

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК  
ДАЛЬНЕВОСТОЧНОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

Камчатский филиал  
Тихоокеанского института географии

# ТРУДЫ

**Выпуск VII**

«Камчатпресс»  
Петропавловск-Камчатский  
2009

ББК 20.1  
Т 78  
УДК 016.577

Труды Камчатского филиала Тихоокеанского института географии ДВО РАН. Выпуск VII. Петропавловск-Камчатский : Камчатпресс, 2009. – 300 с.

Сборник содержит научные статьи и сообщения, отражающие различные направления исследований КФ ТИГ ДВО РАН, выполненных в последние годы. Представленные в настоящем сборнике работы посвящены изучению структурно-функциональной организации, динамике и продуктивности наземных и водных экосистем Камчатки и прилегающих морей; разработку научных основ рационального природопользования в северо-западной части Тихого океана и методов эколого-экономической оценки антропогенной деятельности.

Сборник предназначен для экологов, биологов, экономистов, специалистов природоохранных организаций, а также может быть полезен при проведении комплексных эколого-экономических экспертиз.

Издано по решению Ученого совета Камчатского филиала  
Тихоокеанского института географии ДВО РАН

Редколлегия:

к.б.н. А.М. Токранов (отв. редактор), О.А. Чернягина, к.э.н. Э.И. Ширков

Перевод на английский О.Н. Селивановой

**ISBN 978-5-9610-0098-6**

© Камчатский филиал Тихоокеанского  
института географии ДВО РАН,  
2009

## **Ушковская мальма – молодой эндемик Камчатки: паразитофауна, экология, морфология, генетика**

**Т.Е. Буторина\*, О.Ю. Горовая\*, В.А. Журба\*\*, Н.С. Романов\*\***  
(\*Дальневосточный государственный технический  
рыбохозяйственный университет, \*\*Институт биологии моря  
им. А.В. Жирмунского ДВО РАН)

Гольцы рода *Salvelinus* распространены циркумполярно и являются определяющим компонентом ихтиофауны водоемов Субарктики. Удивительное разнообразие гольцов, различающихся по экстерьеру, экологии, морфологии и другим признакам, продолжает вызывать неослабевающий интерес к их изучению. В бассейне р. Камчатки распространены мальма *S. malma* (Walbaum, 1792), белый голец *S. albus* Glubokovsky, 1977 и кунджа *S. leucomaenis* (Pallas, [1814]), представленные проходными и туводными экотипами (Глубоковский, 1977, 1995; Буторина, 1980). Одним из водоемов, в бассейне которого гольцы до сих пор остаются недостаточно исследованными, является оз. Ушки в среднем течении р. Камчатки (Горовая, 2007). Озеро расположено в 225 км от устья реки и соединяется с ней протокой длиной около 1 км (рис. 1). Длина озера – 2.5 км, средняя ширина – 0.26 км, глубина – 0.5–1.0 м. Оно питается исключительно за счет многочисленных родников на дне и не замерзает в течение всего года, среднегодовая температура воды держится в пределах +3–5 °С (Остроумов, 1975). Озеро является нерестово-выростным водоемом для ранней и поздней нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum, 1792), осенней кеты *O. keta* (Walbaum, 1792) и поздней, «зимней» формы кижуча *O. kisutch* (Walbaum, 1792), в нем постоянно встречаются гольцы рода *Salvelinus*, заходят на нерест акклиматизированные серебряный карась *Carassius auratus* (Linnaeus, 1758) и амурский сазан *Cyprinus carpio haematopterus* Temminck et Schlegel, 1846.

Особый интерес вызывает жилой голец оз. Ушки, или голец Кузнецова, в связи с его слабой изученностью. Согласно описанию В.Я. Таранца (1933), этот голец представляет собой форму мальмы *Salvelinus malma* infr. *kuznetzovi* Taranetz, 1933, которая отличается от типичной тупым рылом и удлиненными парными плавниками,



Рис. 1. Карта-схема бассейна оз. Ушки

а в период нереста – более темной окраской и слабо выраженными брачными изменениями челюстей у самцов (рис. 2). К.А. Савваитова и В.А. Максимов (1970) изучили 2 экз. гольцов из коллекции Зоологического института РАН, по которым был описан ушковский голец, и установили, что один из них по экстерьеру соответствует мальме из этого озера, а другой, судя по рисунку (Таранец, 1936), – «каменный» голец, морфология и биология которого были изучены этими авторами (Савваитова, Максимов, 1970). Каменный голец встречается в среднем и нижнем течении р. Камчатки и отличается от других гольцов характерной черной с зеленоватым отливом окраской головы и туловища (брачный наряд самцов), приплюснутой формой головы (рис. 3), большим числом зубов на сошнике и другими признаками (Савваитова, Максимов, 1970). К.А. Савваитова (1989) отнесла гольца оз. Ушки к полиморфному виду *S. alpinus* L., а М.К. Глубоковский (1995) по литературным данным определил его как меланистическую форму *S. albus*. Несмотря на уточнения, данные К.А. Савваитовой и В.А. Максимовым (1970), сложилось представление, что ушковский и каменный гольцы – одна и та же форма. В вышедших в последнее время сводках (Шейко, Федоров, 2000; Богуцкая, Насека, 2004; Красная книга Камчатки, 2006) ушковский голец рассматривается уже как самостоятельный вид – голец Кузнецова *S. kuznetzovi* Taranetz, 1933 – эндемик оз. Ушки, при этом приведен рисунок (Красная книга Камчатки, 2006) и даны размеры (до 47 см) каменного гольца. Это побудило нас провести специальное изучение гольцов в бассейне оз. Ушки и особенно – жилого озерного гольца: его паразитофауны, экологии, морфологии и ДНК.

По литературным данным (Крогиус и др., 1935, цит. по: Глубоковский, 1995), ушковский голец питается личинками комаров и других ам-

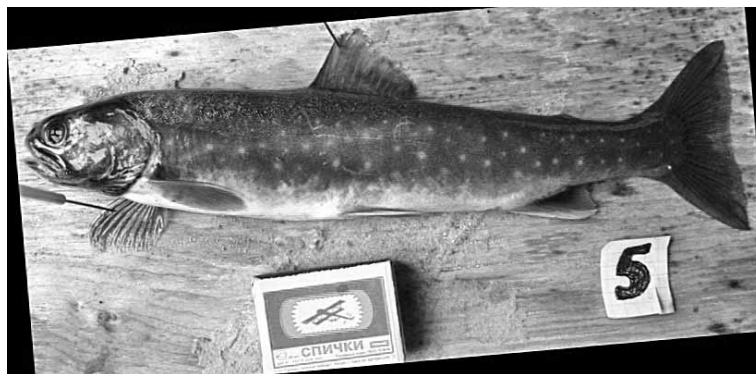


Рис. 2. Карликовая мальма оз. Ушки

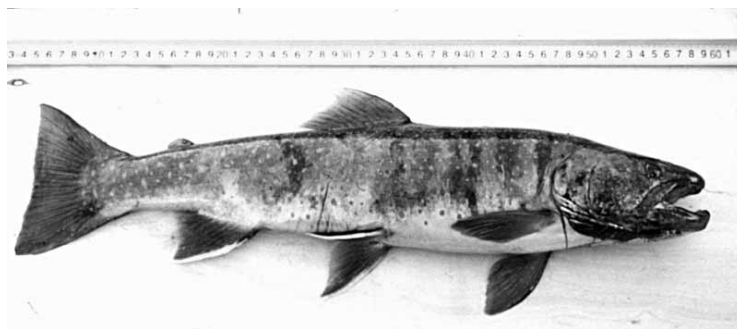


Рис. 3. Каменный голец из бассейна оз. Ушки

фибриотических насекомых, а также моллюсками. В работе А.Х. Ахмедова (1955) отмечено заражение ручьевой мальмы оз. Ушки тремя видами паразитов – *Proteocephalus longicollis* (как *P. exiguus*), *Crepidostomum farionis* и *Cucullanus truttae*. Этим исчерпывается информация о гольцах оз. Ушки.

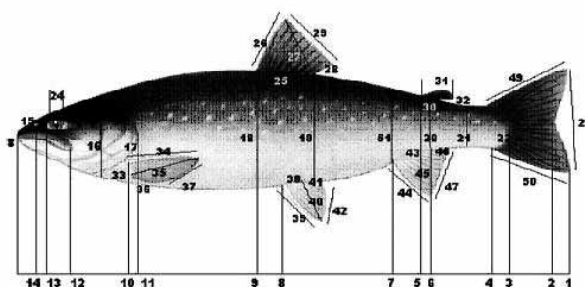


Рис. 4. Схема промеров гольцов

Работа проведена в период с августа 2006 г. по май 2007 г. Рыбы были отловлены удочкой в августе (58 экз. в озере и 10 – в протоке) и октябре 2006 г. (5 экз. в озере и 9 – в протоке недалеко от устья). Методом полного паразитологического вскрытия обследовано 42 экз. гольцов длиной (АС) 96–320 мм. В работе использованы традиционные показатели зараженности: экстенсивность инвазии (ЭИ) – доля зараженных рыб в выборке (в %); интенсивность инвазии (ИИ) – минимальное, максимальное и среднее число паразитов, приходящееся на одну зараженную рыбу; индекс обилия (ИО) – среднее число паразитов, приходящееся на одну иссле-

дованную рыбу в выборке. Для оценки изменчивости признаков внешней морфологии гольцов морфологическому анализу подвергнуто 82 экз. рыб длиной 96–333 мм, меристические признаки изучены у 32 экз., ДНК исследована у 14 экз. гольцов. Морфологические измерения гольцов проводили по методу горизонтальных проекций (рис. 4) – модифицированной схеме И.Ф. Правдина (Глубоковский, 1995). При этом часть промеров (табл. 1) была преобразована в индексы путем деления на длину тела по Смитту без длины головы или на длину головы, другие (высота тела, плавников, горизонтальный диаметр глаза) переводили в индексы без предварительных преобразований. На основании вычисленных средних значений индексов выборку исследовали на морфологическую однородность. При проведении морфометрического анализа гольцов изучали меристические признаки, используя общепринятые показатели: средняя ( $M$ ), ошибка средней ( $m$ ), среднее квадратическое отклонение ( $\sigma$ ). Достоверность различий средних значений индексов и меристических признаков оценивали с помощью критерия Стьюдента (Лакин, 1980; Мюллер и др., 1982). Для математической обработки морфологических и паразитологических данных применяли пакет прикладных программ Statistica 6.0. Для оценки сходства гольцов по зараженности паразитами в качестве признаков для кластерного анализа использовали интенсивность инвазии каждой рыбы всеми видами паразитов, мерой сходства служило Евклидово расстояние, для построения кластеров применяли метод Уорда, по процедуре близкий к дискриминантному анализу (с минимальной дисперсией внутри групп и максимальной между группами), и коэффициент корреляции Пирсона (для оценки сопряженности корреляционных групп признаков). Дополнительно был использован метод К-средних, который позволяет анализировать обобщенные выборки как смесь нескольких многомерных нормальных распределений, в отличие от метода Уорда, который не учитывает соответствие нормальному распределению.

*Таблица 1. Промеры гольцов (по: Глубоковский, 1995)*

№ п/п	Промер
1	- проекция длины тела
2	- проекция расстояния от кончика носа до хвостовой выемки
3	- проекция расстояния от кончика носа до окончания чешуйного покрова
4	- проекция расстояния от кончика носа до начала хвостового плавника
5	- проекция расстояния от кончика носа до основания жирового плавника



№ п/п	Промер
6	- проекция расстояния от кончика носа до конца основания жирового плавника
7	- проекция расстояния от кончика носа до начала основания жирового плавника
8	- проекция расстояния от кончика носа до начала основания брюшного плавника
9	- проекция расстояния от кончика носа до начала основания спинного плавника
10	- проекция расстояния от кончика носа до начала основания грудного плавника
11	- проекция расстояния от кончика носа до края второй жаберной крышки
12	- проекция длины верхней челюсти
13	- проекция расстояния от кончика носа до переднего края глаза
14	- проекция расстояния от кончика носа до ноздри
15	- высота рострума на уровне ноздри
16	- высота тела на уровне края первой жаберной крышки
17	- высота тела на уровне края второй жаберной крышки
18	- высота тела на уровне начала основания спинного плавника
19	- высота тела на уровне конца основания спинного плавника
20	- высота тела на уровне конца основания анального плавника
21	- высота хвостового стебля
22	- высота окончания чешуйного покрова
23	- ширина раскрытия хвостового плавника
24	- горизонтальный диаметр глаза
25	- длина основания спинного плавника
26	- высота первых лучей спинного плавника
27	- длина спинного плавника от верхушки до конца основания
28	- высота последних лучей спинного плавника
29	- ширина раскрытия спинного плавника
30	- длина основания жирового плавника
31	- длина жирового плавника
32	- толщина жирового плавника
33	- длина основания грудного плавника
34	- длина первых лучей грудного плавника
35	- длина грудного плавника от верхушки до конца основания
36	- длина последних лучей грудного плавника
37	- ширина раскрытия грудного плавника

№ п/п	Промер
38	- длина основания брюшного плавника
39	- длина первых лучей брюшного плавника
40	- длина брюшного плавника от верхушки до конца основания
41	- длина последних лучей брюшного плавника
42	- ширина раскрытия брюшного плавника
43	- длина основания анального плавника
44	- длина первых лучей анального плавника
45	- длина анального плавника от верхушки до конца основания
46	- длина последних лучей анального плавника
47	- ширина раскрытия анального плавника
48	- ширина раскрытия рта
49	- длина первых верхних лучей хвостового плавника
50	- длина последних нижних лучей хвостового плавника
51	- высота тела на уровне начала основания анального плавника

У гольцов в бассейне оз. Ушки нами зарегистрировано 27 видов паразитов (табл. 2), а также грибы рода *Saprolegnia*. Наиболее разнообразно представлены у них миксоспоридии – практически все известные у лососевых рыб Камчатки виды, что связано с мелководностью озера и накоплением спор на дне. Чаше других встречались *Myxobolus arcticus* и *Myxidium salvelini*. В продолговатом мозге гольцов, кроме типичных спор *M. arcticus* с заостренным передним полюсом, обнаружены более мелкие, округлые споры, по форме и размерам спор и капсул соответствующие *M. neurobius*. Обнаружение второго вида легко объяснимо, поскольку в озере находятся нерестилища тихоокеанских лососей – основных хозяев этих миксоспоридий. В бентосе оз. Ушки преобладают олигохеты (материал обработан Т.М. Тиуновой), которые могут выполнять роль промежуточных хозяев *M. arcticus* (Kent et al., 1992) и, возможно, других миксоспоридий. Второе место по видовому разнообразию занимают нематоды, в озере среди них доминирует реофильный вид *Cucullanus truttae*, промежуточным хозяином которого служит постоянно обитающая в озере (Остроумов, 1975) дальневосточная ручьевая минога *Lethenteron reissneri* (Dybowsky, 1869). Озеро представляет собой лимнокрен – расширенный участок древнего русла р. Камчатки и ежегодно во время половодий пополняется водами р. Камчатки (Остроумов, 1975). Находки нематод свидетельствуют о том, что донные беспозвоночные составляют основу питания гольцов. Так, значительная инвазия *Cystidicoloides ephemeridarum* (до 56 экз./рыбу), находки *Rhabdochona oncorhynchi* показывают, что рацион гольцов включает личинок поденок и других амфибиотических насекомых, а заражение *Salvelinema salmonicola* говорит о питании амфиподами. Для последнего вида это новое, самое северное на Камчатке местообитание (Буторина и др., 2007).



**Таблица 2.** Фауна паразитов гольцов бассейна оз. Ушхи

Вид паразита	<i>S. malma</i> 8 экз., 142-326 мм		<i>S. albus</i> 3 экз., 286-330 мм		Жилой голец 31 экз., 95-288 мм		
	ЭИ	ИИ	ЭИ	ИИ	ЭИ	ИИ	ИО
<i>Zschokkella orientalis</i>	8/1	-	0	-	3.2	-	-
<i>Myxidium salvelini</i>	8/3	-	0	-	32.3	-	-
<i>Myxobolus arcticus</i>	8/3	-	3/1	-	45.2	-	-
<i>M. neurobius</i>	8/4	-	3/1	-	22.6	-	-
<i>M. krokhini</i>	8/1	-	0	-	9.7	-	-
<i>Henneguya zschokkei</i>	8/1	-	0	-	0	-	-
<i>Chloromyxum wardi</i>	8/2	-	0	-	3.2	-	-
<i>Tetraonchus alaskensis</i>	0	0	0	0	6.5	$\frac{1-2}{1.5}$	0.1
<i>Proteocephalus longicollis</i>	8/2	$\frac{1-2}{1.5}$	0	0	16.1	$\frac{1-9}{3.2}$	0.5
<i>Proteocephalus sp.</i>	8/1	1/1.0	0	0	0	0	0
<i>Eubothrium salvelini</i>	0	0	3/3	$\frac{1-7}{3.0}$	0	0	0
<i>Diphyllbothrium sp.</i>	0	0	3/1	1/1.0	0	0	0
<i>Cyclophyllidea gen. sp.</i>	0	0	0	0	3.2	1/1.0	0.03
<i>Crepidostomum farionis</i>	8/5	$\frac{1-15}{7.6}$	0	0	6.5	$\frac{1-9}{5.0}$	0.3
<i>Diplostomum sp.1</i> (хрусталик)	8/1	1/1.0	3/3	$\frac{1-4}{2.0}$	6.5	1/1.0	0.06
<i>Diplostomum sp.2</i> (внутренняя среда глаза)	0	0	0	0	6.5	1/1.0	0.06
Trematoda, metacercaria sp.1	8/1	1/1.0	0	0	0	0	0
Trematoda, metacercaria sp. 2	8/1	1/1.0	0	0	0	0	0
<i>Cucullanus truttae</i>	8/2	$\frac{3-4}{3.5}$	3/2	$\frac{1-4}{2.5}$	51.6	$\frac{1-21}{3.7}$	1.9
<i>Cystidicoloides ephemeridarum</i>	8/4	$\frac{9-56}{35.0}$	3/1	1/1.0	12.9	$\frac{1-8}{4.3}$	0.5
<i>Salvelinema salmonicola</i>	8/1	$\frac{20}{20.0}$	0	0	3.2	4/4.0	0.1
<i>Rhabdochona oncorhynchi</i>	0	0	0	0	16.1	$\frac{1-3}{1.6}$	0.3
<i>Hysterothylacium aduncum</i>	8/1	3/3.0	0	0	0	0	0
<i>Anisakis simplex</i>	8/1	3/3.0	3/1	6/6.0	0	0	0
<i>Neoechinorhynchus salmonis</i>	0	0	0	0	3.2	1/1.0	0.03
<i>Salmincola carpionis</i>	0	0	3/1	1/1.0	0	0	0

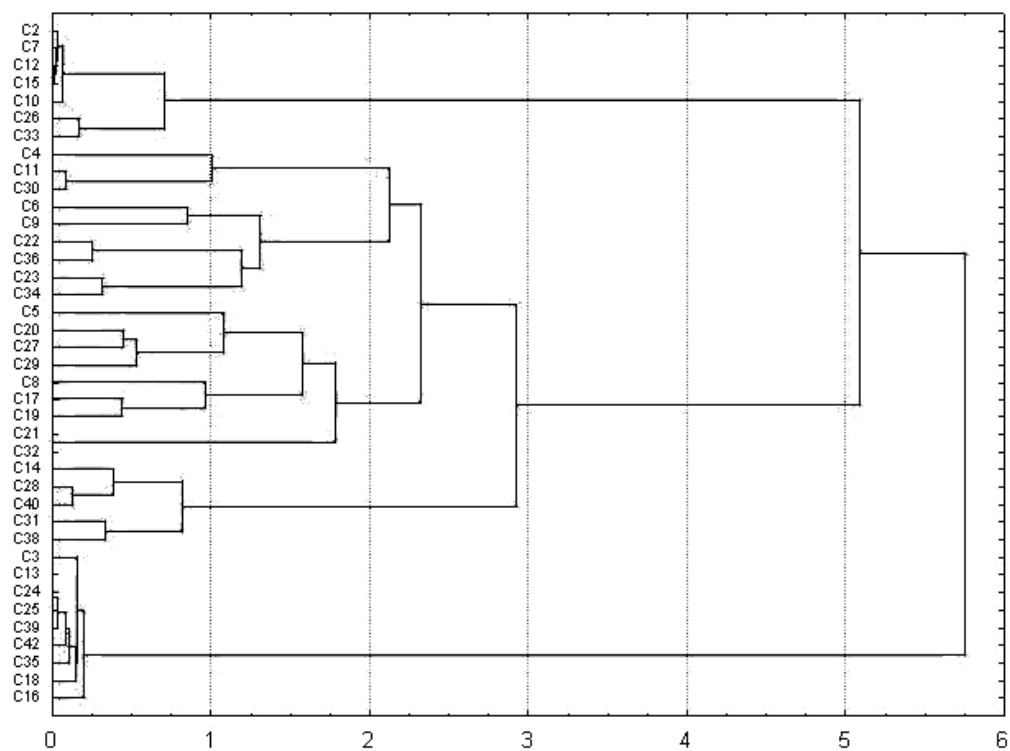
Примечание: ЭИ – число исследованных / зараженных рыб или % зараженных; ИИ – интенсивность инвазии – минимальная-максимальная / средняя; ИО – среднее число паразитов, приходящееся на одну исследованную рыбу.

Из других видов нематод только у заходящих в протоку проходных гольцов (табл. 2) отмечены морские виды *Hysterothylacium aduncum* и *Anisakis simplex*. На жабрах гольцов, отловленных в октябре, обнаружены моногенеи *Tetraonchus alaskensis*. В других озерно-речных системах Камчатки эти паразиты найдены нами только в летние месяцы (Буторина, 1980). Эти находки можно объяснить особым термическим режимом озера. Цестоды *Eubothrium salvelini* и *Diphyllbothrium ditretum* отмечены у белого гольца, который заходит в озеро для питания молодь и икрой тихоокеанских лососей, и не встречаются у жилого. Дополнительные вскрытия белого гольца из устья озерной протоки (30 экз.) показали, что все они инвазированы *E. salvelini*. Поэтому мы полагаем, что заражение рыб произошло в результате реинвазии при ихтиофагии. Из других цестод в бассейне оз. Ушки найден *Proteocephalus longicollis*, более известный у лососевых рыб Камчатки как его синоним *P. exiguus* (Scholz, Hanzelova, 1998). Инвазия им связана с питанием рыб планктоном. Один раз был обнаружен экземпляр этого рода, который отличался от *P. longicollis* крупной апикальной присоской (по-видимому, другой вид). Единичная находка у гольцов цестоды из отряда *Cyclophyllidea* относится к случайным, она могла попасть в гольца с промежуточным хозяином – наземным жесткокрылым (Шульц, Гвоздев, 1972), которые в значительном количестве обнаружены нами в их кишечниках, нередко «пополняя» рацион жилых гольцов оз. Ушки. Трематоды представлены в бассейне озера пятью видами (табл. 2). Кишечный паразит *C. fariionis* найден как у жилого озерного гольца, так и у проходной мальмы. Заражение им определяется присутствием в озере мелких двустворчатых моллюсков шаровок и личинок поденок – соответственно первых и вторых промежуточных хозяев. Два вида диплостоматид встречаются в озере сравнительно редко, один из них локализуется в хрусталике, другой – во внутренней среде глаза гольцов. Циклы развития этих гельминтов проходят с участием рыбоядных птиц – дефинитивных хозяев и прудовиков – первых промежуточных хозяев. И те, и другие являются обычными компонентами северных озерно-речных экосистем. Скребни представлены в озере только одним видом *Neoechinorhynchus salmonis*, промежуточными хозяевами которого служат планктонные остракоды рода *Cypria*. В ротовой полости одного озерно-речного белого гольца М.Б. Шедько нашла рачка *Salmincola carpionis*. Другие распространенные в озерно-речных системах Камчатки гельминты лососевых рыб в оз. Ушки нами не отмечены.

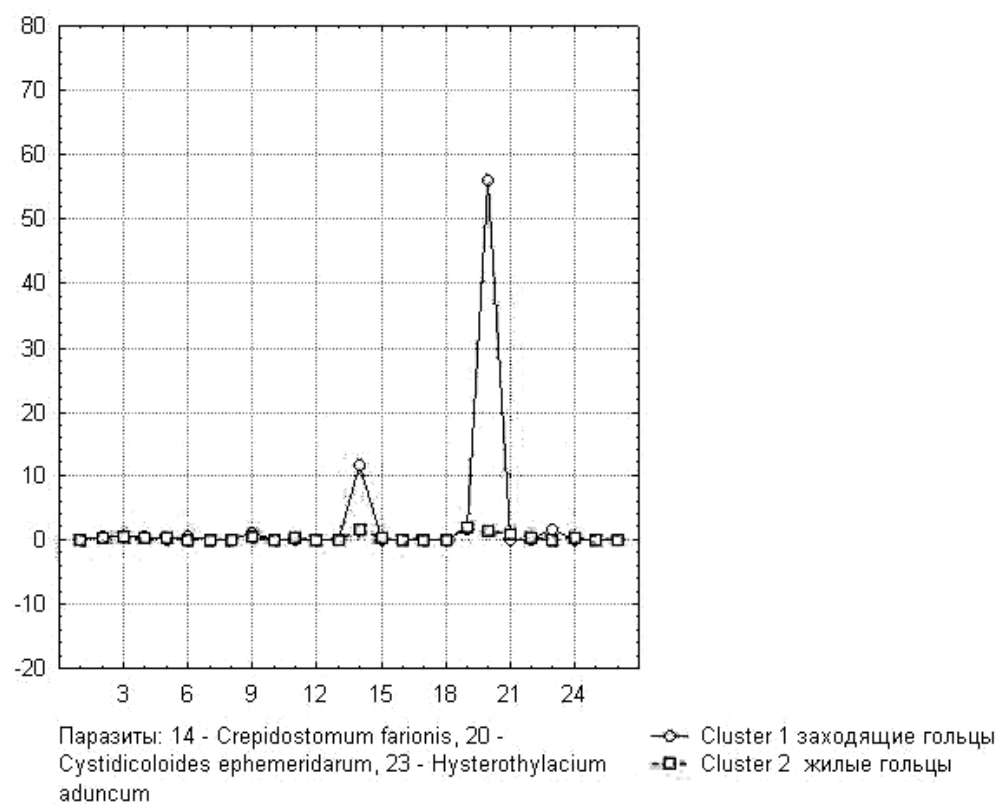
После проведения полного паразитологического вскрытия 42 экз. гольцов из дальнейшего анализа были исключены 3 рыбы, не зараженные паразитами. Кластерный анализ выборки из 39 гольцов (рис. 5) выявил 2 неравные по объему группы с разным уровнем зараженности. Первая (большинство рыб) объединяет жилых гольцов оз. Ушки, вторая – заходящих проходных и озерно-речных гольцов. С помощью метода

К-средних выяснено, что достоверные различия между выделенными группировками гольцов установлены по интенсивности инвазии рыб двумя видами гельминтов *Crepidostomum farionis* и *Cystidicoloides ephemeridarum* (рис. 6). Как видно из табл. 2, более сильное заражение этими паразитами характеризует заходящую в протоку мальму и позволяет отличить ее от жилой формы из оз. Ушки. Белый голец заражен ими слабо, он отличается от жилой формы более крупными размерами и инвазией *E. salvelini*. Проходные формы обоих видов отличаются от жилого гольца по присутствию морских видов нематод (табл. 2). Паразитофауна редко встречающегося в настоящее время в бассейне оз. Ушки каменного гольца была изучена ранее одним из авторов в бассейне оз. Азабачьего (Буторина, 1980), и 1 экз. из р. Радуги в нижнем течении р. Камчатки обследован нами в декабре 2006 г. Известно, что каменный голец – одиночный хищник, немногочисленный на протяжении всей р. Камчатки (Савваитова, Максимов, 1970). У него найдено 19 видов паразитов: *Hexamita salmonis*, *Myxidium salvelini*, *Zschokkella orientalis*, *Myxobolus arcticus*, *Eubothrium salvelini*, *Diphyllbothrium* sp., *Proteocephalus longicollis*, *Crepidostomum farionis*, *Phyllodistomum umblae*, *Diplostomum spathaceum*, *D. gasterostei*, *Ichthyocotylurus erraticus*, *Cystidicola farionis*, *Cucullanus truttae*, *Philonema oncorhynchi*, *Echinorhynchus salmonis*, *Neoechinorhynchus salmonis*, *Paracanthobdella livanowi*, *Salmincola carpionis*. Наиболее высокие показатели инвазии отмечены для *E. salvelini*, *Cy. farionis* и *E. salmonis*, которых гольцы аккумулируют в результате реинвазии при питании лососевыми и другими рыбами. Видовой состав фауны паразитов каменного гольца показывает, что он питается не только рыбой, но и донными беспозвоночными (инвазия диплостоматидами, *Ph. umblae*, *I. erraticus* и др.). Обращает на себя внимание и значительная зараженность его *C. truttae* (7 из 8 исследованных рыб, максимальная интенсивность – 55, средняя – 21,3), что указывает на приуроченность каменного гольца к рекам. Из приведенных данных видно, что каменный голец существенно отличается от жилого гольца оз. Ушки не только по экстерьеру, но и по зараженности паразитами и экологическим особенностям (характер питания, занимаемый биотоп).

Анализ изменчивости признаков внешней морфологии гольцов бассейна оз. Ушки показал, что исследуемая выборка разделяется на 2 кластера – больший, достаточно однородный (65 экз.) и меньший, разнородный (17 экз.) (рис. 7). Таким образом, данные кластерного анализа выборки гольцов по морфологическим и паразитологическим признакам дали сходные результаты (рис. 5, 7). Кластеры 1 и 2 различаются по пяти признакам, достоверно дифференцирующим их на 99%-ном уровне значимости (рис. 8). Эти признаки характеризуют расстояние от начала хвостового плавника до конца чешуйного покрова (3-й признак), длину челюстей (12-й), высоту тела на уровне переднего края

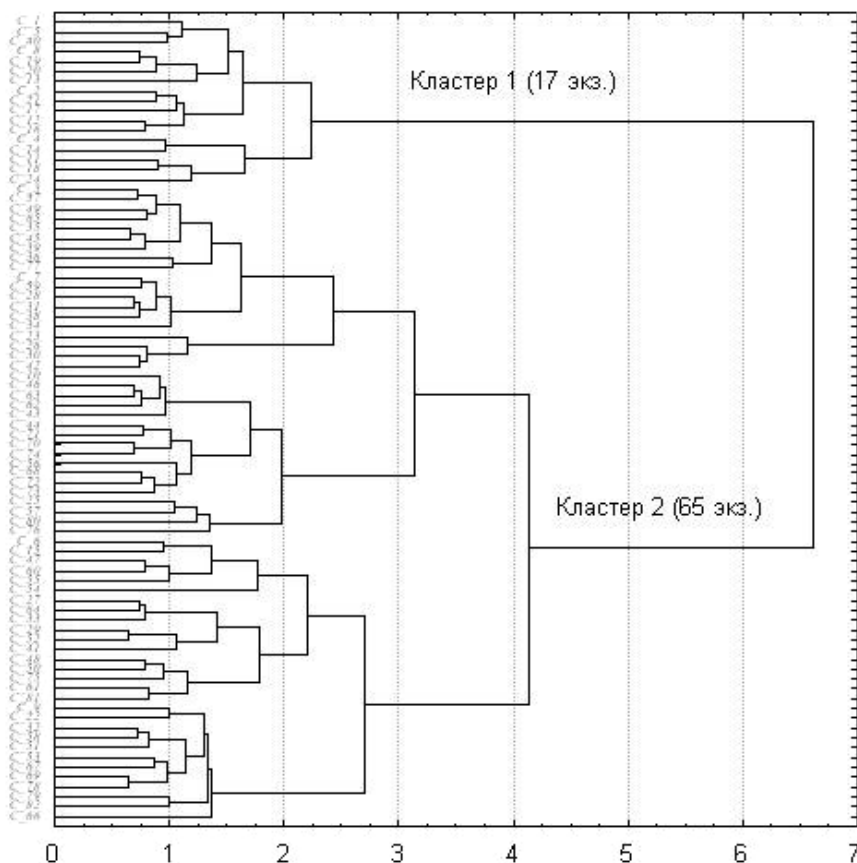


**Рис. 5.** Дендрограмма сходства гольцов бассейна оз. Ушки по интенсивности инвазии паразитами. Шкала – коэффициент корреляции Пирсона, способ построения – метод Уорда



**Рис. 6.** Результаты кластерного анализа гольцов бассейна оз. Ушки по интенсивности инвазии паразитами. Метод К-средних для двух группировок гольцов

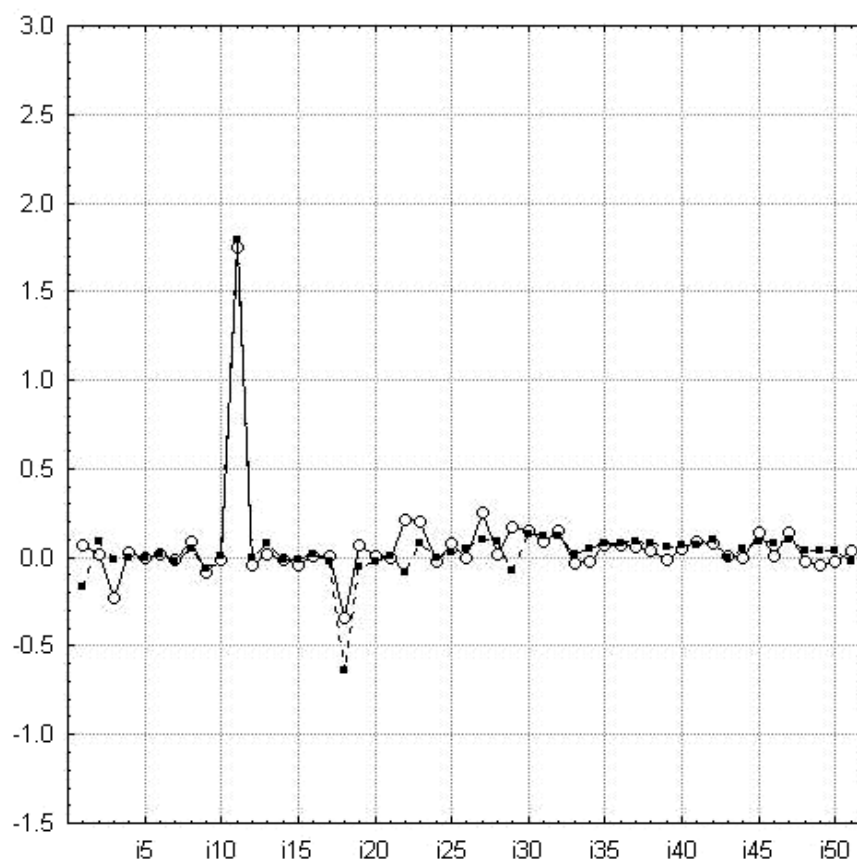
спинного плавника (18-й), высоту зоны окончания чешуйного покрова (22-й) и ширину раскрытия спинного плавника (29-й). Выявлено также девять менее весомых признаков, которые дают достоверные различия на 95%-ном уровне значимости. Они описывают длину хвостового стебля (4-й), длину и высоту рострума (14-й и 15-й), высоту тела на уровне заднего края спинного плавника (19-й), высоту спинного плавника (27-й), толщину основания и длину грудного плавника (33-й и 34-й), ширину раскрытия рта (48-й) и длину верхней лопасти хвостового плавника (49-й). Первый кластер (рис. 7) в свою очередь разделяется на два более мелких, однако для них не удастся выделить четких дифференцирующих признаков. Таким образом, в бассейне оз. Ушки обнаружены две дифференцированные, морфологически различающиеся группы гольцов, каждая из которых имеет собственную структуру. Первый кластер образован жилыми гольцами оз. Ушки, второй составляют преимущественно заходящие в протоку и озеро проходные и озерно-речные белый голец и мальма.



**Рис. 7.** Дендрограмма сходства гольцов бассейна оз. Ушки по признакам внешней морфологии. Шкала – Евклидово расстояние, способ построения – метод Уорда

У жилого ушковского гольца найдено 18 видов паразитов (табл. 2). Наиболее часто у него встречались: *Cucullanus truttae*, *Myxobolus arcticus*, *Myxidium salvelini*, *Myxobolus neurobius*, *Proteocephalus longicol-*





**Рис. 8.** Результаты кластерного анализа признаков внешней морфологии гольцов бассейна оз. Ушки. Метод К-средних для двух групп гольцов

*lis*, *Rhabdochona oncorhynchi*, *C. ephemeridarum* и *Myxobolus krokhini*. Разнообразие миксоспоридий (6 видов) свидетельствует о придонном характере питания этих рыб и потреблении олигохет. Бентос (личинки амфибиотических насекомых и амфиподы) играет определяющую роль в питании жилого гольца оз. Ушки, на что указывает его заражение *C. ephemeridarum*, *R. oncorhynchi*, *S. salmonicola* и *C. farionis*. Этому способствует мелководность озера, глубина которого на многих участках не превышает 60 см. В то же время ушковский голец потребляет и планктон (веслоногих и ракушковых рачков), что приводит к заражению *P. longicollis* и *N. salmonis*. На мелководных участках озера происходит инвазия гольцов личинками моногеней и диплостоматид. В желудочно-кишечных трактах рыб обнаружены личинки хирономид, ручейников, поденок, падающие в воду насекомые, планктонные ракообразные, диатомовые водоросли и икра лососей (кеты), единично – двустворчатые моллюски. Т.Л. Введенская (1998) отмечает, что хирономиды и ручейники – типичный объект питания гольцов во многих озерах Камчатки (Паланское, Ближнее, Дальнее, Кроноцкое).

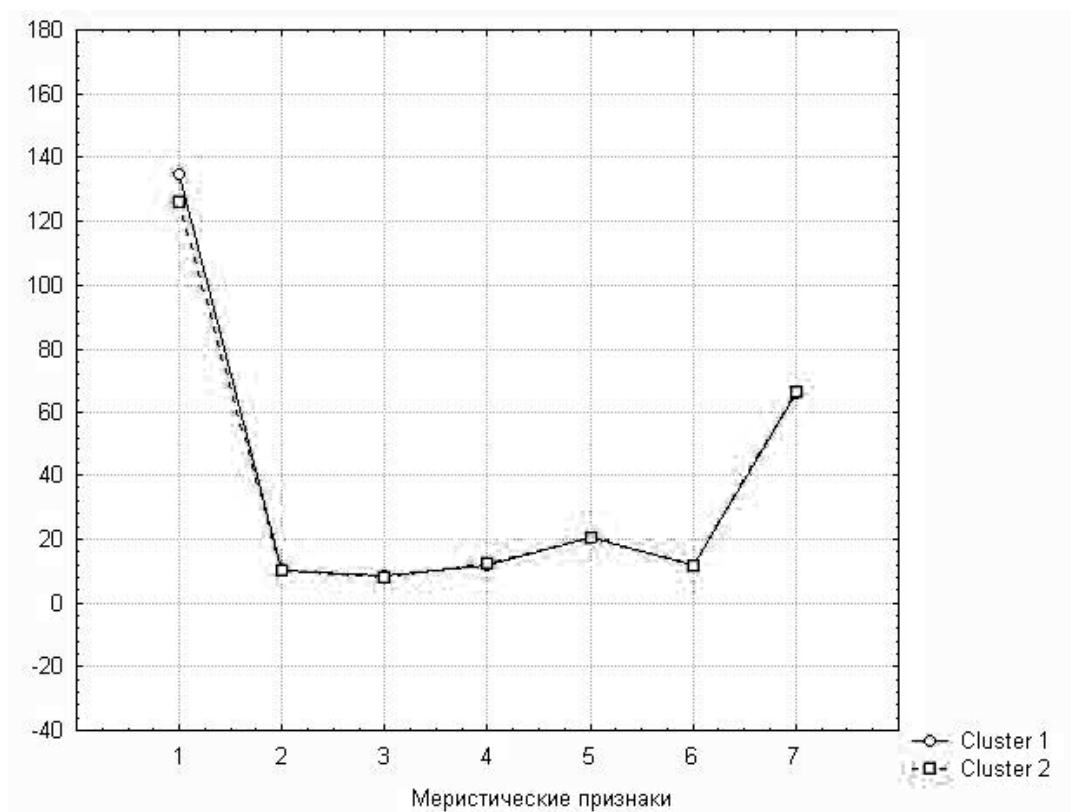
Сравнение жилого ушковского гольца с заходящими по интенсивности заражения гельминтами показывает (рис. 6 и табл. 2), что озерные рыбы слабее, чем заходящие, заражены *C. farionis* и *C. ephemeridarum*,



т. е. в меньшей степени потребляют личинок поденок. По-видимому, это связано со значительной долей хирономид и ручейников в составе бентоса озера (анализ пробы бентоса проведен М.А. Макаренко и С.Л. Кочариной), которые поэтому чаще используются в пищу гольцами.

Полученные результаты позволяют сделать вывод о том, что жилой голец оз. Ушки питается почти исключительно беспозвоночными (помимо них – икрой и мелкими личинками лососевых), не переходя к ихтиофагии. Такая пищевая специализация в целом характерна для мальмы (Черешнев и др., 2002). Она могла возникнуть в результате первоначальной конкуренции с заходящими в озеро гольцами и другими рыбами за икру и молодь тихоокеанских лососей и привела к расхождению трофических ниш жилого и других форм гольцов – речных и проходных.

Для оценки степени морфологической изменчивости жилого ушковского гольца по меристическим признакам был проведен кластерный анализ, который показал большое сходство рыб по этим признакам (рис. 9). Только по одному из них – числу чешуй в боковой линии выявлены две достоверно различающиеся группы рыб (рис. 10) со средними значениями 126,29 и 134,89 соответственно ( $t_{st} - 14,537$ ), что говорит о неоднородности изученной выборки ушковского гольца, которая



**Рис. 9.** Результаты кластерного анализа жилого гольца оз. Ушки по меристическим признакам. Метод К-средних для 2 группировок. Признаки приведены в табл. 3



дифференцируется от заходящих из р. Камчатки проходных и озерно-речных мальмы и белого гольца по 14 признакам внешней морфологии и одному паразитологическому признаку на 95%-ном уровне значимости и по 5 морфологическим и 2 паразитологическим признакам – на 99%-ном уровне (рис. 6, 8). Для этого экотипа мальмы характерно заражение определенными видами гельминтов (табл. 2). Он отличается от заходящей в Ушковскую протоку озерно-речной мальмы более слабой инвазией 2 видами – *C. farionis* и *C. ephemeridarum*, от белого гольца – отсутствием *E. salvelini* и *Diphyllbothrium* sp., от проходных гольцов – отсутствием морских нематод. По экстерьеру, зараженности паразитами и экологическим особенностям жилая мальма оз. Ушки не имеет ничего общего и с каменным гольцом р. Камчатки. Жилой экотип наиболее близок к ручьевой мальме из других озерно-речных систем Камчатки (Савваитова, Романов, 1969; Буторина, 1980). Он хорошо адаптирован к специфическим условиям озера, его своеобразному температурному режиму и кормовой базе. Рацион жилой формы включает личинок амфибиотических насекомых, олигохет, наземных насекомых, амфипод, остракод, моллюсков, копепоид. Одним из наиболее энергетически важных компонентов питания служит для нее в течение почти всего года икра тихоокеанских лососей и карповых рыб, которые нерестятся в озере с весны (микижа, карповые) до глубокой зимы и даже следующей весны (кижуч).

Сравнение жилого ушковского гольца с карликовым ручьевым гольцом из типового местообитания – р. Пономарки в бассейне оз. Азабачьего по меристическим признакам (табл. 3) выявило достоверные различия между ними по пяти признакам из семи. Мы связываем различия по числу чешуй в боковой линии и другим признакам с разными условиями развития, прежде всего, с более высокой температурой воды в р. Пономарке и других речках бассейна оз. Азабачьего в период эмбрионального и раннего постэмбрионального развития гольцов (Taping, 1952; Wilder, 1952).

Становление карликовой озерной формы мальмы оз. Ушки могло произойти в условиях мелководного озера, подобно тому, как в ручьях и мелких речках Камчатки сложился ручьевой экотип мальмы. Ушковский голец держится в озере постоянно. Этот водоем обеспечивает его всеми необходимыми для жизни условиями: благоприятный кислородный режим, наличие нерестовых площадей, возможность питания в течение всего года планктонными и донными беспозвоночными, икрой тихоокеанских лососей и акклиматизированных карповых рыб.

Камчатка представляет собой относительно молодой центр формообразования животных и растений, этому способствовали почти островная изоляция и своеобразные климатические условия (Лобков, 2004). Эндемики на Камчатке возникали с начала позднеплейстоценового похолодания в течение позднего плейстоцена и голоцена, од-

нако процессы формирования популяций продолжают и в настоящее время (Лобков, 2004). Известно (Савваитова, 1989; Савваитова и др., 1992), что у гольцов формообразование происходит весьма быстрыми темпами и приводит к возникновению фенотипически различающихся популяций. Однако их генотипы за относительно короткий период (от 10 до 20 тыс. лет) не успевают существенно перестроиться (Медников, 1987) и остаются сходными, как это отмечается, например, для гольцов полуострова Таймыр (Максимов и др., 1995) и многих форм арктического гольца по ареалу в целом (Каукоранта и др., 1982). Озеро Ушки имеет относительно молодой возраст, близкий к возрасту озер Таймыра – 15–20 тыс. лет, когда на его берегах поселился древний человек (Диков, 1969). Очень возможно, что карликовая ушковская мальма – пример популяции рыб, которая находится на начальных этапах морфологической и экологической дивергенции. Она приобрела отличия от типичной формы (речной мальмы) по некоторым признакам внешней морфологии и экологии, но сохранила исходные генетические признаки. Ушковская мальма – еще один молодой эндемик Камчатки.

**Таблица 3.** Меристические признаки ушковского гольца и карликового ручьевого гольца из р. Пономарки бассейна оз. Азабачьего

Признаки	Ушковский голец			Карликовый ручьевого голец <sup>1</sup>			t <sub>st</sub>
	Пределы колебаний	M±m	σ	Пределы колебаний	M±m	Σ	
1. Число чешуй в боковой линии (II)	123–143	130.91±0.92	5.23	127–143	133.79±0.34	2.34	2.94
2. Число ветвистых лучей в спинном плавнике (D)	9–12	10.00±0.14	0.80	9–12	10.59±0.06	0.59	3.87
3. Число ветвистых лучей в анальном плавнике (A)	7–9	8.09±0.13	0.73	7–10	8.79±0.05	0.52	5.03
4. Число ветвистых лучей в грудном плавнике (P)	11–13	12.06±0.13	0.76	11–13	12.44±0.06	0.58	2.65

Признаки	Ушковский гольц			Карликовый ручьевой гольц <sup>1</sup>			
	Пределы колебаний	M±m	σ	Пределы колебаний	M±m	Σ	t <sub>st</sub>
5. Число жаберных тычинок (sp.br.)	16–24	20.34±0.37	2.12	16–24	20.01±0.16	1.58	–
6. Число жаберных лучей (r.br.)	10–13	11.81±0.13	0.74	10–13	11.43±0.07	0.67	2.57
7. Число позвонков (vert.)	62–70	66.72±0.36	2.02	62–70	67.26±0.13	1.28	–

<sup>1</sup>Савваитова, Романов (1969).

Благодарим за помощь в сборе материала директора Ушковского пункта Севвострыбвода Д.В. Зиновьева и его сотрудников, а также к.б.н. Е.А. Шевлякова (КамчатНИРО) и студента Е.А. Мороза (Дальневосточный государственный технический рыбохозяйственный университет). Особую признательность авторы выражают к.б.н. С.В. Шедько (Биолого-почвенный институт ДВО РАН) за проведение анализа ДНК ушковского гольца и к.б.н. Т.М. Тиуновой, С.Л. Кочариной, М.А. Макаренко (Биолого-почвенный институт ДВО РАН) за определение беспозвоночных из пробы бентоса и содержимого желудков гольцов оз. Ушки.

Работа выполнена при поддержке гранта Ученого совета Дальневосточного государственного технического рыбохозяйственного университета за 2007 г., Тихоокеанского центра окружающей среды и ресурсов (PERC) и Фонда Гарри Мура.

## ЛИТЕРАТУРА

Ахмеров А.Х. 1955. Паразитофауна рыб р. Камчатки // Изв. ТИНРО. Т. 43. С. 99–137.

Богущая Н.Г., Насека А.М. 2004. Каталог бесчелюстных и рыб пресных и солоноватых вод России с номенклатурными и таксономическими комментариями. М. : Товарищество научных изданий КМК. 389 с.

Буторина Т.Е. 1980. Экологический анализ паразитофауны гольцов (*Salvelinus*) реки Камчатки // Популяционная биология и систематика лососевых. Владивосток : ДВНЦ АН СССР. С. 65–81.

Буторина Т.Е., Горвая О.Ю. 2007. Паразитофауна жилого гольца озера Ушки // Проблемы патологии, иммунологии и охраны здоровья рыб и других



гидробионтов-2: Расшир. мат. междун. конф., п. Борок, 17–20 июля 2007 г. Борок-М. : Россельхозакадемия. С. 483–487.

**Глубоковский М.К.** 1977. *Salvelinus albus* sp.n. из бассейна реки Камчатки // Биол. моря. № 4. С. 48–56.

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

**Горовая О.Ю.** 2007. Уникальный водоем Камчатки – озеро Ушки // Россия и страны АТР: проблемы и приоритеты развития интеграционных процессов: Матер. междунар. науч. конф. Владивосток, 18–19 декабря 2006 г. Владивосток : Дальрыбвтуз. С. 85–89.

**Диков Н.Н.** 1969. Древние костры Камчатки и Чукотки. 15 тысяч лет истории. Магадан : Магаданск. книж. изд-во. 254 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 ДНКхДНК) // Зоол. журн. Т. 61. Вып. 9. С. 1372–1380.

Красная книга Камчатки. Т. 1. Животные. 2006. Петропавловск-Камчатский : Камч. печ. двор. Кн. изд-во. 272 с.

**Лакин Г.Ф.** 1980. Биометрия. М. : Высш. школа. 296 с.

**Лобков Е.Г.** 2004. Камчатка – локальный центр современного биологического формообразования: история становления и возможные тенденции динамики // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: Докл. III науч. конф. Петропавловск-Камчатский : Камчатпресс. С. 122–131.

**Медников Б.М.** 1987. Проблема видообразования и адаптивные нормы // Журн. общ. биол. Т. 48. № 1. С. 15–26.

**Максимов В.А., Савваитова К.А., Медников Б.М., Ломов А.А., Пичугин М.Ю., Павлов С.Д.** 1995. Горный голец – новая форма арктического гольца (род *Salvelinus*) из водоемов Таймыра // Вопр. ихтиологии. Т. 35. № 3. С. 296–301.

**Мюллер П., Нойман П., Шторм Р.** 1982. Таблицы по математической статистике / пер. с немец. и предисловие В.М. Ивановий. М. : Финансы и статистика. 131 с.

**Остроумов А.Г.** 1975. Озеро Ушковское в бассейне реки Камчатки // Изв. ТИНРО. Т. 97. С. 129–139.

**Савваитова К.А.** 1989. Арктические гольцы (структура популяционных систем, перспективы хозяйственного использования). М. : Агропромиздат. 223 с.

**Савваитова К.А., Романов Н.С.** 1969. Некоторые особенности систематики и биологии карликовой ручьевого формы и молоди озерно-речной формы арктического гольца *Salvelinus alpinus* (L.) из бассейна Азабачьего озера (Камчатка) // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки. № 8. С. 16–28.

**Савваитова К.А., Максимов В.А.** 1970. Каменный голец из бассейна реки Камчатки // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки. № 5. С. 7–20.

**Савваитова К.А., Пичугин М.Ю., Груздева М.А., Максимов В.А.** 1992. К проблеме формообразования у пресноводных гольцов рода *Salvelinus* из бассейна реки Камчатки // Вопр. ихтиологии. 1992. Т. 32. Вып. 6. С. 33–40.

**Таранец В.Я.** 1933. О некоторых новых пресноводных рыбах из Дальневосточного Края // Докл. АН СССР. Сер. А. № 2. С. 83–85.

**Таранец В.Я.** 1936. Пресноводные рыбы бассейна северо-западной части Японского моря // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Т. 4. № 2. С. 483–540.



**Черешнев И.А., Волобуев В.В., Шестаков А.В., Фролов С.В.** 2002. Лососевидные рыбы Северо-Востока России. Владивосток : Дальнаука. 496 с.

**Шедько С.В., Гинатулина Л.К., Мирошниченко И.Л., Немкова Г.А.** 2007. Филогеография митохондриальной ДНК южной азиатской мальмы *S. curilus* (Pallas, 1814) (Salmoniformes, Salmonidae): опосредованная интрогрессия генов? // Генетика. Т. 43. № 2. С. 1–12.

**Шейко Б.А., Федоров В.В.** 2000. Глава 1. Рыбообразные и рыбы // Каталог позвоночных Камчатки и сопредельных морских акваторий. Петропавловск-Камчатский : Камчатский печатный двор. С. 7–69.

**Шульц З.С., Гвоздев Е.В.** 1972. Основы общей гельминтологии. Т. II. Биология гельминтов. М. : Наука. С. 254–266.

**Kent M.L., Whitaker D.J., Margolis L.** 1992. Transmission of *Myxobolus arcticus* Pugachev and Khokhlov, 1979, a myxosporean parasite of Pacific salmon, via a triactinomyxon from the aquatic oligochaete *Stylodrilus heringianus* (Lumbriculidae) // Can. J. Zool. Vol. 71. P. 1207–1211.

**Scholz T., Hanzelova V.** 1996. Tapeworms of the genus *Proteocephallus* Weinland, 1858 (Cestoda: Proteocephallidae), parasites of fishes in Europe / Studie AV CR. Prague : Academia. № 2/98. 119 p.

**Taning A.V.** 1952. Experimental study of meristic characters in fishes // Biol. Rev. Vol. 27. P. 169–197.

**Vvedenskaya T.L.** 1998. The role of chars in some sockeye Lakes of Kamchatka // Biology and Evolution of Chars of the Northern Hemisphere. Abstr. of the ISACF Workshop. Kamchatka, Russia. P. 46.

**Wilder D.G.** 1952. A comparative study of anadromous and freshwater populations of brook trout (*Salvelinus fontinalis* (Mitchill)) // J. Fish. Res. Board Can. Vol. 9. № 4. P. 169–203.