

**РАЗНООБРАЗИЕ И ОСОБЕННОСТИ БИОЛОГИИ
ЭНДЕМИЧНЫХ ФОРМ ГОЛЬЦА *SALVELINUS
MALMA* ИЗ БАССЕЙНА ОЗ. КРОНОЦКОГО
(ВОСТОЧНАЯ КАМЧАТКА)**

Г. Н. Маркевич**, ***, *Л. А. Анисимова****, *Е. А. Салтыкова**,
*Е. С. Бочарова****, *О. Ю. Бусарова*****, *Е. В. Есин***, *******,
*Р. Кнудсен********

**Московский государственный университет
(МГУ) им. М. В. Ломоносова, биологический факультет*

***Кроноцкий государственный природный
биосферный заповедник, Елизово*

****Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного
хозяйства и океанографии (ВНИРО), Москва*

*****Приморская государственная
сельскохозяйственная академия, Уссурийск*

******Департамент арктической и морской биологии,
Университет Тромсе, Норвегия*

**DIVERSITY AND THE LIFE CYCLE OF THE ENDEMIC
MORPHS OF DOLLY VARDEN *SALVELINUS MALMA* FROM
THE KRONOTSKOE LAKE WATERSHED
(EASTERN KAMCHATKA)**

G. N. Markevich**, ***, *L. A. Anisimova****, *E. A. Saltikova**,
*E. S. Bocharova****, *O. Y. Busarova*****, *E. V. Esin***, *******,
*R. Knudsen********

**Moscow State University (MSU) by M. V. Lomonosov, Faculty of Biology*

***Kronotsky Federal Nature Biosphere Reserve, Elizovo*

****Russian Federal Research Institute of Fisheries
and Oceanography (VNIRO), Moscow*

*****Primorskaya State Academy of Agriculture, Ussuriisk*

******Department of Arctic and Marine Biology, University
of Tromsø, Norway*

Комплекс эндемичных форм гольцов Кроноцкого озера представляет собой яркий пример последствий новейших микроэволюционных процессов в изолированной экосистеме. Первые сведения о гольцах, обитающих в озере, были получены чуть более века назад в ходе Камчатской экспедиции Ф. П. Рябушинского (Шмидт и др., 1916). Детальные исследования разнообразия гольцов впервые проведены в 1970-х годах. По их

результатом вышла монография, в которой обнаруженное разнообразие представлено в виде нового узкоареального вида и двух подвидов мальмы (Виктровский, 1978). Впоследствии все три группы были описаны как самостоятельные виды (Глубоковский, 1995). Более новые исследования показали, что таксономический статус симпатричных кроноцких гольцов сомнителен, их следует рассматривать как формы северной мальмы *Salvelinus malma complex* (Сенчукова и др., 2012; Osberg et al., 2009).

Современные исследования механизмов формирования и устойчивого поддержания разнообразия комплекса форм гольцов проводятся в рамках совместного проекта Кроноцкого государственного заповедника и биологического факультета МГУ им. М. В. Ломоносова. Выявлено, что в озере обитает не три, а как минимум пять форм гольцов. Две новые формы были обнаружены в профундали озера и получили название «большеротых» и «малоротых» гольцов. Ниже приведена краткая характеристика морфологии и образа жизни гольцов-эндемиков оз. Кроноцкое.

Белый голец. Предельные размеры 75 см, масса – 4 кг. Половой зрелости достигает при длине тела 30 см в возрасте 5–7 лет. Имеет крупную коническую голову с относительно коротким рылом, челюсти равной длины. Молодь нагуливается в верхнем течении впадающих в озеро рек 2–3 года, питаясь бентосными беспозвоночными, и, достигнув длины 5–10 см, мигрирует в озеро. Неполовозрелые рыбы обитают у берегов и питаются в основном легочными моллюсками и личинками хирономид. По мере роста рыбы начинают потреблять рыбную пищу, крупные половозрелые особи полностью переходят к хищничеству, охотясь за кокани и молодь гольцов. Для белого гольца характерна очень высокая степень зараженности паразитами, что связано с реинвазией при неизбежном хищничестве. Наиболее сильно рыбы заражены трематодой *Crepidostomum* spp. (среднее число паразитов на рыбу (ИО) = 242), передающейся амфибиотическими насекомыми и гаммарусами, и цестодой *Proteocephalus longicollis* (ИО=183), промежуточными хозяевами которой являются планктонные ракообразные. Нерестовая миграция белых гольцов длится с середины августа до середины сентября. Размножение проходит в порожистых верховьях основных русел рек, гнезда строятся на границах эрозионных ям и сливов порогов.

Носатый голец. Предельные размеры 40 см, масса – 600 г. Созревает при длине 25–30 см в возрасте 5–6 лет. Голова некрупная, рыло короткое, верхняя челюсть длиннее нижней. Рот маленький, занимает нижнее или полунижнее положение. Молодь проводит 2–3 года в реках вблизи нерестилищ. В подавляющем числе случаев она занимает участки со спокойным течением в боковых протоках, вдоль нависающих берегов или в древесных завалах. В питании доминируют личинки амфибиотических

насекомых. После ската в озеро носатые гольцы распределяются по мелководьям (до глубины 10 м), предпочитая участки с галечными грунтами или крупнокаменистыми глыбовыми навалками. Основными объектами питания являются гаммарусы и личинки насекомых. По характеру питания и зараженности паразитами выделяется две экологические группы. Около 80 % рыб потребляют исключительно гаммарид, остальные предпочитают личинок амфибиотических насекомых. Рыбы, питающиеся гаммарусами, заражены *Cyathocephalus truncatus* (ИО=237), *Cystidicola farionis* (ИО=183) и *Crepidostomum* spp. (ИО=1082); питающиеся другими бентосными организмами – *Phyllodistomum umblae* (ИО=25) и *Diplostomum gasterostei* (ИО=67), которые проникают в рыб при контакте с моллюсками. Нерестовая миграция носатых гольцов начинается с десятых чисел августа и продолжается до середины сентября. Нерест происходит в среднем течении крупных рек ниже порожистых участков. Для размножения носатые гольцы выбирают мелководные участки вдоль намываемого берега, боковые протоки, места слияния рукавов в зоне подпора или в расширениях магистрального русла со спокойным течением.

Длинноголовый голец. Предельные размеры 65 см, масса – 2.2 кг. Половой зрелости достигает при длине 50 см в возрасте 5–6 лет. Голова конической формы, низкая, с очень длинным рылом и конечным ртом; верхняя челюсть длиннее нижней и заходит далеко за край глаза. Биология молоди не изучена. Неполовозрелые и половозрелые особи в озере ведут сходный образ жизни: обитают в открытых водах, к берегам подходят редко. Зимой концентрируются в заливах. Основным объектом питания является планктоноядная форма кокани. Среди наиболее характерных паразитов *Proteocephalus longicollis* (ИО=354), *Eubothrium salvelini* (ИО=207) и *Neoechinorhynchus salmonis* (ИО=226). Нерестовый ход описан для среднего течения рек Унана и Лиственничная. Созревающие рыбы на IV стадии зрелости попадают в среднем течении с середины августа по первые числа сентября. Нерестилища пока не найдены, но, судя по косвенным признакам, они находятся в верховьях отдельных притоков указанных выше рек.

Большеротый голец. Рыбы среднего размера длиной до 25–30 см, массой 150–250 г. Половой зрелости достигают при длине 25 см в возрасте 5–6 лет. Голова массивная, с очень крупной изогнутой нижней челюстью, которая выступает вперед верхней, отчего рот смещен в верхнее положение. Судя по всему, образ жизни молоди и взрослых рыб сходен. Большеротые гольцы населяют профундаль озера, предпочитая участки с мягкими илистыми грунтами. Максимальная численность отмечена у дна в горизонте 30–60 м, отдельные экземпляры попадают на глубинах до 100 м. Рыбы распределены по водоему равномерно, встречаются как

в открытой части, так и на глубоководных участках заливов. В питании преобладают личинки хирономид, олигохеты и мелкие двустворчатые моллюски. По сравнению с тремя предыдущими формами большеротые гольцы имеют слабое заражение паразитами: для них характерны цестоды *Proteocephalus longicollis* (ИО=19) и *Eubothrium salvelini* (ИО=10), которые могут передаваться рыбам придонной копеподой *Acantocyclops gigas*. Большеротые гольцы не мигрируют на нерест в притоки, а размножаются непосредственно в профундали озера.

Малоротый голец. Мелкие рыбы длиной 15–20 см и массой 60–100 г. Половой зрелости достигают при длине 15 см в возрасте 5–6 лет. Голова короткая, челюсти равной длины. Рот конечный, верхняя челюсть не заходит за край глаза. Биология молодежи не изучена. Старшие рыбы равномерно населяют глубоководную часть водоема, максимум численности отмечен в горизонте 20–50 м, отдельные экземпляры попадаются на глубинах до 100 м. В темное время суток малоротые гольцы подходят ближе к берегам. В пище преобладают личинки хирономид и олигохеты, встречаются имаго насекомых и планктон. Доминирующие паразиты *Proteocephalus longicollis* (ИО=67) и *Diplostomum gasterostei* (ИО=67) маркируют преимущественное питание у дна. Характерной особенностью малоротых гольцов является наличие у них в полости тела нематод *Philonema oncorhynchi*, по длине сопоставимых с длиной самих рыб. Нерестовая биология не изучена, однако наиболее вероятно, что нерестилища расположены непосредственно в озере. Особи с гонадами на V стадии зрелости ловятся в пелагиали северо-восточной части озера.

Анализ 11 полиморфных микросателлитных локусов гольцов показал, что наиболее явно от общего пучка форм отделяются длинноголовые и большеротые гольцы. Данные группы обладают достоверными отличиями по 7 микросателлитным локусам, что свидетельствует об их полной репродуктивной изоляции. Остальные группы не поддаются разделению по исследованным локусам, что может свидетельствовать о неполной или недавней изоляции между ними. Для уточнения репродуктивных связей всех форм в настоящее время проводятся дополнительные молекулярно-генетические исследования.

Сравнивая разнообразие гольцов оз. Кроноцкого с аналогичными «букетами» форм из других водоемов северной Голарктики, следует отметить ряд общих черт. В частности, наиболее жесткому отбору подверглись группы, находящиеся на крайних границах ресурсных осей пелагиаль – бенталь. Подобный тип специализации свойствен многим группам рыб, обитающим в умеренных и северных широтах. Случаи разделения гольцов на пелагическую и профундальную (бентическую) формы отмечены для водоемов Скандинавии, Великобритании, Канады.

С другой стороны, «букет» форм гольцов оз. Кроноцкого имеет ряд специфических черт, одной из которых является чрезвычайно высокое число морфотипов. На данный момент комплекс гольцов оз. Кроноцкого можно признать не только самым разнообразным для северной мальмы, но и для всех гольцов рода *Salvelinus* в целом. По всей видимости, формирование современного разнообразия происходило в два этапа. На первом обособились две формы: профундальная (обитающая ниже термоклина) с озерным нерестом и пелагическая (обитающая выше термоклина) с речным нерестом. Второй этап диверсификации был связан с освоением речных нерестилищ разного типа с различными инкубационными условиями. Разделение большеротых и малоротых гольцов можно рассматривать как вторичную диверсификацию в ресурсных осях пелагиаль-бенталь, которое может быть также связано с освоением различных нерестилищ или разным временем нереста данных форм.

ЛИТЕРАТУРА

- Викторовский Р. М. 1978. Механизмы видообразования у гольцов. М. : Наука. 112 с.
- Глубоковский М. К. 1995. Эволюционная биология лососевых рыб. М. : Наука. 343 с.
- Сенчукова А. Л., Павлов С. Д., Мельникова М. Н., Мюге Н. С. 2012. Генетическая дифференциация гольцов (род *Salvelinus*) из озера Кроноцкого на основе анализа митохондриальной ДНК // Вопр. ихтиологии. Т. 52. № 4. С. 489–499.
- Шмидт П. Ю., Державин А. Н., Лебедев В. Н. 1916. Камчатская экспедиция Федора Павловича Рябушинского. Отдел зоологический. Вып. 1. Работы Зоол. отдела на Камчатке в 1908–1909 гг. М. 402 с.
- Osberg C. O., Pavlov S. D., Hauser L. 2009. Evolutionary relationships among sympatric life history forms of Dolly Varden inhabiting the landlocked Kronotskoe lake, Kamchatka, and a neighboring anadromous population // Trans. Amer. Fish. Soc. Vol. 138. P. 1–14.