

**ФОРМИРОВАНИЕ ЖИЗНЕННОЙ СТРАТЕГИИ  
В ПОПУЛЯЦИИ МАЛЬМЫ РЕКИ КОЛЬ  
(ЗАПАДНАЯ КАМЧАТКА)**

*М. А. Груздева\**, *А. Г. Буш\*\**, *К. В. Кузицин\**, *Н. В. Белова\**,  
*Е. Д. Павлов\*\**, *А. М. Малютина\**, *Д. С. Павлов\*\*\**

*\*Московский государственный университет  
(МГУ) им. М. В. Ломоносова*

*\*\*ФГБУН Институт проблем экологии и эволюции  
(ИПЭЭ) РАН им. А. Н. Северцова, Москва*

**THE ADOPTION OF THE LIFE HISTORY PATTERNS  
IN THE DOLLY VARDEN FROM THE KOL RIVER  
(WESTERN KAMCHATKA)**

*M. A. Gruzdeva\**, *A. G. Bush\*\**, *K. V. Kuzishchin\**, *N. V. Belova\**,  
*E. D. Pavlov\*\**, *A. M. Malutina\**, *D. S. Pavlov\*\*\**

*\*Moscow State University by M. V. Lomonosov*

*\*\*Severtsov's Institute of Problems of Ecology and Evolution  
(IPEE) RAS, Moscow*

Формирование жизненной стратегии в популяциях проходных видов лососёвых рыб по анадромному и резидентному типам определяется в пресноводную фазу жизненного цикла процессами роста, обмена веществ, полового созревания и перестройкой осморегуляторной системы, когда морфофизиологические процессы в организме, зависящие от параметров внешней среды, канализируют программу индивидуального развития (Thorpe, 1994; Павлов, Савваитова, 2008). Степень изученности дифференциации на типы жизненной стратегии у разных видов лососёвых рыб неодинакова. Наиболее детально она изучена у атлантического лосося *Salmo salar*, кумжи *S. trutta*, камчатской микижи *Parasalmo mykiss* и симы *Oncorhynchus masou* (Черницкий, 1993; Thorpe, 1994; Павлов и др., 1999; Груздева и др., 2013, и др.). В то же время для гольцов рода *Salvelinus* – важнейших компонентов рыбной части сообществ лососёвых рек тихоокеанского бассейна, многие закономерности формирования внутривидового экологического разнообразия остаются малоизученными (Савваитова, 1989; Тиллер, 2007; Павлов и др., 2013). Одним из сложнокомплексных видов гольцов, в составе популяций которого сосуществуют особи с разной степенью выраженности анадромии и резидентности, является мальма *Salvelinus malma*. В 2003–2008 гг. исследована популяция мальмы реки Коль – проходные и жилые производители и разновозрастная молодь.

Материал собирали в течение всего безлётного периода (во время покатной и анадромной миграций молоди, в период нереста производителей). Проведен полный биологический анализ рыб, возраст определяли по отолитам, рост оценивали по наблюдаемым и расчисленным показателям, стадию зрелости гонад определяли по гистологическим препаратам.

Популяция мальмы реки Коль имеет сложную структуру. Её пресноводная компонента представлена неполовозрелыми пестрятками в возрасте 0+–3+ лет и смолтами – 2+–4+ лет, карликовыми самцами – 2+–6+ лет и относительно малочисленной речной (резидентной) мальмой – 3+–4+ лет, среди которой резко преобладают самцы. Пестрятки мальмы попадают повсеместно в системе реки Коль от истоков до устья и занимают первое место по численности и биомассе среди всей молоди лососёвых рыб с длительным пресноводным периодом (Груздева и др., 2013). Карликовые самцы мальмы в массовом количестве встречаются в небольших притоках реки и в водоёмах придаточной системы. Проходная компонента популяции состоит из тысячников в возрасте 3+–5+ лет и типично проходной мальмы в возрасте 4+–8+ лет. Нерестовая часть популяции представлена преимущественно рыбами, ведущими анадромный образ жизни. Проходные, речные резидентные самцы и самки и карликовые самцы размножаются совместно.

Установлено, что формирование разнообразия жизненной стратегии в поколении мальмы в бассейне реки Коль завершаются в основном к пяти годам. Дифференцировка поколения у самцов и самок идёт по-разному.

*Самки.* В течении первого лета жизни у самок-пестряток происходит первая дифференцировка: самые быстрорастущие особи в поколении сохраняют в дальнейшем высокий темп роста и становятся речными резидентными. Число таких рыб в популяции невелико – ежегодно отмечаются единицы. Их созревание происходит с возраста 4+ лет. У остальных рыб с меньшим темпом роста жизненный цикл канализирован по анадромному типу жизненной стратегии, однако длительность его пресноводной фазы зависит от темпа роста и варьирует от 2 до 4 лет. Начиная со второго лета жизни смолтифицируется и скатывается в море наиболее быстрорастущая часть. Таким образом, количество лет, которые самка находится в пресной воде до ската в море, определяется достижением ею минимального критического размера тела, что подтверждают и данные литературы по другим видам – кумже и атлантическому лососю (Черницкий, 1993; Thorpe, 1994). При этом гонады всех пестряток и покатных самок-смолтов мальмы в возрасте от 2 до 4 лет остаются на ранних стадиях развития.

*Самцы.* Жизненный цикл самцов мальмы в поколении чрезвычайно изменчив и инвариантен на протяжении первых четырёх лет пресноводной

фазы, в течении которых происходит дифференциация в поколении на разные типы жизненной стратегии.

Так же, как и у самок, формирование самцов с резидентным типом жизненной стратегии происходит в первое лето жизни (возраст 0+): резидентными они становятся при максимально быстром росте.

Далее, в возрасте 1+ ... 4+ лет у самцов-пестряток происходят процессы формирования разновозрастных смолтов и карликовых самцов, однако относительно крупные резидентные самцы уже не образуются.

На втором году жизни (1+) в поколении выделяются самцы-пестрятки с быстрым соматическим ростом, они всегда характеризуются низкой упитанностью по сравнению с остальными особями. У таких рыб при замедленном процессе полового созревания запускается процесс смолтификации. На следующий год, в возрасте 2+ лет, такие рыбы превращаются в смолтов, скатываются в море и в дальнейшем их жизненный цикл протекает по анадромному типу жизненной стратегии. В то же время в возрасте 1+ лет не отмечено ни одного случая созревания карликовых самцов.

На третьем году жизни (2+) уже в начале летнего сезона у самцов выделяются три группы особей: 1) с высоким темпом роста, низкой упитанностью и гонадами на ранних стадиях развития – у таких рыб начинается процесс смолтификации и на следующий год они скатываются в море; 2) с относительно высоким, но более низким, чем у первой группы темпом роста и высокой упитанностью – к осени такие рыбы созревают и становятся карликовыми самцами и 3) недифференцированные пестрятки с низким темпом роста, невысокой упитанностью и гонадами на ранних стадиях развития.

Дальнейшая дифференциация поколения самцов мальмы происходит также по дихотомическому принципу. Более быстрорастущая и более упитанная часть пестряток четвёртого (3+) и пятого (4+) годов жизни превращается в карликовых самцов. В дальнейшем они реализуют вариант речного резидентного типа жизненной стратегии – «карликовый самец». Слабо упитанная и несколько отстающая в росте от карликовых самцов часть претерпевает смолтификацию и реализует анадромный тип жизненной стратегии – их рост и половое созревание замедленны.

Формирование проходной части поколения самцов мальмы происходит в разном возрасте по-разному: в раннем возрасте (1+ и 2+ лет) анадромную жизненную стратегию выбирают особи с высоким темпом соматического роста, а в более позднем – с пониженным темпом соматического роста. Однако во всех случаях запуск программы смолтификации происходит у рыб с очень низкими показателями упитанности. Наоборот, карликовые самцы в поколении всегда формируются из наиболее упитанных рыб,

имеющих, кроме того, высокие показатели роста. Таким образом, для образования смолтов приоритетное значение имеет перераспределение ресурсов организма на соматический рост (но при этом замедлено накопление запасных питательных веществ и тем самым блокируется половое созревание), а для образования карликовых самцов – сочетание высоких темпов жиракопления и роста.

Полученные данные говорят о том, что формирование разнообразия жизненной стратегии в популяции мальмы реки Коль определяется кумулятивным эффектом сложных и тесно взаимосвязанных процессов роста, накопления запасных питательных веществ и полового созревания. Именно поэтому на контрольных нерестилищах соотношение проходных производителей и карликовых самцов меняется год от года, кроме того, соотношение карликовых самцов разного возраста также варьирует. Успешность нагула молоди мальмы в значительной степени определяется численностью поколений тихоокеанских лососей, так как откорм значительной части молоди мальмы, особенно в притоках реки, происходит за счёт икры горбуши, кеты и кижуча, а также личинок насекомых-деструкторов их трупов. Кроме того, в годы с дождливым летом на нерестилищах наблюдается несколько большее число карликовых самцов.

Таким образом, важнейшими факторами, определяющими дифференциацию молоди мальмы и направление онтогенетического развития, являются взаимосвязанные процессы роста, жиракопления и гаметогенеза, которые, в конечном итоге, контролируются продуктивностью речной экосистемы. Экосистемы лососёвых рек Камчатки характеризуются высокой продуктивностью за счёт огромной численности нерестящихся в них тихоокеанских лососей и привнесения ими биогенов морского происхождения. В то же время из-за межгодовых колебаний численности тихоокеанских лососей и абиотических факторов внешней среды процессы формирования жизненной стратегии в популяции мальмы имеют колебательную природу.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ № 14-50-00029 «Депозитарий МГУ» и РФФИ 15-29-02448.

## ЛИТЕРАТУРА

Груздева М. А., Малютина А. М., Кузицин К. В., Белова Н. В., Пьянова С. В., Павлов Д. С. 2013. Закономерности формирования жизненной стратегии у сима *Oncorhynchus masou* реки Коль (западная Камчатка) в связи с процессами роста и полового созревания // Вопр. ихтиологии. Т. 53. № 5. – С. 687–602.

Павлов Д. С., Кузицин К. В., Груздева М. А., Поляков М. П., Пельгунова Л. А. 2013. Разнообразие мигрантной жизненной стратегии мальмы *Salvelinus malma* (Walbaum) (Salmonidae, Salmoniformes) Камчатки: онтогенетические реконструк-

ции по данным рентгенофлуоресцентного анализа микроэлементного состава регистрирующих структур // Докл. Акад. наук. Сер. «Общая биология». Т. 450. № 2. – С. 240–244.

Павлов Д. С., Савватова К. А. 2008. К проблеме анадромии и резидентности у лососёвых рыб (Salmonidae) // Вопр. ихтиологии. Т. 48. № 6. – С. 810–824.

Савватова К. А. 1989. Арктические гольцы (структура популяционных систем, перспективы хозяйственного использования). – М. : Агропромиздат. – 224 с.

Тиллер И. В. 2007. Проходная мальма (*Salvelinus malma*) Камчатки // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. Вып. 9. – С. 79–95.

Черницкий А. Г. 1993. Миграция и переход в морскую воду молоди лососей рода *Salmo* при естественном и искусственном воспроизводстве // Автореф. дис. ... докт. биол. наук. – М. : ВНИРО. – 33 с.

Thorpe J. E. 1994. Reproductive strategies in Atlantic salmon *Salmo salar* L. // Aquaculture and Fish. Management. Vol. 25. – P. 77–87.