

**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**

Е. А. 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. Впервые 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-го 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 хронид 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 Р. 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 // Nddturufwebingurinn, 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.