

**СИМПАТРИЧЕСКИЕ ФОРМЫ МАЛЬМЫ  
*SALVELINUS MALMA* (SALMONIDAE) КУРИЛЬСКОГО  
ОЗЕРА (ЮЖНАЯ КАМЧАТКА)**

***Е. В. Есин, Г. Н. Маркевич***

*Кроноцкий государственный природный биосферный заповедник,  
Елизово*

**SYMPATRIC POLYMORPHISM OF DOLLY VARDEN  
*SALVELINUS MALMA* (SALMONIDAE) IN THE LAKE KURILE  
(SOUTH KAMCHATKA)**

***E. V. Esin, G. N. Markevich***

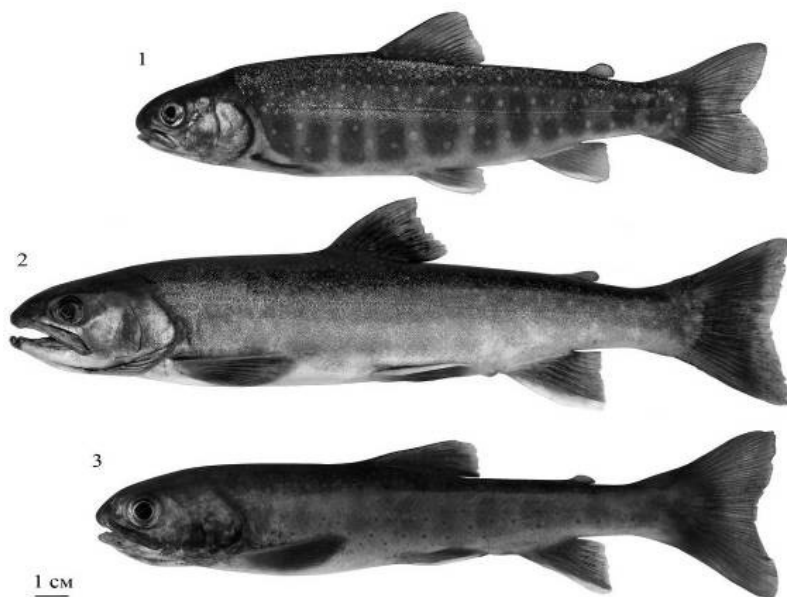
*Kronotsky State Nature Biosphere Reserve, Elizovo*

Образование новых форм (видов) из единой предковой популяции при отсутствии географических барьеров остается в фокусе эволюционных исследований. Моделью для изучения симпатрической диверсификации среди низших позвоночных стали гольцы рода *Salvelinus* из озер северных широт (Klemetsen, 2013). Рекордсменами по числу случаев образования озерных «пучков», состоящих из нескольких форм, считаются арктический голец *S. alpinus sensu lato* и кристивомер *S. namaycush* (Klemetsen, 2010; Muir et al., 2015). Оба вида образуют ряды гомологичных форм с озерным нерестом в десятках водоемов. Гольцы, адаптированные к речному нересту, не склонны к образованию симпатрических форм. В частности, у *S. levanidovi*, *S. leucomaenis*, *S. confluentus* внутриозерный полиморфизм не выявлен. Ко второй группе также принято относить северную мальму *S. malma*, для которой известен лишь один случай образования «пучка» в Кроноцком озере (Gordeeva et al., 2010) (если не считать две группы мальмоидных гольцов из оз. Азабачьего, которые, скорее всего, вселились в водоем независимо). Новые находки озерных «пучков» у северной мальмы на Камчатке меняют представления о полиморфизме этого вида.

Помимо простых случаев дивергенции на две-три формы в позднем онтогенезе (т. н. «горизонтальные» трансформации), которые распространены у мальмы в малых изолированных озерах по всему полуострову, в оз. Курильском обнаружен новый случай истинной симпатрии. Второе по величине (площадь 77 км<sup>2</sup>) и самое глубокое (средняя глубина 195 м, максимальная – 316 м) пресноводное озеро Камчатки населяет проходная и жилая мальма. Первая подробно описана М. Ю. Пичугиным (1991), наличие в бассейне озера второй было подтверждено существенно позже (Кирилова и др., 2014), однако типизация имеющегося полиморфизма приведена не

была. По результатам обловов озера в мае–июне 2016 г. удалось установить, что прибрежные мелководья служат местом зимовки и нагула проходных самцов и самок и карликовых самцов, которые нерестятся в притоках. Глубже обитают две обоеполые озерные формы: «средняя» и «мелкая», различающиеся по внешней морфологии, размерам тела, скорости роста, возрасту созревания, предпочитаемым глубинам и срокам нереста.

Жилые озерные гольцы отличаются от карликовых самцов проходной мальмы окраской, более крупной головой, конечным, а не полунижним ртом. Верхняя челюсть выходит за край глаза, в то время как у карликов лишь достигает; хвостовой стебель более длинный и низкий. У средней формы голова коническая, длиной 0.20 от тела, высота головы в среднем 0.70 длины. Верхняя челюсть прямая, в длину в среднем 0.51 от длины головы. У мелкой формы размеры и пропорции головы сходны, челюсти чуть короче, но глаз крупнее (в среднем 0.24 длины головы против 0.20); также длиннее анальный и грудные плавники (рис. 1). Различия по меристическим признакам не выявлены.



**Рис. 1.** Внешний вид взрослых самцов трех форм из оз. Курильского:  
1 – карлик, скатившийся в озеро из нерестового притока, 2 – средняя форма,  
3 – мелкая форма

Разница в аллометрическом росте форм также показана графически методом главных компонент (рис. 2а). Полученные «онтогенетические

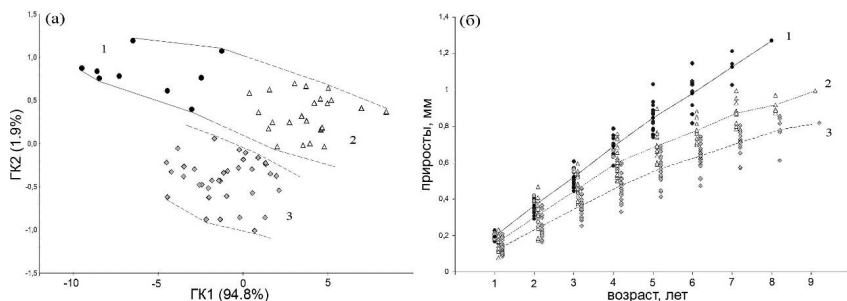
каналы» в пространстве 15 стандартных морфометрических признаков демонстрируют размерную изменчивость особей (ГК1) и изменчивость формы их тела (ГК2) (Tissot, 1988). Поля точек двух симпатричных форм не укладываются в один канал, при этом морфометрические различия средней формы и карликов менее выражены. Максимальные нагрузки на вторую компоненту оказывают диаметр глаза, высота хвостового стебля, длина анального плавника и высота головы.

Проходная мальма из бассейна оз. Курильского живет 10 (редко 11) лет, смолтифицируется на четвертый–пятый год жизни. Зимующие в озере взрослые проходные рыбы имеют длину от 28 до 66 см и массу 190–2 000 г, карлики – 10–20 см и 11–80 г. Озерные гольцы живут до 9–10 лет. Средняя форма достигает половой зрелости в возрасте 4+, реже – 5+ при длине тела 20–22 см и массе 70–90 г; предельные размеры 30 см и 200 г (в среднем 24 см и 110 г). Более многочисленная мелкая форма обычно созревает на год позже, зрелые особи имеют длину 13–21 см и массу 20–80 г (в среднем 18 см и 52 г). Разницу в скорости роста форм наглядно отражают траектории приростов их отолитов (рис. 2б), озерные рыбы почти перестают расти на седьмой год жизни.

В начале лета взрослые гольцы мелкой формы концентрируются на глубинах 80–120 м, но встречаются от границ фотической зоны до 220 м и глубже. Рыбы средней формы в основном ловятся на горизонте 30–50 м, но не единично встречаются в диапазоне глубин 5–150 м. В желудках жилых рыб встречается озерный зообентос и гаммариды, но основу рациона составляет икра нерки *Oncorhynchus nerka* и фрагменты трупов отнерестившихся производителей. Огромная биомасса, привносимая неркой в озеро из океана, оказывается в профундали озера и медленно разлагается круглый год в холодной воде, служа постоянным источником корма для гольцов. В результате нерест мелкой формы сильно растянут и, вероятно, начинается в середине лета после прогрева воды. К июню до 30 % самок и самцов мелкой формы уже находятся на IV ст. зр. Выходящая на литораль средняя форма интенсивно отъедается икрой непосредственно в период нереста нерки, что позволяет гольцам созреть и отнереститься до зимы.

Несмотря на разницу в сроках нереста присутствие на литорали озера скатившихся из притоков карликов ставит вопрос о репродуктивных взаимоотношениях озерных форм и проходной мальмы. Степень обособленности эндемичных форм оз. Курильского требует дополнительных исследований, но в любом случае они являются уникальным объектом биоразнообразия Камчатки. В связи со специфическими особенностями экосистемы оз. Курильского здесь реализовался нетипичный вариант симпатрической диверсификации гольцов, который не связан с классическими механизмами специализации по ресурсным осям бентали и пелагиали.

Численность эндемичных форм высокая, оз. Курильское защищено особым режимом Южно-Камчатского заказника.



**Рис. 2.** «Онтогенетические каналы» по 15 абсолютным морфометрическим промерам в пространстве главных компонент (а) и траектории абсолютных постростральных приростов отоидов (б) трех форм мальмы из оз. Курильского: 1 – карликовые самцы и проходные рыбы (●), 2 – средняя (Δ) и 3 – мелкая (◇) формы

Работы выполняются при финансовой поддержке РФФИ, проект 16-04-01687.

## ЛИТЕРАТУРА

- Кириллова Е. А., Кириллов П. И., Павлов Д. С. 2014. Изменения структуры ихтиофауны Курильского озера (Южная камчатка) // Чт. памяти В. Я. Леванидова. Вып. 6. С. 302–310.
- Пичугин М. Ю. 1991. Морфобиологические особенности и структура популяций проходного гольца рода *Salvelinus* Курильского озера (Южная Камчатка) // Биология гольцов Дальнего Востока. – Владивосток: ДВО АН СССР. – С. 112–123.
- Gordeeva N. V., Chukova E. I., Oleinik A. G. 2010. Microsatellite genetic variation of Asian populations of Dolly Varden char // *Hydrobiologia*. Vol. 650. P. 133–144.
- Klemetsen A. 2010. The char problem revisited: exceptional phenotypic plasticity promotes ecological speciation in postglacial lakes // *Freshwat. Rev.* Vol. 3. P. 49–74.
- Klemetsen A. 2013. The most variable vertebrate on Earth // *J. Ichthyol.* Vol. 53. P. 781–791.
- Muir A. M., Hansen M. J., Bronte C. R., Krueger C. C. 2015. If Arctic charr *Salvelinus alpinus* is ‘the most diverse vertebrate’, what is the Lake charr *Salvelinus namaycush*? // *Fish and Fisheries*. doi: 10.1111/faf.12114
- Tissot B.N. 1988. Multivariate analysis. In: McKinney, M.L. ed. *Heterochrony in Evolution: a multidisciplinary approach*. – N.-Y. : Plenum Press. – P. 35–51.