

РЕЧНЫЕ ДЕРИВАТЫ ЭНДЕМИЧНЫХ ФОРМ ГОЛЬЦА *SALVELINUS MALMA* (SALMONIDAE) ОЗ. КРОНОЦКОЕ (РОССИЯ, КАМЧАТКА)

Г. Н. Маркевич*, Е. В. Есин

Кроноцкий государственный биосферный заповедник, Россия

*e-mail: g-markevich@ya.ru

Поступила в редакцию: 04.04.2018

В составе популяций эндемичных форм гольцов (*Salvelinus malma*) бассейна оз. Кроноцкое (Камчатка, Россия) найдены ранее не описанные оседлые речные группы. В отличие от рыб, реализующих озерно-речной образ жизни, такие особи не мигрируют на нагул в озеро, а достигают половой зрелости в реках вблизи нерестилищ. У наиболее генерализованной формы, белого гольца, в реках созревает часть самцов и самок. У носатых гольцов предрасположенность к образованию оседлых карликовых самцов зависит от характера русла нерестовой реки и наличия в нем удобных местообитаний. У наиболее специализированной формы, длинноголового гольца, оседлые речные особи не обнаружены. Несмотря на однотипные условия обитания в притоках озера, по морфологии речные дериваты ближе к соответствующей форме, чем друг к другу или к предковой мальме. Единая траектория морфологической специализации в группах с контрастной жизненной стратегией указывает на генетическую детерминированность развития форм. Придание речным группам кроноцких гольцов статуса отдельных форм неправомерно. Обнаруженное морфологическое единство озерно-речных гольцов и их речных дериватов позволяет предложить использование последних в программах восстановления популяций лососевых с нарушенным разнообразием жизненных стратегий.

Ключевые слова: восстановление популяций, жизненные стратегии, жилые формы, микроэволюция, структура популяции

Введение

Лососевые рыбы характеризуются сложной популяционной структурой и реализуют различные варианты жизненной стратегии, от оседлой жилой до проходной. Выбор жизненной стратегии обычно происходит в каждом поколении, во многом определяется метаболической и социальной активностью особей (Thorpe, 1989, 2007). У большинства представителей семейства наиболее быстрорастущие агрессивные мальки могут начать созревать без миграции в море или озеро, становясь так называемыми карликовыми самцами (Савваитова, 1960; Fleming & Reynolds, 2004). Поскольку для созревания самок требуется больше ресурсов, оседлые группы часто представлены исключительно карликовыми самцами (Fleming & Reynolds, 2004; Makhrov et al., 2013). При отсутствии барьеров для миграции самостоятельные жилые популяции возникают в зоне экологического оптимума воспроизводства. В частности, проходная чавыча *Oncorhynchus tshawytscha* (Walbaum, 1792) образовала множество жилых популяций после интродукции в высококормные реки Новой Зеландии (Ayson, 1910; Flain, 1981; Gibbs, 1981). Нерка *Oncorhynchus nerka* (Walbaum, 1792) многократно образовывала жилую форму – кокани в Британской Ко-

лумбии (Ricker, 1940; Nelson, 1968; Taylor et al., 1997). Многочисленные жилые популяции кумжи *Salmo trutta* Linnaeus, 1758 образовались в притоках Черного, Каспийского и Аральского морей из проходной формы (Владимиров, 1948; Кудерский, 1974; Саидов, Магомедов, 1989). Северная мальма *Salvelinus malma* (Walbaum, 1792) в зоне своего оптимума на Камчатке реализует все возможные варианты жизненной стратегии, доступные лососевым, включая разнообразные ручьевые, речные и озерно-речные варианты (Савваитова, 1989).

В ряде случаев камчатская мальма оказалась изолирована в озерно-речных системах выше непреодолимых завалов, порогов, пересохших участков и т.п. В крупнейшем озере полуострова – Кроноцком – изоляция мальмы произошла 12–14 тысяч лет назад в результате перекрытия вытекающей реки лавовым потоком (Smirnov, 2012). Современное разнообразие мальмоидных гольцов Кроноцкого озера представлено семью эндемичными формами (Markevich et al., 2018), происхождение которых от единого предка подтверждено структурой сети гаплотипов митохондриальной ДНК (Radchenko et al., 2006; Ostberg et al., 2009; Senchukova et al., 2012). В составе фауны присутствуют две формы, жиз-

ненный цикл которых связан с озерной котловиной (большеротый и малоротый гольцы), а также пять форм с озерно-речным образом жизни. Три формы носатых гольцов эксплуатируют ресурсы литорали и нерестятся в среднем течении разных притоков. Специализированный эпилимнический хищник длинноголовый голец на нерест поднимается в истоки крупнейших рек. Всеядный белый голец имеет максимально широкое распространение в озере и нерестится в верхнем течении ряда притоков. Некоторые авторы рассматривали озерно-речные формы кроноцких гольцов как самостоятельные виды (Викторовский, 1978; Глубоковский, 1995).

Первые 2–3 года жизни молодь озерно-речных форм (видов) кроноцких гольцов проводит в притоках вблизи нерестилищ. В отличие от взрослых особей, занимающих в озере разные трофические ниши (Есин, Маркевич, 2017), образ жизни и питание на речном этапе однотипны: молодь населяет участки горного русла, эрозионные ямы и боковые протоки, питается всеми доступными кормами (Esin et al., 2018). Часть речных биотопов, населенных молодь, характеризуется богатой кормовой базой, что создает предпосылки для возникновения оседлых групп и карликовых самцов. Тем не менее, речные экотипы гольцов бассейна оз. Кроноцкое в литературе не описаны. Так называемая «речная реликтовая мальма», рассматриваемая ранее как специализированная форма (Ostberg et al., 2009; Pavlov et al., 2013), по современным представлениям является локальной группировкой белого гольца, которая заходит в нижнее течение рек на откорм икрой во время нереста кокани (Markevich et al., 2018).

Мы предполагаем, что ввиду разной степени специализации способность к образованию оседлых групп в зоне нереста у разных форм кроноцких гольцов не одинакова. Изучение оседлых дериватов проходных и озерно-речных популяций лососевых важно с точки зрения планирования мероприятий по охране и восстановлению стад, находящихся в депрессивном состоянии. Разнообразие кроноцких гольцов угрожает строительство рыбохода и создание в бассейне стада проходной нерки (Бугаев, Кириченко, 2008; Маркевич и др., 2018). Конкуренция с лососями-интервентами за места нереста и нагула молоди может привести к деградации части экологических групп эндемичных гольцов. В связи с этим, цель данной работы – выявить и описать оседлые речные группы пяти форм гольцов, нерестящихся в притоках оз. Кроноцкое.

Материал и методы

Обследование притоков оз. Кроноцкое провели в августе – октябре 2013–2015 гг. в период нереста. Обловами охватили участки нереста всех пяти озерно-речных форм, включая всеядных белых гольцов (W), хищных длинноголовых гольцов (L) и трех форм бентосоядных носатых гольцов (N1, N2 и N3) (рис. 1).

На каждом участке русла длиной 1.5–2.0 км использовали сачки, удебные снасти и жаберные сети с ячейей 18–25 мм. Всего было поймано и проанализировано 278 половозрелых озерно-речных и 56 оседлых речных рыб. У всех особей измерили длину по Смитту и массу; по числу годовых колец на отолитах оценили возраст; определили пол и стадию зрелости. Для проведения морфометрического анализа сфотографировали в ортогональной проекции: 43 экз. озерно-речных и 33 экз. речных белых гольцов, 30 экз. озерно-речных и 15 экз. речных гольцов N3. Фотографии (фокусное расстояние: 100 мм) были получены с соблюдением требований, предъявляемым к изображениям при использовании средств геометрической морфометрии (Zelditch et al., 2004). Измерение формы головы и тела выполнили по 23 меткам (рис. 2), расставленным на фотографиях в программе tpsDig.



Рис. 1. Расположение мест работ и соответствующих нерестилищ гольцов разных форм.

Fig. 1. Study area and spawning sites of corresponding Dolly Varden's (*Salvelinus malma*) morphs.

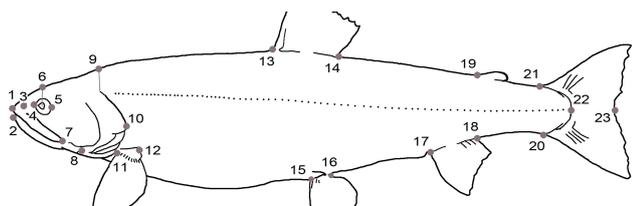


Рис. 2. Схема морфометрических промеров.

Fig. 2. Landmark position used in morphometric analysis.

В качестве сравнительного материала также использовали 57 экз. проходной мальмы, поднявшейся к нерестилищам ближайшей р. Комарова. Морфометрические различия между выборками были проанализированы средствами многомерного канонического анализа в программе MorphoJ v1.06; координаты трансформировали в прокрустово пространство (Bookstein, 1986). Статистическая классификация групп была верифицирована методом Jackknife валидации. Самцов и самок, при наличии в уловах из одной локальности обоих полов, при анализе формы тела объединяли.

Результаты

Обловы показали, что на нерестилищах длинноголового гольца в размножении участвовали самцы и самки, ведущие озерно-речной образ жизни. Оседлых речных особей, в т.ч. карликовых самцов, не обнаружено.

На нерестилищах трех форм носатых гольцов в уловах присутствовали крупные озерно-речные производители и карликовые самцы с семенниками на IV–V стадии зрелости. По-

следние отличались мелкими размерами и ранним возрастом созревания (табл.), легко узнавались по «пестряточной» окраске, не похожей на брачный наряд крупных рыб. Карликовые самцы встречались единично в местах нереста форм N1 и N2, но составляли около 15% зрелых самцов на нерестилище N3.

На нерестилище белого гольца в близком численном соотношении обнаружены производители двух экологических групп (табл.). Обловы смежных лет показали, что крупные старшие рыбы (соотношение полов 1 : 1) поднимались в течение периода наблюдений из озера; мелкие производители младшего возраста (соотношение самцы : самки 1.5 : 1.0) находились в районе нерестилищ постоянно. Численность речных самцов и самок между годами изменялась слабо, рыбы концентрировались в глубоких эрозийных ямах. В момент нереста озерно-речных производителей речные самцы находились на V стадии зрелости, зафиксирован совместный нерест мелких самцов и крупных самок. Жилые самки в августе-сентябре находились на IV стадии зрелости, их нерест начинался в октябре после окончания размножения озерно-речной группы. Речные самцы в октябре сохраняли фертильность, таким образом, они принимали участие в нересте обеих экологических групп. Абсолютная плодовитость речных самок составляла 200–400 икринок, в то время как озерно-речных – 1000–2500 икринок. Брачный наряд двух групп был сходным, у речных самцов сохранялись тени мальковых пятен.

Таблица. Размерно-возрастные характеристики, $M \pm SE$ (lim), гольцов на нерестилищах в притоках оз. Кроноцкое
Table. Basic characteristics, $M \pm SE$ (lim), of the char's from the riverine spawning grounds of Lake Kronotskoe basin

Форма (экз.)*	Показатели	Озерно-речные самцы и самки	Речные оседлые самцы	Речные оседлые самки
Длинноголовый (71/0/0)	длина, см	49.1 ± 1.39 (34–66)	–	–
	масса, г	1410 ± 32.1 (480–2550)	–	–
	возраст, лет	9.2 (6+...13+)	–	–
Носатый N1 (67/5/0)	длина, см	32.5 ± 3.32 (28–41)	18.3 ± 0.66 (16–20)	–
	масса, г	440.3 ± 6.06 (193–640)	62.8 ± 4.14 (51–74)	–
	возраст, лет	8.1 (5+...13+)	5.6 (4+...5+)	–
Носатый N2 (42/3/0)	длина, см	33.8 ± 5.68 (30–42)	19.3 ± 1.20 (17–21)	–
	масса, г	480.0 ± 12.22 (200–660)	69.3 ± 8.29 (53–80)	–
	возраст, лет	8.3 (5+...12+)	6.3 (5+...6+)	–
Носатый N3 (55/15/0)	длина, см	33.6 ± 1.53 (25–46)	17.9 ± 1.06 (13–23)	–
	масса, г	471.5 ± 4.47 (185–700)	57.8 ± 9.09 (25–106)	–
	возраст, лет	8.3 (5+...12+)	4.9 (3+...6+)	–
Белый (43/18/15)	длина, см	37.0 ± 6.51 (32–71)	20.5 ± 0.93 (16–23)	23.1 ± 0.58 (19–29)
	масса, г	590 ± 20.9 (340–2870)	80.7 ± 3.72 (52–115)	119.1 ± 1.25 (66–250)
	возраст, лет	8.9 (6+...12+)	7.3 (5+...7+)	7.7 (6+...8+)

Примечание: * озерно-речные самки и самцы / речные самцы / речные самки.

Между двумя экологическими группами белых голец, голецями N3 и их карликовыми самцами, а также проходной мальмой обнаружены достоверные различия по консенсусной форме тела ($F_{4;173} = 17.67$, $p < 0.001$ при $SS_{ind/res} = 0.088 / 0.220$). Установлено, что разные группы кроноцких голец различаются между собой по форме тела меньше, чем отличаются от проходной мальмы: кроноцкие выборки и мальму разделяет первый канонический корень, обеспечивающий 67% общей дискриминации выборок (рис. 3). Судя по нагрузкам меток на канонический корень, кроноцкие голец отличаются от мальмы низким основанием грудных плавников, смещенными назад спинным и брюшными плавниками, широким основанием хвостового плавника, а также короткой головой с более длинными челюстями и крупным глазом. При этом по форме тела к мальме ближе оседлые речные белые голец (Прокрустова дистанция между выборками = 0.043) и озерно-речные белые голец (= 0.045), чем голец N3 (= 0.047) и особенно их карлики (= 0.052).

Второй канонический корень разделил между собой 4 анализируемые выборки кроноцких голец. Две экологические группы белых голец совместно образовали неперекрывающуюся область с носатыми голецями (рис. 3; прокрустова дистанция = 0.024). Белые голец отличаются от носатых более короткой головой с длинной нижней челюстью и крупным глазом, смещенным назад спинным плавником. Априорная кросс-валидация (метод Jack-knife) показала точность классификации двух форм на уровне 100%. В это же время речные дериваты сгруппировались вместе с исходными формами: Прокрустова дистанция между двумя группами белых голец = 0.014, ошибка кросс-валидации = 25%; Прокрустова дистанция между двумя группами носатых голец = 0.018, ошибка кросс-валидации = 35%. Обращает на себя внимание тот факт, что речные белые голец по своему экстерьеру заняли положение, наиболее близкое к консенсусу между озерно-речными белыми голецями, носатыми голецями и мальмой. В это же время карлики голец N3 оказались носителями наиболее ярко выраженных отличительных признаков своей формы.

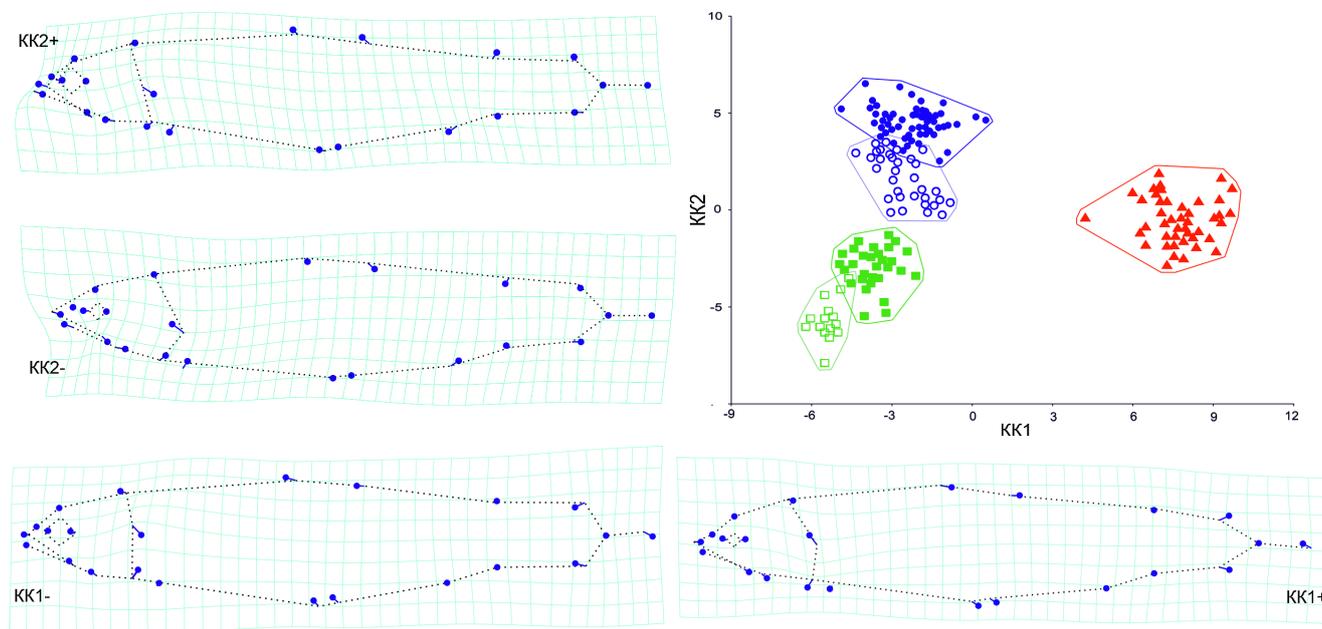


Рис. 3. Результаты сравнения экстерьера голец методом канонического анализа: соотношение выборок в пространстве главных канонических корней и искажения формы тела по осям корней (● – белые озерно-речные, ○ – белые оседлые речные, ■ – носатые N3 озерно-речные, □ – носатые N3 карлики, ▲ – анадромная мальма). Нагрузки дискриминации на метки пропорциональны длине векторов на сетках искажения.

Fig. 3. The body shape comparison provided by the canonical variate analysis: the groups' position in the major canonic axes and body shape deformation matrix along the axes (● – white, riverine-lacustrine, ○ – white, fluvial, ■ – nosed N3, riverine-lacustrine, □ – nosed N3, dwarfs, ▲ - anadromous Dolly Varden). The discrimination loads on each landmark corresponds to the length of vector on the deformation matrix.

Обсуждение

Образование карликовых самцов свойственно северной мальме с речным нерестом по всему ареалу, поэтому отсутствие карликов у длинноголовых гольцов следует рассматривать как глубокую специализацию. Ранее было показано, что молодь длинноголовых гольцов отличается ускоренным метаболизмом и низкой интенсивностью накопления запасных липидов в мышцах (Esin et al., 2018). Можно утверждать, что смещение обмена в сторону катаболических процессов адаптивно и обеспечивает хищной форме возможность рано перейти к угонной охоте в эпилимнионе. Вместе с этим, такой обмен делает невозможным накопление в организме ресурсов, достаточных для запуска созревания в реке.

Нерестовые стада всех форм носатых гольцов включают карликовых самцов. Сравнительно высокая численность карликов на нерестилище гольцов N3, очевидно, определяется подходящей структурой биотопов. Нерестилища этой формы находятся в небольшой равнинной реке, которая, в отличие от мест нереста форм N1 и N2, характеризуется сильно меандрирующим руслом. Здесь во множестве имеются эрозионные ямы (глубина до 1 м), боковые протоки и древесные заломы, удобные для круглогодичного обитания рыб. Наблюдаемая тенденция соответствует результатам, ранее полученным для микижи западной Камчатки, где сдвиг в сторону оседлой жизненной стратегии отмечен для бассейнов с разветвленными руслами и развитой придаточной системой (Павлов и др., 1999, 2001, 2008). Во всех случаях карликовые самцы носатых гольцов нерестились совместно с озерно-речными рыбами и отличались тем же специфическим экстерьером, что и крупные представители форм. Отсутствие зрелых оседлых самок у носатых гольцов, вероятно, можно связать со специализацией этих форм.

Белые гольцы, будучи наиболее генерализованной формой из бассейна оз. Кроноцкое, единственные образуют устойчиво существующие обоеполые группы, созревающие в районе нерестилищ без миграции в озеро. Реализации оседлой жизненной стратегии способствует специфический рельеф русел в зоне нереста: наличие глубоких (более 1.5–2.0 м) водобойных ям между порогами, подходящих для обитания сравнительно крупных рыб. Такой характер местообитаний дает возможность существовать

устойчивой речной группе, включающей зрелых самцов и самок в близком численном соотношении. Оседлые самцы сначала принимают участие в нересте совместно с озерно-речными рыбами, а затем с поздно созревающими оседлыми самками, тем самым обеспечивая постоянный генетический обмен между экологическими группами.

Обнаружение оседлых речных групп и карликовых самцов в составе популяций кроноцких гольцов ставит вопрос об их эволюционной функции в процессах формообразования. В частности, важное значение имеет, сохраняют ли жилые дериваты предковые (плезиоморфные) черты морфологии, или их морфология изменяется в соответствии с адаптивной специализацией озерно-речных форм, различающихся пищевыми нишами в озере? Сравнительно-морфологический анализ озерно-речных и речных групп, а также мальмы из соседней реки был проведен для двух форм кроноцких гольцов (белые и носатые N3) с наиболее многочисленными речными дериватами. В обоих случаях наблюдалось высокое сходство между речной и озерно-речной группами соответствующей формы. Карликовые самцы гольцов N3 имели хорошо выраженный нижний рот с укороченной нижней челюстью и вытянутый рострум – отличительные морфологические характеристики гольцов формы N3 (Markevich et al., 2017). Речные белые гольцы, так же, как и крупные озерно-речные, отличались от носатых короткой головой и оставленным спинным плавником. Особенности внешней морфологии свидетельствуют о закреплении в обеих экологических группах набора признаков, имеющих функциональное значение только при освоении пищевой ниши в озерных условиях. Наши данные показывают преобладание специфических признаков над предковыми чертами в экстерьере речных групп. При этом для речных дериватов специфические морфологические признаки, очевидно, не функциональны. Таким образом, устойчиво существующие речные популяции зоны нереста белых гольцов следует рассматривать не как отдельную реликтовую форму, а как оседлый дериват белого гольца.

Полученные результаты свидетельствуют о возможности сохранения адаптивных фенотипов специализированных форм лососей в их жилых дериватах. В природоохранном аспекте это дает возможность планирования мероприятий по восстановлению утраченных мигрантных

форм (озерно-речных и проходных) в речных бассейнах, где сохранились жилые популяции. В частности, у кумжи бассейнов Каспийского и Черного морей мигрантная форма исчезла, но в нерестовых водотоках сохраняются оседлые группы с высоким генетическим и морфологическим разнообразием (Сушков, 2007; Небесихина и др., 2013). Озерная форма эндемичной краснокнижной форели *Salmo trutta ezenami* Berg, 1948 из оз. Эйзенам была уничтожена в результате хозяйственной деятельности, перелова и ряда интродукций (собственные данные). Тем не менее, существует вероятность сохранения ручьевых групп в верховьях притоков оз. Эйзенам, что дает потенциальную возможность восстановления популяционной системы данного эндемика. В бассейне оз. Кроноцкое самовоспроизводящиеся оседлые дериваты обнаружены только у белого гольца. В случае реализации проекта по строительству рыбохода на нерестилища эндемичных форм кроноцких гольцов проникнет проходная мальма. Можно ожидать занятия мальмой нерестилищ всех озерно-речных форм и повсеместной гибридизации между эндемиками и интервентами. Восстановление популяций большинства эндемичных форм в изначальном спектре фенетических вариантов, по-видимому, будет невозможно.

Заключение

Полученные в ходе исследования результаты демонстрируют единство экологических групп с контрастным образом жизни в составе жилых популяций лососевых рыб. Морфологическое сходство оседлых речных и крупных озерно-речных особей соответствующих форм указывает на постоянный генетический обмен между экологическими группами. Полученные данные подтверждают неправомерность описания оседлых речных дериватов в ранге новых форм. Наличие стабильных оседлых групп в составе эндемичных форм гольцов бассейна оз. Кроноцкое также опровергает высказанное ранее предположение о том, что самки мальмидных гольцов способны созревать в реках только за счет откорма икрой тихоокеанских лососей (Pichugin et al., 2006). В зоне обитания оседлых групп кроноцких гольцов нерестилища озерной нерки-кокани отсутствуют. Соответственно, возникновение обнаруженных оседлых речных групп определяется структурой речной системы и наличием в ней подходящих местообитаний с достаточной кормовой базой.

Благодарности

Авторы благодарны всем участникам полевых работ – Г.А. Седашу, Е.Г. Рудневу, А.Ю. Серову, А.В. Иванову, И.В. Шарикову; при их непосредственном участии был собран материал, легший в основу данной статьи. Работа выполнена при активной технической поддержке ФГБУ «Кроноцкий государственный заповедник», и частично профинансированы за счет средств гранта РФФИ № 16-04-01687.

Литература

- Бугаев В.Ф., Кириченко В.Е. 2008. Нагульно-нерестовые озера азиатской нерки (включая некоторые другие водоемы ареала): монография. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. 280 с.
- Викторовский Р.М. 1978. Механизмы видообразования у гольцов Кроноцкого озера. М.: Наука. 110 с.
- Владимиров В.И. 1948. Ручьевая форель Армении и ее отношение к другим представителям рода *Salmo* // Труды Севанской гидробиологической станции. Т. 10. С. 87–178.
- Глубоковский М.К. 1995. Эволюционная биология лососевых рыб. М.: Наука. 343 с.
- Есин Е.Р., Маркевич Г.Н. 2017. Гольцы рода *Salvelinus* азиатской части Северной Пацифики: происхождение, эволюция и современное разнообразие. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. 187 с.
- Кудерский Л.А. 1974. О происхождении гольцов и форелей (*Salmo trutta* L.) в бассейнах Аральского, Каспийского и Черного морей // Известия ГосНИОРХ. Т. 97. С. 187–216.
- Маркевич Г.Н., Есин Е.В., Леман В.Н., Кузищин К.В., Шевляков Е.А. 2018. Перспективы рыбохозяйственного освоения оз. Кроноцкое (Камчатка) // Вопросы рыболовства. Т. 19. В печати.
- Небесихина Н.А., Тимошкина Н.Н., Барминцева А.Е., Туниев С.Б., Гогуа М.Л. 2013. Оценка генетической изменчивости кумжи *Salmo trutta* рек северо-восточной части Черного моря // Вопросы рыболовства. Т. 14(4). С. 809–815.
- Павлов Д.С., Савваитова К.А., Кузищин К.В. 1999. К проблеме формирования эпигенетических вариаций жизненной стратегии у вида Красной книги – камчатской микижи *Parasalmo mykiss* (Salmonidae, Salmoniformes) // Доклады Академии наук. Т. 367(5). С. 709–713.
- Павлов Д.С., Савваитова К.А., Кузищин К.В. 2001. Теоретические аспекты проблемы распространения и формирования жизненной стратегии микижи *Parasalmo mykiss* (Walbaum) (Salmonidae, Salmoniformes) // Доклады Академии наук. Т. 369(7). С. 556–600.
- Павлов Д.С., Савваитова К.А., Кузищин К.В., Груздева М.А., Мальцев А.Ю., Стэнфорд Д.А. 2008. Разнообразие жизненных стратегий и структура популяций камчатской микижи *Parasalmo mykiss* в экосистемах малых лососевых рек разного типа // Вопросы ихтиологии. Т. 48(1). С. 42–49.

- Савваитова К.А. 1960. О карликовых самцах рода *Salvelinus* (Salmonidae) // Доклады АН СССР. Т. 135(1). С. 217–220.
- Савваитова К.А. 1989. Арктические гольцы (структура популяционных систем, перспективы хозяйственного использования). М.: Агропромиздат. 224 с.
- Саидов Ю.С., Магомедов Г.М. 1989. Сравнительно-морфологические основы систематики форелей и каспийского лосося. М.: Наука. 108 с.
- Сушков В.А. 2007. Восстановление популяции и организация воспроизводства Черноморской кумжи (*Salmo trutta labrax*) в российской части Азово-Черноморского бассейна. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Краснодар. 24 с.
- Ayson L.F. 1910. Introduction of American fishes into New Zealand // Bulletin of the U.S. Bureau of Fisheries Commission. Vol. 28(2). P. 969–975.
- Bookstein F.L. 1986. Size and shape spaces for landmark data in two dimensions (with discussion and rejoinder) // Statistical Science. Vol. 1(2). P. 181–242. DOI: 10.1214/ss/1177013696
- Esin E.V., Markevich G.N., Pichugin M.Yu. 2018. Juvenile divergence in adaptive traits among seven sympatric fish eco-morphs arises before moving to different lacustrine habitats // Journal of Evolutionary Biology. DOI: 10.1111/jeb.13283
- Flain M. 1981. The history of New Zealand's salmon fishery // New Zealand Fisheries Occasional Publication. №30. P. 8–10.
- Fleming I.A., Reynolds J.D. 2004. Salmonid breeding systems // Evolution Illuminated: Salmon and their relatives / A.P. Hendry, S.C. Stearns (Eds.). Oxford: Oxford University Press. P. 265–294.
- Gibbs E.J. 1981. A review of Atlantic salmon in New Zealand, with notes on current status and management // Occasional publication – Fisheries Research Division. №30. P. 55–64.
- Makhrov A.A., Ponomareva M.V., Khaimina O.V., Gilepp V.E., Efimova O.V., Nechaeva T.A., Vasilenkova T.I. 2013. Abnormal development of gonads of dwarf females and low survival of their offspring as the cause of rarity of resident populations of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) // Russian Journal of Developmental Biology. Vol. 44(6). P. 326–335. DOI: 10.1134/S1062360413060076
- Markevich G.N., Esin E.V., Busarova O.Y., Knudsen R., Anisimova L.A. 2017. Diversity of Nosed Charrs *Salvelinus malma* (Salmonidae) of Lake Kronotskoe (Kamchatka) // Journal of Ichthyology. Vol. 57(5). P. 675–687. DOI: 10.1134/S0032945217050101
- Markevich G., Esin E., Anisimova L. 2018. Basic description and some notes on the evolution of seven sympatric morphs of Dolly Varden *Salvelinus malma* from the Lake Kronotskoe Basin // Ecology and Evolution. Vol. 8(5). P. 2554–2567. DOI: 10.1002/ece3.3806
- Nelson J.S. 1968. Distribution and nomenclature of North American kokanee *Oncorhynchus nerka* // Journal of the Fisheries Research Board of Canada. Vol. 25(2). P. 409–414. DOI: 10.1139/f68-032
- Ostberg 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 // Transactions of the American Fisheries Society. Vol. 138(1). P. 1–14. DOI: 10.1577/T08-016.1
- Pavlov S.D., Kuzishchin K.V., Gruzdeva M.A., Senchukova A.L., Pivovarov E.A. 2013. Phenetic diversity and spatial structure of charrs (*Salvelinus*) of the Kronotskaya riverine-lacustrine system (Eastern Kamchatka) // Journal of Ichthyology. Vol. 53(9). P. 662–686. DOI: 10.1134/S003294521306009X
- Pichugin M.Yu., Sidorov L.K., Gritsenko O.F. 2006. On brook charrs of the southern Kuril Islands and a possible mechanism of formation of dwarf forms of Dolly Varden trout *Salvelinus malma curilus* // Journal of Ichthyology. Vol. 46(2). P. 162–177. DOI: 10.1134/S0032945206020044
- Radchenko O.A., Salmenkova E.A., Omelchenko V.T. 2006. Variation of Cytochrome b gene in sympatric charrs from Kronotsky Lake (Kamchatka Peninsula) // Russian Journal of Genetics. Vol. 42(2). P. 172–181. DOI: 10.1134/S1022795406020116
- Ricker W.E. 1940. On the origin of the kokanee a fresh-water type of sockeye salmon // Transactions of the Royal Society of Canada, Series III. Vol. 34. P. 121–135.
- Senchukova A.L., Pavlov S.D., Mel'nikova M.N., Mugue N.S. 2012. Genetic differentiation of charrs (genus *Salvelinus*) from Lake Kronotskoe based on analysis of mitochondrial DNA // Journal of Ichthyology. Vol. 52(6). P. 389–399. DOI: 10.1134/S0032945212040121
- Smirnov N.N. 2012. Diagnosis of the biocenosis of Lake Kronotskoe (Kamchatka) by remains in bottom sediments // Doklady Biological Sciences. Vol. 443(1). P. 130–131. DOI: 10.1134/S0012496612020202
- Taylor E.B., Harvey S., Pollard S., Volpe J. 1997. Postglacial genetic differentiation of reproductive ecotypes of kokanee *Oncorhynchus nerka* in Okanagan Lake, British Columbia // Molecular Ecology. Vol. 6(6). P. 503–517. DOI: 10.1046/j.1365-294X.1997.00213.x
- Thorpe J.E. 1989. Developmental variation in salmonid populations // Journal of Fish Biology. Vol. 35(sA). P. 295–303. DOI: 10.1111/j.1095-8649.1989.tb03073.x
- Thorpe J.E. 2007. Maturation responses of salmonids to changing developmental opportunities // Marine Ecology Progress Series. Vol. 335. P. 285–288.
- Zelditch M., Swiderski D., Sheets D.H., Fink W. 2004. Geometric Morphometrics for Biologists: A primer. Waltham, MA: Elsevier Academic Press. 416 p.

References

- Ayson L.F. 1910. Introduction of American fishes into New Zealand. *Bulletin of the U.S. Bureau of Fisheries Commission* 28(2): 969–975.
- Bookstein F.L. 1986. Size and shape spaces for landmark data in two dimensions (with discussion and rejoinder). *Statistical Science* 1(2): 181–242. DOI: 10.1214/ss/1177013696

- Bugaev V.F., Kirichenko V.E. 2008. *Spawning and nursery lakes of Asian sockeye salmon: a monograph*. Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamchatpress. 280 p.
- Esin E.V., Markevich G.N. 2017. *Charrs of genus Salvelinus of Asian North Pacific: origin, evolution and modern diversity*. Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamchatpress. 187 p.
- Esin E.V., Markevich G.N., Pichugin M.Yu. 2018. Juvenile divergence in adaptive traits among seven sympatric fish ecomorphs arises before moving to different lacustrine habitats. *Journal of Evolutionary Biology*. DOI: 10.1111/jeb.13283
- Flain M. 1981. The history of New Zealand's salmon fishery. *New Zealand Fisheries Occasional Publication* 30: 8–10.
- Fleming I.A., Reynolds J.D. 2004. Salmonid breeding systems. In: A.P. Hendry, S.C. Stearns (Eds.): *Evolution Illuminated: Salmon and their relatives*. Oxford: Oxford University Press. P. 265–294.
- Gibbs E.J. 1981. A review of Atlantic salmon in New Zealand, with notes on current status and management. *Occasional publication – Fisheries Research Division* 30: 55–64.
- Glubokovskii M.K. 1995. *Evolution and biology of salmonid fishes*. Moscow: Nauka. 343 p. [In Russian]
- Kuderskii L. A. 1974. The origin of salmon and trout (*Salmo trutta* L.) in the basins of the Aral, Caspian and Black Seas. *Proceedings of the State Research Institute of Lake and River Fisheries* 97: 187–216. [In Russian]
- Makhrov A.A., Ponomareva M.V., Khaimina O.V., Gillepp V.E., Efimova O.V., Nechaeva T.A., Vasilenkova T.I. 2013. Abnormal development of gonads of dwarf females and low survival of their offspring as the cause of rarity of resident populations of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.). *Russian Journal of Developmental Biology* 44(6): 326–335. DOI: 10.1134/S1062360413060076
- Markevich G., Esin E., Anisimova L. 2018. Basic description and some notes on the evolution of seven sympatric morphs of Dolly Varden *Salvelinus malma* from the Lake Kronotskoe Basin. *Ecology and Evolution* 8(5): 2554–2567. DOI: 10.1002/ece3.3806
- Markevich G.N., Esin E.V., Busarova O.Y., Knudsen R., Anisimova L.A. 2017. Diversity of Nosed Charrs *Salvelinus malma* (Salmonidae) of Lake Kronotskoe (Kamchatka). *Journal of Ichthyology* 57(5): 675–687. DOI: 10.1134/S0032945217050101
- Markevich G.N., Esin E.V., Leman V.N., Kuzishchin K.V., Shevlakov E.A. 2018. Fishery development aspects in the Lake Kronotskoe basin (Kamchatka). *Problems of Fisheries* 19. In Press. [In Russian]
- Nebesikhina N.A., Timoshkina N.N., Barmintseva A.E., Tuniyev S.B., Gogua M.L. 2013. Assessment of genetic variation of the brook trout *Salmo trutta* from the rivers flowing into the north-eastern Black sea. *Problems of Fisheries* 14(4): 809–815. [In Russian]
- Nelson J.S. 1968. Distribution and nomenclature of North American kokanee *Oncorhynchus nerka*. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 25(2): 409–414. DOI: 10.1139/f68-032
- Ostberg 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. *Transactions of the American Fisheries Society* 138(1): 1–14. DOI: 10.1577/T08-016.1
- Pavlov D.S., Savvaitova K.A., Kuzishchin K.V. 1999. To the problem of the epi-genetic life strategy patterns in the red data book species-kamchatkan mikizha *Parasalmo mykiss* (Salmonidae, Salmoniformes). *Doklady Akademii Nauk* 367(5): 709–713.
- Pavlov D.S., Savvaitova K.A., Kuzishchin K.V. 2001. Theoretical aspect to the problem of the distribution and forming of life history strategy in Mikizha (*Parasalmo mykiss* (Walbaum), Salmonidae, Salmoniformes) throughout Kamchatka. *Doklady Akademii Nauk* 379(1–6): 344–346.
- Pavlov D.S., Savvaitova K.A., Kuzishchin K.V., Gruzdeva M.A., Maltsev A. Y., Stanford J. A. 2008. Diversity of life strategies and population structure of Kamchatka mykiss *Parasalmo mykiss* in the ecosystems of small salmon rivers of various types. *Russian Journal of Ichthyology* 48(1): 37–44. DOI: 10.1134/S0032945208010049
- Pavlov S.D., Kuzishchin K.V., Gruzdeva M.A., Senchukova A.L., Pivovarov E.A. 2013. Phenetic diversity and spatial structure of charrs (*Salvelinus*) of the Kronotskaya riverine-lacustrine system (Eastern Kamchatka). *Journal of Ichthyology* 53(9): 662–686. DOI: 10.1134/S003294521306009X
- Pichugin M.Yu., Sidorov L.K., Gritsenko O.F. 2006. On the brook charrs of southern Kuril Islands and possible mechanism of the formation of dwarf forms of the Malma *Salvelinus malma* curilus. *Journal of Ichthyology* 46(2): 162–177. DOI: 10.1134/S0032945206020044
- Radchenko O.A., Salmenkova E.A., Omelchenko V.T. 2006. Variation of Cytochrome b gene in sympatric charrs from Kronotsky Lake (Kamchatka Peninsula). *Russian Journal of Genetics* 42(2): 172–181. DOI: 10.1134/S1022795406020116
- Ricker W.E. 1940. On the origin of the kokanee a fresh-water type of sockeye salmon. *Transactions of the Royal Society of Canada, Series III* 34: 121–135.
- Saidov Yu.S., Magomedov G.M. 1989. *The systematics of riverine and anadromous brown trout on the basis of systematics and morphology*. Moscow: Nauka. 107 p.
- Savvaitova K.A. 1960. On the problem of dwarf males in genus *Salvelinus* (Salmonidae). *Doklady Biological Sciences* 135(1): 217–220.
- Savvaitova K.A. 1989. *Arctic Char (The Structure of Population Systems, the Prospects for Economic Use)*. Moscow: Agropromizdat. 224 p.
- Senchukova A.L., Pavlov S.D., Mel'nikova M.N., Mugue N.S. 2012. Genetic differentiation of charrs (genus *Salvelinus*) from Lake Kronotskoe based on analysis

- of mitochondrial DNA. *Journal of Ichthyology* 52(6): 389–399. DOI: 10.1134/S0032945212040121
- Smirnov N.N. 2012. Diagnosis of the biocenosis of Lake Kronotskoe (Kamchatka) by remains in bottom sediments. *Doklady Biological Sciences* 443(1): 130–131. DOI: 10.1134/S0012496612020202
- Sushkov V.A. 2007. *The development of artificial stock technologies and recovery of the Black Sea trout populations (Salmo trutta labrax) along the Russian part of Azov-Black Sea basin*. PhD thesis abstract. Krasnodar. 24 p.
- Taylor E.B., Harvey S., Pollard S., Volpe J. 1997. Postglacial genetic differentiation of reproductive ecotypes of kokanee *Oncorhynchus nerka* in Okanagan Lake, British Columbia. *Molecular Ecology* 6(6): 503–517. DOI: 10.1046/j.1365-294X.1997.00213.x
- Thorpe J.E. 1989. Developmental variation in salmonid populations. *Journal of Fish Biology* 35(sA): 295–303. DOI: 10.1111/j.1095-8649.1989.tb03073.x
- Thorpe J.E. 2007. Maturation responses of salmonids to changing developmental opportunities. *Marine Ecology Progress Series* 335: 285–288.
- Viktorovskii R.M. 1978. Speciation mechanisms in Lake Kronotskoe charrs. Moscow: Nauka. 110 p.
- Vladimirov V.I. 1948. Brook dwelling trouts in Armenia and their phylogenetic interrelations with the other member of genus *Salmo*. *Transactions of Sevan hydrobiological station* 10: 87–178.
- Zelditch M., Swiderski D., Sheets D.H., Fink W. 2004. *Geometric Morphometrics for Biologists: A primer*. Waltham, MA: Elsevier Academic Press. 416 p.

THE RIVERINE DWELLING GROUPS OF ENDEMIC DOLLY VARDEN (*SALVELINUS MALMA*, SALMONIDAE) MORPHS FROM LAKE KRONOTSKOE (KAMCHATKA, RUSSIA)

Grigorii N. Markevich*, Evgeniy V. Esin

Kronotsky State Nature Biosphere Reserve, Russia

*e-mail: g-markevich@ya.ru

Dwarf males and fluvial groups were found in the population structure of endemic Dolly Varden (*Salvelinus malma*) morphs dwelling the Lake Kronotskoe basin. Apart from the lacustrine-riverine charrs, dwarf males and fluvial groups stay in the vicinity of their own spawning grounds for their whole life at the upper reaches of the lake tributaries. Fluvial males and females were found only for white charr morph which can be defined as the biggest generalist among the endemic Lake Kronotskoe charrs. It was found that propensity for dwarf males' formation for different morphs of nosed charrs corresponds to the complexity of the river habitats i.e. amount of the covers and lateral branches. No fluvial individuals were registered for longhead charr regarded as one of deep-specialised predatory morph. It was revealed that all riverine dwelling groups are defined by a similar lifestyle; however they are distant from each other by body shape and closer to the corresponding morph representatives rather than to each other or to the ancestral Dolly Varden. The morphology data underlines that riverine dwelling groups are an inherent part of each morph and should be considered as a life strategy variance, but not as distant morphs. The unidirectional patterns of the morphological development for riverine-lacustrine and fluvial groups point to the heritability bases for those traits. The conserving of specific morphology within the fluvial groups lets us suggest an approach for allowing a reconstruction of the populations heavily damaged by anthropogenic activity.

Key words: fluvial forms and dwarfs, life strategies, microevolution, population recovery, population structure