз.
6 – оз. Черечень

Ареал гольцов арктической группы в бассейне Охотского моря распространяется за пределы Камчатки на цепь материковых озер вблизи Охотско-Колымского водораздела. Известны популяции из оз. Нярка в верховьях р. Наяхан, озера в нижнем течении р. Вилига, системы Эликчанских озер (оз. Гранд и др.) в бассейне р. Яма, озера Мак-мак в бассейне р. Ола, озер Хэл-Деги и Хадды, соединенных с р. Иня (Черешнев, 1990; Gudkov, Radchenko, 2000; Gudkov et al., 2003; наши данные). Наиболее вероятно, что заселение материковых пост-ледниковых озер Охотского бассейна произошло через временные водные перехваты из арктических рек на границе плейстоцена и голоцена. Так, следы древней связи оз. Нярка с истоками р. Колыма до сих пор хорошо различимы на местности. В верховьях бассейна Колымы популяции гольца Таранца сохранились в таких озерах как Энгтери, Макси и Джульетта, Джека Лондона и Эльгення, Малык и Дарпир. Озера среднего течения Колымы, вероятно, также заселены гольцами, однако ихтиологические данные из этой части ареала чрезвычайно скудны. Ниже по течению гольцы «таранцово́й» группы известны из озер бассейнов рек Омолон и Анюй, устьевой зоны Колымы.

Размеры. Охотоморские и верхнеколымские озерные гольцы в среднем мельче камчатских. В оз. Мак-мак нерестовая группировка включает особей длиной от 26 до 39 (в среднем 27) см и массой до 580 (в среднем 253) г. В Эликчанских озерах взрослые рыбы имеют длину 20–52 см и массу до 1.6 кг. В оз. Макси гольцы вырастают до 27 см и 260 г, в Вилигинском озере – до 42 см и 570 г. В оз. Хадды «нормальная» форма вырастает до 35 см и 540 г (в среднем 26 см и 180 г), встречаются ее карликовые самцы длиной до 21 см и массой до 70 г. Крупная форма в этом озере достигает длины 60 см и массы более 2 кг. В оз. Черечень взрослые особи тугорослой карликовой формы имеют длину (массу) 18–24 см (12–93 г), быстрорастущей крупной формы – 28–48 см (200–1050 г).

Образ жизни. Озерные гольцы Колымского нагорья обычно живут до 14–15 лет (в оз. Черечень – до 24 лет). Половое созревание начинается в возрасте 4+...6+, в уловах доминируют рыбы 6+...10+. Соотношение полов в популяциях варьирует.

Структура популяций различная. В озерах Нярка и Мак-мак голец представлен одной формой с замедленным ростом, в оз. Гранд – быстрорастущей формой, но при этом наблюдается широкое варьирование размеров особей-ровесников. В оз. Джульетта обнаружены карликовые самцы (Gudkov et al., 2003). В озерах Хадды и Черечень выделяются 2 формы с разной скоростью роста. В оз. Малык, вероятно, обитают 3 формы гольца: «нормальная», карликовая и крупная быстрорастущая. Репродуктивные взаимоотношения форм не изучены.

Нерест во всех озерах не ежегодный, проходит в сентябре – октябре на гравийно-галечных грунтах. В период нагула рыбы могут мигрировать в пределах системы озер одного бассейна. Спектры питания арктоидных гольцов разнятся. В озерах Нярка, Мак-мак, Макси основу корма составляет бентос (в основном моллюски) и

зоопланктон. В озерах Хадды, Малык и Черечень крупные особи потребляют рыбную пищу, мелкие — планктон и бентос. В Элекчанских озерах гольцы занимают нишу хищника.

Морфология. Специальные исследования внешней морфологии в популяциях материковой стороны Охотского бассейна не проводились. В целом, местные озерные гольцы характеризуются конической головой, низким хвостовым стеблем, заостренными лопастями хвостового плавника. У медленнорастущих рыб верхняя челюсть — прямая, у крупных хищников — длинная и изогнутая.

Окраска. Незрелые и пропускающие нерест особи серо- или зеленовато-серебристые, с красноватыми плавниками. Мальковые пятна на боках пропадают поздно. В брачном наряде фон тела ярко-красный или желто-оранжевый, плавники алые. Пятнистость и размеры светлых пятен на боках варьируют между популяциями в широких пределах.

Краниология. Между озерными популяциями имеются некоторые различия, однако всем им присущи типичные черты строения черепа рыб арктической группы. Большинство признаков трансгрессирует, существенные различия между охотоморскими и верхнеколымскими гольцами также отсутствуют.

Условия обитания. Озера Охото-Колымского нагорья, населенные арктоидными гольцами (рис. 37), имеют ледниковое происхождение и соединяются через протоки с реками. Все водоемы олиготрофные, но условия обитания крайне многообразны. Гольцы населяют озера разного размера и глубины в горных трогах, речных долинах, среди древних моренных валов и т.п. Озера расположены в зоне резко континентального климата, поэтому период открытой воды длится не более четырех месяцев, при этом в августе поверхностные слои воды прогреваются до 17–19 °С. Помимо жилых гольцов, в озерах обитают валёк, налим, колюшки, пестроногий подкаменщик, голянь, хариус. В большинство озер заходит северная мальма. Все водоемы являются местами нереста нерки.

Статус. Первоначально охотоморские популяции были объединены в один таксон вместе с гольцом Черского из низовьев рек Колыма и Индигирка, гольцами из верховьев этих рек, а также начикинским гольцом с Камчатки (Глубоковский, 1995). Рестрикционный анализ митотипов популяций из озер Гранд, Уегинское и Мак-мак позволил отнести всю группу к филогенетической линии северной мальмы (Radchenko, 2003), однако при этом не была принята во внимание возможная историческая интрогрессия между озерными гольцами и мальмой в период становления популяций. Более новые данные показали широкое распространение областей исторической гибридизации разных групп гольцов без потери видовой самостоятельности на охотоморском побережье (Radchenko, 2004b). Популяции восточной части охотской стороны Колымского нагорья, без сомнения, принадлежат к арктической группе и близки гольцу Таранца и озерным гольцам Камчатки.

По меристическим признакам камчатские, охотоморские и верхнеколымские озерные гольцы представляют собой разнородные группы. Тем не менее обращает на себя внимание снижение среднего числа жаберных тычинок в ряду верхнеколымская — охотоморская — камчатская группа популяций (Шапошникова, 1971; Gudkov et al., 2003; наши данные). Число пилорических придатков, напротив, выше у «таранцовых» гольцов с Камчатки. Данное сочетание меристических признаков, по нашему мнению, косвенно свидетельствует в пользу независимого происхождения камчатских и охотоморских озерных гольцов. Вероятно, постледниковые водоемы Камчатки были заселены со стороны Берингова моря проходным гольцом Таранца с низким числом жаберных тычинок и высоким числом пилорических придатков.

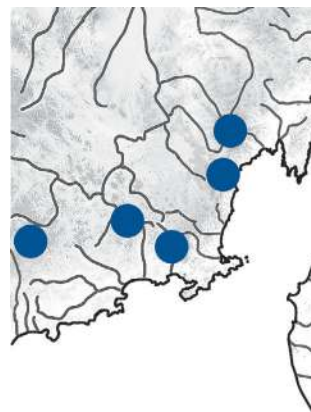


Рис. 37. Места обитания озерного гольца Таранца в материковой части бассейна Охотского моря

оз. Нярка
площадь 2,3 км²
глубины до 40 м
высота над у.м. 805 м

оз. Мак-мак
площадь 4,5 км²,
средняя глубина 17 (до 26) м
высота над у.м. 630 м

оз. Хадды
площадь 3,5 км²
глубины до 25–30 м
высота над у.м. 985 м

оз. Джульетта
площадь 0,1 км²
глубины 7–10 м
высота над у.м. 800 м.

Внешний вид



Гольц из оз. Нярка



Гольцы из оз. Хэл-Деги, крупная хищная форма



Гольцы из оз. Хэл-Деги, «нормальная» бентосоядная форма



Гольц из оз. Энгтери (басс. р. Колыма)



Гольцы из оз. Малак (басс. р. Колыма)
крупная хищная форма



Гольцы из оз. Малак (басс. р. Колыма),
«нормальная» форма



Гольцы из оз. Малак (басс. р. Колыма),
карликовая форма

Нейва *Salvelinus neiva* (Taranetz, 1933)



sb 30.2 (25–35)¹
31.1 (27–36)²
pc 45.8 (34–60)¹
47.6 (34–60)²
ll 130 (120–140)
vt 61–68
rb 10–13
D 9–11
A 8–10
P 10–13
V 8–10

1 – оз. Б. Уегинское
2 – оз. Корраль

В многочисленных постледниковых озерах бассейна р. Охота: Уегинское, Корраль, Сланцевое, Хизинджа, Кучи, Черпулай, Нек и др. (рис. 36), – обитают «многотычинковые» гольцы с крупными редкими пятнами на боках и приостренным рылом, т.н. нейва. В 1970-е годы была изучена популяционная система Уегинских озер (Волобуев, 1976, 1977). В более северных водоемах материал никогда специально не собирался. Нейва представляет большой научный интерес для разработки проблемы систематики и филогении гольцов (Черешнев и др., 2002).

Размеры. В системе Уегинских озер нейва представлена «нормальной» (быстрорастущей) и карликовой группировками. В оз. Корраль быстрорастущая нейва достигает длины 47 см и массы 900 г, карликовая вырастает до 26 см и 154 г. В оз. Большое Уегинское карлики имеют сходные размеры, быстрорастущие гольцы достигают 65 см и 2.5 кг. Различия в скорости роста между группировками начинают проявляться уже на третий год жизни, при этом для быстрорастущей нейвы характерен скачок роста на шестой год жизни.

Образ жизни. Быстрорастущие особи живут до 13–15 лет, созревают в возрасте 4+...6+. Модальную группу образуют рыбы 6+...8+. Карлики созревают в возрасте 3+, живут до 7 лет. Среди быстрорастущих рыб преобладают самки, 90 % карликов составляют самцы.

Весь жизненный цикл проходит в озерной котловине. Нерест обеих группировок проходит совместно в сентябре – октябре после похолодания, часто уже подо льдом. Нейва строит гнезда на галечниках на глубине 3–4 м. Плодовитость быстрорастущих рыб составляет 270–1500 икринок, карликов – всего 94–103 икринки. В составе паразитофауны нейвы встречаются виды, отсутствующие у других рыб бассейна р. Охота (Пугачев, 1984).

Морфология. Голова небольшая, коническая. Верхняя челюсть изогнутая, рот сравнительно небольшой. Нейва обладает цилиндрическим телом с низким хвостовым стеблем и выемчатым хвостовым плавником.

Окраска. У взрослой быстрорастущей нейвы окраска серо-зеленая; крупные пятна хорошо заметны только вдоль боковой линии. Карлики сохраняют пестряточную окраску. В брачном наряде рыбы кирпично-красные, оранжевые или желтые, с малиновыми пятнами. Челюсти оранжевые. Яркая окраска сохраняется несколько месяцев после нереста.

Краниология. Череп нейвы характеризуется смесью признаков, типичных для озерных гольцов арктического бассейна и северной мальмы. Ротрум чаще раздвоенный, с ямкой. Этмоидные фонтанели отсутствуют или имеется лишь одна фонтанель (30 %); медиальные фонтанели имеются. Pteroticum не налегает на sphenoticum; supraoccipitale не достигает дорзальных фонтанелей. Supraethmoideum широкий как у северной мальмы. Vomer с узкой рукояткой и одним рядом зубов. Пластика glossohyale прямоугольная (Глубоковский, 1995).

Условия обитания. Озера, населенные нейвой, находятся в зоне резкоконтинентального климата. Период открытой воды длится 4 месяца. Средняя глубина оз. Б. Уегинское составляет 16 (до 25) м, оз. Корраль – 3 (10) м.

Летом молодь и карлики держатся в толще воды, крупные рыбы выходят на хорошо прогреваемые мелководья. Значимую часть в рационе молоди и карликов составляют планктонные ракообразные, быстрорастущие рыбы питаются главным образом бентосом, по достижению зрелости переходят к факультативному хищничеству. Зимой рыбы продолжают активно питаться.

Статус. Первоначально жилые гольцы Уегинских озер были описаны А.Я. Таранцом как самостоятельный вид *S. neiva* Taranetz, 1933 (Таранец, 1933). Позже нейва и другие охотоморские озерные популяции были объединены в один таксон вместе с гольцом Черского из низовьев рек Колыма и Индигирка, гольцами из верховьев этих рек, а также начикинским гольцом с Камчатки (Глубоковский, 1995). Паразитофауна нейвы включает ряд арктических видов (Буторина и др., 1980). Анализ мтДНК рыб из оз. Б. Уегинское выявил полную интрогрессию с многочисленной в р. Охота северной мальмой (Radchenko, 2004a). Существует вероятность, что в озера бассейна р. Охота (или в самые верхние озера этой группы) нейва проникла не со стороны океана и р. Колыма, а из Алдана или Индигирки (Behnke, 1980). В этом случае могло произойти вселение не только *S. taranetzi*, но и *S. alpinus*. Для подтверждения данной гипотезы требуются дополнительные исследования.

Численность нейвы, вероятно, находится на естественном высоком уровне. Вследствие удаленности и труднодоступности района обитания этого гольца, он сам и его среда обитания в настоящее время практически не подвергаются антропогенному воздействию. Тем не менее как эндемичный вид нейва занесена в «Красную книгу Севера Дальнего Востока России». Поскольку в системе Уегинских озер воспроизводится самая крупная на материковом побережье Охотского моря популяция нерки, водоемы охраняются Правилами рыболовства.

Внешний вид



Рис. 38. Ареал нейвы в пределах региона исследований.



Быстрорастущие рыбы в брачном наряде

Южная мальма *Salvelinus curilus* (Pallas, 1814)



sb 21.7 (18–25)
pc 25.3 (16–39)
ll 126 (110–150)
vt 62 (56–66)
rb 8–13
D 8–12
A 7–9
P 10–15
V 7–9

Южная мальма является самым широко распространенным видом рыб на северных Курильских островах (рис. 39), по численности она уступает только горбуше (Рыбы... 2012; Gritsenko et al., 1998). Курильские гольцы проводят в пресных водах большую часть жизненного цикла, поэтому они образуют основу местной ихтиофауны.

Южная мальма характеризуется большим морфологическим разнообразием и высокой пластичностью репродуктивной стратегии. Все речные и озерно-речные системы северных Курил, где в нижнем течении нет преград для катадромной миграции, заселены проходным экотипом. Проходная южная мальма реализует анадромный прибрежный вариант жизненной стратегии со стадией «тысячника». Такие рыбы нагуливаются вдоль берегов, не совершая протяженных морских миграций, поэтому стрейнг между соседними островами ограничен, а популяционные системы островов в определенной степени обособлены. Вместе с проходными рыбами всегда нерестятся оседлые карликовые самцы, по численности часто превосходящие проходных (Gritsenko et al., 1999). В реках северной стороны о. Шумшу, который отделен от Камчатки мелководным проливом шириной 12 км, южная мальма воспроизводится совместно с северной. Предполагается, что в зоне симпатрии видов образовались устойчивые гибридные популяции с промежуточными морфологическими признаками (Savvaitova et al., 2004a) и смешанным генофондом (Omelchenko et al., 2002). Согласно нашим данным зона симпатрии узко локализована и гибриды не ловятся даже на южной оконечности Камчатки.

Типичный полупроходной экотип не образуется южной мальмой из-за отсутствия полноценных эстуарных систем. В крупнейших реках островов (р. Бабушкина на юге о. Шумшу, р. Тухарка на о. Парамушир, р. Озерная на о. Онекотан) в состав популяций входят жилые потамодромные особи обоих полов. При этом речные рыбы после созревания и первого нереста в пресных водах могут уходить на нагул в морское побережье. Соотношение экотипов варьирует в зависимости от текущих параметров среды в местах воспроизводства. На южных островах жилые особи абсолютно доминируют. В целом, комплекс «проходной – жилой экотип» в открытых нерестовых системах у южной мальмы очень лабилен, она с легкостью образует речные и оседлые ручьевые группировки.

Размеры. Нерестовая часть стада проходных гольцов включает особей длиной 23–60 (в среднем 40) см и массой от 130 г до 2.1 кг (в среднем 620 г), редко до 2.5 кг. Самцы обычно крупнее самок. Карликовые самцы имеют длину до 20–22 см и массу менее 40 г.

Образ жизни. Первый скат в море происходит на 3–4 год жизни, половой зрелости рыбы обычно достигают на 5–6 год. Предельный возраст – 12 лет, чаще до 10. Модальные возрастные группы: 4+...6+. Карликовые самцы созревают в возрасте 2+...3+, живут 7 лет.

Нерестовый ход в реки начинается во второй половине августа, размножение проходит в сентябре на участках дна, связанных с перекатами. Плодовитость зависит от размеров производителей и колеблется от 0.5 до



3.7 тыс. икринок. Вместе с рыбами, готовыми к размножению, в реки поднимаются неполовозрелые «тысячники» и старшие особи, пропускающие нерест.

Речная молодь и карликовые самцы южной мальмы питаются бентосом и падающими в воду насекомыми. В море гольцы потребляют равноногих раков (*Gammaridae*), мизид (*Mysidacea*) и мелкую рыбу. В реках гольцы отъедаются не попавшей в гнезда икрой тихоокеанских лососей.

Морфология. Голова небольшая (0.19–0.21 длины тела), ее высота составляет 0.61–0.64 длины. Форма головы у самок скругленная, у самцов – коническая. Рот у молоди полунижний, у «тысячников», взрослых проходных рыб и карликовых самцов – конечный. Верхняя челюсть чаще прямая, в длину около 0.48–0.50 головы. Тело относительно низкое, хвостовой стебель короче и шире, чем у северной мальмы. *aD* составляет 0.39–0.45 длины тела, *aV* – 0.42–0.52 длины. Хвостовой плавник у крупных рыб слабо выемчатый или усеченный. Крюк на нижней челюсти во время нереста развит слабо.

Южная мальма отличается от северной меньшим числом чешуй в боковой линии, позвонков и жаберных тычинок. Гольцы из соседних водотоков всегда незначительно различаются между собой по большинству счетных признаков. При этом разнообразие в соседних бассейнах может превышать меристические различия между островами и их побережьями.

Окраска. В море рыбы имеют пелагическую окраску; бока серебристые, с мелкими розовыми пятнышками. Жилые рыбы очень темные, пестрые. Брачный наряд однотипный во всех популяциях: бока темнеют и приобретают оливковый отлив, брюхо становится оранжевым.

Краниология. Рострум относительно короткий, спереди слабо раздвоенный или скругленный, его основание шире моста. Ямка отсутствует или выражена слабо. Этмоидная фонтанель чаще одна (передняя), фонтанели на мосту есть всегда. Pteroticum с короткими выростами, налегает на sphenoticum. Supraoccipitale выходит за края дорзальных фонтанелей. Череп высокий.

Supraethmoideum с перехватом, задняя часть не шире головки. Vomer с узкой рукояткой и округлой головкой, зубы на головке расположены в 1 ряд V-образно. Пластинка glossohyale удлиненная, со слабо зазубренным задним краем; зубы расположены прямо, добавочных рядов в центре нет. Nuomandibulare со спрямленным передним краем, латеральный гребень чаще не выражен, задний гребень развит у половины рыб. Форма maxillare и dentale прямая.

Условия обитания. Проходные гольцы населяют реки и ручьи, связанные с морем. В условиях изоляции формируются обособленные ручьевые и озерные популяции. Небольшие водотоки Курильских островов имеют однообразное горное, обычно не разветвленное русло. Южная мальма эксплуатирует всю длину рек: нерест проходит в среднем и нижнем течении, молодь расселяется повсеместно, проникая в самые истоки.

Статус. Южная мальма впервые описана П.С. Палласом в 1814 г. в *Zoographia rossasiatica*, V. 3 как *Salmo curilus* по экземплярам ручьевого экотипа из рек южных Курил. Статус южной мальмы дискутируется, длительное время она рассматривалась в качестве подвида *Salvelinus malma krascheninnikovi* Taranetz, 1933. Новейшие молекулярно-генетические данные подтверждают ее обособленный видовой статус, что признается ведущими специалистами (Глубоковский, 1995; Omelchenko et al., 2002; Shedko et al., 2007; Oleinik et al., 2007). В охране вид не нуждается.

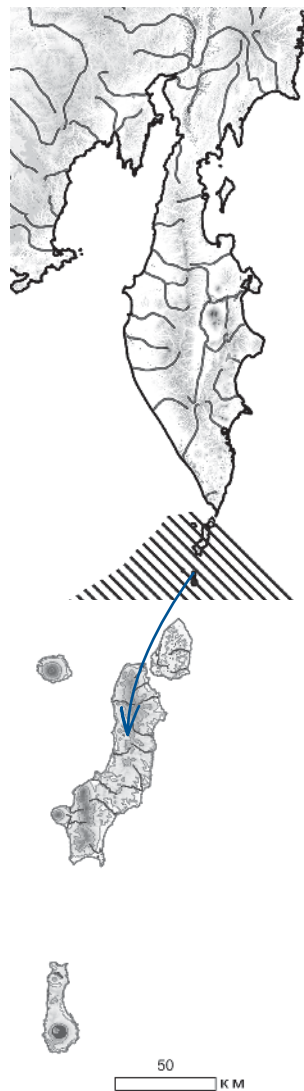


Рис. 39. Ареал южной мальмы в пределах региона исследований

Внешний вид речной молоди



Мальки



Пестрятки



Старшая молодь

Внешний вид смолтифицированной молодежи



Предсмолт



Смолты



«Тысячник»

Внешний вид взрослых рыб



Проходные рыбы в морской окраске



Рыбы в брачном наряде





Жилые самец и самка



Карликовые самцы

Южная мальма *Salvelinus curilus* оседлые ручьевые и озерные формы



sb	21.9 (29–25) ¹
	22.2 (21–24) ²
	21.6 (20–24) ³
pc	27.4 (23–32) ¹
	25.2 (20–32) ²
	28.7 (23–36) ³
vt	63.8 (62–66) ¹
	61.7 (60–63) ²
	63.5 (62–66) ³

1 – руч. Аэродромный
2 – руч. Маршука
3 – оз. Трехсopочное

Изолированные популяции тугорослой южной мальмы широко распространены по Курильским островам. Несмотря на разнообразие мест обитания, подавляющее число популяций характеризуется сходной морфологией и экологией. Образованию изолятов способствует высокая вулкано-тектоническая активность в регионе, приводящая к появлению скальных уступов и водопадов, запруживанию русел обвалами и лавовыми потоками, отчленению лагун в результате цунами. На о. Парамушир изолированные формы карликовой южной мальмы известны из руч. Аэродромный, озер Северянка и Трехсopочное, реликтовых Черных озер. На о. Онекотан южная ручьевая мальма обнаружена в ручьях Фонтанка, Маршука и Анечкин. На южных Курилах и Сахалине оседлые ручьевые популяции населяют верхнее течение большинства рек, в места их воспроизводства проходная мальма не поднимается (Гриценко, 1975; Pichugin et al., 2006).

Размеры. Предельная длина и масса варьируют. Например, в руч. Аэродромный гольцы достигают 20 см и 85 г (средняя масса половозрелых рыб – 47 г). В руч. Маршука эти показатели составляют 18 см и 55 (в среднем 21) г. В оз. Трехсopочное гольцы вырастают до 35 см и 448 (в среднем 136) г.

Образ жизни. Продолжительность жизни гольцов из руч. Аэродромный не превышает 10 лет, в нерестовой группировке преобладают особи 5+...7+. Предельный возраст более пedomорфных гольцов из руч. Маршука – 9 лет, но большая часть рыб доживает лишь до 6 лет. В оз. Трехсopочное старшие рыбы имеют возраст 8+. Самки из изолированных водоемов достигают половой зрелости на 4-5 годы жизни, самцы – чаще на 3-4 год. Соотношение полов, как правило, близко к равному. Плодовитость низкая, составляет 30–220 икринок. Нерест проходит в сентябре – октябре, рыбы не сооружают гнезд. Мелкие гольцы питаются главным образом личинками и имаго амфибиотических насекомых.

Морфология. Голова взрослых рыб широкая и массивная, средней длиной 0.21–0.24 от тела; ее высота составляет 0.65 длины. Рот полунижний или конечный, верхняя челюсть прямая, в длину 0.34–0.44 от головы (у озерной формы до ½ длины головы). Зубы крупные и частые, развиваются раньше, чем у проходной южной мальмы. Тело вальковатое; плавники удлинённые, хвостовой плавник слабо выемчатый или усеченный. Часто встречаются уродливые особи со сколиозом, укороченным телом, недоразвитыми челюстями.

Изолированные популяции различаются по меристическим признакам, т.к. закладка сериальных структур зависит от локальных условий эмбриогенеза. При этом разнообразие укладывается в диапазон варьирования меристических признаков проходной мальмы.

Окраска. Как правило, рыбы имеют пеструю темную окраску; на боках сохраняются следы мальковых пятен. Для большинства популяций характерно появление брачного наряда во время нереста: бока чернеют, брюхо желтеет или краснеет.

Краниология. Степень пedomорфной редукции элементов черепа варьирует в широких пределах. У мел-

ких рыб рострум не раздвоен, его основание по ширине сопоставимо с хрящевым мостом; ямка не выражена. Этноидный отдел укороченный, его орбитальные выступы не развиты; передняя фонтанель уменьшенного радиуса. Pteroticum с короткими выростами, не налегает на sphenoticum. Supraoccipitale достигает или выходит за края дорзальных фонтанелей, вместо медиального гребня в ней сохраняется шов. Затылок хрящевой; рельефность черепа низкая.

Supraethmoideum без выраженного перехвата, задняя часть не шире головки. Vomer с очень короткой рукояткой и округлой массивной головкой, зубы расположены в 1 ряд V-образно. Пластика glossohyale удлинённая, овальная, без добавочных зубов. Nuotmandibulare без гребней, со слабо выемчатым передним краем.

Условия обитания. Оседлая ручьевая южная мальма населяет водотоки с горным руслом, тяготея к затененным укрытиям. Использует для нагула всю доступную длину русла, включая самые истоки. Озера с изолированными популяциями приурочены к прибрежным низменностям, имеют небольшие размеры и малую глубину (рис. 40). По нашим наблюдениям, оседлая южная мальма выдерживает продолжительный прогрев воды до 18–20 °С, продолжая питаться при температуре выше 18 °С.

Статус. Первописание приводится в работе П.С. Палласа 1814 года. Полноценное морфологическое описание впервые сделано по сборам экспедиции ВНИРО в 1996–2000 гг. (Водные,.. 2000; Savvaitova et al., 2004b; Рыбы,.. 2012). Данные популяции рассматриваются в качестве одного из вариантов адаптивной нормы южной мальмы с невысокой степенью обособленности. Молекулярно-генетическое исследование родственных связей голецов Парамушира и Онекотана показали, что ручьевую мальму можно считать носителем компонентов предкового генома, группировки с проходным экотипом в генетическом плане являются более однородными и продвинутыми. Генетическая обособленность всех изолятов от проходного экотипа при этом не достоверна (Oleinik et al., 2007; Shubina et al., 2006, 2007; Рыбы,.. 2012). Большинство популяций в охране не нуждается.

Внешний вид



Голец из оз. Северянка



Ручьевые голецы



Рис. 40. Места обнаружения оседлого экотипа южной мальмы на северных Курилах.

Южная мальма *Salvelinus curilus* голец оз. Глухое (о. Парамушир)



sb 24.9 (22–27)
pc 27.8 (24–32)
ll 133 (129–136)
vt 63.8 (62–65)
rb 10–12
D 9–11
A 8–9
P 12–14
V 8–9

Курильская мальма сравнительно редко реализует озерный экотип без действия фактора изоляции, несмотря на обилие лагунных и вулканических озер на островах. Описаны популяции из озер Красивое и Сопочное на о. Итуруп. На севере архипелага жилая форма населяет лавоподпрудное оз. Глухое в кальдере вулкана Ферсмана на охотоморской стороне о. Парамушир.

Размеры. Нерестовая группировка жилого гольца из оз. Глухое включает особей длиной от 20 до 39 (в среднем 26.7) см и массой 73–635 (в среднем 208) г.

Образ жизни. Популяция гольцов в озере неоднородна. В конце лета на нерест и зимовку поднимаются проходные рыбы, в то время как часть особей проводит в водоеме весь жизненный цикл, или выходит в озеро на нагул из притоков. Представленный возраст озерных гольцов составляет 10 лет. Половое созревание начинается в возрасте 3+...4+, модальную группу образуют рыбы 5+...6+. Преобладают самцы. Размножение гольцов озерного экотипа сильно растянуто и начинается в октябре – несколько позже, чем у проходных рыб, которые нерестятся в притоках озера и в р. Шумная в сентябре. Плодовитость жилой группировки не оценивалась.

Помимо молоди нерки, гольцы питаются амфибиотическими насекомыми и пресноводными креветками (*Caridea*). Старшие особи переходят к факультативному каннибализму. Их мясо, по сравнению с симпатричными проходными рыбами, белое и более жирное. Зараженность паразитами значительно выше.

Морфология. Голова коническая и широкая, средней длиной 0.22 от тела; высота головы составляет 0.49 длины. Рот конечный, верхняя челюсть слабо изогнутая, в длину более половины головы. Тело очень низкое, хвостовой плавник глубоко выемчатый. От симпатричных проходных рыб резидентные отличаются размерами головы, удлинённым рылом и крупными глазами, очень длинными челюстями, наличием выраженного крюка и выемки на челюстях у нерестующих особей, крупным, сдвинутым назад спинным плавником, а также сильно выемчатым хвостовым плавником с приостренными лопастями. При этом по меристическим признакам группировки жилых и проходных рыб из оз. Глухое неразличимы. Обитающая в озере молодь меньше 20 см в длину мономорфна и на группы не разделяется.

Окраска. Пятна на боках сравнительно крупные и редкие, часто неправильной формы, как у гольцов арктического бассейна. Брачный наряд темный, бока приобретают оливковый отлив.

Краниология. Особенности строения черепа не исследованы.

Условия обитания. Озеро размерами 1.4 на 0.8 км расположено среди вулканических гор в 3.5 км от побережья. На большей части акватории глубины превышают 10 м, отмели имеются лишь в районе устьев крупных притоков. Из озера вытекает р. Шумная, по которой в притоки на нерест поднимаются проходная мальма и нерка (рис. 41). Озеро отличается богатой кормовой базой. В его притоках вместе с проходными рыбами

в нересте участвуют карликовые самцы. В летние месяцы последние выходят на нагул в водоем. Озерные гольцы, в отличие от карликовых самцов и проходных рыб, держатся в поверхностном слое вдалеке от берегов и не выходят в притоки. Нерест проходит на литорали вблизи устьев притоков.

Статус. Первописание группировки приводится в монографии «Рыбы Курильских островов» (2012) по результатам однократного обследования озера экспедицией ВНИРО в 2001 г. Молекулярно-генетические данные о структуре популяции отсутствуют, но наиболее вероятно, что озерная группировка генетически неотличима от проходной и в бассейне крупнейшей озерно-речной системы охотоморской стороны о. Парамушир существует единая популяция южной мальмы, представленная особями с разной жизненной стратегией. Присутствие в локальной популяции значительного числа жилых рыб обусловлено благоприятными условиями нагула в озере. В связи со специфическими условиями развития и роста озерные рыбы приобретают уникальный экстерьер. Популяция эксплуатируется любительским промыслом, но в специальных мерах охраны, по-видимому, не нуждается.

Внешний вид

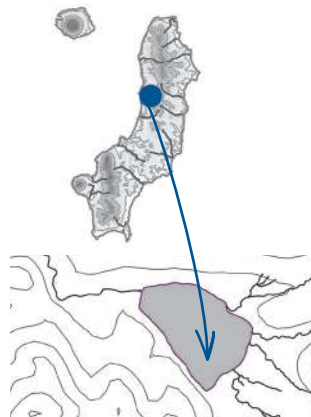


Рис. 41. Оз. Глухое
площадь 1 км²
глубины более 10 м
высота над у.м. 150 м
впадает 2 постоянных притока.



Взрослая рыба в период нагула



Рыбы в брачном наряде



Южная мальма *Salvelinus curilus* гольцы Черных озер (о. Парамушир)

- sb 20.5 (18–23)¹
18.7 (18–20)²
22.7 (21–25)³
pc 25.3 (19–32)¹
23.2 (21–26)²
26.3 (22–34)³
ll 130 (124–137)¹
118 (93–134)²
131 (129–133)³
vt 64.6 (63–66)¹
63.1 (60–66)²
64.7 (63–67)³

1 – оз. Малое
2 – оз. Подлагерное
3 – оз. Большое

На о. Парамушир в системе небольших озер ледниково-аккумулятивного рельефа на мысе Озерный обнаружена специализированная жилая южная мальма. Бессточные водоемы, образование которых, по-видимому, связано с таянием языка одного из самых южных ледников последнего оледенения (Корсунская, 1958), расположены на высоте 50 м над у.м. в 1 км от побережья, вне зоны залеска цунами. Три изолированные озерные популяции отчетливо различаются морфологически и по степени анатомической пedomорфной редукции в соответствии с размерами водоемов (Savvaitova et al., 2001).

Размеры. В озерах Малое и Подлагерное обитают предельно тугорослые формы, максимальная длина гольцов составляет 13 см, масса – до 28 г. Рыбы из оз. Большое достигают длины 40 см и массы 725 г.

Образ жизни. Продолжительность жизни формы из оз. Малое не превышает 7 лет, в нерестовой группировке преобладают особи 4+...5+. Самок в старших возрастных группах в 10 раз больше, чем самцов. Предельный возраст гольцов из оз. Подлагерное – 6 лет. Самки достигают половой зрелости на пятый, самцы – на четвертый год жизни. На нерестилищах самок в 2 раза больше, чем самцов. В оз. Большое рыбы живут до 12 лет, половое созревание самцов начинается на шестой, самок – на седьмой год жизни при длине тела около 20 см. Абсолютная плодовитость тугорослых форм составляет всего 29–69 (в среднем 43) икринок. У более крупных гольцов из оз. Большое этот показатель достигает 183–885 (в среднем 484) икринок. Нерест осенний.

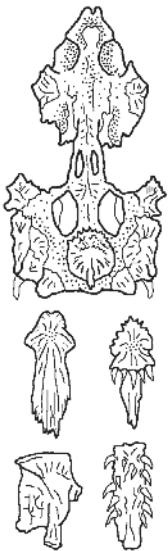
Морфология. В специализации форм из озера Малое и Подлагерное явно прослеживается вектор на ювенилизацию. Голова взрослых рыб из первого водоема закругленная, средней длиной 0.24 от тела; ее высота составляет 0.59 длины. Рот полунижний, верхняя челюсть прямая, в длину 0.43 от головы. Зубы редкие и слабые, почти полностью скрыты кожей. За головой имеется горб. У трети рыб боковая линия неполная, встречаются разнообразные уродства и пороки развития. У рыб из оз. Подлагерное голова скругленная, средней длиной 0.24 от тела; ее высота составляет 0.63 длины. Верхняя челюсть заметно длиннее нижней, составляет 0.44 длины головы; рот нижний. Тело вальковатое, плавники сравнительно длинные.

У взрослых рыб из оз. Большое голова коническая, средней длиной 0.22 от тела; ее высота составляет 0.65 длины. Рот конечный, верхняя челюсть слегка изогнутая, в длину 0.50 от головы. Тело вальковатое, хвостовой стебель сравнительно короткий и высокий. Грудные плавники короткие, брюшные сдвинуты вперед.

Окраска. У рыб из оз. Малое бока темные, брюхо красное. Пятнистость сравнительно низкая; небо светлое. В окраске гольцов из оз. Подлагерное преобладают фиолетовые тона; небо чаще светлое. У гольцов из оз. Большое окраска блеклая, вне зависимости от длины сохраняются следы мальковых пятен. Пятнистость высокая, пятнышки есть не только на теле, но и на жаберных крышках, основаниях спинного, хвостового и жирового плавников. Небо темное. Брачный наряд выражен только в последней популяции.

Краниология. В строении черепа гольцов из оз. Малое и Подлагерное резко преобладают пedomорфные черты (см. ручьевые изоляты южной мальмы). В строении черепа рыб из оз. Большое прослеживается значительная специализация. Рострум короткий, на конце раздвоенный, его основание сильно шире моста. Ростральная ямка и этmoidные фонтанели отсутствуют, вместо них имеется выраженный хрящевой нарост (рис. на с. 156). У старших рыб появляются орбитальные выступы этmoidного отдела. Медиальные фонтанели крупные, как правило, асимметричные. Supraoccipitale несколько не достигает задних краев дорзальных фонтанелей. Supraethmoideum с длинной узкой задней частью. Vomer с короткой рукояткой и массивной головкой неправильной формы, зубы на нем расположены в 1 поперечный ряд. Пластика glossohyale удлиненная, прямоугольной формы; у многих особей между боковыми рядами зубов имеются добавочные зубы. Nuotmandibulare без латерального гребня, с небольшим задним гребнем; передний край плавно опускается вниз.

Условия обитания. Все озера изолированные, с высокими берегами (рис. 40). Дно водоемов заиленное,



заросшее водной растительностью. Температура воды в середине сентября достигает 15–17 °С. Каменистые участки с нерестилищами имеются в устьях впадающих временных водотоков. Рыбы мечут икру между камней, гнезда не строят. В озерах Малое и Большое гольцы питаются амфибиотическими насекомыми и первичноводным бентосом, в оз. Подлагерное – главным образом бокоплавами.

Статус. Самостоятельные узкоареальные формы южной мальмы. Первоописание сделано коллективом под руководством К.А. Савvaitовой и О.Ф. Гриценко (Водные, ... 2000; Savvaitova et al., 2001). Молекулярно-генетические исследования популяций проведены Е.А. Шубиной с соавторами (Shubina et al., 2006, 2007). Результаты анализа родственных связей, полученные с использованием метода PCR-RAPD (15 сочетаний реакций), показали, что гольцы из этих ледниковых озер входят в состав филума южной мальмы, а степень их генетической обособленности невысока. Наиболее вероятно, что заселение озер произошло относительно недавно, уже в голоцене. Группировки представляют несомненный научный интерес и нуждаются в контроле состояния и численности.

Внешний вид



Карликовая форма из оз. Малое



Карликовая форма из оз. Подлагерное



Тугорслая форма из оз. Большое

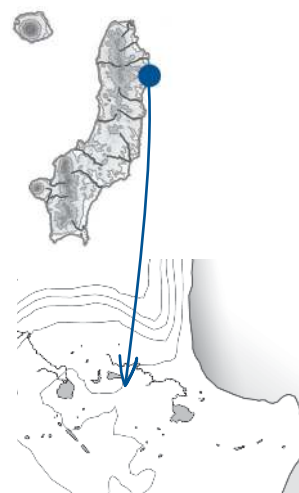


Рис. 42. Черные озера
оз. Малое:
50 x 10 м, глубина 1 м
оз. Подлагерное:
300 x 150 м, глубина 1 м
оз. Большое:
300 x 150 м, глубина 2 м.

Южная мальма *Salvelinus curilus* голец оз. Черное (о. Онекотан)



sb 20.1 (18–23)
pc 28.8 (20–37)
ll 132 (125–144)
vt 62 (60–65)
rb 9–12
D 8–10
A 7–9
P 12–15
V 7–10

На о. Онекотан специализированный изолированный голец населяет крупный бессточный водоем, занимающий северо-восточную часть кальдеры вулкана Немо. Вулканическая депрессия и постройка имеют голоценовый возраст. Озеро находится вне зоны заплеска цунами, от Охотского моря оно отделено увалом шириной 750 м.

Размеры. Длина тела половозрелых рыб варьирует в широких пределах: от 16 до 70 см, – масса – от 62 г до 5.3 кг. Средняя длина и масса взрослых рыб составляют 33 см и 600 г. По размерам тела неявно выделяются 2 группировки с пограничной длиной около 40 см.

Образ жизни. Предельный возраст гольцов из оз. Черное составляет 22 года, но особи старше 15 лет встречаются единично. Среди рыб старше 10 лет резко преобладают самцы. Наблюдаются 2 варианта репродуктивной стратегии. Основная часть рыб впервые достигает половой зрелости в 3+...5+, растет медленно, нерест таких рыб чаще ежегодный, плодовитость 139–349 икринок. Оставшиеся гольцы растут быстрее, после одного-двух репродуктивных циклов у них происходит остановка роста, сменяющаяся в старших возрастных группах новым скачком соматического роста с ярко выраженными изменениями пропорций тела. Активно растущие особи не размножаются несколько лет, в дальнейшем их нерест не ежегодный, но плодовитость всегда выше 700 икринок. Описанные тактики воспроизводства носят относительный характер и связаны гаммой переходов. «Мелкие» и «крупные» особи, скорее всего, нерестятся совместно в октябре. Рыбы «мелкой» группы питаются исключительно бентосом, крупные потребляют в пищу мелких особей (каннибалы).

Морфология. «Мелкие» гольцы имеют приостренную коническую голову средней длиной 0.21 от тела; ее высота составляет 0.61 длины. Рот полунижний, реже – конечный; верхняя челюсть прямая, в длину 0.48 от головы. Тело низкое, хвостовой стебель низкий и длинный, хвостовой плавник выемчатый. «Крупные» гольцы имеют массивную уплощенную голову того же относительного размера. Рот конечный; верхняя челюсть изогнутая, в длину 0.55 от головы. Тело высокое, хвостовой стебель укороченный, хвостовой плавник усеченный.

Окраска. С возрастом тона меняются со светлых на буро-желтые. Пятнистость низкая. Нерестовая окраска не описана.

Краниология. Рострум у крупных особей раздвоенный (у мелких часто раздвоен слабо), его основание несколько шире моста; ямка выражена слабо. Этмоидный отдел широкий, передняя фонтанель чаще отсутствует, задней нет. Фонтанели на мосту хорошо выраженные. Степень налегания pteroticum на sphenothicum в популяции не оценивалась. Supraoccipitale налегает на задние края дорзальных фонтанелей (у мелких лишь достигает).

Supraethmoideum со слабо выраженным перехватом и треугольной головкой; задняя часть по ширине примерно равна головке (кость уже, чем у проходной формы). Vomer с узкой длинной рукояткой и ромбовидной головкой, зубы на нем расположены в 1 ряд V-образно.



Пластинка glossohyale удлинненная с округлым задним краем; иногда есть добавочные зубы. Нуомандибulare с мощными гребнями и вогнутым передним краем.

Условия обитания. Озеро Черное имеет серповидную форму, в длину 5 км (рис. 43). Максимальная ширина около 1.6 км, глубина – несколько десятков метров. В водоем не впадает ни один постоянный водоток, питание происходит за счет осадков, талых и грунтовых вод. Озеро олиготрофное, кроме голецов других видов рыб нет. В летние месяцы голецы обеих групп держатся совместно вдоль берегов над глубинами 2–3 м. Места нереста четко не локализованы.

Статус. Узкоареальная форма, отличающаяся высокой степенью своеобразия. Параллельно сделано 2 независимых первоописания (Vasil'eva, Stygar, 2000; Savvaitova et al., 2000). Е.Д. Васильева сочла целесообразным присвоить популяции видовой статус *S. gritzenkoi* Vasil'eva & Stygar, 2000. Молекулярно-генетические исследования проведены Е.А. Шубиной с соавторами (Шубина и др., 2006; Shubina et al. 2007). Согласно анализу данных PCR-RAPD голецы из оз. Черное объединяются в единую группу с другими популяциями с о. Онекотан, но образуют в составе группы самостоятельный кластер с очень низким внутригрупповым разнообразием. Таким образом, популяция имеет монофилетическое происхождение и образовалась в голоцене после вселения в озеро малого числа предков, принадлежащих виду *S. curilus*. Популяция в охране не нуждается, промысел на острове не ведется. Примечательно, что в крупном кальдерном оз. Кольцевое на юге того же острова рыбы нет.

Внешний вид



«Мелкий» бентосоядный голец



«Крупный» хищный голец



Рис. 43. Оз. Черное
площадь 5.6 км²
максимальная глубина более 70 м
высота над у.м. 63 м
притоков нет.

Заключение



Предки гольцов расселились по восточному сектору Арктики и Северной Пацифике в миоцене. Согласно доминирующим представлениям именно тихоокеанская ветвь рода дала начало всему современному разнообразию гольцов за исключением американских видов *S. fontinalis* и *S. pamaycush*. Дивергенция гольцов проходила в условиях мощных похолоданий и нарушений репродуктивных связей с берингийским популяционным центром, от которого в разные периоды отделялись новые группы. Более 1 млн лет назад в регионе обособились предки трех видов: *S. leucomaenis*, *S. levanidovi* и *S. curilus*; к концу плейстоцена дивергировали остальные группы: *S. taranetzi*, *S. malma*, включая *S. m. lordi*, и *S. alpinus*. Максимальное разнообразие в роде *Salvelinus* в итоге сформировалось в азиатской части Северной Пацифики, где обитают представители различных волн вселения, эндемичные и реликтовые популяции, внутриозерные пучки симпатрических форм, системы популяций с предельно высоким числом вариантов жизненной стратегии. Большинство специалистов, не занимающихся непосредственно гольцами, быстро теряются в этой мозаике разнообразия и предпочитают рассматривать гольцов как синтетическую группу, игнорируя таким образом 3 млн лет бурного развития группы. Но все же накопленная за последние десятилетия информация о распространении гольцов, прогресс в области реконструкций палеоклимата, совершенствование представлений о механизмах эволюции позволяют по-новому взглянуть на современное разнообразие гольцов и пути его формирования.

Приведенные в монографии данные свидетельствуют о том, что большая часть современного разнообразия гольцов Камчатки и окружающих ее территорий – это результат нескольких встречных расселений. Возникновение крупных групп (видов) происходило в результате процессов аллопатрической эволюции во времена климатических экстремумов, оледенений нерестовых бассейнов, изменений уровня мирового океана, частичной географической изоляции участков побережья. Смена условий на оптимальные сопровождалась расселением появившихся групп как внутри региона, так и за его пределы. Попадая в оптимальные условия, гольцы формировали проходные популяционные системы со сплошным ареалом, в условиях слишком холодного или теплого климата – жилые популяции с разорванным ареалом. Большинство рек и озер Камчатки, Корякии и северного Охотоморья гольцы смогли заселить из рефугиумов только после отступления ледников. При этом древние представители рода – кунжда и южная мальма, – пережившие множество похолоданий, вероятно, заново продвинулись на север после сокращения ареала конца плейстоцена. Гольц Леванидова, напротив, остался эндемиком северо-востока Охотоморья. Гольц Таранца южнее субарктической Корякии в условиях современного сравнительно теплого климата сохраняется в виде жилых популяций, никогда не покидающих постледниковые озера. Северная мальма оказалась в оптимальных для себя условиях и смогла широко расселиться с Камчатки и из бассейна Берингова моря, сформировав обширный сплошной ареал. Благодаря развитым механизмам прекопуляционной изоляции (различные места и сроки нереста, специфическая нерестовая окраска) гибридизация разных видов гольцов носит минимальные масштабы. Поглощения малочисленных видов многочисленными, судя по всему, в голоцене уже не происходило. К настоящему времени близкородственные виды эволюционно разошлись и устойчиво сосуществуют.

Внутрибассейновая эволюция гольцов привела к появлению множества обособленных эндемичных популяций, таксономический статус которых все еще дискутируется. Среди них – каменный и белый гольцы из бассейна р. Камчатка, гольцы кальдеры Узон, гольцы из Черных озер с о. Парамушир, гольц Васильевой из оз. Черное с о. Онекотан, гольц Андрияшева из оз. Истихед, гольц-нейва из бассейна р. Охота и др.

Современное разнообразие гольцов усложняют экотипы и ненаследственные формы. В крупных озерно-речных системах Камчатки северная мальма способна реализовать любую жизненную стратегию: от типично проходной до оседлой жилой. Южная мальма Курильских островов также часто образует озерные, речные и ручьевые экотипы. Гольц Таранца на Чукотке может вести полупроходной и озерный образ жизни. В озерах у гольцов часто встречаются пары экологических форм, возникающие заново в каждом поколении. Причем дивергенция может происходить или в раннем возрасте за счет гетерогенности среды обитания и разнокачественности молоди (гаммарусоядные и моллюскоядные гольцы-бентофаги, литоральные и пелагические формы), или в период полового созревания (нормально растущие особи, карлики и хищники-каннибалы). Специфические варианты жизненного цикла могут возникнуть в ответ на экстремальные, азональные условия обитания. Примером приспособления к вулканогенной трансформации среды являются прогенетическая карликовая мальма и тугорослая жилая кунжда из руч. Теплый (басс. Кроноцкого залива), напоминающая по образу жизни популяции с о. Хоккайдо.



В некоторых случаях внутриозерная симпатрическая диверсификация развивается посредством направленного отбора, а не как элемент эпигенетической пластичности. В азиатской части Северной Пацифики этот механизм реализовался у северной мальмы по меньшей мере в трех озерах Камчатки. В озерах Ангре и Курильское наблюдается простейший случай разделения жилой мальмы на быстро- и медленнорастущую формы. В Кроноцком озере описан чрезвычайно сложный пучок, включающий 5–7 форм. Вероятно, это самый сложный симпатрический пучок гольцов во всем мире. Здесь наблюдаются, как минимум, 3 типа диверсификации, в той или иной мере встречающиеся у лососевых рыб. Во-первых, разделение вдоль ресурсных осей «пелагиаль-бенталь»; во-вторых, по градиенту глубин с разделением ресурсов бентали; в-третьих, разделение в прибрежье по эффективности потребления наиболее ценного и массового пищевого ресурса. Дивергенция на несколько форм в прибрежных экосистемах без видимого разделения пищевых ресурсов ранее была обнаружена только у байкальских широколобок и севанских форелей. Образование столь сложного пучка форм стало возможным не в последнюю очередь благодаря тому, что северная мальма в отличие от арктического гольца и американского кривомера преадаптирована к нересту в реках и сохраняет эту особенность в условиях изоляции в оз. Кроноцкое.

Хотя в издании приведены сведения почти обо всех известных на сегодня группировках гольцов Камчатки, Корякии и южной Чукотки, северного Охотоморья и северных Курил, в регионе и вокруг него существуют огромные, мало исследованные в зоогеографическом отношении области. Их изучение чрезвычайно важно для понимания путей расселения разных групп гольцов. На основе анализа картографического материала и космических снимков можно выделить несколько перспективных областей Дальнего Востока и Сибири, в которых, по-видимому, существует богатая, но еще не описанная фауна озерных гольцов. Помимо бассейна р. Пенжина (см. выше) на данный момент нет никаких сведений о гольцах восточной части Корякского нагорья. В конце плейстоцена здесь возникали обширные горно-долинные ледники, сформировавшие троговые формы рельефа в верховьях р. Хатырка и притоков р. Анадырь (реки Великая и Ваеги). В этой горной области можно выделить десятки водоемов, перспективных для поиска популяций жилых гольцов. В Арктике следует в первую очередь упомянуть водоемы Чукотки. На данный момент озерные популяции исследованы в их сравнительно небольшом числе: Эльгыгытгын, Тытыль, Пенное и Баранье, Пегтымельских и Илирнейских озерах. Каждая из популяций имеет свои уникальные особенности, некоторые можно признать модельными для изучения микроэволюционных процессов. Однако, по большому счету, полуостров со своими многочисленными ледниковыми водоемами в районах Чукотского нагорья и Анадырского плоскогорья остается белым пятном. Наиболее перспективные для исследования озера расположены в бассейнах рек, стекающих в западную часть Колючинской губы. Многочисленны троговые озера бассейнов рек Амгуэма и Пегтымель, берущих начало в центральной части Чукотского нагорья, а также озера, расположенные юго-западнее оз. Эльгыгытгын в южных отрогах Илирнейского кряжа в бассейне р. Малый Аной. Чрезвычайно мало сведений о гольцах из озер южных отрогов хребта Черского и Верхнеколымского нагорья, где на площади порядка 10 тыс. км² можно выделить около 20 водоемов, которые потенциально заселены гольцами. Район удален от основного ареала арктоидной группы и по многим своим характеристикам напоминает Забайкалье. По всей видимости, он может быть одной из еще не открытых «горячих точек» симпатрической диверсификации у гольцов. Большой интерес с точки зрения выявления взаимоотношений между гольцами арктоидной и альпиноидной групп представляют водоемы восточных и западных отрогов Верхоянского хребта, а также долины нижнего течения р. Лена. С восточной стороны это в первую очередь озера Лыбалах и система Мерети – Кимпиче в бассейне р. Бытантай, а также озера Баянда и Сюрюн-Кюель в бассейне р. Дулгалах (обе реки – притоки р. Яна). С западной стороны несколько небольших озер имеются в бассейнах притоков Лены: р. Сюрбелях, Дяньшка и Леписке. Судя по косвенным признакам, вплоть до р. Лена и Новосибирских островов распространен альпиноидный голец проходного экотипа, однако зона его контакта с гольцом Таранца пока не локализована.

Исследования гольцов активно ведутся по всему миру. По статистике электронных баз данных ежегодно выходит около 2000 статей, где в том или ином виде обсуждаются гольцы рода *Salvelinus*. Среди наиболее значимых достижений в области изучения разнообразия гольцов в последние годы – реконструкция процессов симпатрической эволюции у гольцов из озер Забайкалья, открытие уникальной фауны оз. Тиннсён, описание полиморфизма гольцов оз. Большое Медвежье и обнаружение специализированных популяций миниатюрных гольцов, населяющих лавовые пещеры Исландии. К сожалению, на территории России активные исследования фауны гольцов ведутся только в отдельных районах. Авторы этой книги надеются, что приведенные сведения и предложенные концепции вернут дискуссию по «гольцовой проблеме» в России на должный уровень и помогут пробудить новый интерес исследователей к этой важнейшей группе рыб.



Список ключевых терминов



Интрогрессивная гибридизация – скрещивание особей сильно обособленных групп (разных видов), при котором происходит спонтанное проникновение генетического материала одной группы в другую без потери уникальной комбинаций состояний признаков последней; обычно происходит при резком сокращении численности одной из групп.

Вид – монофилетическая группа действительно или потенциально скрещивающихся популяций с уникальной комбинацией состояний признаков. Такая группа существует многие тысячи лет, заняв свою адаптивную нишу, и репродуктивно изолирована от других близких групп в условиях отсутствия катастрофических изменений численности.

Дивергенция – процесс расхождения признаков и свойств изначально мономорфной предковой группы. Для обозначения усложнения структуры за счет расширения свойств также применяется термин **дифференциация**.

Диверсификация (адаптивная радиация) – процесс образования новых групп (форм/видов) благодаря адаптивному потенциалу предковой группы; может проходить как в условиях географической изоляции, так и в условиях симпатрии. В понятие адаптивной радиации иногда не включается ненаследственная («горизонтальная») **трансформация** между формами в онтогенезе.

Комплекс – совокупность близкородственных групп, занимающих обширный ареал (не единственный бассейн). Комплекс может включать группы разного таксономического статуса, находящиеся на разном уровне эволюционной специализации.

Морфогенез – возникновение, рост и дифференциация органов, систем и частей тела организма как в индивидуальном (онтогенез), так и в эволюционном (филогенез) развитии.

Морфотип – группа особей, выделенная по морфологическим признакам.

Педоморфоз – прохождение меньшего по сравнению с предком числа стадий морфогенеза со снижением уровня анатомической дифференциации, в результате чего во взрослом состоянии сохраняются ювенильные признаки или имеются признаки редуцированного характера. Формой педоморфоза является **прогенез**, при котором ускорение полового созревания происходит на фоне торможения морфологического развития и уменьшения дефинитивных размеров.

Полиморфизм – наличие среди особей одной совокупности отличающихся друг от друга дискретных групп.

Пучок (флок) – совокупность уникальных эндемичных форм, обитающих в одном бассейне и имеющих общего предка.

Раса – группа совместно размножающихся особей, у которой в той или иной степени выражены специфические особенности в сроках нерестовой миграции, типах избираемых нерестилищ и нерестовом поведении.

Специализация – приспособление группы к новым условиям среды, отличным от условий обитания предковой группы. Специализация завершается изменением адаптивной нормы и является одним из способов достижения биологического прогресса; может приводить к сужению изначального адаптивного потенциала.

Таксон – группа в классификации с заданным рангом (уровнем таксономической иерархии). Включает совокупность особей или популяций с общими признаками, по которым данная группа может быть распознана и отличена от других групп того же ранга. Таксон включает все единицы более низкого ранга.

Филогенетическая линия – группа популяций, произошедшая от единого предка и имеющая самостоятельную эволюционную историю; соответствует ветви на филогенетическом дереве.

Форма – группа особей с неопределенным таксономическим статусом, которая в той или иной степени выделяется экологически и морфологическими признаками. Формы могут не иметь сегрегации по местам размножения, когда специфические черты возникают заново в каждом следующем поколении под действием факторов среды (ненаследственные, или эпигенетические формы).

Экотип – группа особей с единым вариантом реализации жизненной стратегии, который включает определенный тип миграционного поведения: проходной, полупроходной, жилой, оседлый.



Список литературы



- Алексеев С.С. 2016. Распространение, разнообразие и диверсификация арктических гольцов *Salvelinus alpinus* (L.) complex (Salmoniformes, Salmonidae) Сибири. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М., 48 с.
- Алексеев С.С., Пичугин М.Ю. 1998. Новая форма гольца *Salvelinus alpinus* (Salmonidae) из озера Даватчан в Забайкалье и ее морфологические отличия от симпатрических форм // *Вопр. ихтиологии*. Т. 38(3). С. 328–337.
- Амстистлавский А.З. 1976. О двух формах гольца рода *Salvelinus* из озера Большое Щучье (Полярный Урал) // *Экология*. № 2. С. 86–89.
- Ананьев Г.С., Ананьева Э.Г., Пахомов А.Ю. 1984. Четвертичные оледенения Северо-западного Приохотья. Плейстоценовые оледенения Востока Азии. Магадан: СВКНИИ ДВНЦ АН СССР. С. 43–56.
- Атрашкевич Г.И., Орлова О.М. 1993. Паразитические черви озера Эльгыгытгын // *Природа впадины оз. Эльгыгытгын*. Магадан: СВКНИИ ДВО РАН. С. 128–148.
- Баранова Ю.П., Бискэ С.Ф., Гончаров В.Ф., Кулькова И.А., Тутков А.С. 1968. Кайнозой Северо-Востока СССР. Новосибирск: Наука, 124 с.
- Барсуков В.В. 1960. К систематике чукотских гольцов рода *Salvelinus* // *Вопр. ихтиологии*. Т. 14. С. 3–17.
- Берг Л.С. 1948. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Ч. I. М., Л.: АН СССР. С. 159–172.
- Берингия в кайнозое. 1976. Под ред. В.Л. Контримавичуса. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 594 с.
- Бигирян С.Ш. 1981. О применении методов численной таксономии для разделения двух симпатрических группировок гольца озера Азабачье // *Научн. докл. высш. школы. Биол. науки*. № 1. С. 107–110.
- Богуцкая Н.Г., Насека А.М. 2004. Каталог бесчелюстных и рыб пресных и солоноватых вод России с номенклатурными и таксономическими комментариями. М.: Тов-во науч. изд. КМК, 389 с.
- Большаинов Д.Ю. 2006. Пассивное оледенение Арктики и Антарктики. СПб. ААНИИ, 295 с.
- Бондаренко В.И. 1990. Сейсмоакустические исследования оз. Курильского // *Вулканология и сейсмология*. № 4. С. 97–111.
- Борисенко С.А. 1999. Применение методов многомерной статистики для краниологического анализа гольцов // *Биомониторинг и рац. использ. морск. и пресноводн. гидробионтов*. Владивосток: ТИНРО-центр. С. 18–19.
- Бочкарев Н.А., Зуикова Е.И., Соловьев М.М. 2017. Вторичная интерградация различных форм сигов (*Coregonus lavaretus sensu lato*, Coregonidae) в водоемах Алтае-Саянской горной системы // *Экологическая генетика*. Т. 15(2). С. 31–43.
- Брайцева О.А., Мелекесцев И.В., Естеева И.С., Лупкина Е.Г. 1968. Стратиграфия четвертичных отложений и оледенения Камчатки. М.: Наука, 228 с.
- Бугаев В.Ф., Вронский Б.Б., Заварина Л.О., Зорбиди Ж.Х., Остроумов А.Г., Тиллер И.В. 2007. Рыбы реки Камчатка (численность, промысел, проблемы). П.-К.: Камчатпресс, 494 с.
- Бусарова О.Ю., Маркевич Г.Н., Кнудсен Р. 2015. Дифференциация носатого гольца (*Salvelinus schmidtii*) озера Кроноцкого (Камчатка) по паразитологическим данным // *Иssl. вод. биол. рес. Камчатки и Сев.-Зап. части Тихого Океана*. Вып. 39. С. 85–93.
- Бусарова О.Ю., Маркевич Г.Н., Кнудсен Р., Есин Е.В. 2017. Трофическая дифференциация носатого гольца *Salvelinus schmidtii* Viktorovsky, 1978 озера Кроноцкого (Камчатка) // *Биология моря*. Т. 43(1). С. 47–53.
- Буторина Т.Е. 1975. Динамика паразитофауны разных форм гольцов *Salvelinus alpinus* L. бассейна озера Азабачьего // *Паразитология*. Т. 9(3). С. 237–246.
- Буторина Т.Е., Пугачев О.Н., Хохлов П.П. 1980. Некоторые вопросы экологии и зоогеографии гольцов рода *Salvelinus* тихоокеанского бассейна // *Популяционная биология и систематика лососевых*. С. 82–95.
- Буторина Т.Е., Горювая О.Ю., Журба В.А., Романов Н.С. 2009. Ушковская мальма – молодой эндемик Камчатки: паразитофауна, экология, морфология, генетика // *Труды КФТИГ*. Вып. VII. С. 72–90.
- Васильев В.П. 1985. Эволюционная кариология рыб. М.: Наука, 300 с.
- Васильев В.П., Савваитова К.А. 1972. Иммунологический анализ арктического гольца // *Научн. докл. высш. школы. Биол. науки*. № 6. С. 19–22.
- Введенская Т.Л. 1983. Возрастная структура, размеры и рост гольцов (р. *Salvelinus*) Кроноцкого озера. Морфология, структура популяций и проблемы рационального использования лососевидных рыб. Л.: Наука. С. 28–29.
- Веригина И.А., Савваитова К.А. 1974. Строение пищеварительного тракта представителей симпатричных популяций гольцов (род



Salvelinus) из озера Азабачье (Камчатка) // *Вопр. ихтиологии*. Т. 14(3). С. 467–476.

Викторовский Р.М. 1978. Механизмы видообразования у гольцов Кроноцкого озера. М.: Наука, 110 с.

Викторовский Р.М., Глубоковский М.К. 1977. Механизмы и темпы видообразования гольцов рода *Salvelinus* (Salmonidae, Pisces) // *ДАН СССР*. Т. 235(4). С. 946–949.

Викторовский Р.М., Глубоковский М.К., Ермоленко Л.Н., Скопец М.Б. 1981. Гольцы рода *Salvelinus* из озера Эльгыгытхын (центральная Чукотка) // Рыбы в экосистемах лососевых рек Дальнего Востока. Владивосток: ДВО РАН. С. 67–78.

Владимиров В.И. 1948. Ручьевая форель Армении и ее отношение к другим представителям рода *Salmo* // *Тр. Севанской гидробиологической станции*. № 10. С. 87–178.

Водные биологические ресурсы северных Курильских островов. 2000. Под ред. О.Ф. Гриценко. М.: ВНИРО, 163 с.

Волобуев В.В. 1976. Систематика и экология нейвы *Salvelinus neiva* Taranetz оз. Уегинского (бассейн р. Охоты) // *Вопр. ихтиологии*. Т. 16(6). С. 989–1009.

Волобуев В.В. 1977. О карликовой форме нейвы *Salvelinus neiva* (Salmoniformis, Salmonidae) из озера Корраль (бассейн реки Охоты) // *Зоол. ж.* Т. 56(3). С. 405–411.

Волобуев В.В. 1978. О карликовых ручьевых гольцах рода *Salvelinus* (Nilson) Richardson материкового побережья Охотского моря // *Сб. науч. тр. Систематика и биология пресноводных организмов северо-востока Азии*. Владивосток: БПИ ДВО РАН. Т. 49. С. 96–111.

Волобуев В.В. 1987. О биологии кунджи *Salvelinus leucomaenis* (Pallas) материкового побережья Охотского моря // *Биология пресноводных рыб Дальнего Востока*. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. С. 89–100.

Глубоковский М.К. 1977а. Таксономические отношения гольцов рода *Salvelinus* в бассейне р. Камчатка // *Биология моря*. № 3. С. 24–35.

Глубоковский М.К. 1977б. *Salvelinus albus* sp.n. из бассейна р. Камчатка // *Биология моря*. № 4. С. 48–56.

Глубоковский М.К. 1995. Эволюционная биология лососевых рыб. М.: Наука, 343 с.

Глубоковский М.К., Черешнев И.А., Черненко Е.В., Викторовский Р.М. 1979. Распространение гольцов (*Salvelinus*, Salmoniformes) арктической группы на азиатском побережье Тихого океана // *Сист. и экол. рыб континент. водоемов Дальнего Востока*. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. С. 86–98.

Глубоковский М.К., Черешнев И.А. 1981. Спорные вопросы филогении гольцов рода *Salvelinus* Голарктики. I. Изучение проходных гольцов из бассейна Восточно-Сибирского моря // *Вопр. ихтиологии*. Т. 21(5). С. 771–786.

Глубоковский М.К., Ростомова С.А., Ананьев А.В. 1991. Морфологическая изменчивость и систематика гольцов рода *Salvelinus* (Salmonidae) из бассейна р. Камчатка // *Биология гольцов Дальнего Востока*. Владивосток: ДВО АН СССР. С. 70–93.

Глубоковский М.К., Фролов С.В. 1993. Филогенетические связи и систематика гольцов озера Эльгыгытхын // *Природа впадины оз. Эльгыгытхын*. Магадан: СВКНИИ ДВО РАН. С. 149–177.

Глушкова О.Ю. 1984. Морфология и палеогеография позднплейстоценовых оледенений Северо-Востока СССР. Плейстоценовые оледенения Востока Азии. Магадан: АН СССР. С. 28–43.

Голубцов А.С. 2010. «Пучки видов» рыб в реках и озерах: симпатрическая дивергенция в фаунистически обедненных рыбных сообществах как особый модус эволюции // *Актуальные проблемы современной ихтиологии (к 100-летию Г.В. Никольского)*. М.: Тов. науч. изд. КМК. С. 96–123.

Горин С.Л., Коваль М.В., Сазонов А.А., Терский П.Н. 2015. Современный гидрологический режим нижнего течения реки Пенжины и первые сведения о гидрологических процессах в ее эстуарии (по результатам экспедиции 2014 г.) // *Сб. науч. тр. Камчат. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии*. Вып. 37. С. 33–52.

Гриценко О.Ф. 1975. Систематика и происхождение сахалинских гольцов рода *Salvelinus* // *Тр. ВНИРО*. Вып. 106. С. 141–160.

Гросвальд М.Г. 1999. Евразийские гидросферные катастрофы и оледенение Арктики. М.: Научный мир, 120 с.

Гудков П.К., Скопец М.Б. 1987. К вопросу о структуре популяций и некоторых особенностях биологии проходной мальмы *Salvelinus malma* (Walbaum) бассейна Охотского моря // *Биология пресных вод Дальнего Востока*. Владивосток: ДВО РАН СССР. С. 79–88.

Гудков П.К., Скопец М.Б., Черешнев И.А. 1991. К биологии гольцов рода *Salvelinus* (Salmonidae) бассейна Охотского моря. Характеристика биологических параметров симпатрических проходных гольцов из рек залива Шелихова. Биология гольцов Дальнего Востока. Владивосток: ДВО АН СССР. С. 21–36.

Дадибян М.Г. 1955. Питание севанских форелей // *Тр. севанской гидробиологической станции*. Т. 14. С. 5–76.

Дадибян М.Г. 1969. О причинах бедности видового состава ихтиофауны озера Севан // *Биол. ж. Армении*. Т. 22(11). С. 58–62.

Демидов Н.Т., Сулима Г.С. 1984. Изучение плио-плейстоценовой границы и стратиграфии верхнекайнозойских отложений Централь-



- но-Камчатской вулканической зоны и Западной Камчатки. П.-К.: Камчатгеология, 280 с.
- Еникеев Ф.И. 2009. Плейстоценовые оледенения восточного Забайкалья и юго-востока Средней Сибири // Геоморфология. № 2. С. 33–49.
- Ермоленко Л.И. 1991. Генетическая дивергенция сигов рода *Coregonus* // Генетика. Т. 27(3). С. 515–522.
- Есин Е.В., Маркевич Г.Н., Бочарова Е.С., Салтыкова Е.А. 2015. Жилые гольцы (*Salvelinus*, Salmonidae) ледниковых озер Камчатки: Эндемичные реликтовые виды или формы арктического гольца? // Тр. конференции «Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей». Вып. 15. С. 32–46.
- Есин Е.В., Чебанова В.В., Леман В.Н. 2009. Экосистема малой лососевой реки Западной Камчатки (среда обитания, донное население и ихтиофауна). М.: Тов-во науч. изд-в КМК, 170 с.
- Ефремов В.В. 1991. Электрофоретическая изменчивость гольцов рода *Salvelinus* (Salmonidae) бассейна реки Камчатка // Биология гольцов Дальнего Востока. Владивосток: ДВО АН СССР. С. 94–102.
- Заделенов В.А., Глущенко Л.А., Матасов В.В., Шадрин Е.Н. 2015. Ихтиофауна Больших Норильских озер (Кутарамакан, Лама, Собачье) // Науч. тр. ФГБУ «Объединенная дирекция заповедников Таймыра». Вып. 1. С. 116–130.
- Захарова Л.А., Новиков Г.Г., Савваитова К.А. 1971. Установление родственных связей гольцов рода *Salvelinus* (Clupeiformes, Salmonidae) методом преципитации и иммуноэлектрофореза в агаровом геле // Зоол. ж. Т. 50(4). С. 537–546.
- Кагановский А.Г. 1955. Гольц из бассейна Берингова моря // Вопр. ихтиологии. Т. 3. С. 54–56.
- Карта четвертичных отложений и геоморфологии Камчатки и прилегающего к ней шельфа в масштабе 1:500000. 1999. (составители Демидов Н.Т., Сулима Г.С.). П.-К.: Камчатгеология.
- Картавцев Ю.Ф., Глубоковский М.К., Черешнев И.А. 1983. Генетическая дифференциация и изменчивость двух симпатричных видов гольцов (*Salvelinus*, Salmonidae) Чукотки // Генетика. Т. 19(4). С. 584–593.
- Каталог позвоночных Камчатки и сопредельных морских акваторий. 2000. П.-К.: Камч. печат. двор, 166 с.
- Каукоранта М., Медников Б.М., Максимов В.А., Савваитова К.А. 1982. Генетическая дивергенция гольцов рода *Salvelinus* (Nilsson) Richardson, Salmonidae (по данным молекулярной гибридизации ДНК x ДНК) // Зоол. ж. Т. 61(9). С. 1372–1380.
- Кириллов А.Ф., Иванов Е.В., Ходулов В.В. 2008. История формирования, современный видовой состав и особенности распределения пресноводной ихтиофауны р. Индигирки // Вестник ЯГУ. Т. 5(2). С. 9–19.
- Кириллов Ф.Н. 1972. Рыбы Якутии. М.: Наука, 360 с.
- Кириллова Е.А., Кириллов П.И., Павлов Д.С. 2014. Изменения структуры ихтиофауны Курильского озера (Южная камчатка) // Чт. памяти В.Я. Леванидова. Вып. 6. С. 302–310.
- Киселев Ю.Г. 1986. Глубинная геология Арктического бассейна. М.: Наука, 224 с.
- Корсунская Г.В. 1958. Курильская островная дуга. М.: Госиздат. геогр. лит-ры, 224 с.
- Красная Книга Камчатки. Том 1. 2006. Отв. ред. А.М. Токранов. П.-К.: Камч. печ. двор, кн. изд-во, 271 с.
- Крохин Е.М. 1936. Исследование Кроноцкого озера в марте–мае 1935 г. // Изв. Госуд. Географ. Общ. № 5. С. 702–727.
- Кудерский Л.А. 1984. Американская палия в ручьях Ленинградской области // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. Вып. 220. С. 97–117.
- Куренков И.И. 1965. Зоогеография пресноводных рыб Камчатки // Вопр. географии Камчатки. Вып. 3. С. 25–34.
- Куренков И.И. 2005. Зоопланктон озер Камчатки. П.-К.: КамчатНИРО, 178 с.
- Лебедев В.Д., Спановская В.Д., Савваитова К.А., Соколов Л.И., Цепкин Е.А. 1969. Рыбы СССР. М.: Мысль, 448 с.
- Леонов В.Л., Гриб Е.Н., Карпов Г.А., Сугробов В.М., Сугробова Н.Г., Зубин М.И. 1991. Кальдера Узон и Долина Гейзеров // Действующие вулканы Камчатки. Т. 2. М.: Наука. С. 94–141.
- Лещинская А.С. 1950. О биологии размножения форелей оз. Севан // Тр. севанской гидробиологической станции. Т. 11. С. 93–175.
- Линдберг Г.У. 1972. Крупные колебания уровня океана в четвертичный период. Л.: Наука, 548 с.
- Майр Э. 1968. Зоологический вид и эволюция. М.: Мир, 597 с.
- Максимов В.А., Савваитова К.А., Медников Б.М., Ломов А.А., Пичугин М.Ю., Павлов С.Д. 1995. Горный гольц – новая форма арктического гольца (род *Salvelinus*) из водоемов Таймыра // Вопр. ихтиологии. Т. 35. № 3. С. 296–301.
- Маркевич Г.Н., Есин Е.В., Бусарова О.Ю., Кнудсен Р., Анисимова Л.А. 2017. Разнообразие носатых гольцов *Salvelinus malma* (Salmonidae) Кроноцкого озера (Камчатка) // Вопр. ихтиологии. Т. 57. в печати.
- Маркосян А.Г. 1968. К вопросу о естественном размножении севанских форелей расы боджак (*Salmo ischchan* Danilivskii) в озере Севан // Биол. ж. Армении. Т. 21(7). С. 107–108.



- Мацук В.Е., Лапин В.И. 1972. Некоторые особенности жирового обмена двух форм гольцов *Salvelinus alpinus* (L.) оз. Азабачьего (Камчатка) // Вопр. ихтиологии. Т. 12(5). С. 917–922.
- Махров А.А. 2005. «Диалектическое» видообразование: от кумжи (*Salmo irutta* L.) к атлантическому лососю (*S. salar* L.) // Эволюционные факторы формирования разнообразия животного мира. М.: Тов-во науч. изд. КМК. С. 248–256.
- Маховенко Т.Е. 1972. Об особенностях паразитофауны различных форм гольца *Salvelinus alpinus* (L.) Камчатки // Паразитология. Т. 6(4). С. 369–375.
- Медведева-Васильева Е.Д. 1978. Остеологический анализ озерно-речной формы гольца *Salvelinus alpinus* (L.) бассейна реки Камчатка // Научн. докл. высшей школы. Биолог. науки. № 2. С. 66–74.
- Медников Б.М. 1987. Проблема видообразования и адаптивные нормы // Ж. общ. биол. Т. 48. С. 15–26.
- Медников Б.М. 1988. Молекулярные механизмы видообразования // Проблемы микроэволюции. М.: Наука. С. 44–45.
- Медников Б.М., Кедрова О.С., Ломов А.А. 1994. Генетическая дивергенция арктических гольцов Евразии по данным рестриктазного анализа ДНК // Сист., биол., биотех. развед. лосос. рыб. СПб.: ГосНИОРХ. С. 148–151.
- Мелекесцев И.В. 1974. Основные этапы формирования современного рельефа Курило-Камчатской области // Камчатка, Курильские и Командорские острова. История развития рельефа Сибири и Дальнего Востока. М.: Наука. С. 337–344.
- Мельянецов В.Г. 1958. Палии озер Карелии. Петрозаводск: Гос. изд-во Карельской АССР, 67 с.
- Мина М.В. 1986. Микроэволюция рыб. Эволюционные аспекты фенетического разнообразия. М.: Наука, 207 с.
- Наумов С.Л., Дуглас В.К., Ветошкевич А.Д., Черепанова М.В. 1990. Строение и развитие шельфовой зоны залива Карагинского в четвертичное время // Вопр. стратиграфии и палеогеографии Дальнего Востока. Владивосток: ДВО АН СССР. С. 25–38.
- Никитин В.Д. 2010. Гольяны острова Сахалин (систематика, распространение, экология). Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. М., 24 с.
- Олейник А.Г. 2013. Молекулярная эволюция гольцов рода *Salvelinus*: филогенетические и филогеографические аспекты. Дисс. ... докт. биол. наук. Владивосток, 307 с.
- Омельченко В.Т. 1975. Применение электрофоретических генов в систематике рода *Salvelinus* // Биология моря. № 4. С. 76–79.
- Омельченко В.Т. 2005. Гольцы рода *Salvelinus* Richardson (Salmoniformes, Salmonidae): генетическая дивергенция популяций Северо-Востока и Дальнего Востока России // Чт. памяти В.Я. Леванидова. Вып. 3. С. 492–509.
- Осинов А.Г. 1983. О генетическом сходстве севанских форелей *Salmo ischchan* Kessler и беломорской кумжи *Salmo trutta* L. // Морф., структ. поп. и пробл. рац. исп. лосос. рыб. Л.: Наука. С. 150–152.
- Павлов Д.С., Поляков М.П., Кузицин К.В., Груздева М.А., Пельгунова Л.А. 2014. Вариации проходного образа жизни мальмы *Salvelinus taima* и кунджи *Salvelinus leucomaenis* реки Коль (Западная Камчатка) по данным соотношения изотопов Sr²⁺/Ca²⁺ в отолитах // Сохр. биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей. Вып. 15. С. 349–352.
- Паренский В.А., Романов Н.С., Фролов С.В., Никаноров А.П., Пенин М.Ю. 2004. Краниологический анализ гольцов (*Salvelinus*) озера Кроноцкого (Камчатка) // Сохр. биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей. Вып. 5. С. 280–283.
- Певзнер М.М. 2015. Голоценовый вулканизм Срединного хребта Камчатки. М.: ГЕОС, 252 с.
- Певзнер М.М., Бабанский А.Д., Толстых М.Л., Кононкова Н.Н. 2012. Перестройка магматической системы вулканического массива Шивелуч как следствие крупномасштабных обрушений его постройки в позднем плейстоцене – раннем голоцене // ДАН. Т. 447(3). С. 318–321.
- Петров О.М. 1966. Стратиграфия и фауна морских моллюсков четвертичных отложений Чукотского п-ова. М.: Наука. Труды ГИН АН СССР. Вып. 155, 252 с.
- 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.
- Погодаев Е.Г., Куренков С.И. 2007. Интродукция кокани *Oncorhynchus nerka kenerlyi* (Suckley) в озеро Камчатки // Вопр. рыболовства. Т. 8(3). С. 394–406.
- Пономарева В.В., Брайцева О.А. 1990. Вулканическая опасность для района Кроноцкого озера – Узон – Долина Гейзеров // Вулканология и сейсмология. № 1. С. 27–42.
- Пономарева В.В., Горбач Н.В., Зеленин Е.А. 2014. Новые данные о крупномасштабных обрушениях постройки вулкана Шивелуч // Материалы региональной научной конференции «Вулканизм и связанные с ним процессы». П.-К.: ИВиС ДВО РАН. С. 109–114.
- Пугачев О.Н. 1984. Паразиты пресноводных рыб Северо-Востока Азии. Л.: ЗИН АН СССР, 155 с.



- Разнообразие рыб Таймыра. 1999. Под ред. Д.С. Павлова и К.А. Савваитовой. М.: Наука, 207 с.
- Романов В.И. 2006. Сравнительный анализ краниологических признаков симпатричных гольцов (род *Salvelinus*) озера Лама // Изучение и охрана животных сообществ плато Путорана. С. 228–238.
- Рыбы Курильских островов. 2012. Под ред. О.Ф. Гриценко. М.: ВНИРО, 384 с.
- Савваитова К.А. 1960. О карликовых самцах рода *Salvelinus* (Salmonidae) // Докл. АН СССР. Т. 135(1). С. 217–220.
- Савваитова К.А. 1961. О систематическом положении камчатских гольцов рода *Salvelinus* // Зоол. ж. Т. 40(11). С. 1696–1703.
- Савваитова К.А. 1970. Морфологические особенности и изменчивость локальных популяций озерно-речной формы арктического гольца *Salvelinus alpinus* (L.) из водоемов бассейна реки Камчатка // Вопр. ихтиологии. Т. 10(2;11). С. 300–318.
- Савваитова К.А. 1976. Гольцы (род *Salvelinus*) озера Начикинского (Камчатка) и некоторые проблемы систематики озерных гольцов Голарктики // Вопросы ихтиологии. Т. 16(2). С. 274–282.
- Савваитова К.А. 1989. Арктические гольцы (структура популяционных систем, перспективы хозяйственного использования). М.: Агропромиздат, 224 с.
- Савваитова К.А. 1991. К проблеме симпатрических форм у гольцов рода *Salvelinus* (Salmonidae) из водоемов Восточной Сибири // Биология гольцов Дальнего Востока. Владивосток: ДВО РАН. С. 37–56.
- Савваитова К.А., Решетников Ю.С. 1961. Питание различных экологических форм гольца *Salvelinus malma* (Walb.) в некоторых водоемах Камчатки // Вопр. ихтиологии. Т. 1. С. 127–135.
- Савваитова К.А., Романов Н.С. 1969. Некоторые особенности систематики и биологии карликовой ручьевого формы молоди озерно-речной формы арктического гольца *Salvelinus alpinus* (L.) из бассейна Азабачьего озера (Камчатка) // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки. № 5. С. 16–28.
- Савваитова К.А., Максимов В.А. 1970. Каменный голец из бассейна р. Камчатка // Научн. докл. высш. школы. Биол. науки. № 5. С. 7–20.
- Савваитова К.А., Кохменко Л.В. 1971. Некоторые особенности биологии симпатрических гольцов (*Salvelinus alpinus* L.) из бассейна озера Азабачье // Вест. Московского ун-та. № 3. С. 37–42.
- Савваитова К.А., Максимов В.А. 1980. Формообразование у гольцов рода *Salvelinus* (Salmoniformes, Salmonidae) из озер дельты Лены // Зоол. ж. Т. 59(12). С. 1820–1830.
- Савваитова К.А., Максимов В.А., Нестеров В.Д. 1980. К систематике и экологии гольцов рода *Salvelinus* (сем. Salmonidae) водоемов полуострова Таймыр // Вопр. ихтиологии. Т. 20(2). С. 195–210.
- Савваитова К.А., Максимов В.А. 1991. О симпатрических формах гольцов рода *Salvelinus* (Salmonidae) из Пегтымельских озер Чукотки // Биология гольцов Дальнего Востока. Владивосток: ДВО РАН. С. 37–56.
- Савваитова К.А., Пичугин М.Ю., Груздева М.А., Максимов В.А. 1992. К проблеме формообразования у пресноводных гольцов рода *Salvelinus* из бассейна реки Камчатка // Вопр. ихтиологии. Т. 32(6). С. 33–40.
- Салменкова Е.А., Омельченко В.Т., Радченко О.А., Романов Н.С., Рубцова Г.А. 2003. Генетическая дивергенция в группе гольцов Кроноцкого озера (п-ов Камчатка) // Сохр. биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей. Вып. 4. С. 268–271.
- Самусенко В.П. 2000. Экология арктического гольца *Salvelinus alpinus* (L.) высокогорных водоемов Северного Забайкалья. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Иркутск, 18 с.
- Сафронов С.Н., Никитин В.Д. 2005. Морфологическая характеристика озерных гольянов (род *Phoxinus*) острова Сахалин // Чт. В.Я. Леванидова. Вып. 3. Владивосток: Дальнаука. С. 456–465.
- Сенчукова А.Л. 2014. Генетическая дифференциация гольцов (род *Salvelinus*) озерно-речной системы Кроноцкая (Камчатка). Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 24 с.
- Скопец М.Б. 2007. На Дальний Восток с нахлыстом. М., 304 с.
- Сметанин А.Н., Демидов Н.Т. 2007. Возникновение Камчатки и ее природа. Ростов н/Д: Донской изд. дом, 408 с.
- Смирнов А.Ф. 1933. Палия Онежского озера: биология, промысел и разведение // Рыб. хоз. Карелии. Вып. 2. С. 110–127.
- Смирнов А.Ф. 1956. Палии Сегозера // Тр. карельского филиала академии наук СССР. Вопросы ихтиологии внутренних водоемов. Вып. 5. С. 119–130.
- Смирнов А.Ф. 1964. Морфологические и биологические характеристики лудной и ямной палий Ладожского озера // Рыб. хоз. Карелии. Вып. 8. С. 130–140.
- Смирнов А.Ф. 1968. Лудная палия озер Канентъявр и Большой Колгиявр // Докл. геогр. общ. СССР. Вып. 9. С. 110–126.



- Стратиграфия и корреляция четвертичных отложений Азии и Тихоокеанского региона. 1991. М.: Наука, 208 с.
- Суханова Л.В. 2004. Молекулярно-филогенетическое исследование байкальского омуля *Coregonus autumnalis migratorius* (Geogri). Автореф. . . канд. биол. наук. Новосибирск, 24 с.
- Таранец А.Я. 1933. О некоторых новых пресноводных рыбах из Дальневосточного края // Докл. АН СССР. Сер. А. № 2. С. 83–85.
- Тиллер И.В. 2003. Материалы по биологии молоди проходной мальмы р. Хайлюля (Камчатка) // Чт. памяти В.Я. Леванидова. Вып. 2. С. 469–477.
- Тиллер И.В. 2007. Проходная мальма (*Salvelinus malma*) Камчатки // Иссл. вод. биол. рес. Камчатки и Северо-Западной части Тихого океана. Вып. 9. С. 79–95.
- Тиллер И.В. 2012. Материалы по биологии проходных гольцов р. Жупанова // Всерос. науч. конф., посвящ. 80-летию юбилею ФГУП «КамчатНИРО». П.-К.: КамчатНИРО. С. 89–96.
- Тиллер И.В., Введенская Т.Л. 1988. Питание проходной формы и молоди гольца *Salvelinus alpinus* sensu lato в реке Хайлюля (Камчатка) // Вопр. ихтиологии. Т. 28(1). С. 103–109.
- Толмачева Ю.П. 2007. Сравнительная характеристика питания керчаковых рыб (Cottoidei) литорали Байкала. Автореф. дис. . . канд. биол. наук. Иркутск, 24 с.
- Фадеев Н.С. 2005. Справочник по биологии и промыслу рыб северной части Тихого океана. Владивосток: ТИПРО-центр, 366 с.
- Фортунатов М.А. 1927. Форели Севанского озера // Тр. Севанской озерной станции. Т. 1(2). С. 1–135.
- Фортунатова К. Р. 1933. Форели озера Эйзенман // Тр. Севанской озерной станции. Т. 3(2). С. 71–92.
- Фролов С.В. 2000. Изменчивость и эволюция кариотипов лососевых рыб. Владивосток: Дальнаука, 229 с.
- Чебанова В.В. 1974. Морфологические особенности строения сейсмодатированной системы у гольца *S. alpinus* (L.) из оз. Азабачьего (Камчатка) // Изв. ТИПРО. Т. 90. С. 139–144.
- Черешнев И.А. 1981. Материалы по биологии проходных лососевых Восточной Чукотки // Рыбы в экосистемах лососевых рек Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. С. 116–146.
- Черешнев И.А. 1990. Состав ихтиофауны и особенности распределения пресноводных рыб в водоемах Северо-Востока СССР // Вопр. ихтиологии. Т. 30(5). С. 836–844.
- Черешнев И.А. 1996. Биологическое разнообразие пресноводной ихтиофауны Северо-Востока России. Владивосток: Дальнаука, 197 с.
- Черешнев И.А. 1998. Биogeография пресноводных рыб Дальнего Востока России. Владивосток: Дальнаука, 130 с.
- Черешнев И.А. 2008. Пресноводные рыбы Чукотки. Магадан: СВНЦ ДВО РАН, 324 с.
- Черешнев И.А., Штундюк Ю.В. 1987. К изучению биологии гольцов (*Salvelinus*, *Salmonidae*) бассейна реки Анадырь. Материалы по систематике и биологии проходного гольца-мальмы *Salvelinus malma* (Walbaum) // Сб. научн. тр. «Биология пресноводных рыб Дальнего Востока». Владивосток: ИБПС ДВО РАН СССР. С. 55–78.
- Черешнев И.А., Скопец М.Б., Гудков П.К. 1989. Новый вид гольца *Salvelinus levanidovi* sp.n из бассейна Охотского моря // Вопр. ихтиологии. Т. 29(5). С. 691–704.
- Черешнев И.А., Скопец М.Б. 1990. *Salvethymus svetovidovi* gen. et sp. nova – новая эндемичная рыба из подсемейства лососевых (*Salmonidae*) из озера Эльгыгытгын (центральная Чукотка) // Вопр. ихтиологии. Т. 30(2). С. 201–213.
- Черешнев И.А., Гудков П.К., Скопец М.Б. 1991. К биологии гольцов рода *Salvelinus* (*Salmonidae*) бассейна Охотского моря. Находка гольца Леванидова *Salvelinus levanidovi* Chereshev, Skopetz et Gudkov в реке Пенжина. Биология гольцов Дальнего Востока. Владивосток: ДВО АН СССР. С. 57–69.
- Черешнев И.А., Скопец М.Б. 1992а. Гольцовые рыбы (*Salmonidae*, *Salvelini*) озера Эльгыгытгын (центральная Чукотка) II. Особенности биологии // Популяционная биология лососевых рыб. Л.: ГОСНИОРХ. С. 255–280.
- Черешнев И.А., Скопец М.Б. 1992б. Гольцовые рыбы (*Salmonidae*, *Salvelini*) озера Эльгыгытгын (центральная Чукотка) I. Морфология и эволюция // Популяционная биология лососевых рыб. Л.: ГОСНИОРХ. С. 239–254.
- Черешнев И.А., Скопец М.Б. 1993. Биология гольцов оз. Эльгыгытгын // Природа впадины оз. Эльгыгытгын. Магадан: СВКНИИ ДВО РАН. С. 105–127.
- Черешнев И.А., Шестаков А.В., Скопец М.Б., Кортаев Ю.А., Макоедов А.Н. 2001. Пресноводные рыбы Анадырского бассейна. Владивосток: Дальнаука, 336 с.
- Черешнев И.А., Волобуев В.В., Шестаков А.В., Фролов С.В. 2002. Лососевидные рыбы Северо-Востока России. Владивосток: Дальнаука, 496 с.



- Шапошникова Г.Х. 1971. Сравнительно-морфологическое описание некоторых видов рода *Salvelinus* (Nilson) Richardson // Тр. Зоол. Ин-та АН СССР. Т. 48. С. 4–9.
- Шmidt П. Ю., Державин А.Н., Лебедев В.Н. 1916. Камчатская экспедиция Федора Павловича Рябушинского // Отдел зоологический. Вып. 1. Работы Зоологического отдела на Камчатке в 1908–1909 гг. М., 402 с.
- Шубина Е.А., Пономарева Е.В., Гриценко О.Ф. 2006. Популяционно-генетическая структура гольцов Северных Курильских островов и положение мальмы в системе рода *Salvelinus* (Salmonidae: Teleostei) // Ж. общ. биол. Т. 67(4). С. 280–297.
- Экология озера Севан в период повышения его уровня. Результаты исследования Российско-Армянской биологической экспедиции по гидроэкологическому обследованию озера Севан (Армения) (2005–2009 гг.). 2010. М: Наука ДНЦ, 375 с.
- Adams C.E. 1999. Does the underlying nature of polymorphism in the Arctic charr differ across the species? // Int. Society of Arctic Charr Fanatics Information. Ser. V. 7. P. 61–67.
- Adams C.E., Fraser D., Huntingford F.A., Greer R., Askew C., Walker A. 1998. Trophic polymorphism in the Arctic charr from Loch Rannoch, Scotland // J. Fish Biol. V. 52. P. 1259–1272.
- Adams C.E., Huntingford F.A. 2002. Inherited differences in head allometry in polymorphic Arctic charr from Loch Rannoch, Scotland // J. Fish. Biol. V. 60. P. 515–520.
- Adams C.E., Fraser D., McCarthy I., Shields S., Waldron S., Alexander G. 2003. Stable isotope analysis reveals ecological segregation in a bimodal size polymorphism in Arctic charr from Loch Tay Scotland // J. Fish Biol. V. 62. P. 474–481.
- Adams C. E., Maitland P.S. 2007. Arctic charr in Britain and Ireland – 15 species or one? // E. Freshwat. Fish. V. 16. P. 20–28.
- Adams C.E., Wilson A.J., Fraser D., Alexander G., Ferguson M.M. 2007. Patterns of phenotypic and genetic variability show hidden diversity in Scottish Arctic charr // Ecol. Freshwat. Fish. V. 16. P. 78–86.
- Adams C.E., Wilson A.J., Ferguson M.M. 2008. Parallel divergence of sympatric genetic and body size forms of Arctic charr, *Salvelinus alpinus*, from two Scottish lakes // Biol. J. Linn. Soc. V. 95. P. 748–757.
- Ahi E.P., Guðbrandsson J., Kapralova K.H., Franzdóttir S.R., Snorrason S.S., Maier V.H., Jónsson Z.O. 2013. Validation of reference genes for expression studies during craniofacial development in Arctic Charr // PLoS ONE. DOI: 10.1371/journal.pone.0066389.
- Ahi E.P., Kapralova K.H., Pálsson A., Maier V.H., Gudbrandsson J., Snorrason S.S., Jónsson Z.O., Franzdóttir S.R. 2014. Transcriptional dynamics of a conserved gene expression network associated with craniofacial divergence in Arctic charr // Evodevo. V. 5(40). P. 1–19.
- Alekseyev S.S., Buldygerov V.V., Pichugin M.Yu., Samusenok V.P. 1999a. Distribution of Arctic charr *Salvelinus alpinus* (Salmonidae) in Transbaikalia // J. Ichthyol. V. 39(1). P. 43–51.
- Alekseyev S.S., Pichugin M.Yu., Samusenok V.P. 1999b. Studies of charrs *Salvelinus alpinus* complex from Transbaikalia (distribution, diversity and the problem of sympatric forms) // Proc. of the 8th and 9th ISACF workshops on Arctic charr, 1996 and 1998. ISACF Information Ser. № 7. P. 71–86.
- Alekseyev S.S., Pichugin M.Y., Samusenok V.P. 2000. Diversity of Arctic charr in meristic characters, their position in the complex of *Salvelinus alpinus* and the origin of sympatric forms // J. Ichthyol. V. 40(4). P. 279–297.
- Alekseyev S.S., Kirillov A.F. 2001. The first finding of the Arctic charr *Salvelinus alpinus* complex in the basin of the Aldan River, and its significance for understanding the history of charr dispersal in Eastern Siberia // J. Ichthyol. V. 41(7). P. 499–514.
- Alekseyev S.S., Samusenok V.P., Matveev A.N., Pichugin M.Yu. 2002. Diversification, sympatric speciation and trophic polymorphism of Arctic charr, *Salvelinus alpinus* complex in Transbaikalia // Env. Biol. Fish. V. 64. P. 97–114.
- Alekseyev S.S., Bajno R., Gordeeva N.V., Reist J.D., Power M., Kirillov A.F., Samusenok V.P., Matveev A.N. 2009a. Phylogeographic patterns and sympatric differentiation in the Arctic char *Salvelinus alpinus* (L.) complex from Siberia as revealed by mitochondrial DNA sequence analysis, with special references to Transbaikalia // J. Fish Biol. V. 75. P. 368–392.
- Alekseyev S.S., Mina M.V., Smirina E.M., Sokolov A.A. 2009b. Late ontogeny growth acceleration and size form transformations in Transbaikalian Arctic charr, *Salvelinus alpinus* complex: evidence from fin ray cross section growth layers // Env. Biol. Fishes. V. 86. P. 487–505.
- Alekseyev S.S., Gordeeva N.V., Matveev A.N., Samusenok V.P., Vokin A.I., Yur'ev A.L. 2014. Three sympatric forms of Arctic charr *Salvelinus alpinus* complex (Salmoniformes, Salmonidae) from lake Kamkanda, northern Transbaikalia // J. Ichthyol. V. 54(6). P. 384–408.
- Alexander G., Adams C.E. 2000. Phenotypic variation in Arctic charr from Scotland and Ireland // Aqua. V. 4. P. 77–88.
- Allendorf F.W., Ryman N., Stennek A., Staid G. 1976. Genetic variation in Scandinavian brown trout (*Salmo trutta* L.): evidence of distinct sympatric populations // Hereditas. V. 83. P. 73–82.



- Allendorf F.W., Hohenlohe P.A., Luikart G. 2010. Genomics and the future of conservation genetics // *Nature Rev. Genetics*. V. 11. P. 697–709.
- Amundsen P.A., Knudsen R., Klemetsen A., Kristoffersen R. 2004. Resource competition and interactive segregation between sympatric whitefish morphs // *Annales Zoologici Fennici*. V. 41. P. 301–307.
- Angers B., Bernatchez L. 1998. Combined use of SMM and non SMM methods to infer fine structure and evolutionary history of closely related brook charr (*Salvelinus fontinalis*, Salmonidae) populations from microsatellites // *Mol. Biol. Evol.* V. 15(2). P. 143–159.
- Arbour J.H., Hardie D.C., Hutchings J.A. 2011. Morphometric and genetic analyses of two sympatric morphs of Arctic char (*Salvelinus alpinus*) in the Canadian High Arctic // *Can. J. Zool.* V. 89. P. 19–30.
- Armstrong R., Kissner P. 1969. Investigations of anadromous Dolly Varden populations in the Hood Bay, southeastern Alaska. Alaska Dep-t of Fish and Game. Federal Aid in Fish Restoration, Annual Progress Report, Project F-5-R-10. P. 45–92.
- Armstrong R.H., Morrow J.E. 1980. The Dolly Varden charr, *Salvelinus malma*. Chams: Salmonid fishes of the genus *Salvelinus* (ed. Balon E.K.). The Hague: Dr. W. Junk Publ. P. 99–140.
- Asplund T., Veselov A., Primmer C.R., Bakhmet I., Potutkin A., Titov S., Zubchenko A., Studenov I., Kaluzhchin S., Lumme J. 2004. Geographical structure and postglacial history of mtDNA haplotype variation in Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) among rivers of the White and Barents Sea basins // *Ann. Zool. Fennici*. V. 41. P. 465–475.
- Avise J.C. 2004. Molecular markers, natural history and evolution. 2nd Ed. Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates, Inc. Publ., 684 p.
- Ayers S.D. 2010. A review of the species status of the Angayukaksurak charr (*Salvelinus anaktuvukensis*) of Northern Alaska: perspectives from molecular and morphological data. Thesis ... MS Fairbanks: Univ. of Alaska, 92 p.
- Balakirev E.S., Romanov N.S., Ayala F.J. 2016a. Complete mitochondrial genomes of the Northern (*Salvelinus malma*) and Southern (*Salvelinus curilus*) Dolly Varden charrs (Salmoniformes, Salmonidae) // *Mitochondrial DNA*. V. 27(2). P. 1016–1017.
- Balakirev E.S., Parendy V.A., Kovalev M.Yu., Ayala F.J. 2016b. Complete mitochondrial genome of the stone char *Salvelinus kuznetzovi* (Salmoniformes, Salmonidae) // *Mitochondrial DNA*. Part B. V. 1(1). P. 287–288.
- Baldina S.N., Gordon N.Yu., Politov D.V. 2008. Mitochondrial DNA genetic differentiation of the muksun *Coregonus muksun* (Pallas) and related Siberian species of *Coregonus* (Coregonidae, Salmoniformes) // *Rus. J. Gen.* V. 44(7). P. 777–785.
- Barabanshchikov E.I. 2003. Finding of the Resident Dolly Varden trout *Salvelinus malma* (Salmoniformes, Salmonidae) in the Khanka Lake Basin // *J. Ichthyol.* V. 43(5). P. 716–717.
- Barlow G.W., Munsey J.W. 1976. The red devil-Midas-arrow cichlid species complex in Nicaragua // *Investigations of the Ichthyology of Nicaraguan Lakes*. Lincoln: Univ. of Nebraska Press. P. 359–369.
- Barluenga M., Stolting K.N., Salzburger W., Muschick M., Meyer A. 2006. Sympatric speciation in Nicaraguan crater lake cichlid fish // *Nature*. V. 439. P. 719–723.
- Barr I.D. 2014. East Siberian Palaeoglacier Atlas (ESPA). URL: <https://sites.google.com/site/esiberianpalaeoglacieratlas/>
- Barr I.D., Solomina O. 2015. Reprint of «Pleistocene and Holocene glacier fluctuations upon the Kamchatka Peninsula» // *Global and Planetary Change*. V. 134. P. 155–165.
- Behnke R.J. 1972. The systematics of salmonid fishes of recently glaciated lakes // *J. Fish. Res. Board Can.* V. 29. P. 639–671.
- Behnke R.J. 1980. A systematic review of the genus *Salvelinus*. Charrs: Salmonid fishes of the genus *Salvelinus* (ed. Balon E.K.). The Hague: Dr. W. Junk Publ., P. 441–480.
- Behnke R.J. 1984. Organizing the diversity of the Arctic charr complex. International symposium on Arctic charr (eds Johnson L., Burns B.). Winnipeg, Canada: Univ. of Manitoba Press. P. 3–21.
- Behnke R.J. 1989. Interpreting the phylogeny of *Salvelinus* // *Physiol. Ecol. Japan. Spec.* V. 1. P. 35–48.
- Bell M.A. 1981. Lateral plate polymorphism and ontogeny of the complete plate morph of Threespine sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus*) // *Evolution*. V. 35. P. 67–74.
- Bell M.A., Foster S.A. 1994. The evolutionary biology of the Threespine stickleback. N.-Y.: Oxford Univ. Press, 571 p.
- Belousov A.B. 2006. Distribution and eruptive mechanism of maars in the Kamchatka peninsula // *Dokl. Earth Sci.* V. 406(1). P. 24–27.
- Benn D.I., Evans D.J.A. 1998. *Glaciers and glaciation*. L.; N.-Y.; Sydney; Auckland: Arnold, 734 p.
- Berg O.K., Finstad A.G., Olsen P.H., Arnekleiv J.V., Nilssen K. 2010. Dwarfs and cannibals in the Arctic: production of Arctic char (*Salvelinus alpinus* (L.)) at two trophic levels // *Hydrobiologia*. V. 652(1). P. 337–347.



- Bernatchez L. 2004. Ecological theory of adaptive radiation. An empirical assessment from Coregonine fishes (Salmoniformes) // Evolution Illuminated, Salmon and Their Relatives. N.-Y.: Oxford Univ. Press. P. 175–207.
- Bernatchez L., Colombani F., Dodson J.J. 1991. Phylogenetic relationships among the subfamily Coregoninae as revealed by mitochondrial DNA restriction analysis // J. Fish Biol. V. 39. P. 283–290.
- Bernatchez L., Dodson J.J. 1991. Phylogeographic structure in mitochondrial DNA of the lake whitefish (*Coregonus clupeaformis*) in North America and its relationships to Pleistocene glaciations // Evolution. V. 45. P. 1016–1035.
- Bernatchez L., Glemet H., Wilson C.C., Danzmann R.G. 1995. Introgression and fixation of Arctic char (*Salvelinus alpinus*) mitochondrial genome in an allopatric population of Brook trout (*Salvelinus fontinalis*) // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 52. P. 179–185.
- Blackett R. 1968. Spawning behavior, fecundity and early life history of anadromous Dolly Varden, *Salvelinus malma* (Walbaum) in southeastern Alaska. Alaska Dept. of Fish and Game, Research Report. V. 6. P. 1–85.
- Bochkarev N.A., Zuykova E.I., Katokhin A.V. 2011. Morphology and mitochondrial DNA variation of the Siberian whitefish *Coregonus lavaretus pidschian* (Gmelin) in the upstream water bodies of the Ob' and Yenisei Rivers // Evol. Ecol. V. 25(3). P. 557–572.
- Bodaly R.A. 1979. Morphological and ecological divergence within the lake whitefish (*Coregonus clupeaformis*) species complex in Yukon territory // J. Fish. Res. Board Can. V. 36. P. 1214–1222.
- Bolnik D.I., Fitzpatrick D.M. 2007. Sympatric speciation: Models and empirical evidence // Ann. Rev. Ecol. Evol. V. 38. P. 459–87.
- Bond C. E. 1996. Biology of fishes. Texas: Saunders College Publ., 514 p.
- Bond M.H. 2013. Diversity in migration, habitat use, and growth of Dolly Varden char in Chignik Lakes, Alaska. A dissertation ... PhD. Univ. of Washington, 139 p.
- Bond M.H., Crane P.A., Larson W.A., Quinn T.P. 2014. Is isolation by adaptation driving genetic divergence among proximate Dolly Varden char populations? // Ecol. and Evol. V. 4(12). P. 2515–2532.
- Bond M.H., Miller J.A., Quinn T.P. 2015. Otolith chemistry reveals complex life history patterns and facultative anadromy in Southwestern Alaska Dolly Varden // Ecology. V. 96(7). P. 1899–1910.
- Braitseva O.A., Melekestsev I.V., Ponomareva V.V., Sulerzhitsky L.D. 1995. Ages of calderas, large explosive craters and active volcanoes in the Kuril-Kamchatka region // Bulletin of Volcanology. № 57. P. 383–402.
- Brenner T. 1980. The Arctic charr, *Salvelinus alpinus alpinus*, in the prealpine Attersee, Austria. Salmonid Fishes of the Genus *Salvelinus* (ed. Balon E.K.). The Hague: Dr Junk. Publ. P. 765–772.
- Brooks S.J., Diekmann B., Jones V.J., Hammarlund D. 2015. Holocene environmental change in Kamchatka: A synopsis // Global and Planetary Change. V. 134. P. 166–174.
- Brunner P.C., Douglas M.R., Osinov A., Wilson C.C., Bernatchez L. 2001. Holarctic phylogeography of Arctic charr (*Salvelinus alpinus* L.) inferred from mitochondrial DNA sequences // Evolution. V. 55(3). P. 573–586.
- Brykov V.I., Oleinik A.G., Polyakova N.E., Skurikhina L.A., Semina A.V., Podlesnykh A.V., Kukhlevsky A.D. 2010. Punctuate divergent evolution in fish from the Northern Pacific // Russ. J. Gen. V. 46(7). P. 861–866.
- Busarova O.Yu., Esin E.V. 2015. Parasite community of landlocked Dolly Varden (*Salvelinus*, Salmonidae) from the River-Lake system of Uzon Caldera (Kamchatka) // J. Ichthyol. V. 55(6). P. 933–936.
- Butorina T.E., Shed'ko M.B., Gorovaya O.Yu. 2008. Specific features of ecology of chars of the genus *Salvelinus* (Salmonidae) from the basin of Lake Kronotskoe (Kamchatka) according to parasitological data // J. Ichthyol. V. 48(8). P. 622–636.
- Bystrom P. 2006. Recruitment pulses induce cannibalistic giants in Arctic char // J. Animal Ecol. V. 75. P. 434–444.
- Campbell M.A., Lopez J.A. 2014. Mitochondrial phylogeography of a Beringian relict: the endemic freshwater genus of blackfish *Dallia* (Esociformes) // J. Fish Biol. V. 84. P. 523–538.
- Campbell M.A., Sage G.K., DeWilde R.L., Lopez J.A., Talbot S.L. 2013. Development and characterization of 16 polymorphic microsatellite loci for the Alaska blackfish (Esociformes: *Dallia pectoralis*) // Conserv. Gen. Res. V. 6(2). P. 349–351.
- Carson H.L. 1973. Reorganisation of the gene pool during speciation. In: Genetic structure of populations. Honolulu: Univ. Hawaii Press. P. 274–280.
- Castric V., Bonney F., Bernatchez L. 2001. Landscape structure and hierarchal genetic diversity in the Brook charr, *Salvelinus fontinalis* // Evolution. V. 55(5). P. 1016–1028.
- Cavender T.M. 1986. Review of the fossil history of North American freshwater fishes. The zoogeography of North American freshwater fishes



(eds Hocutt C.H., Wiley E.O.). N.Y.: J. Wiley and Sons. P. 669–724.

Cavender T.M., Kimura S. 1989. Cytotaxonomy and interrelationships of Pacific basin *Salvelinus* // *Physiol. Ecol. Japan*. V. 1. P. 49–68.

Cawdery S.A.H., Ferguson A. 1988. Origins and differentiation of three sympatric species of trout (*Salmo trutta* L.) in Lough Melvin // *Ireland. Pol. Arch. Hydrobiol.* V. 35. P. 267–277.

Chavarie L., Howland K.L., Tonn W.M. 2013. Sympatric polymorphism in Lake trout: the coexistence of multiple shallow-water morphotypes in Great Bear Lake // *Trans. Amer. Fish. Soc.* V. 142. P. 814–823.

Chavarie L., Howland K., Gallagher C., Tonn W.M. 2016. Fatty acid signatures and stomach contents of four sympatric Lake trout: assessment of trophic patterns among morphotypes in Great Bear Lake // *Ecol. Freshwat. Fish.* V. 25. P. 109–124.

Colosimo P.F., Peichel C.L., Nereng K., Blackman B.K., Shapiro M.D., Schluter D., Kingsley D.M. 2004. The genetic architecture of parallel armor plate reduction in Threespine sticklebacks // *Public Library of Sci., Biology.* V. 2. P. 635–641.

Conejeros P., Phan A., Power M., Alekseyev S., O'Connell M., Dempson B., Dixon B. 2008. MH class IIa polymorphism in local and global adaptation of Arctic charr (*Salvelinus alpinus* L.) // *Immunogenetics.* V. 60(6). P. 325–337.

Conejeros P., Power M., Alekseyev S., Dixon B. 2012. Global major histocompatibility Class II β (mh-II β) -polymorphism in Arctic charr *Salvelinus alpinus* // *J. Fish Biol.* V. 81. P. 1158–1174.

Crane P.A., Seeb L.W., Seeb J.E. 1994. Genetic relationships among *Salvelinus* species inferred from allozyme data // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* V. 51. P. 182–197.

Crawford G.I., Harrison K., Lincoln R.J., Boxshall G.A. 1993. An introduction to the species flock of amphipods (Crustacea) of Lake Titicaca // *Workshop Speciation in Ancient Lakes. Evolution, Biodiversity, Conservation. Scientific Station of the Hautes-Fagnes. Belgium: Mont-Rigi, Robertsville.* P. 18.

Crespi B.J., Fulton M.J. 2004. Molecular systematics of Salmonidae: combined nuclear data yields a robust phylogeny // *Mol. Phylogenet. and Evol.* V. 31. P. 658–679.

Crête-Lafrenière A., Weir L.K., Bernatchez L. 2012. Framing the Salmonidae family phylogenetic portrait: A more complete picture from increased taxon sampling // *PLoS One.* V. 7(10). e46662.

Crozier W.W. 1985. Observations on the food of two sympatric populations of Brown trout (*Salmo trutta*) in Lough Neagh, Northern Ireland // *Proc. Royal Irish Academy.* V. 85. P. 57–71.

D'Ancona U., Merlo S. 1958–1959. La speciazione nelle trote italiane ed in particolare quelle del lago di Garda // *Atti deN'Istituto Venetodi Scienze, Lettere Arti.* V. 117. P. 19–26.

Darwin C. 1859. On the origin of species by means of natural selection. L.: Murray, 504 p.

Davis J.E. 2008. Geographic distribution of southern- and northern-form Brook trout populations in southwestern Virginia. Thesis ... MS, Blacksburg, Virginia: Tech Univ., 44 p.

Deagle B.E., Jones F.C., Chan Y.F., Absher D.M., Kingsley D.M., Reimchen T.E. 2011. Population genomics of parallel phenotypic evolution in stickleback across stream-lake ecological transitions // *Proc. Roy. Soc. B Biol. Sci.* V. 279. P. 1277–1286.

DeCicco F., Reist J. 1999. Distribution of Dolly Varden *Salvelinus malma* in north-east Asia. Proc. XIII and IX ISACF workshops of Arctic char, 1996 and 1998 ISACF Inform. Ser. № 7. P. 13–18.

DeLacy A.C., Morton W.M. 1943. Taxonomy and habits of the charrs, *Salvelinus malma* and *Salvelinus alpinus*, of the Karluk drainage system // *Trans. Amer. Fish. Soc.* V. 72(1). P. 79–91.

Dennert A.M., May-McNally S.L., Bond M.H., Quinn T.P., Taylor E.B. 2016. Trophic biology and migratory patterns of sympatric Dolly Varden (*Salvelinus malma*) and Arctic char (*Salvelinus alpinus*) // *Can. J. Zool.* V. 94(8). P. 529–539.

Dörfel H.-J. 1974. Untersuchungen zur Problematik der Saiblingspopulationen (*Salvelinus alpinus* L.) im Über unger See (Bodensee) // *Arch. Hydrobiol., Suppl.* V. 47. P. 80–105.

Dorucu M., Adams C.E., Huntingford F.A., Crompton D.W.T. 1995. How fish-helminth associations arise: an example from Arctic charr in Loch Rannoch // *J. Fish Biol.* V. 47. P. 1038–1043.

Dunham J., Baxter C., Fausch K., Fredenberg W., Kitano S., Koizume I., Morita K., Nakamura T., Rieman B., Savvaitova K., Stanford J., Taylor E., Yamamoto S. 2008. Evolution, ecology, and conservation of Dolly Varden, White-spotted char, and Bull trout // *Fisheries.* V. 33. P. 537–550.

Dynes J., Magnan P., Bernatchez L., Rodriguez M.A. 1999. Genetic and morphological variations between two forms of lacustrine Brook charr // *J. Fish Biol.* V. 54. P. 955–972.



- Elias S.A., Brigham-Grette J. 2013. Late Pleistocene glacial events in Beringia // Encyclopedia of Quaternary Sci (eds Elias S.A., Mock C.J.). Amsterdam: Elsevier. P. 191–201.
- Elmer K. R., Fan S., Gunter H. M., Jone J. C., Boekhoff S., Kuraku S., Meyer A. 2010. Rapid evolution and selection inferred from the transcriptomes of sympatric crater lake cichlid fishes // Mol. Ecol. V. 19(51). P. 197–211.
- Elz E.A. 2003. A hierarchical analysis of historical processes and phylogeographic patterns in *Salvelinus* (Pisces: Salmonidae). Vancouver: Univ. of BC, Dep. Zool., 126 p.
- Eschmeyer P.H., Phillips A.M. 1965. Fat content of the flesh of siscowets and Lake trout from Lake Superior // Trans. Amer. Fish. Soc. V. 94(1). P. 62–74.
- Eshenroder R.L. 2008. Differentiation of deep-water Lake charr *Salvelinus namaycush* in North American lakes // Env. Biol. Fishes. V. 83. P. 77–90.
- Eshenroder R.L., Sideleva V.G., Todd T.N. 1999. Functional convergence among pelagic sculpins of Lake Baikal and deepwateriscoes of the Great Lakes // J. Great Lakes Res. V. 25. P. 847–855.
- Esin E.V. 2015. Stream resident Dolly Varden *Salvelinus malma* of Kamchatka Peninsula // J. Ichthyol. V. 55(2). P. 224–239.
- Esin E.V. 2017. On the Dolly Varden's *Salvelinus malma* (Salmonidae) biology in Kamchatkan spawning rivers of the volcanic areas // J. Ichthyol. V. 57(2). P. 265–275.
- Esin E.V., Sorokin Yu.V. 2012. Residential form of White-spotted char *Salvelinus leucomaenis* inhabiting the warm stream discharging into Semlyachikskii firth (Kronotskii Natural Reserve, Kamchatka) // J. Ichthyol. V. 52(2). P. 172–179.
- Esin E.V., Myuge N.S., Koval' O.O., Sorokin Yu.V. 2014. Isolated charrs of the genus *Salvelinus* (Salmonidae) from lakes of the Uzon Caldera, Kamchatka: I. Charr of Lake Dal'nee // J. Ichthyol. V. 54(9). P. 692–705.
- Esin E.V., Myuge N.S., Koval' O.O., Sorokin Yu.V. 2015. Isolated charrs of the genus *Salvelinus* (Salmonidae) from lakes of the Uzon Caldera, Kamchatka: II. Charr of Lake Tsentral'noe // J. Ichthyol. V. 55(1). P. 105–118.
- Esin E.V., Bocharova E.S., Muge N.S., Markevich G.N. 2017. Coexistence of two distant charr groups (*Salvelinus*, Salmonidae) in the lakes of Kamchatka – a legacy of last glaciation // J. Fish. Biol. In print.
- Everett R.J., Wilmot R.L., Krueger C.C. 1997. Population genetic structure of Dolly Varden from Beaufort Sea drainages of Northern Alaska and Canada // Am. Fish. Soc. Symp. V. 19. P. 240–249.
- Fausch K.D., Nakano S., Ishigaki K. 1994. Distribution of two congeneric charrs in streams of Hokkaido Island, Japan: considering multiple factors across scales // Oecologia. V. 100 (1–2). P. 1–12.
- Ferguson A. 1986. Lough Melvin – a unique fish community // Royal Dublin Soc. V. 1. P. 1–17.
- Ferguson A., Mason F.M. 1981. Allozyme evidence for reproductively isolated sympatric populations of Brown trout (*Salmo trutta* L.) in Lough Melvin Ireland. // J. Fish Biol. V. 18. P. 629–642.
- Ferguson A., Taggart J.B. 1991. Genetic differentiation among the sympatric Brown trout (*Salmo trutta*) populations of Lough Melvin, Ireland // Biol. J. Linn. Soc. V. 43. P. 221–237.
- Filteau M., Pavey S.A., St-Cyr J., Bernatchez L. 2013. Gene coexpression networks reveal key drivers of phenotypic divergence in lake whitefish // Mol. Biol. Evol. V. 30. P. 1384–1396.
- Flint R.F. 2008. Glacial geology and the Pleistocene Epoch. N.-Y.: Lodge Press, 553 p.
- Frandsen F., Malmquist H.J., Snorrason S.S. 1989. Ecological parasitology of polymorphic Arctic charr, *Salvelinus alpinus* (L.) in Thingvallavatn, Iceland // J. Fish Biol. V. 34. P. 281–297.
- Frolov S.V. 1993. Unique karyotype and constitutive heterochromatin in the endemic Salmoninae fish *Salvethymus svetovidovi* // J. Ichthyol. V. 33(6). P. 42–49.
- Frolov S.V. 2001. Karyological differences between Northern Dolly Varden *Salvelinus malma malma* and White char *Salvelinus albus* from the Kamchatka River Basin // Russ. J. Genet. V. 37(3). P. 350–357.
- Frolov S.V. 2005. Karyotype and relationships of the endemic char *Salvelinus krogusae* from Dal'nee Lake (Kamchatka) // Russ. J. Gen. V. 41(12). P. 1401–1408.
- Frolov S.V. 2006. Karyological differences and origin of Northern Dolly Varden of the Russian Far East // 5th Int. Charr Symp. P. 48.
- Frolov S.V., Frolova N. 2004. Karyological differentiation of northern Dolly Varden and sympatric charrs of the genus *Salvelinus* in northeastern Russia // Env. Biol. Fish. V. 69. P. 441–447.
- Fryer G. 1991. Comparative aspects of adaptive radiation and speciation in Lake Baikal and the great rift lakes of Africa // Hydrobiologia. V. 211. P. 137–146.



- Garduno-Paz M.V., Adams C.E., Verspoor E., Knox D., Harrod C. 2012. Convergent evolutionary processes driven by foraging opportunity in two sympatric morph pairs of Arctic charr with contrasting post-glacial origins // Biol. J. Linn. Soc. V. 106. P. 794–806.
- Gislason D., Ferguson M.M., Skulason S., Snorrason S.S. 1999. Rapid and coupled phenotypic and genetic divergence in Icelandic Arctic charr (*Salvelinus alpinus*) // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 56. P. 2229–2234.
- Goetz F.W., Rosauer D., Sitar S., Goetz G., Simchick C., Roberts S., Johnson R., Murphy C., Bronte C.R., MacKenzie S. 2010. A genetic basis for the phenotypic differentiation between siscowet and lean Lake trout (*Salvelinus namaycush*) // Mol. Ecol. V. 19. P. 176–196.
- Goetz F.W., Jasonowicz A., Johnson R., Biga P., Fischer G., Sitar S. 2013. Physiological differences between lean and siscowet Lake trout morphotypes: Are these metabolotypes? // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 71. P. 427–435.
- Gomez-Uchida D., Dunphy K.P., O'Connell M.F., Ruzzante D.E. 2008. Genetic divergence between sympatric Arctic charr *Salvelinus alpinus* morphs in Gander Lake, Newfoundland: roles of migration, mutation and unequal effective population sizes // J. Fish Biol. V. 73. P. 2040–2057.
- Goodier J.L. 1981. Native lake trout (*Salvelinus namaycush*) stocks in the Canadian waters of Lake Superior prior to 1955 // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 38. P. 1724–1737.
- Goedeveeva N.V., Chukova E.I., Oleinik A.G. 2010. Microsatellite genetic variation of Asian populations of Dolly Varden char // Hydrobiologia. V. 650. P. 133–144.
- Goedeveeva N.V., Alekseyev S.S., Matveev A.N., Samusenok V.P. 2015. Parallel evolutionary divergence in Arctic char *Salvelinus alpinus* complex from Transbaikalia: variation in differentiation degree and segregation of genetic diversity among sympatric forms // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 72. P. 96–115.
- Grant A., Eitrem S., Whitney O.T. 1980. Geology and physiography of the continental margin North of Alaska and implications for the origin of the Canada basin. The Arctic ocean (eds Nairn A.E.M., Churkin M.). N.-Y.: Springer. P. 439–492.
- Gratton P., Allegrucci G., Gandolfi A., Sbordoni V. 2013. Genetic differentiation and hybridization in two naturally occurring sympatric trout *Salmo* spp. forms from a small karstic lake // J. Fish Biol. V. 82. P. 637–657.
- Gratton P., Allegrucci G., Sbordoni V., Gandolfi A. 2014. The evolutionary jigsaw puzzle of the surviving trout (*Salmo trutta* L. complex) diversity in the Italian region: a multilocus Bayesian approach // Mol. Phylogenet. Evol. V. 79. P. 292–304.
- Greenwood P.H. 1984. What is a species flock? Evolution of Fish Species Flocks (eds Echelle A.A., Kornfield I.). Univ. of Maine: Orono Press. P. 13–19.
- Grewe P.M., Billington N., Hebert P.N.D. 1990. Phylogenetic relationships among members of *Salvelinus* inferred from mitochondrial DNA divergence // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 47. P. 984–991.
- Gritsenko O.F., Savvaitova K.A., Pichugin M.Yu., Gruzdeva M.A. 1998. On the taxonomy of charrs of the genus *Salvelinus* from the Northern Kuril Islands // J. Ichthyol. V. 38(3). P. 228–237.
- Gritsenko O.F., Savvaitova K.A., Gruzdeva M.A., Kuzishchin K.V. 1999. On the occurrence of dwarf males of the Malma char *Salvelinus malma* krashcheninnikovii Taranetz in the waters of the Northern Kuril Islands // J. Ichthyol. V. 39(3). P. 226–232.
- Grossvald M.G. 1998. New approach to the ice age paleohydrology of northern Eurasia. Paleohydrology and environmental change (eds Benito G. et al.). Chichester; N.Y.: J. Wiley and Sons. P. 21–99.
- Gudbrandsson J., Ahi E., Franzdottir S., Kapralova K., Kristjansson B., Steinhäuser S., Maier V., Johannesson I., Snorrason S., Jonsson Z., Palsson A. 2015. The developmental transcriptome of contrasting Arctic charr (*Salvelinus alpinus*) morphs // F1000Research. V. 4(136). DOI: 10.12688/f1000research.6402.2.
- Gudkov P.K., Radchenko O.A. 2000. The characteristic of the charr of the genus *Salvelinus* from Elekchan lakes (Northern coast of the sea of Okhotsk), morphology, biology, and genetics // J. Ichthyol. V. 40(8). P. 592–601.
- Gudkov P.K., Alekseyev S.S., Kirillov A.F. 2003. Morphological and ecological characteristics of resident charrs of the genus *Salvelinus* from some lakes of the sea of Okhotsk and Kolyma Regions // J. Ichthyol. V. 43(8). P. 613–624.
- Guffey S.Z. 1998. A population genetics study of Southern Appalachian Brook trout. Knoxville: Univ. of Tennessee, 468 p.
- Guiguer K.R.A., Reist J.D., Power M., Babaluk J.A. 2002. Using stable isotopes to confirm the trophic ecology of Arctic charr morphotypes from Lake Hazen, Nunavut Canada // J. Fish Biol. V. 60. P. 348–362.
- Haas F. 1975. Eine neue endemische Schnecke aus dem Titicacasee // Arch. Moll. V. 86 (4/6). P. 137–139.
- Harris L.N., Howland K.L., Kowalchuk M.W., Bajno R., Lindsay M.M., Taylor E.B. 2013. Microsatellite and mtDNA analysis of Lake trout, *Salvelinus namaycush*, from Great Bear lake, Northwest Territories: impacts of historical and contemporary evolutionary forces on Arctic ecosystems // Ecol



Evol. V. 3(1). P. 145–161.

Harris L.N., Chavarie L., Bajno R., Howland K.L., Wiley S.H., Tonn W.M., Taylor E.B. 2015. Evolution and origin of sympatric shallow-water morphotypes of Lake trout, *Salvelinus namaycush*, in Canada's Great Bear Lake // *Heredity*. V. 114. P. 94–106.

Herre A.W. 1933. The fishes of Lake Lanao: a problem in evolution // *Amer. Nat.* V. 68. P. 154–162.

Hewitt G.M. 2000. The genetic legacy of the Quaternary ice ages // *Nature*. V. 405. P. 907–913.

Hindar K., Ryman N., Stahl G. 1986. Genetic differentiation among local populations and morphotypes of Arctic charr, *Salvelinus alpinus* // *Biol. J. Linn. Soc. V. 27*. P. 269–285.

Hoff U., Biskaborn B.K., Dirksen V.G., Dirksen O., Kuhn G., Meyer H., Nazarova L., Roth A., Diekmann B. 2015. Holocene environment of Central Kamchatka, Russia: Implications for a multi-proxy record of Two-Yurts Lake // *Global and Planetary Change*. V. 134. P. 101–117.

Hopkins D.M. 1972. The paleoecology and climatic history of Beringia during late Cenozoic time // *Inter-Nord*. V. 12. P. 121–150.

Hrabik T.R., Jensen O.P., Martell S.J.D., Walters, C.J. Kitchell J.F. 2006. Diel vertical migration in then Lake Superior pelagic community. I. Changes in vertical migration of coregonids in response to varying predation risk // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* V. 63. P. 2286–2295.

Hudson A.G., Vonlanthen P., Seehausen O. 2010. Rapid parallel adaptive radiations from a single hybridogenetic ancestral population // *Proc. Royal Soc. Ser. B: Biol. Sci.* V. 278. P. 58–66.

Ishigaki K. 1967. On a anadromous specimen of the Dolly Varden charr, *Salvelinus malma* (Walbaum), from the Ichanni River, eastern Hokkaido // *Bull. Biogeogr. Soc. Japan*. V. 24. P. 37–43.

Ismail G.B., Sampson D.B., Noakes L.G. 2014. The status of Lake Lanao endemic cyprinids (*Puntius* species) and their conservation // *Env. Biol. Fishes*. V. 97(4). P. 425–434.

Itô Y., Sakai H., Shedko S., Jeon S.R. 2002. Genetic differentiation of the northern Far East cyprinids, *Phoxinus* and *Rhynchocypris* // *Fisheries Sci.* V. 68(1). P. 75–78.

Ivanov V.F. 1994. Arctic transgression in Eastern Asia during the late Cenozoic // *Intern. Confer. On Arctic Margins*. Abstr. Magadan. P. 52.

Johnson L. 1975. Distribution of fish species in Great Bear Lake, Northwest Territories, with reference to zooplankton, benthic invertebrates, and environmental conditions // *J. Fish. Res. Board Can.* V. 32. P. 1989–2004.

Johnson L. 1976. Ecology of arctic populations of the Lake trout, *Salvelinus namaycush*, lake whitefish, *Coregonus clupeaformis*, Arctic charr, *S. alpinus*, and associated species in unexploited lakes of the Canadian Northwest Territories // *J. Fish. Res. Board Can.* V. 33. P. 2459–2488.

Johnson L. 1980. The Arctic charr, *Salvelinus alpinus*. Charrs: salmonid fishes of the genus *Salvelinus* (ed. Balon E.K.). The Hague: Dr. W. Junk Publ. P. 19–98.

Johnston G. 2002. Arctic charr aquaculture. Oxford: Blackwell Scientific Publ., 272 p.

Jonasson P.M. 1992. The ecosystem of Thingvallavatn: a synthesis // *Oikos*. V. 64. P. 405–434.

Jonsson B. 2002. Parallel sympatric segregation in Arctic charr and Threespined stickleback in Lake Galtabol, Iceland // *Fish. Sci.* V. 68. P. 459–460.

Jonsson B., Skúlason S., Snorrason S.S., Sandlund O.T., Malmquist H., Jónasson P.M., Gydemo R., Lindem T. 1988. Life history variation of polymorphic Arctic charr in Lake Thingvallavatn, Iceland // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* V. 45. P. 1537–1547.

Jonsson B., Jonsson N. 2001. Polymorphism and speciation in Arctic charr // *J. Fish Biol.* V. 58. P. 605–638.

Kahilainen K., Ostbye K. 2006. Morphological differentiation and resource polymorphism in three sympatric whitefish *Coregonus lavaretus* (L.) forms in a subarctic lake // *J. Fish Biol.* V. 68. P. 63–79.

Kahilainen K.K., Patterson W.P., Sonninen E., Harrod C., Kiljunen M. 2014. Adaptive radiation along a thermal gradient: Preliminary results of habitat use and respiration rate divergence among whitefish morphs // *PLoS ONE*. V. 9(11). e112085.

Kamaltynov R.M. 1999. On the evolution of Lake Baikal amphipods // *Crustaceana*. V. 72. P. 921–931.

Kapralova K.H., Morrissey M.B., Kristjansson B.K., Olafsdottir G.A., Snorrason S.S., Ferguson M.M. 2011. Evolution of adaptive diversity and genetic connectivity in Arctic charr (*Salvelinus alpinus*) in Iceland // *Heredity*. V. 106. P. 472–487.

Kapralova K.H., Gudbrandsson J., Reynisdottir S., Santos C.B., Baltanas V.C., Maier V.H., Snorrason S.S., Palsson A. 2013. Differentiation at the MHCIIa and Cath2 Loci in sympatric *Salvelinus alpinus* resource morphs in Lake Thingvallavatn // *PLoS ONE*. V. 8(7). e69402. DOI: 10.1371/journal.pone.0069402.

Kapralova K.H., Jónsson Z.O., Palsson A, Franzdóttir S.R., Deuff S.L., Kristjansson B.K., Snorrason S.S. 2015. Bones in motion: Ontogeny of craniofacial development in sympatric Arctic charr morphs // *Develop. Dynamics*. V. 244(9). P. 1168–1178.



- Kawanabe H. 1989. Japanese charrs and masu salmon problems: a review // *Physiol. Ecol. Jap. Spec.* V.1. P. 13–24.
- Kawanabe H., Yamazaki F., Noakes D.L.G. 1989. Biology of charrs and masu salmon // *Physiol. and Ecol. Jap. V. 1.* P. 1–711.
- Klemetsen A. 2010. The char problem revisited: exceptional phenotypic plasticity promotes ecological speciation in postglacial lakes // *Freshwat. Rev.* V. 3. P. 49–74.
- Klemetsen A. 2013. The most variable vertebrate on Earth // *J. Ichthyol.* V. 53(10). P. 781–791.
- Klemetsen A., Amundsen P.A., Knudsen R., Hermansen B. 1997. A profundal, winter-spawning morph of Arctic charr *Salvelinus alpinus* (L.) in lake Fjellfrøvatn, northern Norway // *Nordic J. Freshwat. Res.* V. 73. P. 13–23.
- Klemetsen A., Amundsen P., Dempson B., Jonsson B., Jonsson N., O'Connell F., Mortensen E. 2003. Atlantic salmon *Salmo salar* L., Brown trout *Salmo trutta* L. and Arctic charr *Salvelinus alpinus* (L.): a review of aspects of their life histories // *Ecol. Freshwat. Fish.* V. 12. P. 1–59.
- Klemetsen A., Knudsen R., Primicerio R., Amundsen P.A. 2006. Divergent, genetically based feeding behaviour of two sympatric Arctic charr, *Salvelinus alpinus* (L.), morphs // *E. Freshwat. Fish.* V. 15. P. 350–355.
- Klimaschewski A., Barnekow L., Bennett K.D., Andreev A.A., Andrén E., Bobrov A.A., Hammarlund D. 2015. Holocene environmental changes in southern Kamchatka, Far Eastern Russia, inferred from a pollen and testate amoebae peat succession record // *Global and Planetary Change.* V. 134. P. 142–154.
- Knudsen R., Kristoffersen R., Amundsen P.A. 1997. Parasite communities in two sympatric morphs of Arctic charr *Salvelinus alpinus* (L.) in northern Norway // *Can. J. Zool.* V. 75. P. 2003–2009.
- Knudsen R., Klemetsen A., Amundsen P.A., Hermansen B. 2006. Incipient speciation through niche expansion: an example from the Arctic charr in a subarctic lake // *Proc. Roy. Soc. London. Ser. B.* V. 273. P. 2291–2298.
- Knudsen R., Siwertsson A., Adams C., Garduno-Paz M., Newton J., Amundsen P.A. 2010. Temporal stability of niche use exposes sympatric Arctic charr to alternative selection pressures // *Evol. Ecol.* V. 25. P. 589–604.
- Knudsen R., Siwertsson A., Eloranta A., Frainger A., Amundsen P.A., Klemetsen A. 2015. Evolutionary and ecosystem consequences of a piscivore profundal morph of Arctic charr // 8-th Int. Charr Symp. P. 8.
- Kobayashi I., Takano O. 2001. Records of major and minor transgression and regression events in the Paleo Sea of Japan during Late Cenozoic // *Revista Mexicana Ciencias Geologicas.* V. 19. P. 226–234.
- Kock G., Muir D., Yang F., Wang X., Talbot C., Gantier N., Moser D. 2012. Bathymetry and sediment geochemistry of Lake Hazen (Quttinirpaq National Park, Ellesmere island, Nunavut) // *Arctic.* V. 65(1). P. 56–66.
- Koichiro K., Takanori I., Hidetoshi S., Hiromichi I. 2011. Estimation of geographical distribution limits between two subspecies of white-spotted charr, *Salvelinus leucomaenis imbricus* and *S. l. pluvius*, on the basis of RAPD analysis // *Biosphere Sci.* V. 50. P. 15–23.
- Kondrashov A.S., Mina M.V. 1986. Sympatric speciation: when is it possible? // *Biol. J. Linn. Soc.* V. 27. P. 201–223.
- Kontula T., Kirilchik S.V., Väinölä R. 2003. Endemic diversification of the monophyletic cottoid fish species flock in Lake Baikal explored with mtDNA sequencing // *Mol. Phylogen. and Evol.* V. 27. P. 143–155.
- Kornfield I., Beland K.F., Moring J.R., Kircheis F.W. 1981. Genetic similarity among endemic Arctic char (*Salvelinus alpinus*) and implications for their management // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* V. 38. P. 32–39.
- Koskinen M.T., Nilsson J., Veselov A.J., Potutkin A.G., Ranta E., Primmer C.R. 2002. Microsatellite data resolve phylogeographic patterns in European grayling, *Thymallus thymallus*, Salmonidae // *Heredity (Edinb.)* V. 88(5). P. 391–401.
- Kottelat M., Freyhof J. 2007. Handbook of European freshwater fishes. SA, Switzerland: Imprimerie du Democrate, 646 p.
- Kowalchuk M.W., Sawatsky C.D., Reist J.D. 2010. A Review of the taxonomic structure within Dolly Varden, *Salvelinus malma* (Walbaum, 1972), of North America. DFO Can. Sci. Advis. Sec. Res. Doc. 2010/013.vi, 16 p.
- Kozhova O.M., Izmesteva L.R. 1998. Lake Baikal. Evolution and Biodiversity. Leiden: Backhuys Publ., 218 p.
- Lambeck K., Esat T.M., Potter E.-R. 2002. Links between climate and sea levels for the past three million years // *Nature.* V. 419. P. 199–206.
- Landry L., Vincent W., Bernatchez L. 2007. Parallel evolution of lake whitefish dwarf ecotypes in association with limnological features of their adaptive landscape // *J. Evol. Biol.* V. 20. P. 971–984.
- Landry L., Bernatchez L. 2010. Role of epibenthic resource opportunities in the parallel evolution of lake whitefish species pairs (*Coregonus* sp.) // *J. Evol. Biol.* V. 23. P. 2602–2613.
- Larson G.A. 1976. Social behaviour and feeding ability of two phenotypes of *Gasterosteus aculeatus* in relation to their spatial and trophic



segregation in a temperate lake. // Can. J. Zool. V. 54. P. 107–121.

Lauzanne L. 1992. The Orestias, fish fauna, native species. Lake Titicaca. A synthesis of limnological knowledge (eds Dejoux C., Iltis A.). V. 68. Netherlands: Kluwer Academic Publ. P. 405–420.

Lawrence J.W., Hobeak A. 2000. Phylogeography and arctic biodiversity: a review // Ann. Zool. Fennici. V 37. P. 217–231.

Layer P.W. 2000. Argon 40/argon 39 age of the El'gygytgyn impact event, Chukotka, Russia // Meteoritics & Planetary Sci. V. 35(3). P. 591–599.

Leloup E. 1953. Gasteropods: Explor. Hydrobiol. Lac Tanganika (1946–1947). Belgium: Inst. Roy. Sci. Nat. V. 3. 273 p.

Leskinen P.K., Piironen J., Primmer C.R. 2013. Genetic characterization of a newly discovered finnish Arctic charr (*Salvelinus alpinus*; Salmoniformes) population: stocked or natural? // J. Ichthyol. V.53(2). P. 183–190.

Lindsey C.C. 1963. Sympatric occurrence of two species of humpback whitefish in Squanga Lake, Yukon Territory // J. Fish. Res. Board Can. V. 20. P. 749–767.

Loubens G., Sarmiento J. 1985. Observations sur les poissons de la partie bolivienne du lac Titicaca. II. Orestias agassii, Valenciennes, 1846 (Pisces, Cyprinodontidae) // Rev. Hydrobiol. Trop. V. 18(2). P. 159–171.

Lu G., Bernatchez L. 1999. Correlated trophic specialisation and genetic divergence in sympatric lake whitefish ecotypes (*Coregonus clupeaformis*): support for the ecological speciation hypothesis // Evolution. V. 53. P. 1491–505.

Macqueen D.J., Kristjansson B.K., Paxton C.G., Vieira V.L.A., Johnston I.A. 2011. The parallel evolution of dwarfism in Arctic charr is accompanied by adaptive divergence in mTOR-pathway gene expression // Mol. Ecol. V. 20(15). P. 3167–3184.

Maekawa K. 1978. Growth and development of *Salvelinus malma miyabei* compared with other forms of *S. malma* // Japanese J. Ichthyol. V. 25(1). P. 9–18.

Maekawa K., Hino T. 1986. Spawning behavior of Dolly Varden in Southeastern Alaska, with special reference to the mature mail parr // Jap. J. Ichthyol. V. 32(4). P. 454–458.

Makhrov A.A., Bolotov I.N. 2006. Dispersal routes and species identification of freshwater animals in Northern Europe: A review of molecular evidence // Rus. J. Gen. V. 42(10). P. 1101–1115.

Makhrov A.A., Ponomareva M.V., Khaimina O.V., Gilepp V.E., Efimova O.V., Nechaeva T.A., Vasilenkova T.I. 2013. Abnormal development of gonads of dwarf females and low survival of their offspring as the cause of rarity of resident populations of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) // Rus. J. Develop. Biol. V. 44(6). P. 326–335.

Maldonado E.M., Ubert N.H., Sagnes P., De Merona B. 2009. Morphology-diet relationships in four killifishes (Teleostei, Cyprinodontidae, Orestias) from Lake Titicaca // J. Fish Biol. V. 74. P. 502–520.

Malmquist H.J., Snorrason S.S., Skulason S., Jonsson B., Sandlund O.T., Jonasson P.M. 1992. Diet differentiation in polymorphic Arctic charr in Thingvallavatn // Iceland J. Animal Ecolo. V. 61. P. 21–35.

Manfred M., Maureen E. R. 2005. Slow dynamics of the Northern Hemisphere glaciation // Paleogeography. V. 20. PA4022.

Manley W.F., Kaufman D.S. 2002. Alaska Paleoglacier atlas: Institute of Arctic and Alpine Research (INSTAAR). Univ. of Colorado, instaar.colorado.edu/QGISL/ak_paleoglacier_atlas, V. 1.

Mann D.H., Hamilton T.D. 1995. Late Pleistocene and Holocene paleo environments of the north Pacific coast // Quaternary Sci. Rev. V. 14. P. 449–471.

Marchinko K.B., Schluter D. 2007. Parallel evolution by correlated response: lateral plate reduction in Threespine stickleback // Evolution. V. 61. P. 1084–1090.

Markevich G.N., Esin E.V., Saltykova E.A., Busarova O.Yu., Anisimova L.A., Kuzhishchin K.V. 2017. The new endemic deepwater dwelling charr morphs of the genus *Salvelinus* (Salmoniformes: Salmonidae) from Lake Kronotskoe, Kamchatka // Rus. J. Marine Biol. V. 43. P. 216–233.

Martin N.V., Olver C.H. 1980. The Lake charr, *Salvelinus namaycush*. Charrs: Salmonid fishes of the genus *Salvelinus* (ed. Balon E.K.). The Hague: Dr. W. Junk Publ. P. 205–277.

Martinson D.G., Pisas N.G., Hays J.D., Imbrie J., Moore Jr T.C., Shackleton N.J. 1987. Age dating and the orbital theory of the ice ages: Development of a high-resolution 0 to 300,000-year chronostratigraphy // Quaternary Res. V. 27(1). P. 1–29.

May-McNally S.L., Quinn T.P., Woods P.J., Taylor E.B. 2014. Evidence for genetic distinction among sympatric ecotypes of Arctic char (*Salvelinus alpinus*) in south-western Alaskan lakes // E. Freshwat. Fish. V. 24(4). P. 562–574.

May-McNally S.L., Quinn T.P., Taylor E.B. 2015. Low levels of hybridization between sympatric Arctic char (*Salvelinus alpinus*) and Dolly Varden



- char (*Salvelinus malma*) highlights their genetic distinctiveness and ecological segregation // *Ecol. Evol.* V. 5(15). P. 3031–3045.
- Mayr E. 1947. Ecological factors in speciation // *Evolution.* V. 1. P. 263–288.
- McCart P.J. 1980. A review of the systematics and ecology of Arctic charr, *Salvelinus alpinus*, in the western Arctic // *Canad. Techn. Rep. Fisher. Aquat. Sci.* № 935, 89 p.
- McCormick J.H., Hokanson K.E.F., Jones B.R. 1972. Effects of temperature on growth and survival of young Brook trout, *Salvelinus fontinalis* // *J. Fish. Res. Board Can.* V. 29(8). P. 1107–1112.
- McGee M. D., Schluter D., Wainwright P.C. 2013. Functional basis of ecological divergence in sympatric stickleback // *BMC Evol. Biol.* V. 13. e277.
- McGee M.D., Wainwright P.C. 2013. Convergent evolution as a generator of diversity in Threespine stickleback // *Evolution.* V. 67. P. 1204–1208.
- McPhail J.D. 1961. A systematic study of the *Salvelinus alpinus* complex in North America // *J. Fish. Res. Board Can.* V. 31. P. 1408–1414.
- McPhail J.D. 1984. Ecology and evolution of sympatric stickleback (*Gasterosteus*): morphological and genetic evidence for a species pair in Enos Lake, British Columbia // *Can. J. Zool.* V. 62. P. 1402–1408.
- McPhail J.D. 1992. Ecology and evolution of sympatric sticklebacks (*Gasterosteus*): evidence for a species-pair in Paxton Lake, Texada Island, British Columbia // *Can. J. Zool.* V. 70. P. 361–369.
- McPhail J.D., Lindsey C.C. 1970. Freshwater fishes of northwestern Canada and Alaska // *Fish. Res. Bd. Can. Bull.* V. 173. P. 1–381
- Melles M., Brigham-Grette J., Glushkova O.Y., Minyuk P., Nowaczyk N.R., Hubberten H.-W. 2007. Sedimentary geochemistry of a pilot core from El'gygytgyn Lake – a sensitive record of climate variability in the East Siberian Arctic during the past three climate cycles // *J. Paleolimnol.* V. 37. P. 89–104.
- Melles M., Brigham-Grette J., Minyuk P.S., Nowaczyk N.R., Wennrich V., DeConto R.M., Anderson P.M., Andreev A.A., Coletti A., Cook T.L., Haltia-Hovi E., Kukkonen M., Lozhkin A.V., Rosen P., Tarasov P., Vogel H., Wagner B. 2012. 2.8 Million years of Arctic climate change from Lake El'gygytgyn, NE Russia // *Science.* V. 337. P. 315–320.
- Melotto S.G., Alessio D. 1990. Biology of carpione, *Salmo carpio* L., an endemic species of Lake Garda (Italy) // *J. Fish Biol.* V. 37. P. 687–698.
- Mitsuboshi T., Goto A., Yamazaki F. 1992. Genetic differentiation of the Dolly Varden *Salvelinus malma* in Hokkaido, Japan // *Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ.* V. 43(4). P. 153–161.
- Mochnac N.J., Schroeder B.S., Sawatzky C.D., Reist J.D. 2010. Assessment of northern Dolly Varden, *Salvelinus malma malma* (Walbaum, 1792), habitat in Canada // *Can. Manuscr. Rept. Fish. Aquat. Sci.* № 2926, 48 p.
- Mochnac N.J., Bajno R., Reist J.D., Low G., Babaluk J. 2013. Distribution and biology of Bull trout (*Salvelinus confluentus*) in the Mackenzie valley, Northwest Territories, with notes on sympatry with Dolly Varden (*Salvelinus malma*) // *Arctic.* V. 65(1). P. 79–93.
- Montgomery D.R. 2000. Coevolution of the Pacific salmon and Pacific Rim topography // *Geology.* V. 28. P. 1107–1110.
- Moore J.-S., Robert Bajno R., Reist J.D., Taylor E.B. 2015. Post-glacial recolonization of the North American Arctic by Arctic charr (*Salvelinus alpinus*): genetic evidence of multiple northern refugia and hybridization between glacial lineages // *J. Biogeography.* V. 42(11). P. 2089–2100.
- Moore S.A., Bronte C.R. 2001. Delineation of sympatric morphotypes of Lake trout in Lake Superior // *Trans. Amer. Fish. Soc.* V. 130. P. 1233–1240.
- Mori T. 1935. On the geographical distribution of Korean salmonoid fishes // *Bull. Biogeogr. Soc. Japan.* V. 6(1). P. 1–9.
- Morita K., Arai T., Kishi D. 2005. Tsuboi – small anadromous *Salvelinus malma* at the southern limits of its distribution // *J. Fish Biol.* V. 66. P. 1187–1192.
- Morita K., Morita S.H., Fukuwaka M., Nagasawa T. 2009. Offshore Dolly Varden charr (*Salvelinus malma*) in the north pacific // *Environ. Biol. Fish.* V. 86(1). P. 451–456.
- Morrow J.E. 1973. A new species of *Salvelinus* from the Brooks Range, northern Alaska // *Biol. Papers of the Univ. of Alaska.* V. 13. P. 1–8.
- Muir A.M., Krueger C.C., Hansen M.J. 2012. Re-establishing lake trout in the Laurentian Great Lakes: past, present, and future // *Great Lakes fisheries policy and management: a binational perspective.* East Lansing: Michigan State Univ. Press. P. 533–588.
- Muir A.M., Vecsei P., Power M., Krueger C.K., Reist J.D. 2013. Morphology and life history of the Great Slave Lake ciscoes (Salmoniformes: Coregonidae) // *E. Freshwat. Fish.* V. 23. P. 453–469.
- Muir A.M., Bronte C.R., Zimmerman M.S., Quinlan H.R., Glase J.D., Krueger C.C. 2014. Ecomorphological diversity of Lake charr *Salvelinus namaycush* at Isle Royale, Lake Superior // *Trans. Amer. Fish. Soc.* V. 143. P. 972–987.
- Muir A.M., Hansen M.J., Bronte C.R., Krueger C.C. 2015. If Arctic charr *Salvelinus alpinus* is 'the most diverse vertebrate', what is the Lake charr *Salvelinus namaycush*? // *Fish and Fisheries.* DOI: 10.1111/faf.12114.
- Myers G.S. 1960. The endemic fish fauna of Lake Lanao, and the evolution of higher taxonomic categories // *Evolution.* V. 14. P. 323–333.



- Nagasawa K. 1989. Color variation of spots in *Salvelinus leucomaenis* in Northern Honsho Japan // *Physiol. Ecol. Jap. Spec.* V.1. P. 69–76.
- Nagelkerke L.A.J., Sibbing F.A., van der Boogaart J.G.M., Lammens E.H.R.R., Osse J.W.M. 1994. The barbs (*Barbus* spp.) of Lake Tana: a forgotten species flock? // *Env. Biol. Fishes.* V. 39. P. 1–21.
- Nagelkerke L.A.J., Sibbing F.A. 2000. The large barbs (*Barbus* spp., Cyprinidae, Teleostei) of Lake Tana (Ethiopia), with a description of a new species, *Barbus osseensis* // *Neth. J. Zool.* V. 50. P. 179–214.
- Nelson J.S. 2006. *Fishes of the World*. 4th edition. N.Y.: J. Wiley and Sons, 601 p.
- Nolan M., Liston G., Prokein P., Brigham-Grette J., Sharpton V., Huntzinger R. 2003. Analysis of lake ice dynamics and morphology on Lake El'gygytgyn, Siberia, using SAR and Landsat // *J. Geophys. Res.* V. 108(D2). P. 1–12.
- Nolan M., Brigham-Grette J. 2007. Basic hydrology, limnology, and meteorology of modern Lake El'gygytgyn, Siberia // *J. Paleolimnol.* V. 37. P. 17–35.
- Northrup S., Connor M. Taylor E.B. 2010. Population structure of Lake trout (*Salvelinus namaycush*) in a large glacial-fed lake inferred from microsatellite DNA and morphological analysis // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* V. 67. P. 1171–1186.
- Nümann W. 1947. Artbildungs-vorgänge bei Forellen (*Salmo lacustris* and *S. carpio*) // *Biol. Zentralbl.* V. 66. P. 77–81.
- Ohlberger J., Brännström Å., Dieckmann U. 2013. Adaptive phenotypic diversification along a temperature-depth gradient // *Amer. Nat.* V. 182. P. 359–373.
- Oleinik A.G., Skurikhina L.A. 1999. Phylogenetic relationships among anadromous charrs of the genus *Salvelinus* based on restriction endonuclease analysis of nuclear DNA // *Rus. J. Gen. V.* 35(9). P. 1258–1268.
- Oleinik A.G., Skurikhina L.A., Brykov V.A. 2003. Genetic differentiation of three sympatric charr species from the genus *Salvelinus* inferred from PCR–RFLP analysis of mitochondrial DNA // *Rus. J. Gen. V.* 39(8). P. 924–929.
- Oleinik A.G., Skurikhina L.A. 2007. Genetic divergence of sympatric charrs of the genus *Salvelinus* from Nachikinskoe Lake (Kamchatka) // *Rus. J. Gen. V.* 43(8). P. 910–917.
- Oleinik A.G., Skurikhina L.A., Brykov V.A. 2007. Divergence of *Salvelinus* species from northeast Asia based on mitochondrial DNA // *Ecol. Freshwat. Fish.* V. 16. P. 87–98.
- Oleinik A.G., Skurikhina L.A., Brykov V.A. 2010. Genetic divergence of mitochondrial DNA in White char *Salvelinus albus* and northern Dolly Varden char *Salvelinus malma malma* // *Rus. J. Gen. V.* 46(3). P. 345–355.
- Oleinik A.G., Skurikhina L.A., Bondar E.I., Brykova V.A. 2013. Phylogeography of northern Dolly Varden *Salvelinus malma* (Salmoniformes: Salmonidae) from Asia and North America: an analysis based on the mitochondrial DNA genealogy // *J. Ichthyol.* V. 53(10). P. 820–832.
- Oleinik A.G., Skurikhina L.A., Brykov V.A. 2015. Phylogeny of charrs of the genus *Salvelinus* based on Mitochondrial DNA data // *Rus. J. Gen. V.* 51(1). P. 63–77.
- Omelchenko V.T., Politov D.V., Salmenkova E.A., Malinina T.V., Frolov S.V. 1996. Genetic differentiation of sympatric charrs of the genus *Salvelinus* from the Yama river // *Rus. J. Gen. V.* 32(11). P. 1562–1568.
- Omelchenko V.T., Salmenkova E.A., Shedko S.V. 2002. Allozyme diversity and genetic divergence of the Dolly Varden *Salvelinus malma* Walbaum from the Kuril Islands // *Rus. J. Gen. V.* 38(9). P. 1066–1075.
- Ormond C.I., Rosenfeld J.S., Taylor E.B. 2011. Environmental determinants of Threespine stickleback species pair evolution and persistence // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* V. 68(11). P. 1983–1997.
- Osinov A.G. 2001. Evolutionary relationships between the main taxa of the *Salvelinus alpinus*-*Salvelinus malma* complex: results of a comparative analysis of allozyme data from different author // *J. Ichthyol.* V. 41(3). P. 192–208.
- Osinov A.G. 2002a. The northern form of Dolly Varden, *Salvelinus malma*, from Asia and North America: Allozyme variation, genetic differentiation, and origin // *J. Ichthyol.* V. 42(5). P. 639–652.
- Osinov A.G. 2002b. Arctic charr *Salvelinus alpinus* from Transbaikalia and Taimyr: genetic differentiation and origin // *J. Ichthyol.* V. 42(2). P. 141–151.
- Osinov A.G., Pavlov S.D., Maksimov V.A. 1996. Allozyme variation and genetic differentiation in populations of Arctic char *Salvelinus alpinus* from the Baltic Sea-Taimyr part of the range // *Rus. J. Gen. V.* 32(4). P. 474–485.
- Osinov A.G., Pavlov S.D. 1998. Allozyme variation and genetic divergence between populations of Arctic char and Dolly Varden (*Salvelinus alpinus* – *Salvelinus malma* complex) // *J. Ichthyol.* V. 38(1). P. 42–55.
- Osinov A.G., Alekseev S.S., Kirillov A.F. 2003. Arctic charr *Salvelinus alpinus* from lake Ulakhan-silyan-kyuel' (the Yana river basin): biology, morphology, genetics, and phylogeny // *J. Ichthyol.* V. 43(1). P. 54–67.



- Osinov A.G., Lebedev V.S. 2004. Salmonid fishes (Salmonidae, Salmoniformes): the systematic position in the superorder Protacanthopterygii, the main stages of evolution, and molecular dating // J. Ichthyol. V. 44(9). P. 690–715.
- Osinov A.G., Mugue N.S. 2008. Variation of the mitochondrial DNA control region in the populations of southern form of Dolly Varden (*Salvelinus malma krascheninnikovi*) from Sakhalin // Rus. J. Gen. V. 44(12). P. 1446–1453.
- Osinov A.G., Senchukova A.L., Mugue N.S., Pavlov S.D., Chereshev I.A. 2015. Speciation and genetic divergence of three species of charr from ancient Lake El'gygytyn (Chukotka) and their phylogenetic relationships with other representatives of the genus *Salvelinus* // Biol. J. Linn. Soc. V. 116(1). P. 63–85.
- Osinov A.G., Volkov A.A., Alekseyev S.S., Sergeev A.A., Oficerov M.V., Kirillov A.F. 2016. On the origin and phylogenetic position of Arctic charr (*Salvelinus alpinus* complex, Salmonidae) from Lake Cherechen` (middle Kolyma River basin): controversial genetic data // Polar Biol. DOI:10.1007/s00300-016-2000-4.
- Ostberg C.O., Pavlov S.D., Hauser L. 2009. Evolutionary relationships among sympatric life history forms of Dolly Varden inhabiting the landlocked Kronotskoe lake, Kamchatka, and a neighboring anadromous population // Trans. Amer. Fish. Soc. V. 138. P. 1–14.
- Ostbye K., Bernatchez L., Naesje T.F., Himberg K.J., Hindar K. 2005a. Evolutionary history of the European whitefish *Coregonus lavaretus* (L.) species complex as inferred from mtDNA phylogeography and gill-raker numbers // Mol. Ecol. V. 14. P. 4371–4387.
- Ostbye K., Naesje T.F., Bernatchez L. 2005b. Morphological divergence and origin of sympatric populations of European whitefish (*Coregonus lavaretus* L.) in Lake Femund, Norway // J. Evol. Biol. V. 18. P. 683–702.
- Ostbye K., Amundsen P.A., Bernatchez L., Klemetsen A., Knudsen R., Kristoffersen R., Naesje T.F., Hindar K. 2006. Parallel evolution of ecomorphological traits in the European whitefish *Coregonus lavaretus* (L.) species complex during postglacial times // Mol. Ecol. V. 15. P. 3983–4001.
- Ostbye K., Præbel K., Hassve M., Hagenlund M. 2015. Into the abyss I: Genetic structure and life history variation in the four sympatric Arctic char morphs in the deep lake Tinnsjøen // 8-th Int. Charr Symp. P. 16.
- Pankova M.V., Brykov V.I.A., Pankova V.V., Atopkin D.M. 2013. Fish growth hormone genes: Divergence of intron sequence in charrs of *Salvelinus* genus // Rus. J. Genet. V. 49(6). P. 645–651.
- Parsons K.J., Albertson R.C. 2009. Roles for Bmp4 and CaM1 in shaping the jaw: evo-devo and beyond // Annu. Rev. Genet. V. 43. P. 369–388.
- Parsons K.J., Trent Taylor A., Powder K.E., Albertson R.C. 2014. Wnt signaling underlies the evolution of new phenotypes and craniofacial variability in Lake Malawi cichlids // Nature Commun. V. 5. P. 3629.
- Pavlov D.A., Osinov A.G. 2004. Main features of early ontogeny in Salmonids (Salmoniformes) and other representatives of the Protacanthopterygii in relation to the phylogeny // J. Ichthyol. V. 44(4). P. 267–283.
- Pavlov D.S. 1994. The downstream migration of young fishes in river (mechanisms and distribution) // Folia Zool. V. 43(3). P. 193–208.
- Pavlov D.S., Savvaitova K.A. 2008. On the problem of ratio of anadromy and residence in salmonids (Salmonidae) // J. Ichthyol. V. 48(9). P. 778–791.
- Pavlov D.S., Kuzishchin K.V., Gruzdeva M.A., Polyakov M.P., Pelgunova L.A. 2013a. Life history strategy diversity in the Kamchatkan Dolly Varden charr *Salvelinus malma* (Walbaum) (Salmonidae, Salmoniformes): ontogenetic reconstructions based on the data of X-ray fluorescence analysis of the microchemistry of recording structures // Doklady Biological Sci. V. 450(1). P. 142–145.
- Pavlov D.S., Kirillova E.A., Kirillov P.I. 2015. Migration of young of the year of Dolly Varden char *Salvelinus malma* (Walbaum) from the spawning tributary in the basin of Lake Kuril'skoye (Southern Kamchatka) // Inland Wat. Biol. V. 8(1). P. 65–74.
- Pavlov S.D., Savvaitova K.A. 1991. The stone char of the Kamchatka river // ISACF Information Ser. № 5. P. 131–134.
- Pavlov S.D., Pivovarov E.A., Ostberg C.O. 2012. Dwarf char, a new form of charrs (the genus *Salvelinus*) in Lake Kronotskoe // Doklady Biological Sci. V. 442(1). P. 20–23.
- Pavlov S.D., Kuzishchin K.V., Gruzdeva M.A., Senchukova A.L., Pivovarov E.A. 2013b. Phenetic diversity and spatial structure of charrs (*Salvelinus*) of the Kronotskaya riverine-lacustrine system (Eastern Kamchatka) // J. Ichthyol. V. 53(9). P. 662–686.
- Peck J.W. 1975. Brief life history accounts of five commercial salmonid fishes in Lake Superior. Michigan: Department of Natural Resources, Ann Arbor, 128 p.
- Perkins D.L., Kruger C.C., May B. 1993. Heritage Brook trout in northeastern USA: genetic variability within and among populations // Trans. Am. Fish Soc. V. 122. P. 515–532.
- Phillips R.B., Sajdak S.L., Domanico M.J. 1995. Evolutionary relationships among charrs inferred from ribosomal DNA sequences // Nordic J. Freshwat. Res. V. 71. P. 378–391.



- Phillips R.B., Gugex L.I., Westrich K.M., DeCicco A.L. 1999. Combined phylogenetic analysis of ribosomal ITS1 sequences and new chromosome data supports three subgroups of Dolly Varden char (*Salvelinus malma*) // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 56. P. 1504–1511.
- Pichugin M.Yu. 2009. The Development of an artificial hybrid and revealing elements of reproductive isolation between sympatric forms of Drjagin's char and *Salvelinus alpinus* complex (Salmonidae) from Sobachye Mountain Lake (Taimyr) // J. Ichthyol. V. 49(3). P. 236–248.
- Pichugin M.Yu. 2015. Peculiarities of growth and skeletal system development of prelarvae, larvae, and fingerlings of Dolly Varden trout *Salvelinus malma malma* inhabiting the rivers of Western Kamchatka in regard to the temperature regime of the spawning grounds // J. Ichthyol. V. 55(4). P. 549–566.
- Pichugin M.Yu., Sidorov L.K., Gritsenko O.F. 2006. On the brook charrs of southern Kuril Islands and possible mechanism of the formation of dwarf forms of the Malma *Salvelinus malma curilus* // J. Ichthyol. V. 46(2). P. 162–177.
- Pichugin M.Yu., Chebotareva Yu.V. 2011. Patterns of development of the coldwater lacustrine-riverine form of the Drjagin charr (genus *Salvelinus*) from Lake Lama (the Taimyr Peninsula) during the larval period // J. Ichthyol. V. 51(3). P. 248–262.
- Pielou E.C. 1991. After the ice age: The return of life to glaciated North America. Chicago: The Univ. of Chicago Press, 366 p.
- Pigeon D., Chouinard A., Bernatchez L. 1997. Multiple modes of speciation involved in the parallel evolution of sympatric morphotypes of lake whitefish (*Coregonus clupeaformis*) // Evolution. V. 53. P. 196–205.
- Pilgrim B.L., Perry R.C., Keefe D.G., Perry E.A., Marshall H.D. 2012. Microsatellite variation and genetic structure of Brook trout (*Salvelinus fontinalis*) populations in Labrador and neighboring Atlantic Canada: evidence for ongoing gene flow and dual routes of post-Wisconsinan colonization // Ecol. Evol. V. 2(5). P. 885–898.
- Power G. 1980. The Brook charr, *Salvelinus fontinalis*. Charrs: Salmonid fishes of the genus *Salvelinus* (ed. Balon E.K.). The Hague: Dr. W. Junk Publ. P. 141–203.
- Power G. 2002. Charrs, glaciations and seasonal ice // Environ. Biol. Fish. V. 64. P. 17–35.
- Power M., Power G., Reist J.D., Bajno R. 2009. Ecological and genetic differentiation among the Arctic charr of Lake Aigueau, Northern Quebec // Ecol. Freshwat. Fish. V. 18. P. 445–460.
- Proulx R., Magnan P. 2004. Contribution of phenotypic plasticity and heredity to the trophic polymorphism of lacustrine brook charr (*Salvelinus fontinalis*) // Evol. Ecol. Res. V. 6. P. 503–522.
- Præbel K., Knudsen R., Siwertsson A., Karhunen M., Kahilainen K.K., Ovaskainen O., Ostbye K., Peruzzi S., Fevolden S.E., Amundsen P.A. 2013. Ecological speciation in postglacial European whitefish: rapid adaptive radiations into the littoral, pelagic, and profundal lake habitats // Ecol. Evol. V. 3. P. 4970–4986.
- Præbel K., Ostbye K., Hassve M., Hagenlund M. 2015. Into the abyss II: Evolutionary origin and temporal separation of the four sympatric Arctic char morphs in the deep lake Tinnsjøen // 8-th Int. Charr Symp. P. 17.
- Quaternary glaciations – extent and chronology. 2011. (Eds Ehlers J., Gibbard P., Hughes P.D.). Amsterdam: Elsevier, 1126 p.
- Queitsch C., Sangster T.A., Lindquist S. 2002. Hsp90 as a capacitor of phenotypic variation // Nature. V. 417. P. 618–624.
- Radchenko O.A. 2003. Variability of mitochondrial DNA in populations of lake charrs from genus *Salvelinus* in the Far East and Siberia // J. Ichthyol. V. 43(7). P. 539–547.
- Radchenko O.A. 2004a. Variability of nucleotide sequences of mitochondrial DNA Cytochrome b gene in charrs of the genus *Salvelinus* // Russ. J. Gen. V. 40(3). P. 244–254.
- Radchenko O.A. 2004b. Introgressive hybridization of charrs of the genus *Salvelinus* as inferred from Mitochondrial DNA variation // Rus. J. Genetics. V. 40(12). P. 1392–1398.
- Radchenko O.A., Salmenkova E.A., Omelchenko V.T. 2006. Variation of Cytochrome b gene in sympatric charrs from Kronotsky Lake (Kamchatka Peninsula) // Rus. J. Gen. V. 42(2). P. 172–181.
- Ray B.A., Hrabik T.R., Ebener M.P., Gorman O.T., Schreiner D.R., Schram S.T., Sitar S.P., Mattes W.P., Bronte C.R. 2007. Diet and prey selection by Lake Superior Lake trout during spring 1986–2001 // J. Great Lakes Res. V. 33. P. 104–113.
- Redenbach Z.R., Taylor E.B. 2002. Evidence for historical introgression along a contact zone between two species of char (Pisces: Salmonidae) in northwestern North America // Evolution. V. 56(5). P. 1021–1035.
- Reimchen T.E. 1980. Spine deficiency and polymorphism in a population of *Gasterosteus aculeatus*: an adaptation to predators? // Can. J. Zool. V. 58. P. 1232–1244.
- Reisinger E. 1953. Zum Saiblingsproblem // Carinthia II. V. 143. P. 74–102.
- Reist J.D. 1989. Genetic structuring of allopatric populations and sympatric life history types of char, *Salvelinus alpinus/malma*, in the Western Arctic,



- Canada. Biology of chars and masu salmon: Proc. Intern. Symp. on chars and Masu salmon (eds Kawanabe H., Yamazaki F., Noakes D.L.G.). P. 405–420.
- Reist J.D., Gyselmen E., Babaluk J.A., Johnson J.D., Wissink R. 1995. Evidence for two morphotypes of Arctic char (*Salvelinus alpinus* (L.)) from Lake Hazen, Ellesmere Island, Northwest Territories // Can. Nord. J. Freshwat. Res. V. 71. P. 396–410.
- Reist J.D., Johnson J.D., Carmichael T.J. 1997. Variation and specific identity of char from Northwestern Arctic Canada and Alaska // Amer. Fish. Soc. Symp. V. 19. P. 250–261.
- Reist J.D., Power M., Dempson B. 2013. Arctic charr (*Salvelinus alpinus*): a case study of the importance of understanding biodiversity and taxonomic issues in northern fishes // Biodiversity. V. 14. P. 45–56.
- Rice W.R., Salt G. 1990. The evolution of reproductive isolation as a correlated character under sympatric conditions: experimental evidence // Evolution. V. 44. P. 1140–1152.
- Richardson J. 1836. The fish // Fauna Boreali-Americana; or the zoology of the northern parts of British America: containing descriptions of the objects of natural history collected on the late northern land expeditions, under the command of Sir John Franklin, R.N. Part 3. L.: Richard Bently, 328 p.
- Riget F.F., Nygaard K.H., Christensen B. 1986. Population structure, ecological segregation, and reproduction in a population of Arctic charr (*Salvelinus alpinus*) from Lake Tasersuaq, Greenland // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 43. P. 985–992.
- Rio D., Sprovieri R., Castradori D., DiStefano E. 1998. The Gelasian stage (Upper Pliocene): A new unit of the global standard chronostatigraphic scale // Episodes. V.21(2). P. 82–87.
- Robinson B.W., Wilson D.S. 1994. Character release and displacement in fishes: a neglected literature // Amer. Nat. V. 144. P. 596–627.
- Robinson B.W., Parsons K.J. 2002. Changing times, spaces, and faces: tests and implications of adaptive morphological plasticity in the fishes of northern postglacial lakes // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 59. P. 1819–1833.
- Rundle H. D., Nosil P. 2005. Ecological speciation // Ecology Letters. V. 8. P. 336–352.
- Ryman N., Allendorf E.W., Stahl G. 1979. Reproductive isolation with little genetic divergence in sympatric populations of Brown trout (*Salmo trutta*) // Genetics. V. 92. P. 247–262.
- Sæthera B.S., Siikavuopioja S.I., Thorarensen H., Brännäsc E. 2013. Status of Arctic charr (*Salvelinus alpinus*) farming in Norway, Sweden and Iceland // J. Ichthyol. V. 53(10). P. 833–839.
- Safronov S.N., Zvezdov T.V. 2005. A new species of freshwater chars (Salmonidae, Salmoniformes) from Northwestern Sakhalin // J. Ichthyol. V. 45(9). P. 700–712.
- Sajdak S.L., Phillips R.B. 2011. Phylogenetic relationships among *Coregonus* species inferred from the DNA sequence of the first internal transcribed spacer (ITS1) of ribosomal DNA // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 4(7). P. 1494–1503.
- Sakai H., Ito Y., Shedko S.V., Safronov S.N., Frolov S.V., Chereshev I.A., Jeon S.R., Goto A. 2006. Phylogenetic and taxonomic relationships of northern Far Eastern phoxinid minnows, *Phoxinus* and *Rhynchocypris* (Pisces, Cyprinidae), as inferred from allozyme and mitochondrial 16S rRNA sequence analyses // Zoolog. Sci. V. 23(4). P. 323–331.
- Salmenkova E.A., Omelchenko V.T., Kolesnikov A.A., Malinina T.V. 2000. Genetic differentiation of charrs in the Russian North and Far East // J. Fish. Biol. V. 57. P. 136–157.
- Salmenkova E.A., Gordeeva N.V., Rubtsova G.A., Omelchenko V.T., Romanov N.S., Radchenko O.A. 2005. Genetic divergence of chars of the genus *Salvelinus* from Kronotsky lake (Kamchatka Peninsula) // Rus. J. Gen. V. 41(8). P. 897–906.
- Salmenkova E.A., Omelchenko V.T., Afanasyev K.I., Rubtsova G.A., Kovalev M.Yu. 2009. Genetic divergence of populations of the White char *Salvelinus albus*, Northern and Southern forms of Malma *S. malma* (Salmonidae), by microsatellite loci of DNA // J. Ichthyol. V. 49(9). P. 730–740.
- Salmenkova E.A., Omelchenko V.T. 2013. Genetic divergence and taxonomic status of chars of the genus *Salvelinus* // Biol. Bull. Reviews. V.3(6). P. 481–492.
- Salmenkova E.A., Rubtsova G.A., Afanas'ev K.I., Omelchenko V.T., Romanov N.S., Kovalev M.Yu. 2014. Population genetic differentiation of white-spotted char *Salvelinus leucomaenis* (Pallas) in Russian Far East // Rus. J. Genet. V. 50(1). P. 45–54.
- Saltykova E., Simonsen M., Knudsen R. 2015. Parallel evolution of skull-bone structure of Arctic charr morphs in two subarctic lakes // 8-th Int. Charr Symp. P. 11.
- Sandlund O.T., Jonsson B., Malmquist H.J., Gydemo R., Lindem T., Skúlason S., Snorrason S.S., Jónasson P.M. 1987. Habitat use of Arctic charr *Salvelinus alpinus* in Thingvallavatn, Iceland // Env. Biol. Fish. V. 20. P. 263–274.
- Sandlund O.T., Gunnarson K., Jonasson P.M., Jonsson B., Lindem T., Magnusson K.P., Malmquist H.J., Sigurjonsdottir H., Skulason S., Snorrason S.S.



1992. The Arctic charr *Salvelinus alpinus* in Thingvallavatn // Oikos. V. 64. P. 305–351.
- Sandstrom S.J., Harwood L.A. 2002. Studies of anadromous Dolly Varden (*Salvelinus malma*) (W.) of the Big Fish River, NT, Canada, 1972 – 1994 // Can. Man. Rep. Fish. Aquat. Sci. V. 2603, 31 p.
- Saunders R.L., Henderson E.B., Glebe B.D. 1982. Precocious sexual maturation and smoltification in male Atlantic salmon (*Salmo salar*) // Aquaculture. V. 28(1–2). P. 211–229.
- Savvaitova K.A. 1995. Patterns of diversity and processes of speciation in Arctic charr // Nord. J. Freshwat. Res. V. 71. P. 81–91.
- Savvaitova K.A., Gritsenko O.F., Gruzdeva M.A., Kuzishchin K.V. 2000. Life strategy and phenetic diversity of the charrs from the genus *Salvelinus* in Chernoe Lake, Onekotan island, the Kurile islands // J. Ichthyol. V. 40(9). P. 704–723.
- Savvaitova K.A., Gruzdeva M.A., Kuzishchin K.V., Stygar V.M. 2001. Lake char of the genus *Salvelinus* (Salmonidae) from the Paramushir Island, Kurile Islands // J. Ichthyol. V. 41(1). P. 1–14.
- Savvaitova K.A., Kuzishchin K.V., Konchakova S.A., Gruzdeva M.A. 2004a. Cranial structure variation in char (genus *Salvelinus*) from the Kamchatka–Kuril Ridge and the taxonomic status of Forms // J. Ichthyol. V. 44(5). P. 339–357.
- Savvaitova K.A., Gruzdeva M.A., Kuzishchin K.V., Gritsenko O.F., Stygar V.M. 2004b. Riverine charrs of the genus *Salvelinus* from the North Kurile Islands // J. Ichthyol. V. 44(1). P. 82–93.
- Savvaitova K.A., Kuzishchin K.V., Pichugin M.Yu., Gruzdeva M.A., Pavlov D.S. 2007. Systematics and biology of the East Siberian char *Salvelinus leucomaenis* // J. Ichthyol. V. 47(1). P. 53–66.
- Schliewen U.K., Tautz D., Paabo S. 1994. Sympatric speciation suggested by monophyly of crater lake cichlids // Nature. V. 368. P. 629–632.
- Schliewen U.K., Rassmann K., Markmann M., Markert J., Kocher T., Tautz D. 2001. Genetic and ecological divergence of a monophyletic cichlid species pair under fully sympatric conditions in Lake Ejagham, Cameroon // Mol. Ecol. V. 10. P. 1471–1488.
- Schluter D. 1996. Ecological speciation in postglacial fishes // Philosophical Trans. Royal Soc. London. Ser. B. V. 351. P. 807–814.
- Schön I., Martens K. 2004. Adaptive, pre-adaptive and non-adaptive components of radiations in ancient lakes: a review // Organisms Div. and Evol. V. 4. P. 137–156.
- Seehausen O. 2000. Explosive speciation rates and unusual species richness in haplochromine cichlid fishes: effects of sexual selection // Adv. Ecol. Res. V. 31. P. 237–274.
- Seehausen O., Catherine E., Wagner C.E. 2014. Speciation in freshwater fishes // Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst. V. 45. P. 621–651.
- Senchukova A.L., Pavlov S.D., Mel'nikova M.N., Mugue N.S. 2012. Genetic differentiation of charrs (genus *Salvelinus*) from Lake Kronotskoe based on analysis of mitochondrial DNA // J. Ichthyol. V. 52(6). P. 389–399.
- Senchukova A.L., Pavlov S.D., Esin E.V., Markevich G.N., Mugue N.S. 2015. Charrs of the genus *Salvelinus* from Nachikinskoe Lake (Kamchatka peninsula) and their position in the phylogenetic system of the *S. alpinus*–*S. malma* complex // J. Ichthyol. V. 55(1). P. 97–104.
- Shedko S.V., Ginatulina L.K., Miroshnichenko I.L., Nemkova G.A. 2007. Phylogeography of mitochondrial DNA in South Asian Dolly Varden char *Salvelinus curilus* Pallas, 1814 (Salmoniformes, Salmonidae): Mediated gene introgression? // Rus. J. Gen. V. 43(2). P. 165–176.
- Shedko S.V., Miroshnichenko I.L., Nemkova G.A. 2012. Phylogeny of salmonids (Salmoniformes, Salmonidae) and its molecular dating: analysis of nuclear RAG1 gene // Rus. J. Gen. V. 48(5). P. 676–80.
- Shedko S.V., Miroshnichenko I.L., Nemkova G.A. 2013. Phylogeny of salmonids (Salmoniformes: Salmonidae) and its molecular dating: analysis of mtDNA data // Rus. J. Gen. V. 49(6). P. 623–637.
- Shubina E.A., Ponomareva E.V., Gritsenko O.F. 2006. Population genetic structure of the char species of the Northern Kuril Islands and the rank of the Dolly Varden Char in the system of the genus *Salvelinus* (Salmonidae: Teleostei) // Russ. J. General Biol. V. 67. P. 280–297.
- Shubina E.A., Ponomareva E.V., Gritsenko O.F. 2007. Genetic structure of the *Salvelinus* genus charrs from reservoirs of the Kuril Islands // Biochemistry. V. 72 (12). P. 1331–1348.
- Sideleva V.G. 1994. Speciation of endemic Cottoidei in Lake Baikal. Speciation in Ancient Lakes // Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Stuttgart: Limnol., Schweizerbart. P. 441–450.
- Sideleva V.G. 2001. List of fishes from Lake Baikal with descriptions of new taxa of cottoid fishes // New Contribution to Freshwater fish research // Proc. Zool. Inst. V. 287. St. Pet.: Zoological Inst. RAS. P. 45–79.
- Simonsen M., Adams C.E., Siwertsson A., Amundsen P.A., Knudsen R. 2015. Ontogenetic trajectories of body and head morphology in three sympatric Arctic charr (*Salvelinus alpinus*) morphs // 8-th Int. Charr Symp. P. 12.



- Siwertsson A., Knudsen R., Adams C., Præbel K., Amundsen P.A. 2013. Parallel and non-parallel morphological divergence among foraging specialists in European whitefish (*Coregonus lavaretus*) // Ecol. Evol. V. 3. P. 1590–1602.
- Skúlason S., Noakes D.L.G., Snorrason S.S. 1989a. Ontogeny of trophic morphology in four sympatric morphs of Arctic charr *Salvelinus alpinus* in Thingvallavatn, Iceland // Biol. J. Linn. Soc. V. 38 P. 281–301.
- Skúlason S., Snorrason S.S., Noakes D.L.G., Ferguson M.M., Malmquist H.J. 1989b. Segregation in spawning and early life history among polymorphic Arctic charr, *Salvelinus alpinus*, in Thingvallavatn, Iceland // J. Fish Biol. V. 35. P. 225–232.
- Skreslet S. 1973. Group segregation in landlocked Arctic charr, *Salvelinus alpinus*, of Jan Mayen Island in relation to the charr problem // Astarte. V. 6. P. 55–58.
- Smalas A., Amundsen P.A., Knudsen R. 2013. Contrasting life history strategies between sympatric Arctic charr morphs, *Salvelinus alpinus* // J. Ichthyol. V. 53(10). P. 856–866.
- Smirnov N.N. 2012. Diagnosis of the biocenosis of Lake Kronotskoe (Kamchatka) by remains in bottom sediments // Doklady Biological Sci. V. 443(1). P. 130–131.
- Smith J.M. 1966. Sympatric speciation // Amer. Nat. V. 100(916). P. 637–650.
- Smith K.C. 1992. Spontaneous mutagenesis: experimental, genetic and other factors // Mutat. Res. V. 277. P. 139–162.
- Smith T.B., Skulason S. 1996. Evolutionary significance of resource polymorphisms in fishes, amphibians, and birds // Annu. Rev. Ecol. Syst. V. 27. P. 111–133.
- Snorrason S.S., Skulason S., Jonsson B., Sandlund O.T., Malmquist H.J., Jonasson P.M. 1994. Trophic specialisation in Arctic charr *Salvelinus alpinus* (Pisces: Salmonidae): morphological divergence and ontogenetic niche shifts // Biol. J. Linn Soc. V. 52. P. 1–18.
- Sorenson M.D., Sefc K.M., Payne R.B. 2003. Speciation by host switch in brood parasitic indigobirds // Nature. V. 424. P. 928–931.
- Sparholt H. 1985. The population, survival, growth, reproduction and food of Arctic charr, *Salvelinus alpinus* (L.), in four unexploited lakes in Greenland // J. Fish Biol. V. 26. P. 313–330.
- Sprules W.M. 1952. The Arctic char of the West Coast of Hudson Bay // J. Fish. Res. Board Can. V. 9(1). P. 1–15.
- Stafford C.P., McPhee M.V., Eby L.A., Allendorf F.W. 2014. Introduced Lake trout exhibit life history and morphological divergence with depth // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 71. P. 10–20.
- Stauffer Jr. J., McCrary J.K., Black K.E. 2008. Three new species of cichlid fish (Teleostei: Cichlidae) in Lake Apoyo, Nicaragua // Proc. Biol. Soc. Washington. V. 121. P. 117–129.
- Stearley R.F., Smith G.R. 1993. Phylogeny of the Pacific trout and salmon (*Oncorhynchus*) and genera of the family Salmonidae // Trans. Am. Fish. Soc. V. 122(1). P. 1–33.
- Suchanova L.V., Smirnov V.V., Smirnova-Zalumi N.S., Kirilchik S.V., Shumizu I. 2004. Grouping of Baikal omul *Coregonus autumnalis migratorius* (Geogri) within the *C. lavaretus* complex confirmed by using a nuclear DNA marker // Ann. Zool. Fennici. V. 41. P. 41–49.
- Svardson G. 1979. Speciation of Scandinavian *Coregonus* // Rep. Inst. Freshwat. Res. V. 57. P. 1–95.
- Svensen J.J., Alexanderson H., Astakhov V.I., Demidov I., Dowdeswell J.A., Funder S., Stein R. 2004. Late quaternary ice sheet history of northern Eurasia // Quaternary Sci. Rev. V. 23(11-13). P. 1229–1271.
- Swanson H.K., Kidd K.A., Babaluk J.A., Wastle R.J., Yang P.P., Halden N.M., Reist J.D. 2010. Anadromy in arctic populations of Lake trout (*Salvelinus namaycush*): otolith microchemistry, stable isotopes, and comparisons with Arctic char (*Salvelinus alpinus*) // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 67. P. 842–853.
- Takhteev V.V. 2000. Trends in the evolution of Baikal Amphipods and evolutionary parallels with some marine malacostracan faunas // Adv. Ecol. Res. V. 31. P. 197–220.
- Taylor E.B. 2016. The Arctic char (*Salvelinus alpinus*) “complex” in North America revisited // Hydrobiologia. V. 776. DOI: 10.1007/s10750-015-2613-6.
- Taylor E.B., McPhail J.D. 1999. Evolutionary history of an adaptive radiation in species pairs of Threespine sticklebacks (*Gasterosteus*): insights from mitochondrial DNA // Biol. J. Linn. Soc. V. 66. P. 271–291.
- Taylor E.B., May-McNally S. 2015. Genetic analysis of Dolly Varden (*Salvelinus malma*) across its North American range: evidence for a contact zone in southcentral Alaska // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 72(7). DOI: 10.1139/cjfas-2015-0003.
- Taylor E.B., Redenbach Z., Costello A.B., Pollard S.M., Pacas C.J. 2001. Nested analysis of genetic diversity in northwestern North American char, Dolly Varden (*Salvelinus malma*) and Bull trout (*Salvelinus confluentus*) // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 58 P. 406–420.
- Taylor E.B., Lowery B., Lilliestrate A., Elz A., Quinn T.P. 2008. Genetic analysis of sympatric char populations in western Alaska: Arctic char



- (*Salvelinus alpinus*) and Dolly Varden (*Salvelinus malma*) are not two sides of the same coin // J. Evol. Biol. V. 21(6). P. 1609–1625.
- Thomson J. 1883. A trout trip to St. Ignace Island. Fishing with the fly: sketches by lovers of the art with illustrations of standard flies. Manchester UT.: C. F. Orvis, 299 p.
- Thorpe J.E. 1989. Developmental variation in salmonid populations // J. Fish Biol. V. 35. P. 295–303.
- Tiller I.V. 2013. Fishery of the Dolly Varden (*Salvelinus malma*) on the East Coast of Kamchatka // J. Ichthyol. V. 53(10). P. 875–883.
- Trewavas E., Green J., Corbet S.A. 1972. Ecological studies on crater lakes in West Cameroon. Fishes of Barombi Mbo. // J. Zool. V. 167. P. 41–95.
- Vaillant J.J., Haffner G.D., Cristecu M.E. 2011. The ancient lakes of Indonesia: towards integrated research on speciation // Integr. Comp. Biol. V. 51. P. 634–643.
- Vasil'eva E., Stygar V. 2000. *Salvelinus gritzenkovi* a new species of char from the North Kuril Islands (Salmonidae, Salmoniformes) // Folia Zool. V. 49(4). P. 317–320.
- Volobuev V.V., Maksimov V.A., Rogatnykh A.Y. 1985. Resident Siberian char, *Salvelinus leucomaenis*, in the Lake Chukcha system (continental slope of the Okhotsk Sea) // J. Ichthyol. V. 25(4). P.107–114.
- von Rintelen T., von Rintelen K., Glaubrecht M., Schubart C.D., Herder F. 2012. Aquatic biodiversity hotspots in Wallacea // Biotic Evolution and Environmental Change in Southeast Asia. N.-Y.: Cambridge Univ. Press. P. 290–315.
- Vuorinen J.A., Bodaly R.A., Reist J.D., Bernatchez L., Dodson J.J. 1993. Genetic and morphological differentiation between dwarf and normal size forms of Lake whitefish (*Coregonus clupeaformis*) in Como Lake, Ontario // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 50. P. 210–216.
- Westgaard J.I., Klemetsen A., Knudsen R. 2004. Genetic differences between two sympatric morphs of Arctic charr *Salvelinus alpinus* (L.) confirmed by microsatellite DNA // J. Fish Biol. V. 65. P. 1185–1191.
- Wilson A.J., Gislason D., Skulason S., Snorrason S.S., Adams C.E., Danzmann R.G., Ferguson M.M. 2004. Population genetic structure of Arctic charr, *Salvelinus alpinus* from northwest Europe on large and small spatial scales // Mol. Ecol. V. 13. P. 1129–1142.
- Wilson C.C., Hebert P.D.N. 1996. Phylogeographic origins of Lake trout (*Salvelinus namaycush*) in eastern North America // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 53. P. 2764–2775.
- Wilson C.C., Hebert P.D.N., Reist J. D., Dempson J.B. 1996. Phylogeography and postglacial dispersal of Arctic charr *Salvelinus alpinus* in North America // Mol. Ecol. V. 5. P. 187–197.
- Wilson C.C., Hebert P.D.N. 1998. Phylogeography and postglacial dispersal of Lake trout, *Salvelinus namaycush*, in North America // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 55. P. 1010–1024.
- Woods P.J., Young D., Sklason S., Snorrason S.S., Quinn T.P. 2013. Resource polymorphism and diversity of Arctic charr *Salvelinus alpinus* in a series of isolated lakes // J. Fish Biol. V. 82. P. 569–587.
- Yamamoto S., Morita K., Kitano S., Watanabe K., Koizumi I., Maekawa K., Takamura K. 2004. Phylogeography of White-spotted charr (*Salvelinus leucomaenis*) inferred from mitochondrial DNA sequences // Zool. Sci. V. 21. P. 229–240.
- Yamamoto S., Kitano S., Maekawa K., Koizumi I., Morita K. 2006. Introgressive hybridization between Dolly Varden *Salvelinus malma* and White-spotted charr *Salvelinus leucomaenis* on Hokkaido Island, Japan // J. Fish Biol. V. 68(1). P. 68–85.
- Yamamoto S., Maekawa K., Morita K., Crane P.A., Oleinik A.G. 2014. Phylogeography of the salmonid fish, Dolly Varden *Salvelinus malma*: multiple glacial refugia in the North Pacific rim // Zool. Sci. V. 31(10). P. 660–670.
- Zachos J., Pagani M., Sloan L., Thomas E., Billups K. 2001. Trends, rhythms, and aberrations in global climate 65 Ma to present // Science. V. 292. P. 686–693.
- Zhivotovsky L.A. 2015. Genetic history of salmonid fishes of the genus *Oncorhynchus* // Rus. J. Gen. V. 51(5). P. 491–505.
- Zhivotovsky L.A., Shaikhaev E.G., Pavlov S.D., Pivovarov E.A. 2016. On the status and identity of the White char, *Salvelinus albus* Glubokovsky, 1977, from different habitats // Rus. J. Marine Biol. V. 42(2). P. 193–195.
- Zimmerman M.S., Krueger C.C., Eshenroder R.L. 2006. Phenotypic diversity of Lake trout in Great Slave Lake: differences in morphology, buoyancy, and habitat depth // Trans. Amer. Fish. Soc. V. 135. P. 1056–1067.
- Zimmerman M.S., Krueger C.C., Eshenroder R.L. 2007. Morphological and ecological differences between shallow- and deep-water Lake trout in Lake Mistassini, Quebec // J. Great Lakes Res. V. 33. P. 156–169.
- Zimmerman M.S., Schmidt S.N., Krueger C.C., Vander Zanden M.J., Eshenroder R.L. 2009. Ontogenetic niche shifts and resource partitioning of Lake trout morphotypes // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 66. P. 1007–1018.



Авторы фотографий



Е.В. Есин и **Г.Н. Маркевич** – фотографии и рисунки, кроме:

С.С. Алексеев – гольцы из оз. Камканда

В.Ф. Бугаев – каменный голец: взрослая рыба (вторая фотография); гольцы из оз. Азабачье: белый голец старшего возраста

В.В. Волобуев – голец из оз. Энгтери; гольцы из оз. Малык: «нормальная» форма (обе фотографии), карлик

М.К. Глубоковский – голец Андрияшева из оз. Истихед; голец Крогиус из оз. Дальнее; нейва (все фотографии)

А.К. Грузевич – южная мальма: озерная форма из оз. Глухое (все фотографии), ручьевого экотип (вторая фотография), «голец Васильевой» из оз. Черное (все фотографии); кунджа: речная рыба с о. Парамушир (вторая фотография)

Е.А. Кириллова – северная мальма: речной экотип (заглавная фотография); голец Таранца: созревающая рыба

М.В. Коваль – северная мальма: молодь на раннем морском периоде нагула (вторая фотография); голец Леванидова: заглавная фотография, молодь, взрослая рыба (первая фотография), кунджа: взрослая рыба из залива Шелихова, «вальчак»

К.В. Кузицин – нерестовый самец типично проходного экотипа северной мальмы из р. Камчатка; кунджа: карликовый самец

А.В. Маслов – каменный голец: нерестовый самец

М.Б. Скопец – голец Леванидова: взрослая рыба (вторая фотография); гольцы из оз. Хэл-Деги (обе фотографии)

Т.Г. Точилина – южная мальма: смолт (второе фото), «тысячник»

И.В. Шатило – голец Леванидова: «тысячник»; кунджа: речная рыба из р. Пенжина

Е.А. Шевляков – голец из оз. Илир-гытхын

А.В. Шестаков – голец Таранца из оз. Пэкульнейское

Andrew Muir – *S. namaycush* и *S. confluentus*

Архив Кроноцкого заповедника – форма-каннибал северной мальмы из оз. Крокур



Издание этой книги не состоялось бы без помощи большого числа людей, участвовавших в работе на этапах организации экспедиций, сбора и обработки материалов, интерпретации полученных результатов, описания новых форм, подготовки и коррекции текстов.

Авторы приносят особую благодарность к.б.н., доценту Всеволоду Николаевичу Леману (ВНИРО).

Первостепенное значение также имела помощь Дарьи Михайловны Паничевой (Кроноцкий заповедник), Натальи Иосифовны Виленской и Людмилы Александровны Анисимовой. В сборе и обработке материалов принимали участие наши друзья и коллеги Максим Владимирович Коваль, Олеся Юрьевна Бусарова, Юрий Владимирович Сорокин, Сергей Романович Чалов, Сергей Львович Горин, Дмитрий Владимирович Зленко. За помощь в обработке генетических данных мы благодарны Николаю Сергеевичу Мюге и Екатерине Сергеевне Бочаровой (ВНИРО). За консультации в подготовке картографии мы также выражаем благодарность Игорю Николаевичу Поспелову (Заповедники Таймыра).

Мы чрезвычайно признательны Сергею Сергеевичу Алексееву (ИБР им. Н.К. Кольцова РАН), Владимиру Эрнстовичу Федосову (МГУ им. М.В. Ломоносова) и Федору Николаевичу Шкилю (ИПЭЭ им. А.Н. Северцова РАН), взявшим на себя труд прочитать и откорректировать тексты монографии.

Мы благодарны вед.н.с. ИБР им. Н.К. Кольцова РАН, д.б.н. Михаилу Валентиновичу Мине и директору КФТИГ РАН, д.б.н. Алексею Михайловичу Токранову, любезно согласившимся стать рецензентами данного труда. Также мы глубоко признательны гл.н.с. ИБ КарНЦ, д.б.н. Алексею Елпидифоровичу Веселову за помощь в получении одобрения ученого совета ИБ КарНЦ.

За ценные советы при подготовке материалов мы выражаем благодарность Михаилу Юрьевичу Пичугину и Кириллу Васильевичу Кузищину (МГУ им. М.В. Ломоносова). В программе по исследованию фауны гольцов Камчатки в разные годы приняли участие Федосев О.Г., Вятчинов Д.М., Коваль О.О., Дебольский А.В., Абызова Г.А., Осин В.А., Заворотный П.С., Ивашкин Е.Г.

За помощь в сборе материала на оз. Аягыттын мы признательны Иванову В.М. За предоставленную возможность остановиться на базе на оз. Двухюрточное мы благодарны Ребрикову В.П. (ООО «Утгард»). Авторы признательны С.В. Лукину и С.В. Тюшеву, без чьей помощи не удалось бы отыскать нерестилище каменного гольца. Мы благодарны П.А. Шныреву, Н.А. Пинегину, В.Д. Устинову, А.П. Моту, А.М. Садакову за помощь в сборе материала в различных частях бассейна р. Камчатка. Ряд материалов из труднодоступных водоемов Быстринского природного парка был любезно предоставлен нам Бурым В.В.; материалы из оз. Илир-гытхын – Шубкиным С.В. Материалы, легшие в основу описания эндемичной фауны оз. Кроноцкое, были собраны при участии Салтыковой Е.А., Малютиной А.М., Казанского Ф.В., Дорофеева Д.С., Лаврова А.И., Федосова В.Э., Кнудсена Р., Буша А.Г., Седаша Г.А., Руднева Е.Г., Серова А.Ю., Сорокина А.М., Кржевицкой А.А., Иванова А.В., Шарикова И.В., Кожина М.Н.

За помощь при проведении работ на территории Кроноцкого заповедника мы благодарны Егорову Т.П., Лукашевскому К.Э., Кашцеву А.В., Аксенову В.И., Луговкину М.В., Власову Е.С.

Выполнение работ было бы невозможно без технического сопровождения Кроноцкого государственного заповедника, КамчатНИРО, ВНИРО, биологического факультета МГУ им. М.В. Ломоносова. За многолетнюю поддержку со стороны этих организаций мы благодарны Тихону Игоревичу Шпиленку, Евгению Александровичу Шевлякову, Михаилу Константиновичу Глубоковскому, академику Дмитрию Сергеевичу Павлову.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ: проекты № 12-04-31118, 14-04-01433, 16-04-01687, Фонда дикого лосося: грант № WSC 19912-1, гранта Президента РФ № МК-775.2010.4, Гранта Президентского фонда № 17-1-005541 и проекта ПРООН №1298.

Частичное финансирование работ осуществлено ВНИРО, КамчатНИРО, МГУ им. М.В. Ломоносова; часть работ выполнена за средства авторов.



Научное издание
ГОЛЬЦЫ РОДА *SALVELINUS* АЗИАТСКОЙ ЧАСТИ СЕВЕРНОЙ ПАЦИФИКИ:
происхождение, эволюция и современное разнообразие

Под редакцией

Е.В. Есина

Авторы:

Е.В. Есин, Г.Н. Маркевич

Дизайн, верстка:

Н.В. Скидан

Корректор:

Е.А. Крылова

Подписано в печать 15.12.2017.
Формат 70х90/16. Усл. печ. л. 13,75.
Тираж 500 экз. Заказ № КПО0-006014-2.

Издательство ООО «Камчатпресс»
683017, г. Петропавловск-Камчатский, ул. Кроноцкая, 12а

Отпечатано в ООО «Камчатпресс».
683017, г. Петропавловск-Камчатский, ул. Кроноцкая, 12а

