

УДК 597.553.2.574.32

## ОСОБЕННОСТИ БИОЛОГИИ КАМЧАТСКОЙ МАЛЬМЫ *SALVELINUS MALMA* (SALMONIDAE) ИЗ НЕРЕСТОВЫХ РЕК ВУЛКАНИЧЕСКИХ РАЙОНОВ

© 2017 г. Е. В. Есин

Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии – ВНИРО, Москва

E-mail: esinevgeniy@yandex.ru

Поступила в редакцию 09.11.2015 г.

Проведён сравнительный анализ проходной и жилой ручьевой мальмы *Salvelinus malma* из водотоков с вулканическим загрязнением и чистых рек Камчатки. Молодь проходной мальмы из рек с хроническим загрязнением отличается от рыб из фоновых водотоков замедленным ростом и пониженной размерной изменчивостью. С загрязнённых участков идёт ускоренная откочёвка мальков, к возрасту смолтификации остаются единичные особи. В жилых ручьевых популяциях загрязнение среды вызывает педоморфоз и ускорение полового созревания. Скорость линейного роста созревающих рыб и диапазон размерной изменчивости внутри возрастных классов по сравнению с рыбами из фоновых условий не снижаются. Среди созревающих рыб встречаются ослабленные особи с экстремально низкой массой тела. У остальных созревающих рыб из рек с природным загрязнением гонадосоматический индекс и относительная плодовитость сопоставимы с таковыми у особей из фоновых водотоков. Сравнительно высокая плодовитость достигается за счёт снижения размеров ооцитов. Проходные и жилые особи в загрязнённых водотоках характеризуются пониженной упитанностью и жирностью мышечной ткани, увеличенными размерами печени, повреждениями кожных покровов.

**Ключевые слова:** мальма *Salvelinus malma*, проходной и жилой экотипы, ручьевые гольцы, изоляция, карликовые самцы, природное загрязнение, вулканизм, Камчатка.

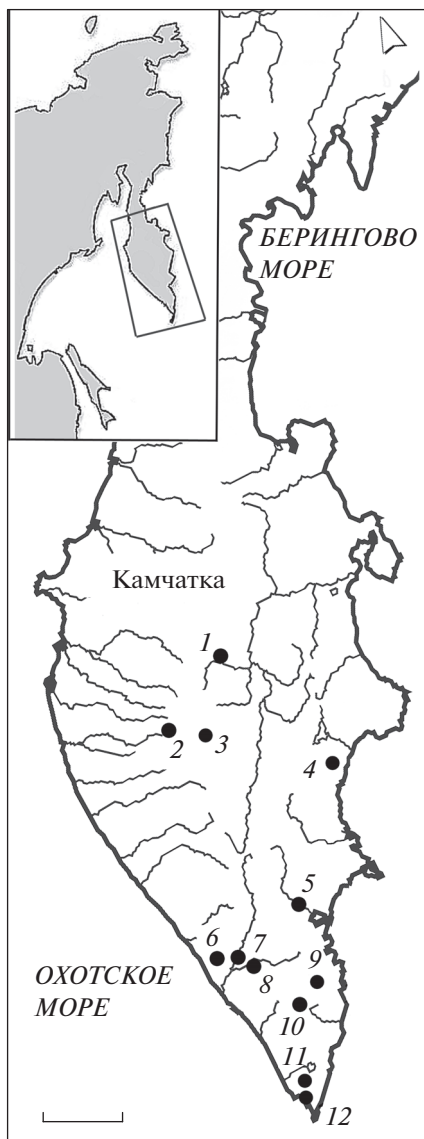
DOI: 10.7868/S0042875217010064

Камчатская мальма *Salvelinus malma* реализует все варианты жизненной стратегии (экотипы), доступные представителям семейства Salmonidae (Черешнев и др., 2002; Тиллер, 2007; Павлов и др., 2013). На полуострове находится экологический оптимум и центр разнообразия вида (Савваитова, 1989). Наиболее многочисленный проходной экотип распространён во всех реках и использует для нереста самые удалённые труднодоступные горные истоки (Пичугин, 2015). Нерест мальмы происходит даже в реках вулканических территорий, испытывающих хроническое загрязнение тяжёлыми металлами и минеральными взвесями. Этот широко распространённый в регионе тип водотоков (Чалов, Есин, 2015) ежегодно и повсеместно эксплуатируется мальмой для размножения, хотя эффективность воспроизводства здесь снижена (Есин и др., 2014; Есин, 2015а).

В пределах вулканических территорий с высокой частотой происходят геологические события, приводящие к изоляции верхних звеньев нерестовых бассейнов. Новообразовавшиеся преграды в виде селевых масс, глыбовых завалов, тектонических уступов или выходов термальных вод

препятствуют миграциям потомков проходного экотипа, который поднимался выше преград ранее. В результате формируются малочисленные педоморфные группировки с жилым экотипом (Есин, 2015б). Последствия смены стратегии эксплуатации загрязнённых нерестово-нагульных рек с мигрантной на осёдлую для популяций камчатской мальмы практически не исследованы. В то же время можно ожидать резких изменений в механизмах гормональной регуляции роста, активности метаболизма, скорости развития, гаметогенеза и т.п. Такая природная ситуация даёт возможность оценить реакцию популяций рыб на постоянное загрязнение и тем самым получить эталон, который в дальнейшем можно использовать для оценки последствий техногенного загрязнения нерестово-выростных рек.

Цель работы – провести сравнительный анализ размерно-весовых показателей и основных биологических характеристик, а также скорости роста и созревания молоди мальмы проходного и жилого ручьевого экотипов из чистых и загрязнённых рек.



**Рис. 1.** Места сбора материала (●) на водотоках по-ова Камчатка: 1 – р. Кававля, 2 – руч. Тройной, 3 – руч. Звонкий, 4 – р. Мутная-2, 5 – р. Авача, 6 – р. Начилова, 7 – р. Быстрая, 8 – руч. Апачинский, 9 – р. Фальшивая, 10 – р. Мутная-1, 11 – р. Левая Паужетка, 12 – руч. Нижнекошелевский. Масштаб: 100 км.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал для исследования собран на 12 водотоках центральной и южной Камчатки с разнообразными условиями нереста и нагула мальмы (табл. 1, рис. 1). Обловы рыб всех имеющихся размерных групп проводили однократно сачками и вентерями в начале августа 2012 и 2014 гг. при стабильном меженном уровне воды. Судя по данным Авачинского поста УГМС, годы работ характеризовались близкими режимами температуры и уровня воды в весенне-летний период, который приближался к среднегодовым показателям.

Учитывая идентичные условия роста, выборки за два года были объединены. В сентябре в районе всех мест обловов наблюдали нерест мальмы. При этом в шести водотоках вследствие непреодолимых преград (ручьи Апачинский и Тройной – задернованные завалы, руч. Звонкий и р. Кававля – водопады; р. Фальшивая – сель, руч. Нижнекошелевский – термальный приток) размножались только жилые производители, в остальных водотоках – проходные особи вместе с жилыми карликовыми самцами, созревающими из числа наиболее быстро растущей молоди (Савваитова, 1960).

Всего поймано 1640 особей, из них 783 экз. молоди проходной мальмы, 142 карликовых самца, 418 экз. молоди, 188 половозрелых самцов и 109 самок жилого ручьевого экотипа. У пойманных рыб без фиксации измеряли длину по Смитту ( $FL$ ) и массу тела (полную и без полостных органов), определяли пол и стадию зрелости, массу гонад (у половозрелых особей) и печени (у рыб  $FL > 100$  мм). Для жилых самок по числу ооцитов диаметром более 1.5 мм рассчитывали абсолютную и относительную (от массы без органов) плодовитость. Во время вскрытия учитывали опыт паталого-анатомических исследований рыб из загрязнённых водоемов (Моисеенко, Лукин, 1999; Васильев, Буйневич, 2004). Возраст рыб определяли по шлифам отолитов. Рассчитывали упитанность по Кларк, гонадосоматический индекс (ГСИ) и отношение массы печени к массе тела без полостных органов (ПИ). Скорость роста выборок сравнивали по методу Шмальгаузена–Бродди путём логарифмического преобразования средних значений длины в размерных группах (Мина, Клевезаль, 1976).

Дополнительно в выборках старшей молоди (по 10 самцов и самок массой от 7 до 27 г с гонадами II стадии зрелости) из рек Быстрая, Авача, Мутная-1 и Мутная-2, Фальшивая, ручьёв Звонкий и Нижнекошелевский определили общее содержание липидов в мышечной ткани (ОЛ, % сухой массы). Для анализа отбирали полностью очищенные от кожных покровов и крови фрагменты мышц (0.4 г) с левой стороны тела позади спинного плавника. Липиды экстрагировали по Фолчу и промывали 1%-ным раствором NaCl; концентрацию определяли фотометрически по реакции с фосфованилином (Knicht et al., 1972). Использовали готовый комплект реагентов Spinreact.

В местах обловов в августе определяли среднюю мутность потока (весовой метод, фильтры Ф-III ГОСТ 12026-766) и концентрацию металлов в фильтрате (метод атомной эмиссии с индуктивно-связанной плазмой по НСАМ № 480-х).

При анализе биологических данных использовали стандартные статистические приёмы, доступные в программном пакете Statistica 10.0. Рас-

Таблица 1. Местоположение исследованных водотоков и объём собранного материала (август 2012 и 2014 гг.)

№	Водоток	Побережье, куда впадает	Координаты места работы		Меженный расход воды, м <sup>3</sup> /с	Высота над уровнем моря, м	Объём выборки, экз.		
			с.ш.	в.д.			молодь	самцы	самки
1*	р. Кававля (Кв)	Восточное, р. Быстрая-Эсовская	56°1'6"	159°9'40"	1.2	350	51	23	11
2*	руч. Тройной (Тр)	Западное, р. Шануч	55°16'52"	157°12'59"	0.5	330	53	28	19
3*	руч. Звонкий (Зв)	Восточное, р. Кирганик	55°7'24"	157°57'14"	0.7	570	48	25	15
4	р. Мутная-2 (М-2) (вулкан Кихпинич)	Восточное, океан	54°27'10"	160°25'1"	15	40	107	1	—
5	р. Авача (Ав)	То же	53°12'13"	158°23'10"	50	15	135	54	—
6	р. Начилова (Нч)	Западное, р. Большая	53°5'23"	156°51'2"	1.3	105	197	38	—
7	р. Быстрая (Бс)	То же	53°0'8"	156°43'37"	40	55	161	44	—
8*	руч. Апачинский (Ап)	Западное, р. Гольцовка	52°56'11"	157°2'53"	0.2	110	60	35	11
9*	р. Фальшивая (Фл)	Восточное, океан	52°29'58"	158°14'19"	3.6	455	98	37	27
10	р. Мутная-1 (М-1) (вулкан Мутновский)	То же	52°24'20"	158°3'3"	18	120	90	—	—
11	р. Левая Паужетка (ЛП)	Западное, р. Паужетка	51°26'35"	156°47'45"	1.5	190	92	5	—
12*	руч. Нижнекошелевский (Нк)	Западное, р. Речка 3-я	51°22'6"	156°35'34"	0.5	290	108	40	26

Примечание. \* Воспроизводится только жилая ручьевая мальма (ниже места сбора материала имеются преграды, непреодолимые для анадромных рыб).

**Таблица 2.** Средние значения мутности и концентрации некоторых растворённых металлов в водотоках Камчатки, чистых и с вулканическим загрязнением, в начале августа 2012 и 2014 гг.

Показатель	Водотоки											
	чистые						загрязнённые					
	Кв	Зв	Ав	Нч	Бс	Ап	Тр	М-2	Фл	М-1	ЛП	Нк
Мутность, мг/л	1.1	0.3	0.8	1.0	1.0	0.3	18.9	11.5	6.8	14.0	7.5	1.6
Концентрация, мкг/л:												
Cu	0	0.5	0.1	0.1	0	0.7	6.8	5.4	13.8	7.7	1.8	4.0
Pb	0.1	0	0	0.1	0	0.2	7.1	0.9	3.5	6.7	12.6	17.0
Zn	0	0	0	0.1	0	7.7	37.0	21.8	90.6	69.3	65.3	97.1
V	0.2	2.9	0	0	0	0	1.0	0	5.5	4.4	7.0	9.2
Mo	0	0.1	0.1	0	0	0	1.0	9.3	4.3	1.5	0	0
As	0.2	0.1	0	0	0	0	0.4	15.7	40.5	1.2	0	0

Примечание. Здесь и в табл. 3–5 обозначения водотоков см. в табл. 1.

пределение большинства признаков формально не соответствовало нормальному (тест Колмагорова–Смирнова), поэтому для сравнения выборок использовали непараметрический критерий Манна–Уитни ( $U$ ).

## РЕЗУЛЬТАТЫ

По результатам измерений мутности и химического состава потока водотоки были разделены на две группы – чистые и с вулканическим загрязнением (табл. 2). В удалённых от территорий активного вулканизма реках Быстрая, Начилова, Авача и Кававля и в ручьях Апачинский и Звонкий мутность воды варьировала в пределах 0.3–1.1 мг/л. Концентрация потенциальных токсикантов (в пересчёте на химические элементы) не превышала норму, установленную для водотоков рыбохозяйственного значения (Нормативы ..., 2011). Эти водотоки можно рассматривать как чистые (фоновые условия обитания). В реках Левая Паужетка, Мутная-1, Мутная-2, Фальшивая и в ручьях Нижнекошелевский и Тройной вода была непрозрачная, наблюдалось превышение ПДК по меди, свинцу, цинку, а также по ванадию (кроме р. Мутная-2). Эти водотоки дренируют обширные участки с незадернованными пирокластическими отложениями; несмотря на различия в их размере (водности) и морфодинамике русел, их объединяет выраженное хроническое загрязнение.

В чистых реках Быстрая, Начилова и Авача численность молоди проходной мальмы сопоставима или ниже численности молоди тихоокеанских лососей рода *Oncorhynchus*. В реках Левая Паужетка, Мутная-1 и Мутная-2 с вулканическим загрязнением ловилась мальма и лишь единично попадалась молодь кижуча *O. kisutch*. В водотоках с преградами, не преодолимыми для ана-

дромных лососей, обитает только жилая ручьевая мальма.

Молодь мальмы проходного экотипа повсеместно представлена рыбами возраста 0+–3+, при этом в реках с вулканическим загрязнением плотность обитания молоди и доля мальков старшего возраста (2+–3+) оказалась ниже в два–три раза. В загрязнённых реках среди старшей молоди самок в два раза меньше, чем самцов, тогда как в чистых реках соотношение полов близко к 1 : 1. Вместе с молодью в реках Быстрая, Начилова и Авача в массе нагуливались половозрелые карликовые самцы, в загрязнённых реках они встречались единично. Судя по 6 экз. карликов из рек Левая Паужетка и Мутная-2, созревание самцов в загрязнённой среде запаздывает, они редко живут здесь после созревания дольше года (табл. 3). Средняя длина сеголеток из загрязнённых рек в середине августа была меньше, чем в реках с фоновыми условиями (44.3–45.1 против 45.2–46.1 мм). При этом в загрязнённых реках не ловились особи  $FL < 30$  мм, которые в фоновых водотоках попадались не единично. Меньше был и диапазон изменчивости длины сеголеток (21–24 против 26–29 мм). Молодь проходного экотипа в загрязнённых реках растёт медленнее (рис. 2а). Средний межгодовой коэффициент скорости роста мальмы возраста 0+–3+ в реках Левая Паужетка и Мутная-2 составил 0.33, в р. Мутная-1 – 0.34, Быстрая и Авача – 0.36, Начилова – 0.38. Средний диапазон изменчивости длины тела внутри возрастных групп 0+–3+ в выборках из загрязнённых рек составил 24–25 мм, из чистых – 29–41 мм.

В местах обитания изолированной жилой ручьевой мальмы загрязнение среды приводит к сокращению продолжительности её жизни и снижению размеров тела (как средних, так и максимальных показателей). Половое созревание происходит раньше и при меньших размерах, особенно у самок

**Таблица 3.** Размерно-возрастной состав мальмы *Salvelinus malma* в местах воспроизводства проходного экотипа в обследованных водотоках Камчатки в августе 2012 и 2014 гг.

Показатель	Водотоки					
	чистые			загрязнённые		
	Бс	Нч	Ав	ЛП	М-1	М-2
	Молодь					
Максимальная <i>FL</i> , мм	$\frac{151}{149}$	$\frac{153}{146}$	$\frac{159}{152}$	$\frac{129}{127}$	$\frac{129}{126}$	$\frac{131}{129}$
	Половозрелые карликовые самцы					
Длина ( <i>FL</i> ), мм:						
максимальная	211	178	219	156	—	130
при 50% созревании	134.4	131.5	134.2	137.2	—	130.5
$M \pm SD$	$151.8 \pm 3.53$	$147.6 \pm 2.55$	$166.9 \pm 3.25$	$147.4 \pm 3.91$	—	$130 \pm 0$
Возраст, лет:						
созревания	3.8	3.4	3.9	4.6	—	4.0
предельный	6	5	7	5	4	4

Примечание. Здесь и в табл. 4: над чертой — самцы, под чертой — самки;  $M \pm SD$  — среднее значение и среднее квадратичное отклонение.

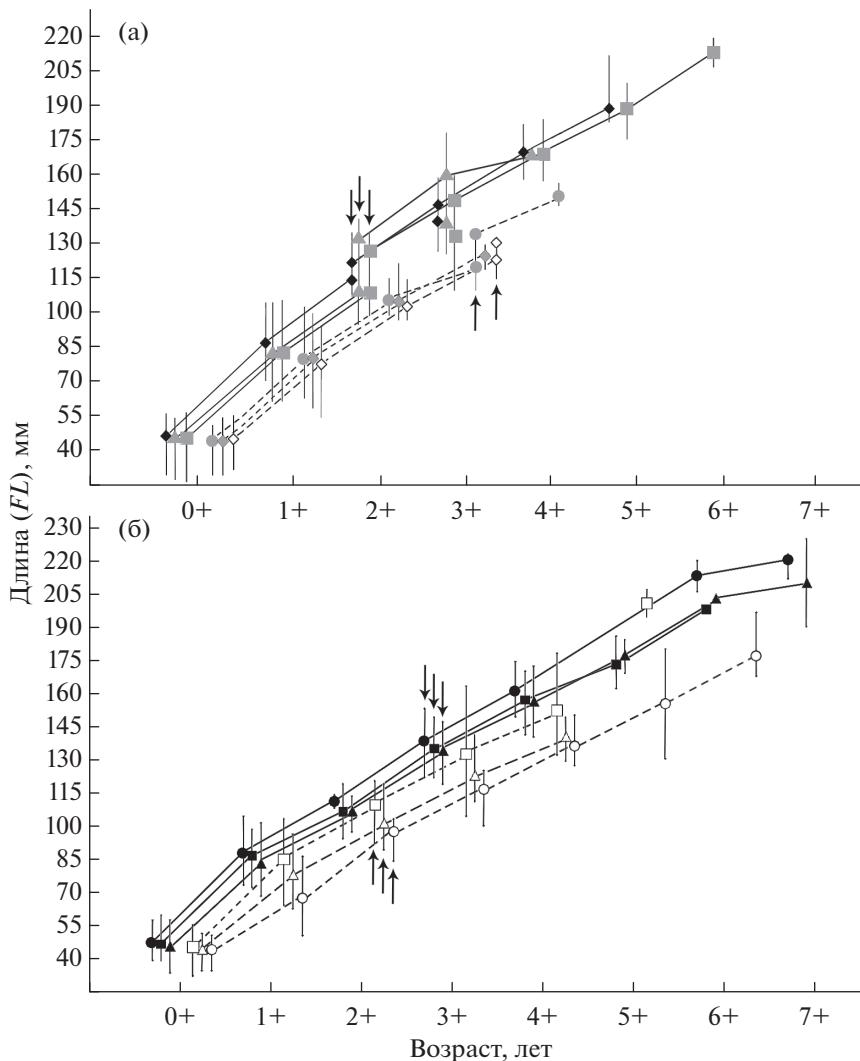
(табл. 4). Доля самок с возрастом сокращается, что не так явно проявляется в чистых водотоках. В августе сеголетки жилого ручьевого экотипа из загрязнённых водотоков были мельче, чем из чистых (средневыборочные размеры 44.1–44.7 мм против 45.3–46.8 мм); диапазон варьирования длины сеголетков в среднем по выборкам соответственно 16–23 и 18–24 мм. Средний коэффициент скорости роста жилой мальмы возраста 0+–4+ в руч. Нижнекошелевский составил 0.28, в руч. Тройной — 0.29, в р. Фальшивая — 0.30, во всех чистых водотоках — 0.31. Эти незначительные различия в коэффициентах по большей части обусловлены торможением роста мальмы возраста 3+–4+ в загрязнённых водотоках. Со второго года жизни диапазоны размерной изменчивости жилой мальмы одного возраста между водотоками не различаются, максимальный размах изменчивости по длине наблюдается в р. Фальшивая (рис. 2б). В этой реке были пойманы 6-летки *FL* 196–206 мм, которые не укладываются на траекторию линейного роста популяции. Тем не менее эти особи имеют все признаки жилых ручьевых производителей.

Соотношение длина–масса тела по возрастным группам молоди проходного и жилого экотипов достоверно не различается ( $U = 1.55$ ,  $p = 0.12$ ). При этом рыбы из всех загрязнённых рек характеризуются пониженной массой ( $U = 2.06$ ,  $p = 0.04$ ). У проходной мальмы из рек Левая Паужетка, Мутная-1 и Мутная-2 поле точек на графике длина–масса располагается фронтом ниже поля точек рыб из чистых рек (рис. 3а). Средняя упитанность молоди в выборках проходного экотипа в р. Мутная-2 составила 0.72, в р. Мутная-1 — 0.80, в

р. Левая Паужетка — 0.87, в это же время в р. Быстрая — 0.87, в р. Начилова 0.89, в р. Авача — 0.90. Средняя упитанность карликовых самцов из чистых рек равнялась 0.87.

Линия аппроксимации зависимости длина–масса у жилой ручьевой мальмы из загрязнённых рек имеет перегиб в районе  $FL \approx 120$  мм. До достижения этой длины молодь жилой мальмы из всех водотоков имеет очень близкое соотношение длина–масса, но у более крупных рыб из загрязнённых рек наблюдается отставание по весовому росту. Средняя упитанность половозрелой части популяции в руч. Нижнекошелевский составила 0.73, в р. Фальшивая — 0.77, в руч. Тройной и во всех чистых водотоках — 0.83. При  $FL > 130$  см в выборках из загрязнённых рек появлялись рыбы с явно пониженной массой (рис. 3б).

Значения ГСИ у карликовых и жилых ручьевых самцов статистически не различаются ( $U = 0.03$ ,  $p = 0.98$ ; в среднем по выборкам 19.4–22.5% против 17.0–27.8%). Единичные созревшие карликовые самцы из загрязнённых рек характеризуются низкими значениями ГСИ. В выборках жилого ручьевого экотипа из загрязнённых рек зарегистрированы как максимальные наблюдаемые, так и минимальные значения ГСИ в каждом возрастном классе. Достоверные различия по относительному размеру семенников между жилыми ручьевыми самцами из загрязнённых и чистых водотоков не выявлены ( $U = 1.86$ ,  $p = 0.06$ ). У карликовых самцов семенники достигают максимального развития в возрасте 3+, у жилых ручьевых самцов в чистых водотоках — в 4+, в загрязнённых — в 2+ или 3+ (в р. Фальшивая) (табл. 5).



**Рис. 2.** Траектории линейного роста мальмы *Salvelinus malma* из исследованных водотоков Камчатки: а – молодь проходного экотипа и карликовые самцы (для карликовых самцов 2+ и старше траектории роста приведены отдельно), б – жилая ручьевая мальма; (◆) – р. Быстрая, (▲) – р. Начилова, (◻) – р. Авача, (◊) – р. Левая Паужетка, (◊) – р. Мутная-1 (◊) – р. Мутная-2, (●) – р. Кававля, (■) – руч. Апачинский, (▲) – руч. Звонкий; (◻) – р. Фальшивая, (△) – руч. Тройной, (○) – руч. Нижнекошелевский; (†) – возраст начала полового созревания; (|) – пределы варьирования *FL*.

У жилых ручьевых самок с гонадами IV стадии зрелости наблюдается широкий размах изменчивости ГСИ (15–32%) и плодовитости (85–385 икринок) (табл. 5, рис. 4). Достоверные различия между выборками из чистых и загрязнённых водотоков по ГСИ не выявлены ( $U = 1.42, p = 0.16$ ). У самок из чистых водотоков этот показатель достигает максимальных значений в возрасте 4+, из загрязнённых – в возрасте 3+, при этом у старших рыб индекс снижается. Особо высокими значениями ГСИ отличаются короткоцикловые рыбы из руч. Тройной (в среднем 23.5% у самок и 27.8% – у самцов).

Абсолютная плодовитость самок жилого ручьевого экотипа в чистых и загрязнённых водотоках

составляет в среднем соответственно  $263 \pm 8.0$  и  $192 \pm 8.6$  икринок. Самой высокой плодовитостью характеризуется выборка из руч. Звонкий (273.2 (195–350) шт.), самой низкой – из руч. Нижнекошелевский (132.5 (85–215) шт.). На фоне большой внутривыборочной изменчивости по числу икринок различия между самками из двух групп водотоков по плодовитости достоверны ( $U = 4.92, p = 0.01$ ). Относительная плодовитость, наоборот, в загрязнённых водотоках выше, чем в чистых, –  $13 \pm 0.9$  (3–31) против  $10 \pm 0.5$  (3–16) икринок. Различия по относительной плодовитости проявляются менее контрастно, чем по абсолютной ( $U = 1.42, p = 0.15$ ). Максимальная относительная плодовитость отмечена у впервые созрев-

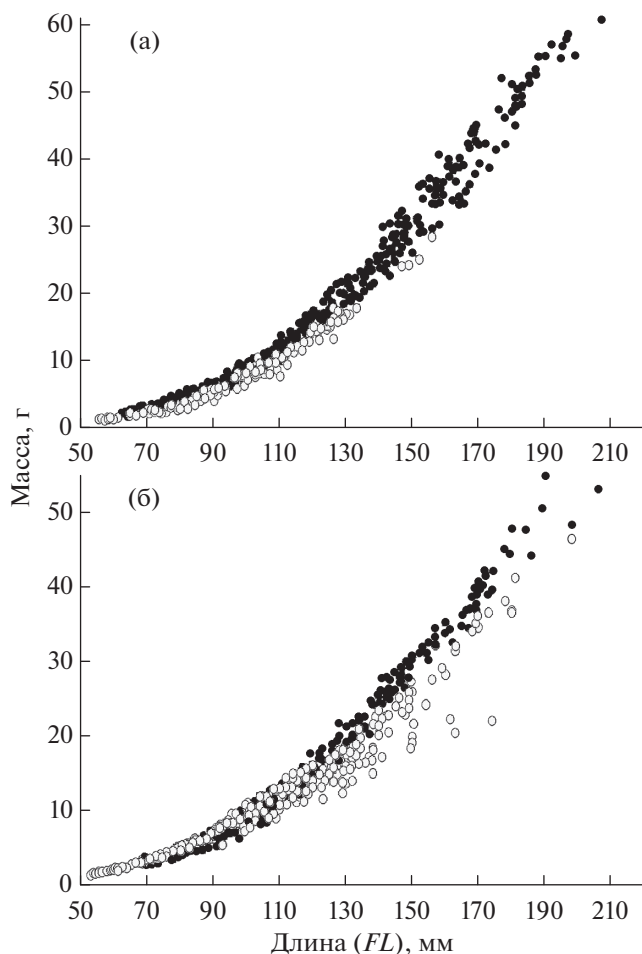
**Таблица 4.** Размерно-возрастной состав жилых ручьевых популяций мальмы *Salvelinus malma* в обследованных водотоках Камчатки в августе 2012 и 2014 гг.

Показатели	Водотоки					
	чистые			загрязнённые		
	Ап	Зв	Кв	Нк	Тр	Фл
Максимальная <i>FL</i> , мм	Молодь					
	$\frac{108}{118}$	$\frac{119}{123}$	$\frac{113}{117}$	$\frac{105}{104}$	$\frac{98}{104}$	$\frac{111}{118}$
Длина ( <i>FL</i> ), мм:	Половозрелые особи					
максимальная	$\frac{198}{167}$	$\frac{230}{179}$	$\frac{229}{206}$	$\frac{175}{198}$	$\frac{149}{140}$	$\frac{178}{206}$
при 50% созревании	$\frac{104.0}{124.0}$	$\frac{116.4}{124.8}$	$\frac{128.0}{129.6}$	$\frac{108.1}{112.0}$	$\frac{100.5}{103.9}$	$\frac{107.2}{114.3}$
<i>M</i> ± <i>SD</i>	$\frac{136.9 \pm 4.09}{142.0 \pm 4.34}$	$\frac{157.4 \pm 4.79}{149.3 \pm 4.36}$	$\frac{159.0 \pm 5.97}{150.9 \pm 7.03}$	$\frac{127.5 \pm 3.63}{136.3 \pm 5.11}$	$\frac{119.2 \pm 2.69}{116.1 \pm 3.04}$	$\frac{131.9 \pm 3.39}{137.5 \pm 5.38}$
Возраст, лет:						
созревания	$\frac{3.7}{4.1}$	$\frac{3.8}{4.1}$	$\frac{4.0}{4.0}$	$\frac{3.7}{3.9}$	$\frac{3.0}{3.5}$	$\frac{3.5}{3.7}$
предельный	7	8	8	7	5	6

**Таблица 5.** Гонадосоматический индекс мальмы *Salvelinus malma* с гонадами III–V стадии зрелости из исследованных водотоков Камчатки в августе 2012 и 2014 гг.

Водотоки	Возрастная группа, лет			
	2+	3+	4+	5+–6+
Чистые				
Бс	17.3 (11.5–21.8)	20.26 (12.2–27.7)	20.84 (15.7–28.9)	23.34 (21.6–25.2)
Нч	16.39 (10.2–24.1)	27.51 (15.6–33.2)	27.5	–
Ав	11,51 (9.2–14.8)	16.51 (10.1–28.3)	20.72 (17.4–27.5)	23.43 (19.5–29.3)
Ап	$\frac{17.42 (11.8–20.8)}{juv.}$	$\frac{18.09 (14.1–27.0)}{15.24 (12.8–16.5)}$	$\frac{21.93 (19.6–27.2)}{25.75 (23.1–28.4)}$	$\frac{20.50 (19.9–21.3)}{–}$
Зв	$\frac{juv.}{juv.}$	$\frac{18.85 (11.4–23.1)}{23.04 (17.6–28.2)}$	$\frac{23.10 (17.1–26.7)}{25.99 (23.2–28.7)}$	$\frac{20.40 (14.8–24.4)}{24.12 (23.2–25.0)}$
Кв	$\frac{juv.}{juv.}$	$\frac{15.48 (14.5–16.5)}{16.19 (13.8–17.8)}$	$\frac{21.19 (18.4–25.5)}{26.96 (25.9–27.8)}$	$\frac{22.54 (21.9–23.5)}{26.6}$
Загрязнённые				
ЛП + М-2	juv.	16.79 (14.0–20.0)	–	–
Нк	$\frac{20.10 (14.4–30.1)}{18.40 (17.6–18.9)}$	$\frac{16.77 (10.7–26.4)}{20.74 (16.0–29.8)}$	$\frac{23.30 (15.0–32.6)}{23.56 (13.0–32.7)}$	$\frac{20.76 (17.5–29.0)}{15.58 (10.4–24.2)}$
Тр	$\frac{28.41 (20.7–32.7)}{23.62 (10.5–29.5)}$	$\frac{29.07 (17.2–35.0)}{23.40 (18.2–27.9)}$	$\frac{23.00 (19.8–24.5)}{–}$	$\frac{–}{–}$
Фл	$\frac{12.53 (6.3–21.0)}{12.14 (7.2–19.9)}$	$\frac{19.84 (11.9–25.9)}{19.60 (10.0–29.6)}$	$\frac{18.18 (11.3–33.1)}{20.30 (14.9–23.3)}$	$\frac{16.44}{16.8 (14.1–19.3)}$

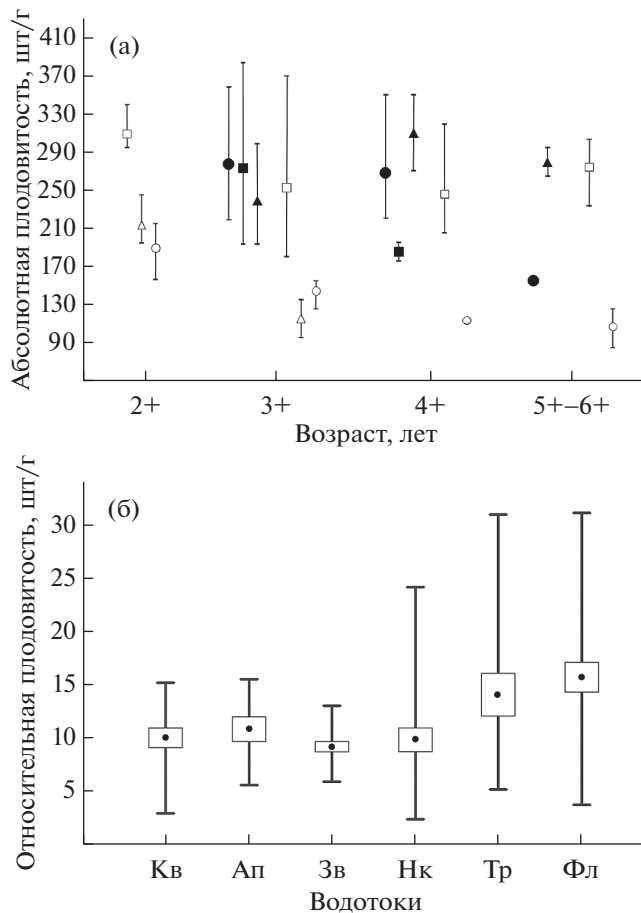
Примечание. За скобками – среднее значение, в скобках – пределы варьирования показателя; для жилого экотипа: над чертой – самцы, под чертой – самки; juv. – рыбы с гонадами I–II стадии зрелости.



**Рис. 3.** Соотношение длины и массы без полостных органов в выборках проходной (а) и жилой ручьевой (б) мальмы *Salvelinus malma* из исследованных водотоков Камчатки: (●) – чистых, (○) – загрязнённых.

ших самок в возрасте 2+ из руч. Тройной и р. Фальшивая. Рыбы из чистых и загрязнённых водотоков также заметно различаются по диаметру икринок. В руч. Звонкий показатель в среднем составлял 3.8–4.0 мм, в р. Кававля и руч. Апачинский – около 3.5 мм. Самые крупные икринки в яичниках самок из руч. Нижнекошелевский, Тройной и р. Фальшивая имели диаметр 3.1 мм.

Во всех водотоках преднерестовые жилые ручьевые особи характеризуются значительной размерной изменчивостью ооцитов (разные стадии вителлогенеза), что свидетельствует о возможности повторного нереста самок жилого экотипа. При этом, судя по возрастному составу половозрелой части популяций, самки из ручьёв Тройной и Апачинский могут нереститься лишь дважды, а из руч. Нижнекошелевский и р. Кававля – до четырёх раз. Примечательно, что в старших возрастных группах (среди рыб, которые с



**Рис. 4.** Абсолютная (а) и относительная плодовитость (б) жилой ручьевой мальмы *Salvelinus malma* из исследованных водотоков Камчатки; (●) – среднее значение, (□) – среднее квадратичное отклонение, (Т) – пределы варьирования; Кв – р. Кававля, Ап – руч. Апачинский, Зв – руч. Звонкий, Нк – руч. Нижнекошелевский, Тр – руч. Тройной, Фл – р. Фальшивая; обозначения водотоков см. на рис. 2.

большой вероятностью уже нерестились) плодовитость была заметно ниже.

Старшая молодь ( $FL > 100$  мм) и взрослые особи мальмы из загрязнённых водотоков отличаются увеличенной печенью (рис. 5а). В выборках молоди проходного экотипа и карликовых самцов из чистых рек средний ИП находится на уровне 2.1–2.3%, из загрязнённых – 3.0–3.2%. У жилых ручьевых рыб этот показатель в группах сравнения варьирует в пределах соответственно 2.0–2.1 и 2.8–3.0%. Различия по ИП между чистыми и загрязнёнными водотоками высоко достоверны ( $U = 13.98, p = 0.00$ ), в то время как между экотипами – недостоверны ( $U = 0.91, p = 0.36$ ). Также не удалось установить связь относительной массы печени с размерами проанализированных рыб, их полом и стадией зрелости.

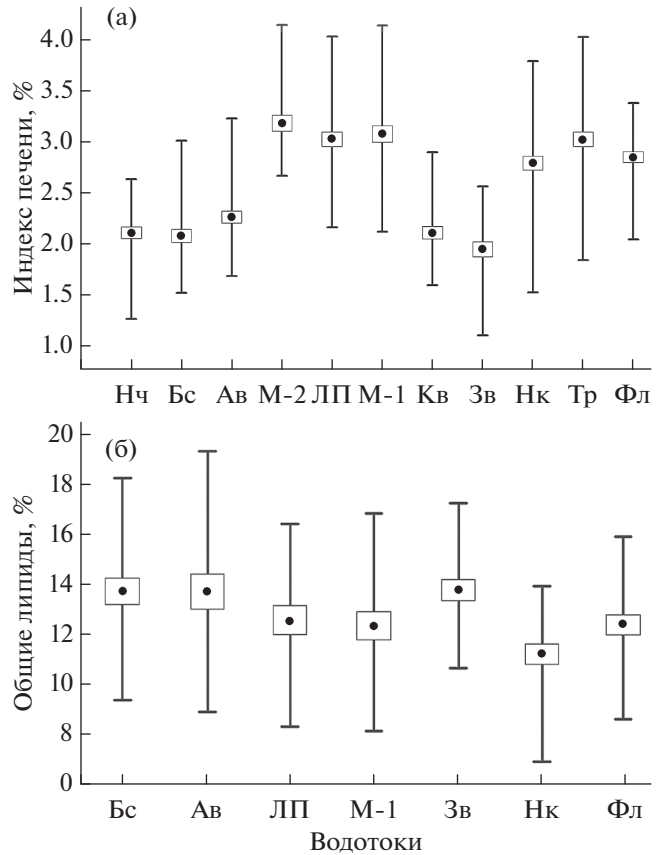


Жирность мышечной ткани старшей молоди мальмы обоих экотипов в чистых водотоках достоверно выше, чем в загрязнённых ( $U = 3.72, p = 0.00$ ): в среднем 13.7–13.9% против 11.2–12.6% (рис. 5б). Достоверные различия между молодью проходного и жилого ручьевого экотипов не выявлены ( $U = 1.37, p = 0.17$ ). При этом проанализированные выборки заметно различаются размахом изменчивости показателя: у молоди жилого экотипа он ниже в среднем на 20%. Максимальным содержанием ОЛ и минимальной изменчивостью показателя отличаются рыбы из чистого руч. Звонкий. Связь жирности мышечной ткани с полом не достоверна ( $U = 0.53, p = 0.60$ ), при этом обнаружена некоторая корреляция показателя с массой тела: для проходных рыб  $r = 0.39$ , для жилых –  $r = 0.31$ .

У рыб из загрязнённых рек выявлен ряд контрастных, визуально различимых патологических изменений внешних и внутренних органов. Представители обоих экотипов отличаются светлой (блёклой) окраской. У большинства особей жабрные лепестки анемичные и чрезмерно ослизнённые. У 80% особей (все возрастные группы) из рек Мутная-1 и Мутная-2 на брюшной стороне тела наблюдались подкожные кровоизлияния, такие рыбы также единично встречались в р. Левая Паужетка. Общими признаками для всех выборок из загрязнённых рек являются зернистость печени (особенно в районе желчного пузыря), сотовая структура селезёнки и её разрастание в каудальном направлении. У всех жилых ручьевых самцов и 80% самок присутствовали те или иные фенотипические гонады. Наиболее тяжёлые формы патологии яичников обнаружены в выборках из руч. Тройной и р. Фальшивая. Здесь у 2/3 половозрелых самок дистальная часть яичников диффузно содержала кровяные тромбы и участки с тёмными ооцитами. Среди карликовых самцов из чистых рек 2/3 особей также имели разнообразную фенотипическую семенников, так что, вероятно, аномалии развития гонад в целом характерны для особей мальмы, созревающих в пресных водах.

## ОБСУЖДЕНИЕ

В ходе работ выявлены общие черты и специфические особенности реакции проходного и жилого ручьевого экотипов камчатской мальмы на воспроизводство в условиях хронического сублетального загрязнения. В реках с избыточным природным содержанием минеральных взвесей и тяжёлых металлов, где размножается проходная мальма, прочие виды камчатских лососёвых, за редким исключением, не воспроизводятся. Численность молоди мальмы (особенно старших возрастных групп) здесь понижена, массового созревания карликовых самцов не происходит. По сравнению с рыбами из рек с фоновыми условия-



**Рис. 5.** Индекс печени (а) и содержание общих липидов в мышцах (б) в выборках мальмы *Salvelinus malma* из исследованных водотоков Камчатки: Нч – р. Начилова, Бс – р. Быстрая, Ав – р. Авача, М-2 – р. Мутная-2, ЛП – р. Левая Паужетка, М-1 – р. Мутная-1; ост. обозначения см. на рис. 4.

ми обитающая в зоне загрязнения молодь растёт медленнее, у неё понижена размерная изменчивость, упитанность и жирность мышечной ткани, увеличена печень и селезёнка. Встречаются рыбы с подкожными кровоизлияниями, анемичными жабрами, визуальными различимыми патологиями внутренних органов.

В жилых ручьевых популяциях природное загрязнение среды вызывает сокращение продолжительности жизни, уменьшение размеров рыб всех возрастов. Половое созревание происходит раньше и при меньших размерах. При этом скорость линейного роста молоди и диапазон размерной изменчивости внутри возрастных классов в популяциях из чистых и загрязнённых рек сопоставимы за счёт присутствия в загрязнённых реках особей с высокой индивидуальной скоростью роста (маркируется пониженным коэффициентом эксцесса распределения длины тела). У созревающей жилой ручьевой мальмы из загрязнённых рек начинает проявляться отставание по весовому росту, в старших возрастных группах

появляются особи с экстремально низкой упитанностью, что, вероятно, является следствием хронического истощения и ведёт к снижению жизнеспособности. Среди таких особей 2/3 – самцы, все они отличаются низкими значениями ГСИ. В выборках проходного экотипа особи с подобными “выбывающимися” показателями не встречаются. Вероятно, если подобная молодь и возникала, она скатывалась из зоны загрязнения в нижнее течение.

У основной части созревающих особей жилого ручьевого экотипа в загрязнённых реках развитие гонад происходит без отставания, ГСИ и относительная плодовитость не ниже, чем в чистых водотоках. На этом фоне абсолютная плодовитость ниже, а икра мельче. Максимальной относительной плодовитостью обладают впервые нерестящиеся самки, у старших особей показатель ниже, в гонадах наблюдаются множественные кровоизлияния и тяжёлые морфологические девиации.

Описанные изменения биологических характеристик мальмы из загрязнённых водотоков хорошо согласуются с теорией развития физиологического стресса у рыб (Моисеенко, 2005). В ответ на ухудшение качества среды у рыб повышается общий уровень метаболизма и сопряжённые с ним энергетические затраты. При обитании на пределах адаптационных возможностей происходит истощение резервов организма, что выражается, в частности, в торможении соматического роста и увеличении объёма внутренних органов, выполняющих функцию детоксикации. Изменение упитанности, ГСИ и ПИ коррелирует с интенсивностью аккумуляции токсикантов в организме рыб (Pyle et al., 2005).

При отсутствии преград для денатантной миграции существование в неблагоприятной среде вызывает усиление ската молодёжи мальмы, помимо мотивированной миграции важную роль приобретают внешне обусловленные побудительные механизмы (Павлов и др., 2007). В первую очередь зону загрязнения покидает молодёжь, которая не нашла подходящих кормовых микростаций (в загрязнённой среде логично ожидать низкое обилие кормового бентоса). Также мигрируют ослабленные особи территориальной группировки. Таким путём из населения рек с вулканическим загрязнением исключаются особи с крайними значениями уровня метаболической активности. Интенсивность откочёвки самок выше, до этапа смолтификации (или полового созревания у самцов) в зоне загрязнения доживают единичные особи.

Напротив, в жилых ручьевых популяциях мальмы должен проходить направленный отбор на интенсификацию уровня метаболизма. Специализация популяций связана с педоморфозом, сокращением морфогенеза и ускорением репро-

дуктивных циклов. Приоритет в размножении получают самые быстро растущие и быстро созревающие особи, которые при этом смогли эффективно противодействовать интоксикации и повреждениям покровов минеральными взвесями. Жизненная стратегия направлена на завершение цикла размножения до накопления в организме необратимых патологий. Несмотря на то что детоксикация и гаметогенез происходят в ущерб соматическому росту, рыбы из загрязнённых рек характеризуются скоростью линейного роста, не уступающей таковой жилых рыб из чистых водотоков. Вопреки неизбежному запаздыванию развития вследствие более мелких размеров ооцитов сеголетки из загрязнённых водотоков также не уступают в скорости роста. Можно ожидать, что вектор развития ручьевых популяций в водотоках с вулканическим загрязнением имеет эволюционное значение, и в случае глобальных изменений условий среды устойчивые к стрессу группировки получат приоритет в распространении.

В результате проведённых исследований установлено, что природное загрязнение мест эмбрионального развития и последующего нагула камчатской мальмы приводит к неидентичным последствиям для популяций проходного и жилого ручьевого экотипов. У молодёжи проходной мальмы, которая не скатилась из зоны загрязнения, стресс и токсикоз вызывают замедление скорости роста, снижение упитанности и жирности мышечной ткани, увеличение печени. Ослабленная молодёжь покидает загрязнённые участки до начала этапа смолтификации (или полового созревания у самцов). В жилых ручьевых популяциях проявляется вектор на прогенез и ускорение полового созревания. Анаболические процессы направлены на рост гонад и сохранение относительной плодовитости в ущерб соматическому росту и размеру ооцитов. В процессе созревания максимально ослабленные особи погибают.

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта РФФИ № 14-04-01433 “а”; обработка данных частично профинансирована Российским научным фондом, грант № 14-17-00155.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Васильев А.С., Буйневич А.В. 2004. Морфопатологический анализ состояния органов и тканей массовых видов рыб Рыбинского водохранилища // Матер. Всерос. науч.-практ. конф. “Проблемы иммунологии, патологии и охраны здоровья рыб”. М. С. 243–252.

Есин Е.В. 2015а. Нарушения развития у лососевых рыб (Salmonidae) в условиях масштабного вулканического загрязнения мест воспроизводства (на примере камчатской мальмы *Salvelinus malma*) // Онтогенез. Т. 46. № 2. С. 114–125.

- Есин Е.В. 2015б. Ручьевая мальма *Salvelinus malma* полуострова Камчатка // Вопр. ихтиологии. Т. 55. № 2. С. 180–195.
- Есин Е.В., Сорокин Ю.В., Метальникова К.В. 2014. Биология жилой мальмы *Salvelinus malma* (Salmonidae) из реки с повышенной природной концентрацией токсикантов и взвеси (восточный вулканический пояс Камчатки) // Там же. Т. 54. № 1. С. 68–77.
- Мина М.В., Клевезаль Г.А. 1976. Рост животных. Анализ на уровне организма. М.: Наука, 291 с.
- Моисеенко Т.И. 2005. Экоотоксикологический подход к оценке качества вод // Вод. ресурсы. Т. 32. № 2. С. 184–195.
- Моисеенко Т.И., Лукин А.А. 1999. Патологии рыб в загрязненных водоемах Субарктики и их диагностика // Вопр. ихтиологии. Т. 38. № 4. С. 535–547.
- Нормативы качества воды водных объектов рыбохозяйственного значения. 2011. М.: Изд-во ВНИРО, 257 с.
- Павлов Д.С., Лупандин А.И., Костин В.В. 2007. Механизмы покатной миграции молоди речных рыб. М.: Наука, 213 с.
- Павлов Д.С., Кузищин К.В., Груздева М.А. и др. 2013. Разнообразии жизненной стратегии мальмы *Salvelinus malma* (Walbaum) (Salmonidae, Salmoniformes) Камчатки: онтогенетические реконструкции по данным рентгенофлуоресцентного анализа микроэлементного состава регистрирующих структур // ДАН. Т. 450. № 2. С. 240–244.
- 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.
- Савваитова К.А. 1960. О карликовых самцах рода *Salvelinus* (Salmonidae) // Докл. АН СССР. Т. 135. № 1. С. 217–220.
- Савваитова 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.
- Чалов С.Р., Есин Е.В. 2015. Принципы экологической классификации рек районов современного вулканизма (на примере Камчатки) // География и природ. ресурсы. № 1. С. 80–87.
- Черешнев И.А., Волобуев В.В., Шестаков А.В., Фролов С.В. 2002. Лососевидные рыбы Северо-Востока России. Владивосток: Дальнаука, 496 с.
- Knicht J.A., Anderson S., Rawle J.M. 1972. Chemical basis of the sulfo-phospho-vanillin reaction for estimating total serum lipids // Clin. Chem. V. 18. № 3. P. 199–202.
- Pyle G.G., Rajotte J.W., Couture P. 2005. Effects of industrial metals on wild fish populations along a metal contamination gradient // Ecotoxicol. Environ. Saf. V. 61. № 3. P. 287–312.