

УДК 597.553.2.574.32

МОРФОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ ЖИЗНЕННЫХ СТРАТЕГИЙ МАЛЬМЫ *SALVELINUS MALMA* КАМЧАТКИ

© 2017 г. М. А. Груздева¹, К. В. Кузищин¹, *, Е. Д. Павлов², А. Г. Буш², Н. В. Белова¹, М. П. Поляков¹, А. М. Малютина¹, Д. С. Павлов^{1, 2}

¹Московский государственный университет

²Институт проблем экологии и эволюции РАН – ИПЭЭ, Москва

*E-mail: MG_office@mail.ru

Поступила в редакцию 13.12.2016 г.

Изучены рост, возрастной состав, состояние гонад и особенности формирования жизненных стратегий в популяции мальмы *Salvelinus malma* р. Коль (Западная Камчатка). Важнейшими факторами, определяющими дифференциацию молоди и направление онтогенетического развития, являются темп роста и гаметогенеза в поколениях мальмы в отдельные годы. Дифференцировка поколения мальмы на анадромную и резидентную компоненты популяции в основном завершается в возрасте 4 года. Процесс формирования жилой и проходной жизненной стратегии мальмы имеет эпигенетический характер, бифуркация в жизни одной особи наблюдается только один раз в жизни, в поколении – четырежды: на 1-м, на 2-м, на 3-м или на 4-м году. Жизненный цикл самок мальмы в р. Коль инвариантен до достижения ими возраста одного года, а у самцов – в течение четырёх лет пресноводной фазы. На п-ове Камчатка все производители мальмы, включая карликовых самцов, могут размножаться несколько раз в жизни.

Ключевые слова: мальма *Salvelinus malma*, рост, возраст, половые железы, жизненный цикл, жизненная стратегия, анадромия, резидентность, карликовые самцы, внутривидовая дифференциация.

DOI: 10.7868/S0042875217050101

Разнообразие жизненных стратегий в популяциях лососёвых рыб (Salmonidae) определяется в пресноводную фазу их жизненного цикла и обусловлено особенностями роста, обмена веществ, полового созревания и перестройкой осморегуляторной системы. В результате морфофизиологические процессы в организме, зависящие от параметров внешней среды, канализируют программу индивидуального развития (Thorpe, 1994; Hendry, Stearns, 2004; Павлов, Савваитова, 2008). Степень изученности внутривидовой экологической дифференциации у разных видов лососёвых рыб неодинакова. Наиболее детально она изучена у атлантического лосося *Salmo salar*, кумжи *S. trutta* и сима *Oncorhynchus masou* (Thorpe, 1987, 1994; Черницкий, 1993; Elliott, 1994; Thorpe et al., 1998; Bohlin et al., 2001; Груздева и др., 2013). Напротив, для гольцов рода *Salvelinus* – важнейших компонентов рыбной части сообществ лососёвых рек высоких широт и бореальной зоны тихоокеанского бассейна, рыб с весьма сложной внутривидовой организацией – многие закономерности формирования внутривидового экологического разнообразия остаются малоизученными (Савваитова, 1989; Тиллер, 2007; Павлов и др., 2013). Одним из таких

видов, в популяциях которого сосуществуют особи с разной степенью выраженности анадромии и резидентности, является мальма *Salvelinus malma*.

Не вызывает сомнений, что изучать внутривидовую дифференциацию рыб имеет смысл по комплексу параметров, характеризующих физиологическое состояние особей. Оценка ряда таких параметров позволяет понять индивидуальную реакцию рыб на изменение тех или иных факторов среды, приводящую к формированию определённой жизненной стратегии (Hutchings, Jones, 1998; Debat, David, 2001; Hutchings, 2004). Одними из показательных индикаторов выбора жизненной стратегии являются особенности роста рыб (Мина, 1986; Myers et al., 1986) и формирования их половых желёз (Груздева и др., 2013, 2015).

Цель данного исследования – выявить закономерности формирования разнообразия жизненных стратегий мальмы на примере популяции р. Коль (западное побережье п-ова Камчатка).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал собран в 2003–2008 гг. на р. Коль, Западная Камчатка (рис. 1). Река берёт начало в

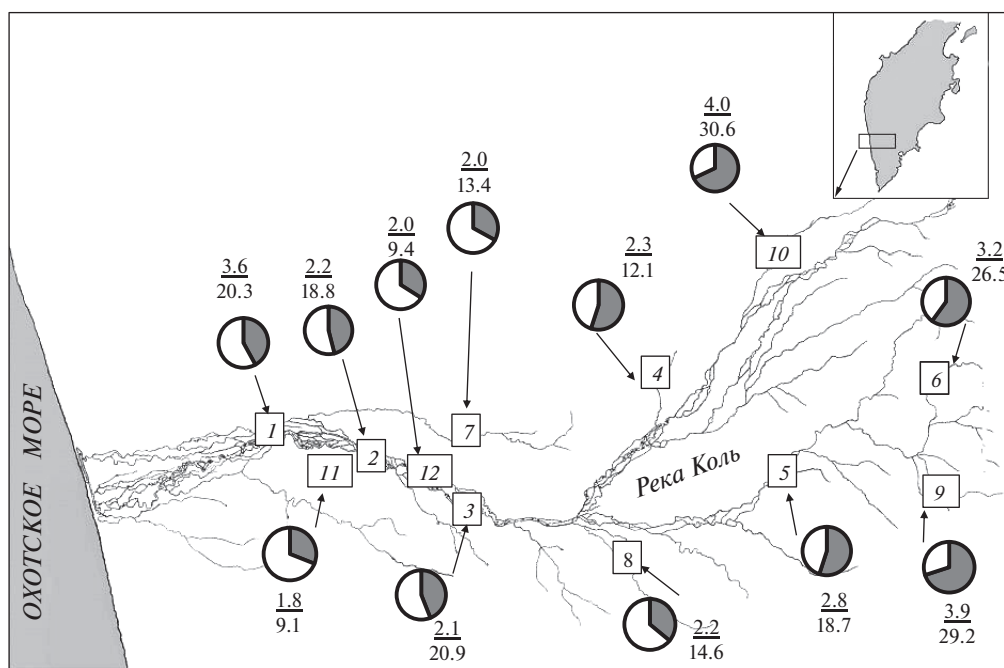


Рис. 1. Карта-схема бассейна р. Коль и распределение в нём молоди мальмы *Salvelinus malma* всех возрастных классов. Обозначение участков: 1–6 – основное русло реки, удаление от устья 15, 25, 30, 55, 65 и 90 км соответственно; 7 – тундровый приток, р. Красная; 8 – тундровый приток, р. Сквичик; 9 – горный приток, руч. Увальный; 10 – горный приток, руч. Цепкий; 11 – родниковый ручей 1; 12 – родниковый ручей 2. Молодь: мальмы (■), всех других видов *Salmonidae* (□); цифры над чертой – плотность молоди мальмы, экз./м²; под чертой – биомасса, г/м². Масштаб: 4 км.

отрогах Срединного Камчатского хребта и впадает в Охотское море. Её длина по основному руслу составляет 133 км, коэффициент развития речной сети 0.61 км/км², средний расход воды в устье в межень 56 м³/с. Река представляет собой разветвлённую речную систему с развитой системой пойменных водоёмов и многочисленными притоками разного типа (горные и тундровые) длиной от 3 до 45 км и расходом воды от 0.01 до 2.08 м³/с (Павлов и др., 2009; Кузищин и др., 2010).

Половозрелых рыб отлавливали закидным неводом, жаберными сетями и удебными снастями; молодь и карликовых самцов – электроловом Smith-Root 24L в щадящем режиме (Bird, Cowx, 1993) с переменным импульсным током, напряжением 350–400 В, частотой 40–60 Гц, длительностью импульса 2 мс. После отлова всех особей обездвигивали растворами MS-222 или гвоздичного масла (Kouřil et al., 2009; Микодина и др., 2011). Для оценки плотности молоди использовали метод трёхкратного облова (Zippin, 1956), показатели плотности и биомассы определяли для участков площадью не менее 100 м² каждый. Работы проводили на 26 участках водной системы, включая основное русло, притоки и родниковые ручьи придаточной системы. Поведение рыб во время нереста изучали путём подводных наблюдений с помощью камеры GoPro и визуальных

подводных наблюдений с помощью маски для ныряния.

Для всех рыб выполнен полный биологический анализ (Правдин, 1966). Всего проанализировали более 3500 экз. половозрелых рыб и молоди. Определяли пол рыб и стадию зрелости гонад (Сакун, Буцкая, 1968; Персов, 1975; Мурза, Христофоров, 1991; Макеева, 1992; Чмилевский, 2003). Для проведения гистологического анализа фрагменты гонад фиксировали в 4%-ном растворе формальдегида.

Возраст рыб определяли по отолитам sagitta. Для обратного расчисления роста рыб определяли радиус отолита (R), ширину приростов отолита, на основе которых рассчитывали $l_1, l_2, l_3 \dots l_n$ – приросты длины тела в 1-й, 2-й, 3-й ... и в текущий годы жизни. Обратное расчисление длины тела рыб в разном возрасте проводили по формуле Ли (Busaker et al., 1990): $l_i - c = r_i / (R(FL - c))$, где l_i – вычисляемая длина тела особи в i -том возрасте, r_i – радиус i -того годового кольца на отолите, R – полный радиус отолита, FL – наблюдаемая длина по Смитту, c – свободный член, вычисляемый по уравнению связи радиуса отолита с длиной рыбы: $\ln FL = c + \ln R$, при этом коэффициент корреляции составил более 0.95.

Данные биологического анализа обрабатывали стандартным унивариантным методом статистического анализа (Лакин, 1990) и методом глав-

ных компонент многомерной статистики (James, McCulluch, 1990). При анализе главных компонент проведена стандартизация оценок признаков, использована вариационно-ковариационная матрица, длину собственного вектора приравняли к корню квадратному из его собственного значения (Rohlf, 1993).

Для ретроспективной расшифровки жизненного цикла рыб использовали метод микрохимического анализа отолитов, изучали соотношение ионов стронция и кальция на продольных шлифах по трансекте жизненной истории (Kalish, 1990; Radtke et al., 1997; Зиммерман и др., 2003). Массовую долю ионов Sr и Ca определяли методом рентгенофлуоресцентного анализа (РФА) на спектрометре Tornado M4 (Bruker AXS, Германия) (Павлов и др., 2013, 2016).

Гистологические препараты изготавливали по стандартным методикам (Ромейс, 1953) с использованием полуавтоматического специализированного гистологического оборудования ("Medite", Германия): гистопроцессор TPC-15, залилочная станция TES-99, микротом Mediotome M530. Срезы гонад толщиной 3–5 мкм последовательно окрашивали гематоксилином Эрлиха и эозином. Фотографии срезов половых желёз сделаны с помощью моторизованного микроскопа Keyence Bioevo BZ-9000 (Япония).

Степень развития ооцитов II стадии зрелости гонад оценивали по ядерно-цитоплазматическому отношению (ЯЦО), рассчитанному как отношение площади ядра к площади цитоплазмы клетки на срезе, прошедшем вблизи её центральной части. Меньшее значение ЯЦО соответствовало более интенсивному росту клетки (Павлов и др., 2014). Измерения величины годовых приростов отолитов и определение ЯЦО проводили при помощи программного обеспечения Image J ver. 1.50i. Достоверность различий ЯЦО определяли по *t*-критерию Стьюдента.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Структура популяции мальмы р. Коль. На основании изучения размерного, возрастного, полового состава, оценки численности и анализа распределения рыб в речной системе установлено, что локальная популяция мальмы имеет сложную структуру, состоит из недифференцированной молоди и внутривидовых группировок рыб, различающихся жизненными стратегиями (резидентная и анадромная) и биологическими параметрами (рис. 2).

Определение анадромной или резидентной жизненной стратегии у рыб выполнено на основании анализа соотношения ионов Sr/Ca в отолитах. У пестрятков ($n = 11$), карликовых самцов ($n = 12$) и резидентной мальмы ($n = 4$) трансекты жизнен-

ной истории характеризуются низкими значениями соотношения ионов Sr/Ca в течение всей жизни особи и составляют в среднем от 4.10×10^{-3} до 5.58×10^{-3} у разных особей. У анадромных рыб ($n = 59$) трансекты жизненной истории характеризуются низкими значениями соотношения ионов Sr/Ca — от 3.11×10^{-3} до 5.44×10^{-3} в зоне отолита, соответствующей пресноводной фазе, и рядом последовательных пиков с высокими значениями — от 5.53×10^{-3} до 10.31×10^{-3} в зоне отолита, которые соответствуют морской фазе. В среднем это соотношение составляет 6.01×10^{-3} – 6.61×10^{-3} . Высокий уровень соотношения ионов Sr/Ca в отолите в морскую фазу сохраняется таким и в момент захода особей в реку.

Пресноводная компонента популяции мальмы р. Коль представлена молодью — пестрятками и мигрирующими в море смолтами, — а также рыбами, достигшими половой зрелости в реке — карликовыми самцами, сохранившими ювенильный облик (пропорции тела и окраску), и малочисленными резидентными особями, имеющими иные, чем у молоди, пропорции тела и окраску (тело высокое — 22–24% FL, тёмно-оливковое с контрастными красными или розовыми пятнышками, без мальковых пятен (parr marks) на боках, брюхо ярко-оранжевое даже в межнерестовый период).

У пестрятков мальмы соотношение полов среди сеголеток, двухлеток и четырёхлеток примерно равное, а среди трёхлеток самок в два раза больше, чем самцов. Среди смолтов самок всегда больше: у 2+ — 3.0 : 1, у 3+ — 1.6 : 1, у 4+ — 2.0 : 1. Среди резидентных рыб, напротив, преобладают самцы (рис. 2).

В бассейне р. Коль пестрятки мальмы обитают повсеместно от истоков до устья во всех типах местообитаний — в основном русле, протоках, притоках и родниковых ручьях; они занимают одно из доминирующих мест по численности и биомассе среди всей молоди лососёвых рыб с длительным пресноводным периодом (рис. 1; табл. 1). Покатная молодь (смолты) в реке встречается с середины мая по середину июля. Смена окраски у смолтов (серебрение) происходит в последнюю неделю мая — первую неделю июня. Покатная миграция мальмы начинается в середине июня после прогрева воды выше 10°C, а пик ската приходится на 3–4-ю неделю июня. Заканчивается скат в основном к концу первой недели июля.

Карликовые самцы мальмы распространены по всей речной системе, но редки в основном русле и мелких водоёмах придаточной системы. Они составляют заметную долю всех рыб в ассамблеях верховьев реки, нерестовых притоков (тундровых и горных) и в крупных родниковых ручьях (рис. 1; табл. 1). По-видимому, карликовые самцы не совершают внутриречных миграций и ведут более

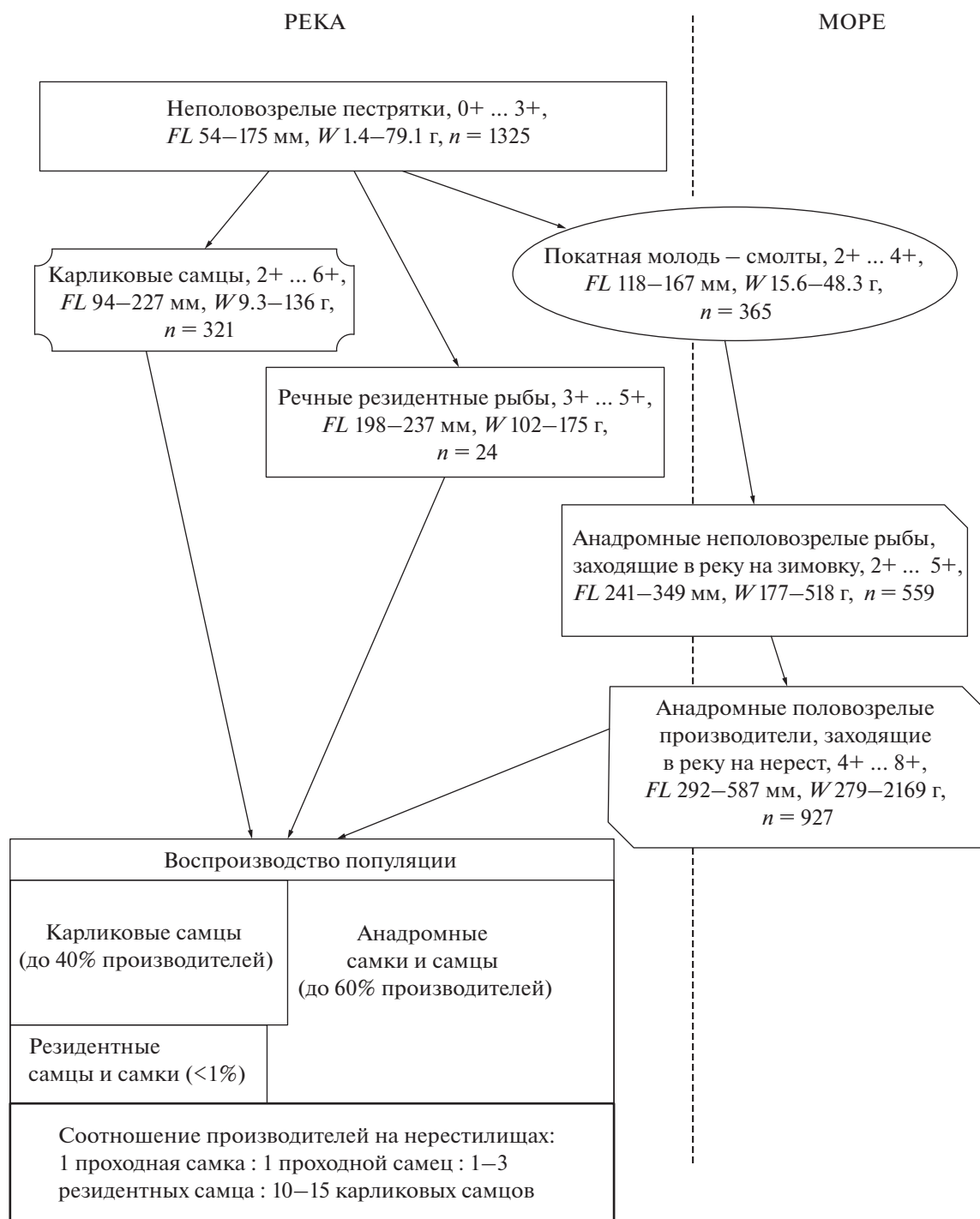


Рис. 2. Структура популяции мальмы *Salvelinus malma* р. Коль и пределы варьирования возраста, длины (FL) и массы тела (W) рыб выделенных внутривидовых группировок; n – число исследованных рыб.

или менее осёдлый образ жизни в нерестово-вырастных участках речной системы. Летом они держатся среди молоди, а осенью, с начала сентября, концентрируются в районе нерестилищ (Груздева и др., 2011а, 2011б, 2014а, 2014б). По образу жизни и характеру питания карликовые самцы практически неотличимы от молоди (Кузичин и др., 2015).

Речные резидентные (жилые) особи встречаются в основном русле р. Коль, но в сентябре они мигрируют из русла в нерестовые притоки. Таким образом, в отличие от карликовых самцов, речные резидентные рыбы ведут реодромный (термин по: Павлов, Скоробогатов, 2014) образ жизни и совершают периодические перемещения внутри речной системы.

Таблица 1. Относительная численность, распределение и возрастной состав пресноводной части популяции мальмы *Salvelinus malma* в бассейне р. Коль (среднегодовы показатели за 2003–2008 гг.)

Участок речной системы	Возрастной состав, пестрятки/карликовые самцы, %						Доля карликовых самцов, %
	0+	1+	2+	3+	4+	5+	
1	77.5/–	11.6/–	9.3/–	1.6/100	–/–	–/–	0.1
2	78.8/–	14.9/–	5.5/–	0.8/–	–/–	–/–	0.0
3	76.7/–	15.7/–	5.9/–	1.7/100	–/–	–/–	0.1
4	86.1/–	11.2/–	1.7/–	1.0/100	–/–	–/–	1.2
5	82.4/–	14.2/–	3.4/4.4	–/81.2	–/14.4	–	7.9
6	85.3/–	12.6/–	2.1/5.2	–/78.8	–/13.1	–/2.9	8.1
7	76.8/–	15.3/–	6.2/16.5	1.7/61.7	–/20.3	–/1.5	9.2
8	80.2/–	14.8/–	3.6/8.8	1.4/74.7	–/16.5	–/–	10.9
9	73.5/–	15.1/–	9.6/23.2	1.8/48.8	–/25.4	–/2.6	14.4
10	71.2/–	16.3/–	10.3/11.4	2.2/32.5	–/40.6	–/3.3	12.1
11	83.6/–	9.2/–	4.8/–	0.5/80.4	–/19.6	–/–	4.3
12	81.4/–	8.8/–	6.2/–	3.6/68.4	–/31.6	–/–	3.7

Примечание. Основное русло реки (1–6); удаление от устья: 1 – 15 км, 2 – 25 км, 3 – 30 км, 4 – 55 км, 5 – 65 км, 6 – 90 км; 7 – тундровый приток, р. Красная; 8 – тундровый приток, р. Сквичик; 9 – горный приток, руч. Увальный; 10 – горный приток, руч. Цепкий; 11 – родниковый ручей 1; 12 – родниковый ручей 2.

Проходная (анадромная) компонента популяции мальмы состоит из двух группировок (рис. 2). Первую составляют относительно небольшие по длине и массе неполовозрелые рыбы, которые возвращаются в реку для зимовки после короткого (3–4 мес.) периода морского нагула; они носят название “тысячники” (термин по: Савваитова, 1989; Тиллер, 2007). Вторая представлена крупными половозрелыми рыбами, которые совершали несколько последовательных выходов в море (как правило, 2–4), необходимых для достижения половой зрелости. Таким образом, тысячники после нескольких выходов в море становятся половозрелыми проходными особями. Среди ведущих проходной образ жизни рыб (как тысячников, так и половозрелых) больше самок (>64%).

Воспроизводство популяции в р. Коль происходит в основном за счёт проходных рыб и карликовых самцов; речные жилые рыбы составляют небольшую долю среди производителей (рис. 2). Анадромные и речные резидентные самцы и самки и карликовые самцы размножаются совместно, во время нереста они образуют смешанные группы производителей на нерестилищах, при этом икра одной самки может оплодотворяться несколькими самцами. Во время нереста на одну проходную самку приходится множество самцов. Однако, по данным подводных наблюдений, в момент икрометания большая часть карликовых самцов находится на удалении 1–3 м от гнезда, а оплодотворение икры обеспечивается проходным самцом, реже – резидентным и двумя–тремя наиболее крупными карликовыми самцами. По

данным наших наблюдений, мелкие карликовые самцы не вносят существенный вклад в воспроизводство популяции.

Размерная характеристика молоди, карликовых самцов и речной резидентной мальмы. Самцы и самки пестрятки одного возраста, как правило, сходны по длине и массе тела, их сравнительный анализ не выявил существенных различий (табл. 2). В то же время смолты по сравнению с пестрятками того же возраста характеризуются большей длиной и массой тела. Карликовые самцы обладают достоверно ($p > 0.999$) большей по сравнению со смолтами и пестрятками длиной ($2+ - t = 5.87$ и 5.62 , $3+ - t = 3.99$ и 3.56) и массой ($2+ - t = 6.44$ и 5.60 , $3+ - t = 4.38$ и 5.34) тела. Резидентные половозрелые особи по сравнению с молодью и карликовыми самцами того же возраста характеризуются максимальными длиной и массой тела. Неполовозрелые тысячники мальмы представлены в подавляющем большинстве самками и самцами в возрасте 3+–4+ (биографические группы 3.0+ и 4.0+). Половозрелые проходные особи мальмы в наших выборках имели возраст 4+–8+; большинство из них выходило в море два–три раза. В одновозрастных классах они характеризуются наибольшей длиной и массой тела по сравнению с тысячниками и всеми представителями пресноводной компоненты.

Рост. Самцы и самки пестрятки и смолты одного возраста сходны по расчисленным приростам тела (табл. 3). По сравнению с пестрятками смолты того же возраста (2+) характеризуются достоверно большим приростом длины тела ($t = 2.83$, $p > 0.999$)

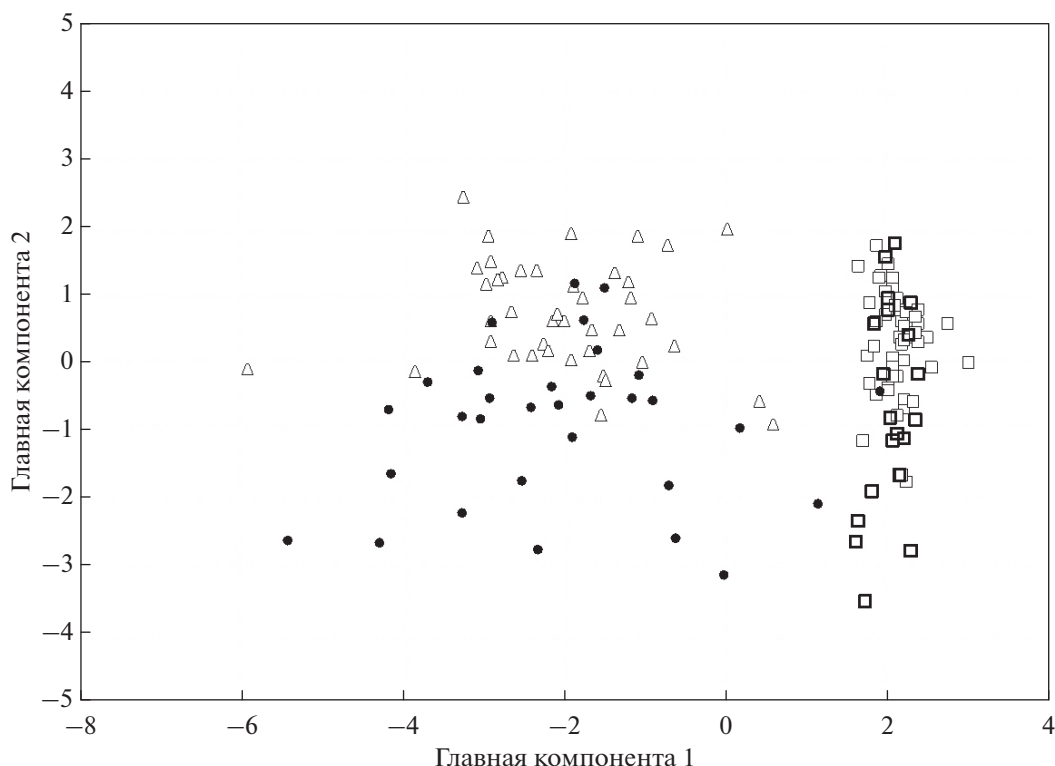


Рис. 3. Фенетические отношения внутривидовых группировок мальмы *Salvelinus malma* р. Коль, оценённые по совокупности 11 признаков, характеризующих рост рыб (длина и масса тела, радиус отоидита, ширина 1-й, 2-й, 3-й годовых зон и зоны прироста текущего года, расчисленная длина тела в возрасте 1, 2, 3 года и в текущий год), возраст 3+: (□) — пестрятки, (●) — смолты, (△) — карликовые самцы.

в год, предшествующий скату. В возрасте 3+ карликовые самцы по сравнению с пестрятками и смолтами имеют достоверно большие расчисленные приросты ($t = 3.19, p > 0.999$) длины тела в год, предшествующий созреванию. Речные половозрелые особи характеризуются наибольшими по сравнению с пестрятками, смолтами и карликовыми самцами приростами длины тела начиная с первого лета жизни.

Оценка параметров роста пестрятков, смолтов и карликовых самцов мальмы р. Коль с помощью метода главных компонент показала наличие групповой изменчивости: факторные области, соответствующие пестряткам, смолтам и карликовым самцам, занимают несколько обособленное положение, вплоть до появления дискретности между пестрятками и двумя другими группировками (рис. 3).

Стадии зрелости гонад. Определение стадий зрелости гонад мальмы показало мозаичную картину в пределах каждой группировки (рис. 4, 5).

Самки. Все пестрятки в возрасте 1+ имели яичники II стадии зрелости (рис. 4а). В возрасте 2+ и 3+ доля пестрятков с яичниками III стадии зрелости не превышала 33%.

Смолты в возрасте 2+ и 3+ также имели яичники II и III стадии зрелости. При этом доля рыб с гонадами III стадии несколько больше, чем у пестрятков того же возраста: 38% в возрасте 2+, а в возрасте 3+ она достигала 75%. Яичники у всех смолтов и резидентов в возрасте 4+, а также у тысячников (3+ и 4+) были на III стадии зрелости.

В июле проходные самки-производители возрастных классов 4+, 5+, 6+ и 7+ имели гонады III или IV стадии зрелости (в равном соотношении). Переход гонад проходных самок на V стадию происходил с начала августа вплоть до нереста. В сентябре была поймана одна отнерестившаяся самка с яичниками VI–II стадии. Пропускающих нерест в год сбора материала взрослых проходных особей было поймано всего две (одна в середине августа, другая — в середине сентября), обе в возрасте 5+; их гонады пребывали на III стадии зрелости.

Самцы. Семенники пестрятков в возрасте 1+ находились на II стадии зрелости (рис. 4б). В возрасте 2+ доля особей с половыми железами III стадии зрелости составляла 17%, а в 3+ достигала 40%.

Смолты в возрасте 2+ имели семенники на II стадии зрелости, к возрасту 3+ гонады у 18% особей достигли III стадии зрелости.

Таблица 2. Биологическая характеристика речной и проходной компоненты популяции мальмы *Salvelinus malma* в бассейне р. Коль

Пол, возраст, лет	Число рыб, экз.	Длина (FL), мм	Масса, г
Пестрятки			
Самцы, 0+	18	63.4 ± 1.36 (54–74)	2.64 ± 0.21 (1.4–4.2)
Самки, 0+	17	61.6 ± 1.17 (55–70)	2.47 ± 0.21 (1.7–4.5)
Самцы, 1+	92	98.4 ± 1.61 (67–137)	13.01 ± 0.80 (3.0–38.6)
Самки, 1+	91	95.9 ± 1.61 (62–137)	12.02 ± 0.77 (2.1–35.9)
Самцы, 2+	65	124.2 ± 2.44 (91–173)	25.04 ± 2.03 (8.5–79.1)
Самки, 2+	130	125.9 ± 1.46 (87–188)	26.26 ± 1.30 (8.1–74.3)
Самцы, 3+	10	139.9 ± 4.51 (131–175)	28.97 ± 4.47 (19.3–67.6)
Самки, 3+	10	139.8 ± 5.47 (121–172)	31.38 ± 7.16 (15.8–83.0)
Смолты			
Самцы, 2+	5	134.4 ± 4.68 (118–146)	25.00 ± 2.57 (15.6–30.7)
Самки, 2+	14	133.8 ± 2.69 (119–151)	24.15 ± 1.51 (16.4–36.8)
Самцы, 3+	10	142.5 ± 4.52 (120–167)	29.19 ± 2.61 (19.1–48.3)
Самки, 3+	16	145.5 ± 2.25 (132–163)	30.37 ± 1.56 (20.9–44.5)
Самцы, 4+	1	139	29.6
Самки, 4+	2	144.0 ± 4.00 (140–148)	29.55 ± 0.75 (28.8–30.3)
Карликовые самцы			
2+	84	142.8 ± 2.01 (94–179)	42.87 ± 1.86 (9.3–82.8)
3+	34	164.1 ± 4.04 (101–209)	56.38 ± 4.38 (9.5–135.7)
4+	12	189.2 ± 5.03 (164–225)	73.38 ± 6.50 (49.9–127.6)
5+	2	201.0 ± 1.00 (200–202)	88.45 ± 0.75 (87.7–89.2)
Резидентные рыбы			
Самцы, 3+	3	214.3 ± 11.70 (198–237)	124.93 ± 22.39 (102.0–169.7)
Самцы, 4+	4	227.0 ± 3.19 (218–233)	158.30 ± 8.45 (135.2–174.6)
Самки, 4+	1	228	149.7
Тысячники*			
Самки, 3+	15	250.4 ± 3.53 (241–262)	208.8 ± 6.42 (191–229)
Самцы, 3+	16	257.2 ± 3.77 (240–268)	213.4 ± 7.15 (171–244)
Самки, 4+	19	267.3 ± 3.90 (260–277)	262.6 ± 7.47 (241–275)
Самцы, 4+	18	263.2 ± 9.46 (243–292)	249.8 ± 26.52 (177–326)
Типично проходные особи*			
Самцы, 4+	7	326.9 ± 13.00 (292–395)	397.1 ± 53.19 (279–667)
Самки, 4+	11	325.9 ± 3.45 (311–350)	388.7 ± 14.9 (303–463)
Самцы, 5+	25	363.6 ± 7.65 (311–481)	547.0 ± 34.57 (321–1064)
Самки, 5+	49	377.7 ± 4.70 (314–432)	617.9 ± 20.49 (343–852)
Самцы, 6+	28	458.4 ± 8.73 (385–540)	1060.8 ± 60.87 (642–1598)
Самки, 6+	27	422.6 ± 5.09 (379–478)	832.9 ± 26.61 (592–1093)
Самцы, 7+	14	519.9 ± 9.42 (465–585)	1504.6 ± 72.23 (1190–2169)
Самки, 7+	5	462.6 ± 21.58 (398–532)	1066.0 ± 166.10 (567–1610)
Самцы, 8+	2	573.5 ± 13.50 (560–587)	1743.0 ± 83.50 (1660–1827)

Примечание. За скобками — среднее значение показателя и его ошибка, в скобках — пределы варьирования; * приводится обобщённый (речной + морской) возраст.

Таблица 3. Расчисленные приросты длины тела молоди, карликовых самцов и резидентной мальмы *Salvelinus malma* р. Коль

Пол, возраст, лет	Число рыб, экз.	Прирост длины, мм			
		l_1	l_2	l_3	l_4
Пестрятки					
Самцы, 1+	11	$\frac{67.1 \pm 2.59}{51.5-78.4}$	—	—	—
Самки, 1+	13	$\frac{75.2 \pm 3.16}{58.5-93.6}$	—	—	—
Самцы, 2+	20	$\frac{69.7 \pm 2.23}{53.0-95.1}$	$\frac{115.2 \pm 2.29}{89.3-134.2}$	—	—
Самки, 2+	28	$\frac{67.8 \pm 1.34}{53.5-81.1}$	$\frac{116.2 \pm 1.74}{96.3-130.8}$	—	—
Самцы, 3+	8	$\frac{61.7 \pm 3.13}{53.4-74.7}$	$\frac{98.2 \pm 5.39}{85.2-125.2}$	$\frac{132.9 \pm 4.76}{117.2-158.3}$	—
Самки, 3+	8	$\frac{61.8 \pm 4.47}{40.5-75.3}$	$\frac{100.1 \pm 6.88}{60.8-122.5}$	$\frac{131.7 \pm 5.76}{113.1-145.0}$	—
Смолты					
Самцы, 2+	5	$\frac{74.4 \pm 4.97}{63.7-89.5}$	$\frac{130.4 \pm 3.88}{116.3-138.1}$	—	—
Самки, 2+	13	$\frac{75.5 \pm 2.82}{59.9-94.4}$	$\frac{128.9 \pm 2.24}{116.5-139.4}$	—	—
Самцы, 3+	10	$\frac{68.7 \pm 3.39}{53.9-81.1}$	$\frac{107.4 \pm 4.12}{87.5-129.8}$	$\frac{138.2 \pm 4.43}{118.7-164.3}$	—
Самки, 3+	16	$\frac{67.1 \pm 2.51}{50.2-89.5}$	$\frac{111.9 \pm 3.01}{95.9-136.9}$	$\frac{141.5 \pm 2.32}{127.7-158.9}$	—
Самцы, 4+	1	47.8	96.8	114.1	134.8
Самки, 4+	2	$\frac{56.1 \pm 2.06}{54.0-58.2}$	$\frac{81.2 \pm 3.19}{78.1-84.4}$	$\frac{112.5 \pm 2.01}{110.5-114.5}$	$\frac{138.8 \pm 4.56}{134.3-143.4}$
Карликовые самцы					
2+	20	$\frac{69.2 \pm 1.30}{57.9-79.9}$	$\frac{115.1 \pm 3.66}{88.6-139.9}$	—	—
3+	19	$\frac{65.3 \pm 2.53}{45.1-87.6}$	$\frac{118.5 \pm 4.21}{79.9-139.7}$	$\frac{150.7 \pm 5.31}{94.5-174.6}$	—
4+	11	$\frac{69.3 \pm 3.25}{50.5-83.3}$	$\frac{120.4 \pm 4.99}{82.9-142.2}$	$\frac{157.6 \pm 4.71}{129.1-183.6}$	$\frac{186.5 \pm 5.21}{161.4-219.2}$
5+	2	$\frac{68.1 \pm 0.19}{67.9-68.2}$	$\frac{110.8 \pm 18.55}{91.9-129.6}$	$\frac{140.5 \pm 7.43}{133.1-147.9}$	$\frac{169.7 \pm 0.81}{168.8-170.4}$
6+	1	68.6	105.6	146	168.7
Речные резидентные рыбы					
Самцы, 3+	1	83.7	129.8	169.0	—
Самцы, 4+	4	$\frac{82.1 \pm 4.72}{72.3-94.5}$	$\frac{141.4 \pm 7.83}{123.6-156.5}$	$\frac{179.6 \pm 8.29}{166.6-204.0}$	$\frac{206.7 \pm 6.67}{192.8-222.9}$
Самки, 4+	1	84.8	137.4	183.7	221.3

Примечание. Здесь и в табл. 4: над чертой — среднее значение показателя и его ошибка, под чертой — пределы варьирования. l_1 , l_2 , l_3 , l_4 — приросты длины тела соответственно в 1-й, 2-й, 3-й и 4-й год жизни.

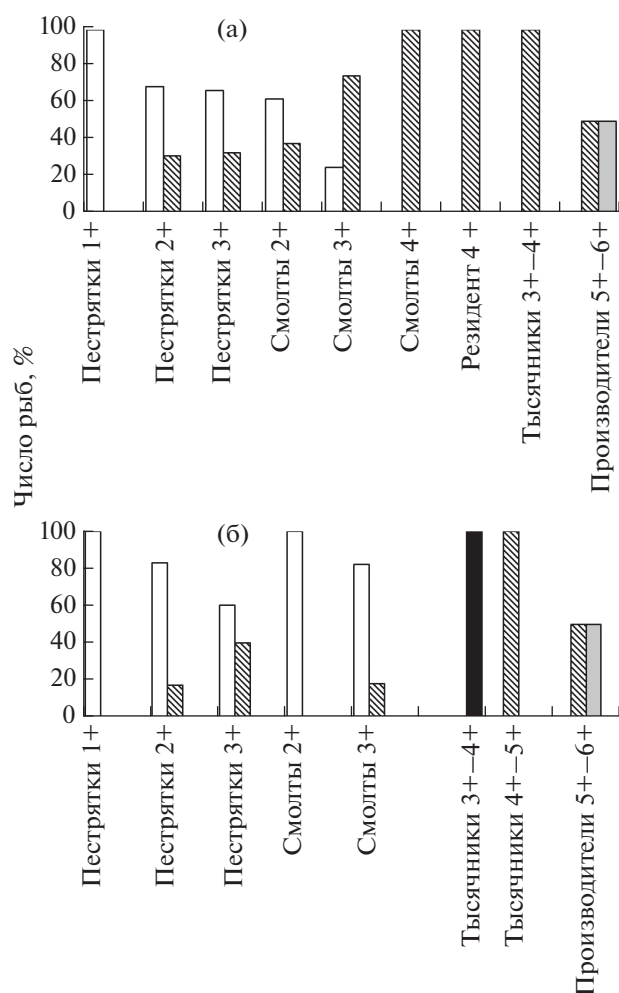


Рис. 4. Частота встречаемости особей с гонадами разных стадий зрелости во внутривидовых группах мальмы *Salvelinus malma* р. Коль: а – самки, б – самцы; стадии зрелости: (□) – II, (▨) – III, (■) – IV, (■) – V.

Речные резидентные самцы в возрасте 3+ и 4+ были пойманы на нерестилище в сентябре; их гонады находились на V стадии. Семенники тысячников, пойманных в сентябре в возрасте 4+ и 5+, находились на III стадии зрелости. Типично анадромные особи (производители) всех возрастных классов (4+–8+) в июле имели гонады III и IV стадий зрелости – соответственно 42 и 58% особей. В сентябре все анадромные самцы имели семенники V стадии зрелости, за исключением двух особей в возрасте 6+, у которых гонады были на II стадии (эти рыбы пропускали нерест).

У карликовых самцов цитологическое состояние половых желёз различалось в зависимости от периода отбора проб (рис. 5). В июне половые железы карликовых самцов возраста 3+ и 4+ находились на III и IV стадиях зрелости (рис. 5). Гонады всех особей, пойманных в июле (возраст 3+ и

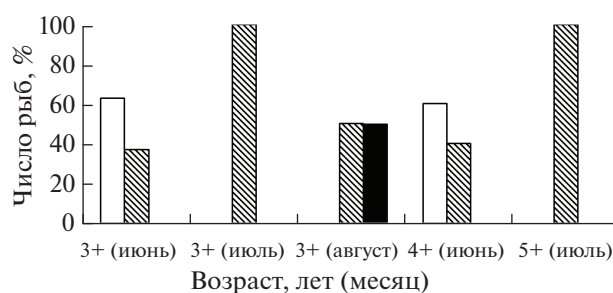


Рис. 5. Частота встречаемости карликовых самцов мальмы *Salvelinus malma* в р. Коль с гонадами разных стадий зрелости в зависимости от месяца поимки; обозначения см. на рис. 4.

5+), достигли IV ранней стадии зрелости. В августе карликовые самцы (возраст 3+) имели семенники IV и IV–V стадий в равном соотношении.

Семенники анадромных самцов в возрасте 5+ и 6+ при заходе в реку в июле были на III и IV стадиях зрелости в равном соотношении. В начале сентября большинство анадромных самцов (97%) имели гонады V стадии зрелости; остальные (3%) пропускали нерест, их гонады находились на II стадии.

Цитологическое состояние гонад молоди мальмы. У всех самок-пестрятки в возрасте 1+ половые железы представлены ооцитами периода превителлогенеза, которые характеризуются крупным ядром и цитоплазмой, имеющей гомогенную структуру. По периферии ядер клеток на срезах видны ядрышки, в среднем 6 шт. на срез. В возрасте 2+ значение ЯЦО ооцитов ниже, чем в возрасте 1+, а диаметр клеток периода превителлогенеза, напротив, выше (табл. 4). Яичники, находящиеся на III стадии зрелости, содержат ооциты периода начала вителлогенеза, диаметры которых (261–368 мкм) заметно превышают таковые у превителлогенных ооцитов. По периферии цитоплазмы вителлогенных ооцитов образуются вакуоли, а у ядра – выросты в цитоплазму, число ядрышек увеличивается в среднем до 12 шт. на срез. В возрасте 3+ значения ЯЦО и диаметры ооцитов в целом сходны с таковыми в возрасте 2+. Яичники, находящиеся на III стадии зрелости, содержат вителлогенные ооциты диаметром 183–440 мкм. Полученные результаты дают основание полагать, что самки-пестрятки в возрасте 1+–3+ ещё не готовы к нересту.

В половых железах самок-смолтов в возрасте 2+ ооциты периода превителлогенеза (II стадия) характеризуются несколько большими значениями ЯЦО и диаметром, чем половые клетки в яичниках самок-пестряток того же возраста (табл. 4). Иногда в цитоплазматическом материале таких ооцитов видны тёмные кольцевые зоны, интенсивно воспринимающие гематоксилиновый лак – зоны РНК (рис. 6а). В гонадах III стадии зре-

Таблица 4. Диаметр ооцитов и показатель ядерно-цитоплазматического отношения (ЯЦО) в гонадах II стадии зрелости у пестряток и смолтов мальмы *Salvelinus malma* р. Коль

Группа	Диаметр, мкм	ЯЦО
Пестрятки 1+	100.8 ± 3.15 (123) 33.6–186.1	0.50 ± 0.015 (130) 0.17–1.33
Пестрятки 2+	131.7 ± 5.27 (136) 31.6–258.4	0.36 ± 0.008 (334) 0.13–0.88
Пестрятки 3+	137.4 ± 6.79 (83) 28.1–248.1	0.37 ± 0.017 (155) 0.12–2.05
Смолты 2+	136.9 ± 7.64 (99) 24.8–317.4	0.40 ± 0.008 (418) 0.13–1.44
Смолты 3+	126.6 ± 7.08 (120) 30.1–331.1	0.42 ± 0.013 (201) 0.17–1.26

Примечание. В скобках — число измеренных ооцитов; ост. обозначения см. в табл. 3.

лости диаметр вителлогенных ооцитов (276–419 мкм) превышает таковой у половых клеток в гонадах самок-пестряток того же возраста. Выявленные закономерности указывают на быстрое развитие только небольшой части клеток, в то время как в своём большинстве имеющиеся ооциты в гонадах самок-смолтов менее развиты, чем в яичниках пестряток того же возраста. В возрасте 3+ у самок-смолтов цитологическое состояние ооцитов периода превителлогенеза и их показатели (ЯЦО и диаметр) практически не отличаются от таковых в возрасте 2+ (табл. 4), тогда как диаметры вителлогенных ооцитов заметно возрастают (326–683 мкм). Степень вакуолизации таких ооцитов различна — от двух–трёх рядов вакуолей по периферии цитоплазмы в половых железах большинства особей до практически полной вакуолизации цитоплазмы в некоторых гонадах. В возрасте 4+ гонады находятся на III стадии зрелости, диаметры вителлогенных ооцитов, цитоплазма которых уже вакуолизирована (рис. 6б), составляют 200–560 мкм.

Половые железы самцов-пестряток в возрасте 1+ содержат сперматогонии, находящиеся ещё в процессе митотического деления. К возрасту 2+ и 3+ в семенниках II стадии зрелости появляются сперматоциты I порядка, вступившие в профазу I мейоза; в семенниках III стадии зрелости появляются сперматоциты II порядка, которые примерно в два раза меньше сперматоцитов I порядка.

Все семенники смолтов в возрасте 2+ содержат только сперматогонии. Цитологическое состояние гонад у самцов-смолтов в возрасте 3+ (рис. 7а) соответствует таковому у пестряток в возрасте 2+. Это указывает на значительное замедление скорости сперматогенеза у рыб, выбирающих анадромный тип жизненной стратегии.

Состояние гонад карликовых самцов и речных резидентных особей мальмы. Цитологическое состояние гонад у карликовых самцов коррелирует с их возрастом (3+, 4+, 5+) только по строению семенных канальцев, но различается в зависимости от месяца поимки особей (июнь, июль, август). В гонадах III стадии зрелости у впервые созревающих особей просветы семенных канальцев практически не различаются (рис. 7б), а у повторно нерестящихся они хорошо выражены (рис. 7в). Присутствие больших просветов — достоверный признак того, что для карликовых самцов мальмы в бассейне р. Коль характерен многократный нерест в жизненном цикле. В начале IV стадии зрелости половые железы, помимо сперматоцитов, содержат сперматиды, что свидетельствует о начале спермиогенеза. Сперматиды характеризуются ещё более мелкими размерами по сравнению со сперматоцитами II порядка, они интенсивнее воспринимают гематоксилиновый лак и темнее окрашены. К концу IV стадии зрелости в семенниках присутствуют немногочисленные сперматозоиды, которые располагаются в просветах семенных канальцев (рис. 7г), формирующихся между цистами с половыми клетками более раннего состояния (сперматоцитами и сперматидами). Сперматозоиды отличаются от других половых клеток меньшими размерами, более продолговатой формой и наличием жгутика. На V стадии зрелости большая часть генеративной ткани семенников заполнена семенными канальцами со сперматозоидами и немногочисленными половыми клетками более раннего состояния — сперматидами и сперматоцитами.

Единственная пойманная резидентная самка была в возрасте 4+ с гонадами III стадии зрелости (июнь). Диаметры ооцитов периода вителлогенеза (379–725 мкм) свидетельствуют о

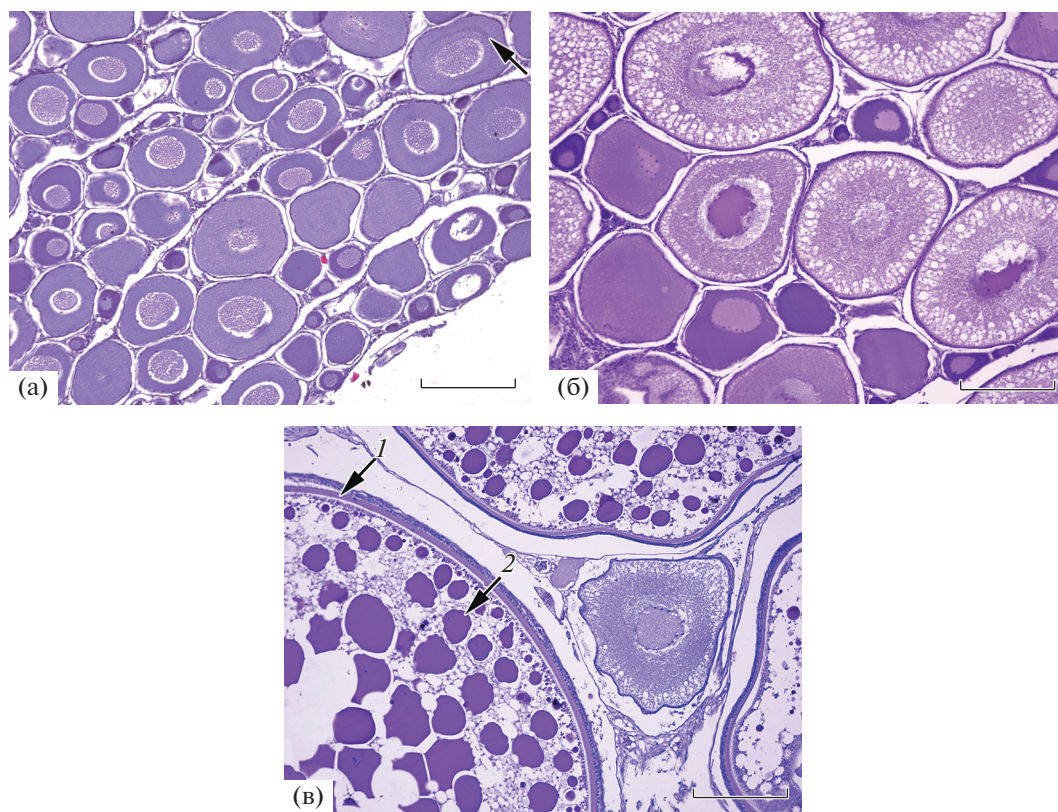


Рис. 6. Яичники мальмы *Salvelinus malma* р. Коль: а — смолт 2+, ооциты периода превителлогенеза, зона РНК в цитоплазме ооцита (→); б — смолт 4+, начало вакуолизации цитоплазмы ооцитов; в — анадромная самка 5+, накопление в ооцитах гранул желтка; 1 — лучистая оболочка, 2 — гранула желтка. Масштаб: 300 мкм.

скором переходе яичников к началу IV стадии зрелости. По всей видимости, гонады этой самки к осени не созрели бы — её нерест был возможен только на следующий год (в возрасте 5+).

Резидентные самцы возрастных классов 3+ и 4+ пойманы в сентябре в период нереста, их семенники находились на V стадии зрелости (рис. 7д) и по своему цитологическому строению аналогичны гонадам карликовых самцов. В стенках канальцев со сперматозоидами видны половые клетки более ранних стадий развития, вплоть до сперматогониев, что можно рассматривать как генерацию половых клеток для повторного нереста.

Состояние гонад проходных особей мальмы. Все яичники тысячников в возрасте 3+ и 4+ в сентябре находятся на III стадии зрелости и содержат ооциты периода вителлогенеза диаметром 163–911 мкм. Самцы-тысячники в возрасте 4+ и 5+ в сентябре имеют семенники III стадии зрелости без заметных отличий по цитологическому строению от гонад особей мальмы других экологических и возрастных групп. Следовательно, однократный кратковременный выход рыб в море не приводит к ускоренному половому созреванию анадромных особей мальмы.

Яичники анадромных самок возрастных классов 4+, 5+, 6+ и 7+ в июле содержат вакуолизованные ооциты вителлогенеза (III стадия) и ооциты с ещё неслившимися крупными (до 100–200 мкм) гранулами желтка (IV стадия) (рис. 6в). Диаметры вакуолизованных ооцитов составляют 574–1277 мкм, а содержащих гранулы желтка — 1129–2426 мкм. Оболочка ооцита с гранулами желтка состоит из сформированной лучистой оболочки, слоя фолликулярных клеток и двухслойной теки.

Семенники половозрелых анадромных самцов не имеют заметных цитологических отличий от гонад рыб других экологических и возрастных групп. Половые железы анадромных самцов, находившиеся на II стадии зрелости, характеризуются сходными признаками нереста в предыдущий год, как и у карликовых самцов, — выраженными просветами семенных канальцев.

ОБСУЖДЕНИЕ

Локальное стадо мальмы р. Коль представляет собой сложную систему, включающую широкий спектр внутрипопуляционных группировок и обеспечивающую реализацию жизненного цикла

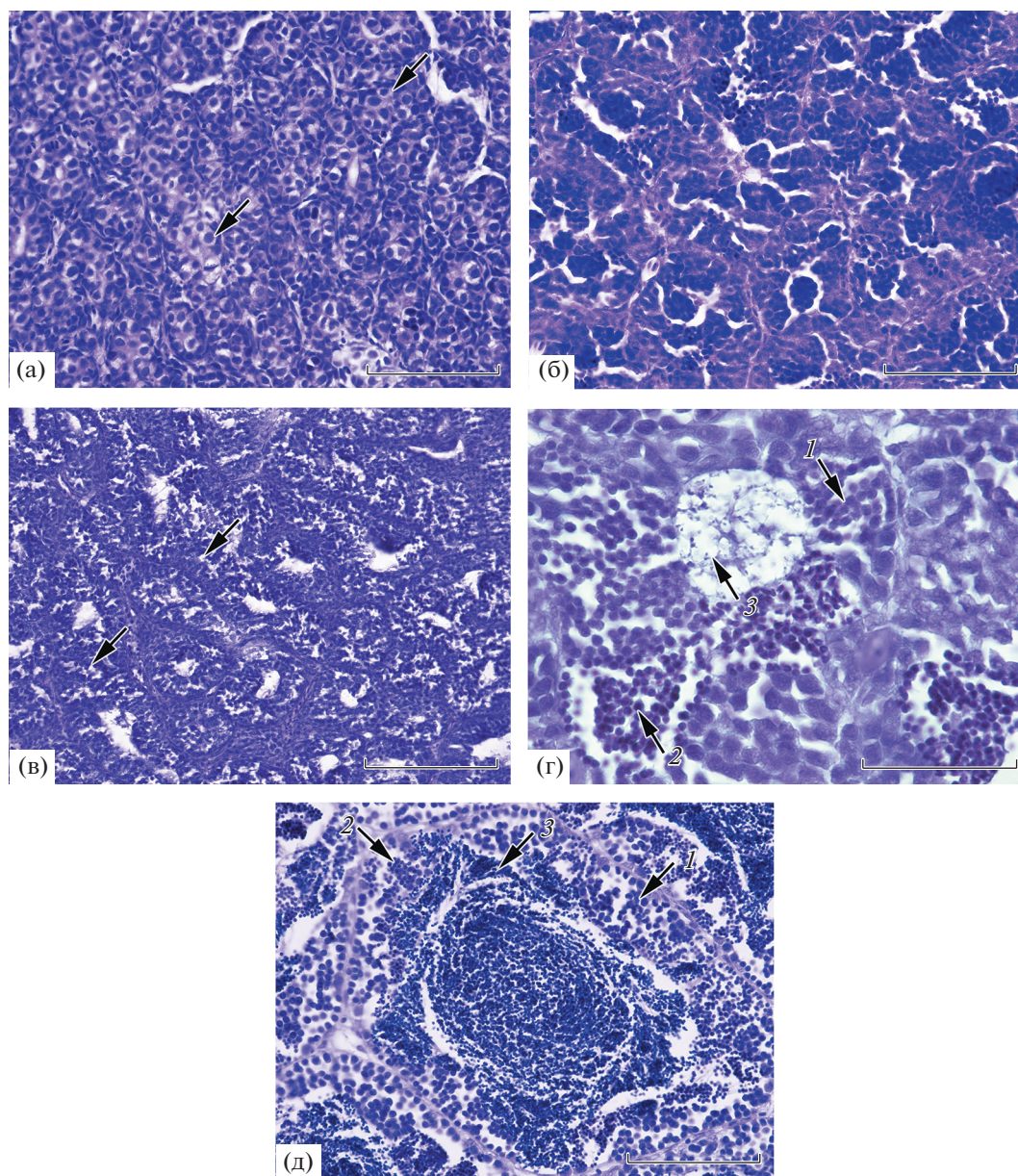


Рис. 7. Семенники мальмы *Salvelinus malma* р. Коль: а – смолт 3+, II стадия зрелости, сперматогонии (→); б – карликовый самец 3+, III стадия; в – карликовый самец 4+, III ранняя стадия зрелости, просветы семенных канальцев (→); г – карликовый самец 5+, IV стадия; д – резидентный самец 4+, V стадия, семенной каналец; 1 – сперматоциты, 2 – сперматиды, 3 – сперматозоиды. Масштаб: а, б, в, д – 100, г – 50 мкм.

рыб по двум основным стратегиям – анадромной или резидентной. Столь значительный уровень внутривидового экологического разнообразия в популяции мальмы тесным образом связан с условиями обитания: для речной системы р. Коль характерен высокий уровень геоморфологической сложности и высокая продуктивность, которая обеспечивается за счёт биогенов морского происхождения, привносимых многочисленными стадами тихоокеанских лососей рода *Oncorhynchus* (Павлов и др., 2009; Кузищин, 2010). Примечательно, что процессы внутривидовой

дифференцировки происходят у молоди мальмы, как и у других видов лососёвых рыб, в период ранней пресноводной фазы её жизненного цикла (Gross, 1987; Thorpe, 1994; Klemetsen et al., 2003; Павлов и др., 2009; Груздева и др., 2013).

В бассейне р. Коль пресноводная фаза жизненного цикла мальмы проходит во всём речном бассейне, однако ведущая роль в существовании популяции принадлежит многочисленным и относительно небольшим притокам реки и пойменным водоёмам, в которых наблюдаются повышенные плотности молоди и где сконцентриро-

вана основная численность карликовых самцов. Формирование разнообразия жизненных стратегий в популяции мальмы происходит в притоках, так как именно там созревают карликовые самцы и смолтифицируется молодь, реализующая свой жизненный цикл по анадромному типу. Основное русло реки для популяции мальмы представляет в основном транзитную зону водной системы, по которой проходит катадромная миграция смолтов, тысячников и отнерестившихся производителей в море, а также анадромная миграция тысячников на откорм к нерестилищам тихоокеанских лососей и анадромных производителей к местам нереста. В то же время основное русло реки играет ведущую роль в формировании речных резидентных самцов и самок мальмы.

В бассейне р. Коль процесс формирования разнообразия жизненных стратегий в поколении мальмы занимает достаточно длительный период, завершаясь к пяти годам. При этом дифференцировка поколения у самцов и у самок идёт по-разному (рис. 8).

Первый акт дифференцировки у самок происходит в течение первого лета жизни (0+). Обратные расчисления роста по отолитам показали: самые быстрорастущие особи в поколении сохраняют в дальнейшем высокий темп роста и становятся резидентной мальмой (рис. 8а). Число таких рыб в популяции невелико — ежегодно на нерестилищах среди производителей отмечаются лишь единицы таких самок. Их созревание происходит в возрасте 5+.

Дальнейшая дифференцировка самок мальмы связана с их смолтификацией и скатом в море. Длительность пресноводной фазы жизненного цикла у разных особей варьирует от 2 до 4 лет и напрямую зависит от темпа роста. Как показал ретроспективный анализ роста по отолитам, со второго лета жизни смолтифицируется и скатывается в море наиболее быстрорастущая часть поколения молоди (рис. 8а). Тем самым, 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 лососёвых рыб (Черницкий, 1993; Thorpe, 1994; Klemetsen et al., 2003). Следовательно, медленно растущие индивидуумы дольше задерживаются в реке.

Результаты гистологического анализа показали, что у самок-смолтов в возрасте 2+ состояние половых желёз незначительно отличается от гонад пестряток разных возрастных классов, но число особей с гонадами на более поздней стадии зрелости (III) несколько больше. Доля особей с яичниками III стадии зрелости у смолтов в возрасте 3+ значительно больше, чем у пестряток того же возраста (75 против 33%). Следовательно, у

смолтов в возрасте 2+ и 3+ яичники несколько более развиты по сравнению с пестрятками того же возраста, а к возрасту 4+ все смолты без исключения имеют гонады III стадии. ЯЦО превителлогенных ооцитов смолтов несколько больше, чем у пестряток, что, напротив, свидетельствует о более медленном росте половых клеток у смолтов. По-видимому, два противоположных вывода обусловлены неоднородностью структуры изучаемых групп рыб — часть пестряток в возрасте 2+ через год образуют новую группу смолтов. Не возникает сомнений, что выявленная неоднородность в структуре популяции мальмы р. Коль, в том числе и в состоянии её половых желёз, по крайней мере частично, обусловлена различиями условий обитания. Неблагоприятные условия могут оказывать значительное влияние на скорость гаметогенеза у рыб. Так, недостаточная кормовая база на фоне заражения гельминтами может приводить к пропуску нереста арктического гольца *S. alpinus* без существенных аномалий в строении половых желёз (Селюков и др., 2012). В морфологии половых клеток и желёз мальмы мы также не обнаружили значительных аномалий, т. е. негативное влияние условий обитания выражено лишь в небольшом замедлении темпа оогенеза.

Значительная вариабельность размеров превителлогенных ооцитов, выявленная в гонадах тысячников (4+), возможно, обусловлена тем, что часть ооцитов раннего состояния (наиболее мелкие клетки) не успеет созреть к сроку и это закономерно приведёт к снижению конечной плодовитости. По всей видимости, на процесс гаметогенеза влияет временный переход рыб в морскую воду. Известно, что морфологические и физиологические изменения в организме рыб при смолтификации и изменение осморегуляции требуют значительных энергетических затрат (Jonsson B., Jonsson N., 2011), поэтому недостаток энергетических ресурсов приводит к снижению количества половых клеток, способных к созреванию. Это подтверждает и тот факт, что в среднем ооциты фазы вакуолизации у тысячников заметно крупнее ($p < 0.001$), чем у пестряток, смолтов и резидентов того же возраста.

В отличие от самок жизненный цикл самцов мальмы в поколении изменчив и инвариантен на протяжении первых четырёх лет пресноводной фазы, в течение которых происходит дифференцировка в поколении на разные жизненные стратегии (рис. 8б). Как и у резидентных самок, формирование самцов с резидентной жизненной стратегией происходит в первое лето жизни (0+): резидентными они становятся при высоком темпе роста. Половой зрелости резидентные самцы достигают в возрасте 3+. Далее, в возрасте 1+—4+ среди пестряток происходят процессы формирования разновозрастных смолтов и карликовых

самцов, но крупные резидентные самцы уже не образуются. На втором году жизни (1+) в поколении выделяются самцы-пестрятки с умеренным соматическим ростом. У таких рыб при замедленном половом созревании начинается процесс смолтификации. На следующий год (2+) такие рыбы смолтифицируются, скатываются в море, и в дальнейшем их жизненный цикл протекает по анадромной жизненной стратегии. В то же время в возрасте 1+ 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) недифференцированные пестрятки с низким темпом роста и гонадами ранних стадий развития; 2) особи с умеренным темпом роста и гонадами ранних стадий развития (у них начинается процесс смолтификации, и на следующий год они скатываются в море); 3) рыбы с умеренным, но более низким, чем у второй группы, темпом роста (к осени они достигают половой зрелости и становятся карликовыми самцами).

Дальнейшая дифференцировка поколения самцов мальмы происходит также по дихотомическому принципу, однако особи, смолтифицирующиеся в возрасте 3+ и 4+, растут медленнее карликовых самцов, достигающих в возрасте 3+ и 4+ половой зрелости.

По данным гистологического анализа у абсолютного большинства пестряток и всех смолтов в возрасте 2+ семенники находятся на II стадии зрелости. У смолтов в возрасте 3+ доля гонад III стадии зрелости значительно меньше, чем у пестряток этого же возраста. Следовательно, темп сперматогенеза у пестряток выше, чем у смолтов. Полученные результаты согласуются с ранее проведёнными исследованиями на черноморской кумже *S. trutta labrax* (Павлов и др., 2014), свидетельствующими о том, что сперматогенез у жилой формы протекает интенсивнее, чем у проходной, а оогенез, напротив, медленнее. Смолтификация — энергетически затратный процесс, он может тормозить развитие и созревание половых клеток. Помимо смолтификации вторым основополагающим фактором изменения скорости гаметогенеза является скорость соматического роста. Известно (Гриценко, 2002; Савваитова и др., 2004; Пичугин и др., 2008), что ручьевые группировки южной мальмы Сахалина и Курильских о-вов характеризуются простой возрастной структурой, малой продолжительностью жизни, ранним торможением соматического роста и ускоренным созреванием. Таким образом, темп роста самцов, онтогенез которых в дальнейшем пойдёт по анадромной жизненной стратегии, находится в обратной корреляции с развитием половых желёз.

В карликовых самцов превращается более быстрорастущая часть поколения пестряток четвёртого

(3+) и пятого (4+) годов жизни. Их половое созревание происходит в течение лета одинаково, вне зависимости от их возраста. При этом резидентные самцы, как и карликовые, могут размножаться несколько раз в жизни, вероятно, ежегодно.

На основании полученных данных можно констатировать, что формирование анадромной части поколения самцов мальмы происходит по-разному: в раннем возрасте (2+ и 3+) анадромными становятся особи с умеренным темпом соматического роста, а в более позднем — с низким темпом соматического роста, что было отмечено и для других видов лососёвых рыб (Gross, 1991, 1996; Thorpe, 1994). Примечательно, что при созревании самцов мальмы в пресной воде дальнейший их жизненный цикл оказывается строго канализованным в сторону резидентной жизненной стратегии (резидентные особи и карликовые самцы). Карликовые самцы в поколении всегда формируются из рыб, у которых весовой рост преобладает над линейным. Таким образом, для образования смолтов приоритетное значение имеет перераспределение ресурсов организма на соматический рост (у них замедляется накопление запасных питательных веществ и тем самым блокируется половое созревание), а для образования карликовых самцов — сочетание умеренного темпа роста и жира накопления.

Изменчивость жизненных стратегий в популяции мальмы р. Коль определяется кумулятивным эффектом сложных и тесно взаимосвязанных процессов роста, накопления запасных питательных веществ и полового созревания. Успешность нагула молоди мальмы — рост, половое созревание или смолтификация — в значительной степени определяются обилием и динамикой состояния кормовой базы в местах обитания. Молодь, карликовые самцы и речные резидентные особи питаются разнообразными аллохтонными и автотонными беспозвоночными животными, при этом в притоках и водоёмах придаточной системы кормовая база, хотя и переменчива в течение сезона, но всегда обильна, а накормленность рыб высокая (Кузищин и др., 2015). Огромное влияние на рост мальмы в период нагула в реке оказывают тихоокеанские лососи, так как в осеннее время откорм значительной части молоди, особенно в притоках, происходит за счёт икры горбуши *O. gorbuscha*, кеты *O. keta* и кижуча *O. kisutch*, а также личинок насекомых — деструкторов их трупов. Высокий темп роста резидентной мальмы в русле реки определяется её хищным образом жизни, когда рыбы поедают покатную молодь лососёвых.

Таким образом, выявленные закономерности онтогенеза в популяции мальмы дают основания полагать, что соотношение рыб с разными типами жизненной стратегии в поколении является

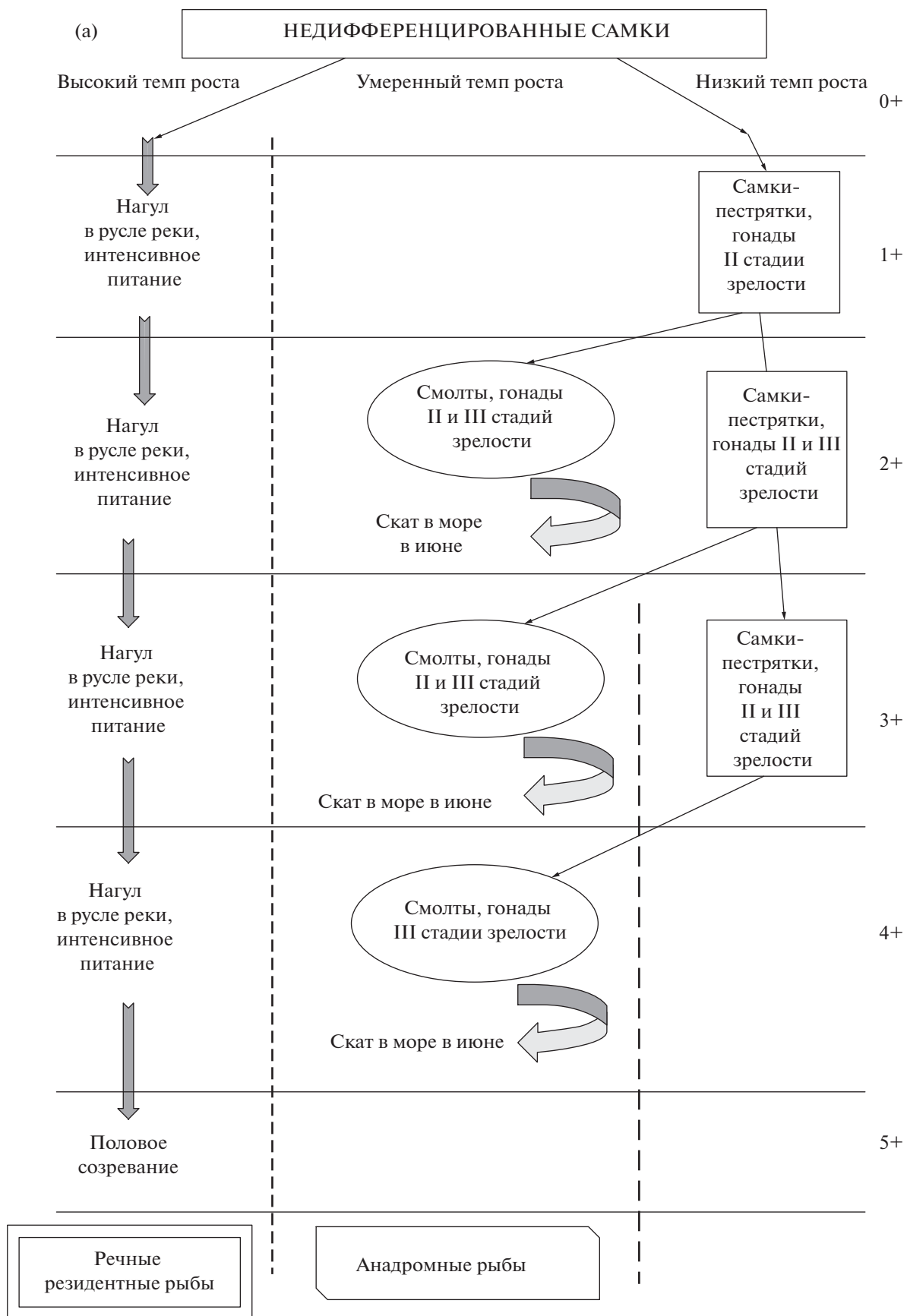


Рис. 8. Схема дифференциации поколения самок (а) и самцов (б) мальмы *Salvelinus malma* р. Коль.

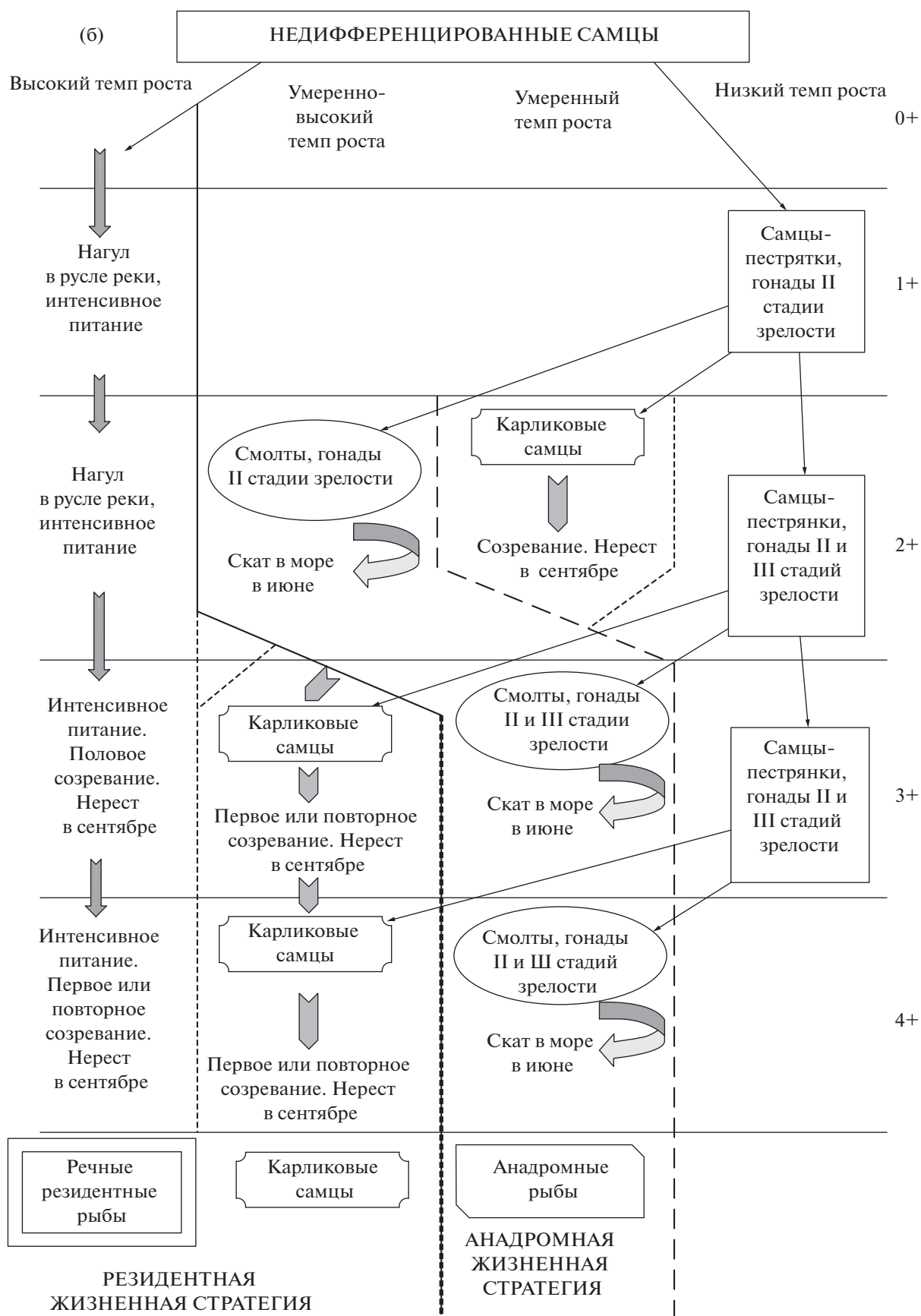


Рис. 8. Окончание.

флуктуирующей характеристикой популяции, зависящей от комплекса факторов внешней среды и плотности молоди в биотопах. Такого рода взаимосвязи были выявлены ранее на других видах рыб (Gross et al., 1998). Именно поэтому на контрольных нерестилищах в р. Коль соотношение проходных производителей и карликовых самцов меняется год от года. Кроме того, соотношение карликовых самцов разного возраста также варьирует. Так, в годы с дождливым летом на нерестилищах наблюдается несколько большее число карликовых самцов, что является следствием лучшего роста рыб в притоках за счёт повышенного смыва наземных насекомых в аквальные биотопы (Кузищин и др., 2015). Нами также отмечено, что в годы высокой численности молоди горбуши и особенно кеты (2002–2004, 2006 гг.) в русле реки заметно увеличивается численность речных резидентных особей мальмы.

В настоящее время популяционная структура мальмы р. Коль по численности резко смещена в сторону проходной компоненты, за счёт самок которой и происходит основное воспроизводство. Роль резидентных самок в популяции крайне мала из-за их низкой численности. Роль карликовых самцов в воспроизводстве популяции, несмотря на их высокую численность, скорее всего, резервная, так как вероятность их активного участия в нересте в присутствии более крупных самцов невелика.

Вместе с тем не стоит недооценивать значение речных резидентных особей и карликовых самцов для существования популяции. Карликовые самцы широко встречаются в азиатской части ареала мальмы (Тиллер, 2007); в ряде рек Камчатки и Курильских о-вов обнаружены резидентные самки (Гриценко и др., 2012; Пичугин, 2015). Следовательно, наличие существенной резидентной компоненты является типичным явлением для вида. По мнению ряда исследователей, в популяциях проходных лососёвых рыб половозрелые особи, созревающие без выхода в море, являются тем самым популяционным резервом, который обеспечивает виду выживание в случае резкого изменения факторов внешней среды и в субоптимальных условиях (Reist, 1989; Quinn, Adams, 1996; Hendry, Stearns, 2004; Quinn, 2005). Известно, что при возникновении физических преград, препятствующих миграции рыб в море, способность мальмы созревать в пресных водах приводит к возникновению обоеполых самовоспроизводящихся изолированных популяций. Такие примеры описаны на Камчатке (Есин, 2015).

Выявленное разнообразие жизненных стратегий мальмы и закономерностей его формирования отражают способность вида в каждом поколении образовывать адекватные воздействию среды группировки, что создаёт “избыточность функци-

ональных возможностей вида” в понимании Северцова (2008). Эта избыточность обеспечивает гибкую “подстройку” популяций мальмы к колеблющимся условиям существования в бореальных водоёмах и тем самым сохранение экологической ниши вида и поддержание его стабильного существования в пространстве и времени.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Формирование разнообразия жизненных стратегий мальмы р. Коль есть результат эпигенетических процессов роста и гаметогенеза в онтогенезе особи. Тем самым наблюдаемая в популяции изменчивость носит индивидуальный характер, а структура популяции динамична и является результатом сложного взаимодействия рыб со средой их обитания. Вместе с тем для мальмы установлен ряд закономерностей индивидуального развития: как у самок, так и у самцов резидентная жизненная стратегия определяется в первое лето жизни, этот тип жизненной стратегии характерен для наиболее быстрорастущих особей. Формирование анадромной жизненной стратегии в раннем возрасте свойственно особям с умеренным темпом соматического роста, а в более позднем — с низким темпом соматического роста. Самцы имеют возможность реализовать онтогенез по альтернативным жизненным стратегиям на протяжении первых четырёх лет, тогда как жизненный цикл самок начиная со второго лета жизни канализован в сторону анадромной жизненной стратегии. При этом половое созревание в пресной воде предопределяет жизненный цикл самцов и самок только по резидентному типу. Тип жизненной стратегии и особенности его формирования определяются ростом индивида и характером развития половых желёз под воздействием среды обитания. Для всех производителей мальмы характерна полициклия: вне зависимости от принадлежности к разным жизненным стратегиям размножение происходит несколько раз в жизни.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность А.Н. Ельникову, П.И. Кириллову и И.Н. Савченко за помощь при сборе полевого материала.

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке грантов РНФ № 14-50-00029 (сбор и обработка материала, подготовка сводных таблиц и рукописи) и № 14-14-01171 (анализ гистологического материала, подготовка рукописи).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Гриценко О.Ф. 2002. Проходные рыбы острова Сахалин (систематика, экология, промысел). М.: Изд-во ВНИРО, 247 с.

- Гриценко О.Ф., Савваитова К.А., Пичугин М.Ю. и др. 2012. Рыбы Курильских островов. М.: Изд-во ВНИРО, 384 с.
- Груздева М.А., Кузищин К.В., Малютина А.М. 2011а. Видовой состав и распределение молоди лососевых рыб и рыбообразных в продольном континууме основного русла реки Коль (западная Камчатка) // Матер. XII Междунар. науч. конф. «Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей». Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 215–218.
- Груздева М.А., Кузищин К.В., Малютина А.М. 2011б. О значении придаточной системы лососевой реки как нагульного пространства для молоди лососевых рыб // Там же. С. 94–97.
- Груздева М.А., Малютина А.М., Кузищин К.В. и др. 2013. Закономерности формирования жизненной стратегии у симы *Oncorhynchus masou* реки Коль (западная Камчатка) в связи с процессами роста и полового созревания // Вопр. ихтиологии. Т. 53. № 5. С. 687–602.
- Груздева М.А., Кузищин К.В., Малютина А.М. 2014а. Особенности распределения молоди лососёвых рыб в мозаике речных местообитаний в период летнего нагула: к вопросу о динамике группировок // Тез. докл. XV Междунар. конф. «Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей». Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 259–263.
- Груздева М.А., Кузищин К.В., Малютина А.М. 2014б. Предпочитаемые стадии молоди лососёвых рыб в русле реки Коль (западная Камчатка) // Там же. С. 255–258.
- Груздева М.А., Буш А.Г., Кузищин К.В. и др. 2015. Формирование жизненной стратегии в популяции мальмы реки Коль (западная Камчатка) // Тез. докл. XVI Междунар. конф. «Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей». Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 281–285.
- Есин Е.В. 2015. Ручьевая мальма *Salvelinus malma* полуострова Камчатка // Вопр. ихтиологии. Т. 55. № 2. С. 180–195.
- Зиммерман К.Е., Кузищин К.В., Груздева М.А. и др. 2003. Опыт определения жизненной стратегии микижи *Parasalmo mykiss* (Walbaum) (Salmonidae, Salmoniformes) Камчатки на основании анализа соотношения Sr/Ca в отолитах // Докл. АН. Т. 389. № 2. С. 274–278.
- Кузищин К.В. 2010. Формирование и адаптивное значение внутривидового экологического разнообразия лососёвых рыб (семейство Salmonidae): Автореф. дис. ... докт. биол. наук в форме науч. докл. М.: МГУ, 49 с.
- Кузищин К.В., Груздева М.А., Савваитова К.А., Павлов Д.С. 2010. Сезонные расы кеты *Oncorhynchus keta* (Walb.) и их взаимоотношения в реках Камчатки // Вопр. ихтиологии. Т. 50. № 2. С. 202–215.
- Кузищин К.В., Малютина А.М., Груздева М.А. 2015. Сезонная динамика питания и пищевые отношения молоди лососёвых рыб (Salmonidae) в бассейне реки Коль (западная Камчатка) // Там же. Т. 55. № 3. С. 323–350.
- Лакин Г.Ф. 1990. Биометрия. М.: Высш. шк., 347 с.
- Макеева А.П. 1992. Эмбриология рыб. М.: Изд-во МГУ, 216 с.
- Микодина Е.В., Седова М.А., Пьянова С.В. и др. 2011. Руководство по применению анестетика «гвоздичное масло» в аквакультуре. М.: Изд-во ВНИРО, 64 с.
- Мина М.В. 1986. Микроэволюция рыб. М.: Наука, 298 с.
- Мурза И.Г., Христофоров О.Л. 1991. Определение степени зрелости гонад и прогнозирование возраста достижения половой зрелости у атлантического лосося и кумжи. Л.: Изд-во ГосНИОРХ, 102 с.
- Павлов Д.С., Савваитова К.А. 2008. К проблеме анадромии и резидентности у лососёвых рыб (Salmonidae) // Вопр. ихтиологии. Т. 48. № 6. С. 810–824.
- Павлов Д.С., Скоробогатов М.А. 2014. Миграции рыб в зарегулированных реках. М.: Т-во науч. изд. КМК, 413 с.
- Павлов Д.С., Савваитова К.А., Кузищин К.В. и др. 2009. Состояние и мониторинг биоразнообразия лососёвых рыб и среды их обитания на Камчатке (на примере территории заказника «Река Коль» М.: Т-во науч. изд. КМК, 156 с.
- Павлов Д.С., Кузищин К.В., Груздева М.А. и др. 2013. Разнообразие мигрантной жизненной стратегии мальмы *Salvelinus malma* (Walbaum) (Salmonidae, Salmoniformes) Камчатки: онтогенетические реконструкции по данным рентгенофлуоресцентного анализа микроэлементного состава регистрирующих структур // Докл. АН. Сер. общ. биология. Т. 450. № 2. С. 240–244.
- Павлов Д.С., Павлов Е.Д., Ганжа Е.В. и др. 2014. Цитологическое состояние гонад и уровень тиреоидных и половых стероидных гормонов у двух фенотипических форм молоди черноморской кумжи *Salmo trutta labrax* // Вопр. ихтиологии. Т. 54. № 4. С. 470–478.
- Павлов Д.С., Самойлов К.Ю., Кузищин К.В. и др. 2016. Разнообразие жизненных стратегий судака *Sander lucioperca* (L.) Нижней Волги (по данным анализа микроэлементного состава отолитов) // Биология внутр. вод. № 4. С. 1–10.
- Персов Г.М. 1975. Дифференцировка пола у рыб. Л.: Изд-во ЛГУ, 148 с.
- Пичугин М.Ю. 2015. Особенности роста и развития скелета ранней молоди северной мальмы *Salvelinus malma* из рек западной Камчатки в связи с температурным режимом нерестилищ // Вопр. ихтиологии. Т. 55. № 4. С. 435–452.
- Пичугин М.Ю., Гриценко О.Ф., Осинцев А.Г. 2008. О морфологическом разнообразии южной мальмы *Salvelinus malma krascheninnikovi* из водоемов Сахалина // Там же. Т. 48. № 3. С. 337–360.
- Правдин И.Ф. 1966. Руководство по изучению рыб. М.: Пищепромиздат, 322 с.
- Ромейс Б. 1953. Микроскопическая техника. М.: Изд-во иностр. лит-ры, 719 с.
- Савваитова К.А. 1989. Арктические гольцы (структура популяционных систем, перспективы хозяйственного использования). М.: Агропромиздат, 224 с.
- Савваитова К.А., Груздева М.А., Кузищин К.В. и др. 2004. Ручьевые гольцы рода *Salvelinus* северных Курильских островов // Вопр. ихтиологии. Т. 44. № 1. С. 89–101.
- Сакун О.Ф., Буцкая Н.А. 1968. Определение стадий зрелости и изучение половых циклов рыб. Мурманск: Изд-во Главрыбвод, 47 с.
- Северцов А.С. 2008. Эволюционный стазис и микроэволюция. М.: Т-во науч. изд. КМК, 176 с.
- Селюков А.Г., Шуман Л.А., Некрасов И.С. 2012. Состояние гонад у лососевидных рыб в субарктических озерах Ямала и Гыдана // Вестн. ТюменГУ. Вып. 6. С. 31–40.

- 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.
- Чмилевский Д.А. 2003. К вопросу о периодизации оогенеза у костистых рыб (обзор) // Вопр. ихтиологии. Т. 43. № 3. С. 375–387.
- Bird D.J., Cowx I.G. 1993. The selection of suitable pulsed currents for electric fishing in fresh waters // Fish. Res. V. 18. P. 363–376.
- Bohlin T.L., Pettersson J., Deregman E. 2001. Population density of migratory and resident brown trout (*Salmo trutta*) in relation to altitude: evidence for a migration cost // J. Anim. Ecol. V. 70. P. 683–692.
- Busaker G.P., Adelman I.K., Goolish E.M. 1990. Growth // Methods for fish biology. V. 1 / Eds. Schreck C.B., Moyle P.B. Bethesda, Maryland, USA.: Amer. Fish. Soc. P. 363–387.
- Debat V., David P. 2001. Mapping phenotypes: canalization, plasticity and developmental stability // Trends Ecol. Evol. V. 16. P. 555–561.
- Elliott J.M. 1994. Quantitative ecology and the brown trout. Oxford: Oxford Univ. Press, 286 p.
- Gross M.R. 1987. Evolution of diadromy in fishes // Amer. Fish. Soc. Symp. V. 1. P. 14–25.
- Gross M.R. 1991. Salmon breeding behavior and the life history evolution in changing environments // Ecology. V. 72. P. 1180–1186.
- Gross M.R. 1996. Alternative reproductive strategies and tactics: diversity within sexes // Trends Ecol. Evol. V. 11. P. 92–98.
- Gross M.R., Coleman R.M., McDowell R.M. 1998. Aquatic productivity and the evolution of diadromous fish migration // Science. V. 239. P. 1291–1293.
- Hendry A.P., Stearns S.C. 2004. Evolution illuminated. Salmon and their relatives. N.Y.: Oxford Univ. Press, 510 p.
- Hutchings J.A. 2004. Norms of reaction and phenotypic plasticity in salmonid life histories // Evolution illuminated / Eds. Hendry A.P., Stearns S.C. Oxford: Oxford Univ. Press. P. 154–174.
- Hutchings J.A., Jones M.E. 1998. Life history variation and growth rate thresholds for maturity in Atlantic salmon, *Salmo salar* // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 55. № 1. P. 22–47.
- James F.C., McCulluch C.E. 1990. Multivariate analysis in ecology and systematic: panacea or Pandora's box? // Ann. Rev. Ecol. Syst. V. 21. P. 129–166.
- Jonsson B., Jonsson N. 2011. Ecology of Atlantic salmon and brown trout. Netherlands: Springer Netherlands, 708 p.
- Kalish J.M. 1990. Use of otolith microchemistry to distinguish the progeny of sympatric anadromous and non-anadromous salmonids // Fish. Bull. US. V. 88. № 4. P. 657–666.
- Klemetsen A., Amundsen P.-A., Dempson J. B. et al. 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. 1. № 2. P. 1–59.
- Kouřil J., Mikodina E., Mikulin A. et al. 2009. Different sensitivity between adult salmonids fish species and grayling to an anaesthetic clove oil // Abstr. Internat. conf. "Aquaculture Europe 2009". Trondheim, Norway. P. 89.
- Myers R.A., Hutchings J.A., Gibson R.J. 1986. Variation in male parr maturation within and among populations of Atlantic salmon, *Salmo salar* // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 43. P. 1242–1248.
- Quinn T.P. 2005. The behavior and ecology of Pacific salmon and trout. Washington: Univ. Wash. Press, 378 p.
- Quinn T.P., Adams D.J. 1996. Environmental changes affecting the migratory timing of American shad and sockeye salmon // Ecology. V. 77. P. 1151–1162.
- Radtke R.L., Dempson J.B., Ruzicka J. 1997. Microprobe analyses of anadromous Arctic charr, *Salvelinus alpinus*, otoliths to infer life history migration events // Polar Biol. V. 19. № 1. P. 1–8.
- Reist J.D. 1989. Genetic structuring of Allopatric populations and sympatric life history types of charr, *Salvelinus alpinus/malma* in the western Arctic, Canada // Physiol. Ecol. Jpn. Spec. V. 1. P. 405–420.
- Rohlf J.F. 1993. BNSYS-pc numerical taxonomy and multivariate analysis system. N.Y.: Exeter Softw. Press, 264 p.
- Thorpe J.E. 1987. Smolting versus residency developmental conflicts in salmonids // Amer. Fish. Soc. Symp. V. 1. P. 244–252.
- Thorpe J.E. 1994. Reproductive strategies in Atlantic salmon *Salmo salar* L. // Aquacult. Res. V. 25. № 1. P. 77–87.
- Thorpe J.E., Mangel M., Metcalf N.B., Huntingford F.A. 1998. Modelling the proximate basis of salmonid life-history variation, with application to Atlantic salmon, *Salmo salar* L. // Evol. Ecol. V. 12. P. 581–599.
- Zippin C. 1956. An evaluation of the removal method of estimation animal populations // Biometrics. V. 12. № 2. P. 163–189.