

ПАЛИИ РОДА *SALVELINUS* ИЗ ОЗЕР КАМЧАТКИ: ЭНДЕМИЧНЫЕ РЕЛИКТОВЫЕ ВИДЫ ИЛИ ФОРМЫ АРКТИЧЕСКОГО ГОЛЬЦА?

Е. В. Есин*, **, Г. Н. Маркевич, ***, Е. С. Бочарова*,
Е. А. Салтыкова*****

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

***Кроноцкий государственный природный биосферный заповедник,
Елизово*

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

LAKE CHARRS *SALVELINUS* OF KAMCHATKA: ENDEMIC TAXONS OR FORMS OF ARCTIC CHARR COMPLEX?

E. V. Esin*, **, G. N. Markevich, ***, E. S. Bocharova*,
E. A. Saltikova*****

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

***Kronotsky State Nature Biosphere Reserve, Elizovo*

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

Рыбы рода *Salvelinus* (Salmonidae) демонстрируют самое высокое внутривидовое разнообразие среди позвоночных. Обладая уникальным экологическим и адаптационным полиморфизмом, гольцы образуют бесчисленное множество географических форм, экологических морф, онтогенетических экотипов и т. п. (Савваитова, 1989; Klemetsen, 2013). Группа традиционно служит модельным объектом для исследования закономерностей эволюционного процесса и биологической специализации.

Одним из центров разнообразия гольцов является полуостров Камчатка. В результате концентрации усилий нескольких исследовательских коллективов к концу XX века оформились две во многом полярные концепции филогении местных представителей рода. Согласно первой, за исключением кунджи *S. leucomaenis*, все остальное разнообразие гольцов Камчатки следует рассматривать внутри единого комплексного супервида *S. alpinus* complex, специфические жилые формы произошли независимо в голоцене от общего проходного предка (Савваитова, 1989). Согласно другой концепции, Камчатка населена повсеместно встречающейся мальмой *S. malma* и кунджей, а также множеством узкоареальных самостоятельных видов с древним аллопатричным происхождением

(Глубоковский, 1995; Черешнев и др., 2002). Особое место в обеих фило-генетических схемах принадлежало популяциям из озер Дальнее и Начикинское. Морфологически и генетически эти жилые гольцы оказались ближе к гольцам Чукотки и Арктики, а не к камчатской мальме (Глубоковский, 1995; Олейник, 2013). Отсутствие цепи промежуточных популяций между озерными эндемиками с юга Камчатки и арктическим гольцом Таранца *S. taranetzi*, распространенным до бухты Державина, долгое время оставалось зоогеографическим казусом. Наши новые находки позволяют разрешить противоречие концепций и уточняют происхождение современной ихтиофауны Камчатки.

Установлено, что озерные гольцы, которые по своей морфологии напоминают чукотского гольца Таранца и арктического гольца Черского, помимо озер Дальнее и Начикинское, на Камчатке также населяют озера Большой Сокоч, Копылье, Двухюрточное и Аяогытгын. В прикамчатской части материка аналогичные популяции обнаружены в озерах Корякии (Илиргытхын, Анана). На охотской стороне Колымского нагорья гольцы с арктическим морфотипом известны из оз. Нерка в верховьях р. Наяхан, системы Элекчанских озер, озер Мак-мак, Чистое, Глухое Хадды, Этерген, а также из Уегинских озер в среднем течении р. Охота (Chereshnev, 1990; Gudkov, Radchenko, 2000; Gudkov et al., 2003). Таким образом, гольцы арктического морфотипа распространены в приазиатском регионе Северной Пацифики достаточно широко (рисунок) в тех же бассейнах, где воспроизводятся северная мальма и кунджа. Имеются все основания полагать, что в ближайшее время список водоемов Камчатки и сопредельных территорий, где обитают такие гольцы, расширится.

Во всех случаях воспроизводство описываемых популяций происходит в холодных олиготрофных озерах ледникового происхождения (запруженных конечными моренами, но не каровых), соединенных протоками с нерестовыми лососевыми реками, откуда в озера поднимается проходная нерка. В большинстве водоемов вместе со специализированными озерными гольцами обитает обычная для Камчатки озерно-речная мальма. Несмотря на морфологическое своеобразие каждой из популяций арктического морфотипа, все они отличаются от симпатричной мальмы сходным набором признаков. Хвостовой плавник озерных гольцов глубоко вырезан, спинной и брюшные плавники отставлены назад, голова крупных особей имеет укороченное рыло. Число сериальных меристических элементов высокое: в среднем 25.7 (от 23 до 31) жаберных тычинок, 44.8 (33–65) пилорических придатков и 66.5 (63–69) позвонков. Хрящевой череп со скругленным рострумом и одной маленькой фонтанелью на этмоидном отделе. Зубы на сошнике расположены гроздью или в ряд буквой «V»; на пластинке язычной кости – добавочные зубы; подвесок с латеральным гребнем. Нерест

начинается в ноябре, т. е. в среднем на 2 месяца позже, чем у мальмы. Бока размножающихся рыб приобретают красные и оранжевые, а не темные тона; имеются крупные светлые пятна неправильной формы, а красных пятнышек, как у мальмы, не бывает. Сложностей с разделением озерных гольцов и мальмы в смешанных уловах не возникает.



Схема мест обнаружения жилых популяций арктического гольца на Камчатке и прилегающих территориях к югу от ареала проходного гольца Таранца:

- 1 – оз. Дальнее, басс. р. Паратунка;
- 2 – оз. Начикинское, басс. р. Большая;
- 3 – оз. Б. Сокоч, басс. р. Большая;
- 4 – оз. Копылье, басс. р. Ича;
- 5 – оз. Двухюрточное, басс. р. Камчатка;
- 6 – оз. Аяогытгын, басс. р. Лесная;
- 7 – оз. Илир-Гытгын, басс. р. Култушная;
- 8 – оз. Анана, басс. р. Таманваям (Апука);
- 9 – оз. Нерка, басс. р. Наяхан;
- 10 – Элекчанские озера, басс. р. Яма;
- 11 – оз. Чистое, басс. р. Ола.

Сиквенс микросателитных локусов ядерной ДНК показывает репродуктивную изоляцию камчатских палий и симпатричной им мальмы. По участку *сyt b – D-loop* митохондриальной ДНК у палий из оз. Дальнее, Начикинское, Двухюрточное и Аяогытгын выявлено несколько близких гаплотипов, идентичных или отличающихся всего на 1–2 замены от последовательностей мтДНК чукотского гольца Таранца и арктического гольца с Аляски и из полярной Канады. При этом от мальмы последовательности контрольного региона мтДНК этих популяций отличаются на 10–12 замен. В небольших по площади озерах Копылье и Б. Сокоч арктические гольцы являются носителями единственного гаплотипа мтДНК, который передался им в результате интрогрессивной гибридизации от более многочисленной мальмы в момент становления популяций. Такая ситуация не является уникальной, например, она описана для этих же групп на Аляске (Taylor et al., 2008). Единично интрогрессия имела место и в остальных камчатских озерах. В частности, единичные гибриды выявлены нами в оз. Начикинское.

Таким образом, можно констатировать, что Камчатку населяют не два, а три самостоятельных, устойчиво сосуществующих минимальных таксона гольцов: кунджа *S. leucomaenis*, мальма *S. malma* complex и арктический голец. По нашему мнению, потенциально валидным названием для всех форм в составе последнего таксона стоит признать *S. taranetzi* complex Kaganovsky, 1955 в понимании «арктоидная группа» по Брюннеру (2001). В то время как камчатская мальма и кунджа имеют непрерывный ареал, образуя как жилые, так и проходные формы, арктический голец населяет только холодные, удаленные друг от друга постледниковые озера. Наличие идентичных последовательностей мтДНК у популяций с севера и юга Камчатки (например, озера Аягытгын – Начикинское) указывает на сравнительно молодой возраст изолятов. Наиболее вероятно, что арктический голец, образовавший проходную форму, расселился по Камчатке в конце последнего ледникового периода (поздний плейстоцен). В связи с этим закономерно, что его нет в крупных ледниковых озерах полуострова – Верхнеавачинском, Медвежьем и Большом (исток р. Озерная-Восточная), которые в упомянутый период были изолированы от нижнего течения рек. Позднее в результате потепления арктические гольцы Камчатки утратили проходной экотип и оказались «заперты» в своих нерестовых водоемах. Подобная версия расселения гольцов из арктической Берингии в Пацифику напоминает схему позднплейстоценовой экспансии представителей другого комплекса гольцов – *S. alpinus* из рефугиумов северной Атлантики в Феноскандию и Альпы. Как и в Европе, изначально мономорфная группа в результате дробления на множество изолятов приобрела значительное морфологическое разнообразие, сохранив генетическое единство.

ЛИТЕРАТУРА

- Глубоковский М. К. 1995. Эволюционная биология лососевых рыб. М. : Наука. 343 с.
- Олейник А. Г. 2013. Молекулярная эволюция гольцов рода *Salvelinus*: филогенетические и филогеографические аспекты : дис. ... докт. биол. наук. Владивосток. 307 с.
- Савваитова К. А. 1976. Гольцы (род *Salvelinus*) озера Начикинского (Камчатка) и некоторые проблемы систематики озерных гольцов Голарктики // Вопр. ихтиол. Т. 16 (2). С. 274–282.
- Савваитова К. А. 1989. Арктические гольцы (структура популяционных систем, перспективы хозяйственного использования). М. : Агропромиздат. 224 с.
- Черешнев И. А., Волобуев В. В., Шестаков А. В., Фролов С. В. 2002. Лососевидные рыбы Северо-Востока России. Владивосток : Дальнаука. 496 с.
- Brunner P. C., Douglas M. R., Osinov A., Wilson C. C., Bernatchez L. 2001. Holarctic phylogeography of Arctic char (*Salvelinus alpinus* L.) inferred from mitochondrial DNA sequences // Evolution. Vol. 55 (3). P. 573–586.

Chereshnev I. A. 1990. Ichthyofauna composition and distribution characteristics of freshwater fish in the water basins of the northeastern U.S.S.R. // J. Ichthyol. Vol. 30 (5). P. 836–844.

Gudkov P. K., Radchenko O. A. 2000. The characteristic of the charr of the genus *Salvelinus* from Elekchan lakes (Northern coast of the sea of Okhotsk), morphology, biology, and genetics // J. Ichthyol. Vol. 40 (8). P. 592–601.

Gudkov P. K., Alekseev S. S., Kirillov A. F. 2003. Morphological and ecological characteristics of resident charrs of the genus *Salvelinus* from some lakes of the sea of Okhotsk and Kolyma Regions // J. Ichthyol. Vol. 43 (8). P. 613–624.

Klemetsen A. 2013. The most variable vertebrate on Earth // J. Ichthyol. Vol. 53 (10). P. 781–791.

Taylor E. B., Lowery E., Lilliestrål A., Elz A., Quinn T. P. 2008. Genetic analysis of sympatric char populations in western Alaska: Arctic char (*Salvelinus alpinus*) and Dolly Varden (*Salvelinus malma*) are not two sides of the same coin // J. Evol. Biol. V. 21 (6). P. 1609–1625.