

**ФЕНЕТИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ БЕНТОСОЯДНЫХ
ГОЛЬЦОВ РОДА *SALVELINUS* ОЗ. КРОНОЦКОГО
(ВОСТОЧНАЯ КАМЧАТКА)**

Е. А. Салтыкова

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

**PHENETIC DIVERSITY OF THE BENTHIVOROUS
CHARRS *SALVELINUS* FROM THE LAKE
KRONOTSKOE, EASTERN KAMCHATKA**

E. A. Saltykova

Moscow State University (MSU) by M. V. Lomonosov

Анализ масштабов и характера экологической пластичности у рыб играют важную роль в понимании особенностей формирования биоразнообразия, которое обеспечивает существование таксонов в пространстве и времени, их адаптацию к меняющимся условиям среды, формирование внутривидовой разнокачественности особей и популяций. Лососевые рыбы семейства Salmonidae характеризуются высоким уровнем изменчивости на видовом и внутривидовом уровнях, среди них гольцы рода *Salvelinus* представляют собой группу, где происходят наиболее активные формообразовательные процессы. Особенно сильно дивергенция у гольцов наблюдается в изолированных озерных и озерно-речных системах. Одним из ярких примеров высокого разнообразия гольцов в замкнутом водоеме является бассейн оз. Кроноцкого на полуострове Камчатка. Это озеро, образовавшееся в результате возникновения лавовой плотины после извержения вулкана, и его ихтиофауна являются уникальным природным объектом, наглядной моделью для исследования механизмов видообразования.

Водная система озеро Кроноцкого – река Кроноцкая расположена на восточном побережье полуострова Камчатка. Озеро Кроноцкое является самым большим пресноводным озером Камчатки – его площадь составляет 242 км², средняя глубина около 50 м, максимальная глубина до 152 м, объем – около 12 км³. Сток из озера осуществляется через реку Кроноцкую, которая на протяжении примерно 12 км верхнего течения имеет мощные пороги, препятствующие проходу в озеро лососей. Первые исследование гольцов Кроноцкого озера было выполнено в 70-х годах XX века Викторовским (1978), Куренковым (1979 и др.) и Глубоковским (1995). Этими исследователями разнообразие гольцов сводилось к существованию трех отдельных видов: белого *S. albus*, носатого *S. schmidtii*

и длинноголового *S. kronocius* (Викторовский 1978; Глубоковский 1995). Они различаются между собой по пропорциям тела, длине плавников и особенно сильно – по пропорциям головы и ротового аппарата (Викторовский 1978; Ostberg et al., 2009). Позже было показано, что, т. к. эти гольцы не являются репродуктивно изолированными, между ними существует поток генов (Oleinik, Skurikhina 2010). Поэтому в данной работе мы будем оперировать понятием «форма». Данные формы занимают различные пищевые ниши: эврифага, бентофага и хищника соответственно. В 2013 г. мы обнаружили в озере еще две формы гольцов – Большеротого и Малоротого, которые, наряду с Носатым, занимают нишу бентофагов.

Таким образом, в Кроноцком озере имеет место уникальная ситуация: совместное обитание сразу трех бентосоядных форм – Носатого, Малоротого и Большеротого гольцов. Все три формы различаются по пропорциям тела и ротового аппарата и разобщены по предпочитаемым местам обитания в озере.

Целью данной работы является описание трех бентосоядных форм оз. Кроноцкого по внешнеморфологическим и краниологическим признакам; выявление возможных причин, индуцировавших направленные формообразовательные процессы, приведшие к существованию высоко разнообразия бентосоядных форм гольцов.

Носатый голец достигает длины 45 см; имеет нижний рот, длинные плавники, высокое тело (Ostberg et al., 2009), обитает в озере повсеместно, в т. ч. на относительно больших глубинах (до 40 м). Большеротый голец характеризуется большим полуверхним ртом (верхнечелюстная кость далеко заходит за задний край глаза); прямой и тонкой верхней челюстью; яркой окраской; длина тела менее 30 см, обитает на глубинах от 15 до 114 м, т. е. по-видимому, данная форма является истинно глубоководной. Малоротый голец по пропорциям тела и окраске весьма напоминает ранее описанного белого гольца, однако обладает рядом особенностей, а именно: длина тела не превышает 20 см, глаза крупные, рот небольшой (верхнечелюстная кость не заходит за задний край глаза); обитает на глубинах от 5 до 30 метров. По характеру питания бентосоядные формы гольцов в оз. Кроноцком можно разделить на две группы: гольцы, потребляющие преимущественно бокоплавов рода *Gammarus* (Носатые гольцы, у которых эти ракообразные составляют около 90 % пищевого комка), и гольцы, питающиеся преимущественно личинками Chironomidae (Малоротые и Большеротые гольцы, у которых личинки Chironomidae составляют около 45 % пищевого комка).

При сравнении остеологических признаков 17 покровных костей черепа были выявлены значительные отличия Малоротых гольцов от Носатых и Большеротых, однако эти отличия являются мозаичными; выявить

какие-либо тенденции затруднительно. В то же время Большеротые гольцы значительно отличаются от Носатых по высоте *Articulare*, длине ее сочленов и свободной частей, а также по всем признакам *Dentale*. Таким образом, признаки нижнечелюстных костей (*Dentale* и *Articulare*) являются дискриминирующими для Большеротой формы: данные гольцы обладают очень низкими нижнечелюстными костями; вырезка *Dentale* неглубокая; озубленный край относительно длинный.

Случаи образования нескольких симпатричных форм бентосоядных гольцов описаны для ряда озер высоких широт. Например, в оз. Тингваллаватн (Исландия) обитают 4 формы гольцов – хищник, планктофаг и две формы бентофагов (Malmquist et al., 1985). По-видимому, в оз. Кроноцком наблюдается сходная ситуация: из 6 известных на настоящий день форм 3 являются бентофагами (Викторовский, 1978; Павлов и др., 2003; Павлов и др., 2012; наши данные). Однако в оз. Кроноцком дивергенция между бентосоядными формами более глубокая, т. к. они хорошо различаются между собой по ряду морфологических признаков: окраске, размеру и форме плавников, строению ротового аппарата, строению костей висцерального скелета. По всем вышеперечисленным признакам различия более резкие между Носатым и Большеротым; Малоротый обладает менее «специфическим» фенотипом.

Кроноцких бентофагов можно подразделить на две группы по характеру потребляемой пищи. Одну группу составляют Носатые гольцы, основу питания которых составляют гаммарусы, добываемые рыбами в литоральной зоне и на глубинах до 30 м. В другую группу входят потребители личинок амфибиотических насекомых – Большеротые и Малоротые гольцы. Однако эти две формы расходятся по глубине – если Малоротые гольцы утилизируют личинок хрономид на глубинах до 20 м, то Большеротые осваивают профундаль озера, встречаясь в самых глубоких участках озерной котловины.

Таким образом, на основании полученных нами данных можно констатировать крайне высокий уровень разнообразия бентосоядных форм гольцов в оз. Кроноцком, причем подобные аналоги в ихтиологической литературе не описаны. По-видимому, в основе этого необычно высокого разнообразия лежит сложное геоморфологическое строение системы оз. Кроноцкого и ее высокая продуктивность, создающая множество разнообразных местообитаний (Hammag, 1989). При освоении разнообразных ниш для снижения конкуренции у гольцов возникла специализация, приведшая к пищевому и пространственному расхождению в озере, и в конечном итоге – к появлению специализированных форм.

ЛИТЕРАТУРА

- Викторовский П. М. 1978. Механизмы видообразования у гольцов Кроноцкого озера. М. : Наука. 112 с.
- Глубоковский М. К. 1995. Эволюционная биология лососевых рыб. М. : Наука. 343 с.
- Павлов С. Д., Пивоваров Е. А., Остберг К. О. 2012. Карликовый голец – новая форма гольцов (род *Salvelinus*) Кроноцкого озера // ДАН. Т. 442. № 2. С. 1–4.
- Павлов С. Д., Пенин М. Ю., Пивоваров Е. А. 2003. Популяционное разнообразие гольцов (р. *Salvelinus*) оз. Кроноцкое. Морфобиологические особенности // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : матер. IV науч. конф. Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО. С. 257–261.
- Hammar J. 1989. Freshwater ecosystems of Polar Regions: vulnerable resources // *Ambio*. Vol. 18. N 1. P. 6–22.
- Malmquist H. J., Snorrason S. S., Skulason S. 1985. Bleikjan f Thingvallavatni. I. Faeduhaettir // *Ndtturufwrvebingurinn*, 55, 195–217. [In Icelandic with English abstract and English legends with figures and tables.]
- Oleinik A. G., Skurikhina L. A. 2009. Mitochondrial DNA diversity and relationships of endemic charrs of the genus *Salvelinus* from lake Kronotskoye (Kamchatka Peninsula) // 6th 47 Int. Charr Symposium (June 15–18, Stirling, Scotland): Abstracts of Poster Presentations. Stirling, Scotland. P. 22.
- Ostberg C. O., Pavlov S., Hauser L. 2009. Evolutionary Relationships among Sympatric Life History Forms of Dolly Varden Inhabiting the Landlocked Kronotsky Lake, Kamchatka, and a Neighboring Anadromous Population // *Trans. Am. Fish Soc.* 138. P. 1–14.