

**ИЗОЛИРОВАННАЯ ПРОГЕНЕТИЧЕСКАЯ МАЛЬМА
SALVELINUS MALMA (SALMONIDAE) ИЗ ВОДОТОКОВ
ВУЛКАНИЧЕСКИХ ТЕРРИТОРИЙ КАМЧАТКИ**

Е. В. Есин

*Кроноцкий государственный природный
биосферный заповедник, Елизово;
Всероссийский научно-исследовательский институт
рыбного хозяйства и океанографии (ВНИРО), Москва*

**LANDLOCKED PROGENETIC MORPH OF DOLLY VARDEN
SALVELINUS MALMA (SALMONIDAE) FROM THE STREAMS
OF KAMCHATKA VOLCANIC TERRITORIES**

E. V. Esin

*Kronotsky State Nature Biosphere Reserve, Elizovo;
Russian Federal Research Institute of Fisheries & Oceanography, Moscow*

Оседлые ручьевые гольцы впервые описаны на Камчатке из притоков оз. Азабачьего как стабильно существующая тугорослая жизненная форма *Salvelinus alpinus* complex (Савваитова, Романов, 1969). К настоящему времени на полуострове обнаружено еще несколько таких популяций в открытых и изолированных экосистемах. Филогенетически они отнесены к северной мальме *S. malma* (Walb.) (Есин, 2015а). В ряде случаев мальма на Камчатке оказалась изолирована в ручьях, дренирующих территории современного вулканизма. Эти водотоки отличаются повышенной мутностью, токсичной водой и нестабильностью форм руслового рельефа (Есин, Чалов, 2014; Леман, Есин, 2014; Чалов, Есин, 2015). Часть рыб здесь выжила и в дальнейшем была вынуждена существовать в крайне неблагоприятной среде (Есин и др., 2014). Из потомков изолированной мальмы в итоге возникли малочисленные короткоцикловые популяции с канализованным развитием. На фоне сокращения продолжительности жизни и уменьшения размеров особей в популяциях произошла морфологическая ювенилизация и пedomорфная анатомическая редукция. Известно, что адаптивная способность к торможению роста и ювенилизации заложена в геном гольцов (Kapralova et al., 2011). В водоемах вулканических территорий Исландии миниатюризация у *S. alpinus* (L.) достигается за счет подавления роста клеток соматических тканей под контролем иммунодепрессантов, в частности, рапомидина (Macqueen et al., 2011).

На Камчатке подробно исследованы три популяции мальмы, изолированные в водотоках вулканических территорий. В руч. Тройном (бассейн р. Шануч) мальма населяет участок выше задернованного каменного завала, в р. Фальшивой зону обитания ограничивает сель, в руч. Нижнекошелевском (приток р. Речки 3-ей) существует гидрологический барьер в виде зоны с горячей, высоко токсичной водой. Места воспроизводства и нагула характеризуются многократным превышением рыбохозяйственных ПДК по тяжелым металлам, экстремальной концентрацией минеральных взвесей, измененным температурным режимом. Другие виды рыб в этих водотоках не обитают.

Для мальмы описываемых популяций характерно ускоренное половое созревание, сопровождающееся остановкой соматического роста; низкий уровень анатомической дифференциации тела; сравнительно высокая плодовитость, но очень мелкая икра. Выявлены увеличенная частота аномалий развития и повышенная смертность девиантной молодежи (Есин, 2015б). Мальма из вулканических ручьев характеризуется пониженной упитанностью и жирностью мышечной ткани, увеличенной печенью. При этом скорость линейного роста мальков и диапазон их размерной изменчивости внутри возрастных классов по сравнению с рыбами из фоновых условий не снижены. Генеральное направление специализации в популяциях – пedomорфоз по пути прогенеза, позволяющий с большей вероятностью закончить репродуктивный цикл в условиях повышенных рисков при существовании на границах адаптационных возможностей (Есин, 2016). Отбор направлен на ускорение обмена веществ для более эффективного противодействия физиологическому стрессу. Этот эффект позволяет сохранить в популяциях сравнительно высокую скорость роста молодежи несмотря на повышенные энергозатраты на детоксикацию и гаметогенез. Для выведения тяжелых металлов из организма рыбы активно вырабатывают в печени глутатион и близкие пептиды – концентрация этих соединений повышена относительно фоновых значений на порядок (Есин и др., 2017).

Прогенетическая мальма имеет низкое цилиндрическое тело с длинными плавниками, конической головой, полунижним ртом и прямой верхней челюстью. В строении черепа резко преобладают пedomорфные черты, в частности *ptericum* своими отростками не налегает на *sphenoticum*, а *supraoccipitale* достигает или заходит за края дорзальных фонтанелей хрящевого черепа. Внутрипопуляционный морфологический полиморфизм аномально повышен из-за возникающих нарушений аллометрических закономерностей роста (Есин, Fedosov, 2016). Число всех счетных (метрических) элементов по сравнению с проходной мальмой пониженное, при этом наблюдается очень высокая асимметрия билатеральных структур (Есин, 2015б). Как правило, рыбы характеризуются бледной, темно-серой

или крайне не характерной для мальмы окраской с преобладанием зеленых или золотистых тонов. Покровы могут быть полупрозрачными. Брачный наряд не формируется, половой диморфизм не выражен. Среди созревающих рыб появляются ослабленные особи с экстремально низкой массой тела. Токсикоз вызывает анизоцитоз и пойкилоцитоз эритроцитов, гиперплазию и гипертрофию респираторного эпителия, воспаление и жировую дистрофию печени. Повсеместно до половой зрелости самок доживает меньше, чем самцов.

Нерестовые группировки мальмы из водотоков с вулканическим влиянием включают особей длиной от 11 до 21 (в среднем 13) см и массой 12–76 (25) г. Летом рыбы предпочитают держаться вблизи устьев временных притоков, которые за счет снегового питания разбавляют токсичные воды приемных рек. Здесь же в сентябре–октябре проходит нерест. Критическим периодом в жизни рыб становится зимняя межень, когда сток притоков падает, и концентрация загрязнителей возрастает. В руч. Нижнекошелевском со средней температурой воды в августе 15 °С рыбы страдают от паразитарной гиперинвазии. Предельный возраст в популяциях составляет 5–6 лет. Половое созревание происходит на 3–4-м году жизни, основная часть рыб нерестится в этом же возрасте и погибает. Рыбы питаются падающими на поверхность воды насекомыми и донными беспозвоночными, зимой и весной они часто голодают, т. к. бентосные сообщества в вулканических ручьях развиты слабо.

В руч. Тройном и Нижнекошелевском популяции мономорфные. В р. Фальшивой из разнокачественной молоди формируются две экологические формы. Агрессивные территориальные особи остаются на всю жизнь вблизи нерестилищ в нижнем течении сравнительно чистых притоков. Миграционно активные и неагрессивные особи переходят к обитанию в сильно загрязненном основном русле, в котором, тем не менее, кормовая база богаче, чем в притоках. Несмотря на повышенные метаболические затраты на борьбу с последствиями хронического отравления, рыбы из основного русла растут быстрее, их отличает более высокая плодовитость. Созревшие особи этой группы начинают поедать собственную молодь в устьях притоков. Нерестятся все гольцы из верховьев р. Фальшивой совместно.

Изоляция мальмы в реках вулканических территорий происходила многократно на протяжении всего голоцена. На фоне своеобразия морфологии и низкого генетического полиморфизма, уникальных молекулярных маркеров в прогенетических популяциях пока не обнаружено. Вероятно, срок существования самостоятельных популяций в районах активного вулканизма ограничен тысячами лет. Тем не менее, данный тип специализации, несомненно, имеет эволюционное значение. В случае

глобальных изменений условий существования на ареале прошедшие несколько бутылочных горлышек формы с ускоренным метаболизмом могут дать новый вектор развития популяционной системы мальмы. Известно, что адаптация к хроническому физиологическому стрессу обеспечивает снижение пенетрантности вредных мутаций (Queitsch et al., 2002). С другой стороны, описанная природная ситуация дает возможность оценить реакцию популяций рыб на постоянное загрязнение и тем самым получить эталон, который в дальнейшем представляется возможным использовать для оценки последствий техногенного загрязнения нерестово-выростных рек Камчатки.

Работы проводятся при финансовой поддержке РФФИ, проект 14-04-01433.

ЛИТЕРАТУРА

Есин Е. В. 2015а. Ручьевая мальма *Salvelinus malma* полуострова Камчатка // Вопр. ихтиол. Т. 55. № 2. С. 180–195.

Есин Е. В. 2015б. Нарушения развития у лососевых рыб (Salmonidae) в условиях масштабного вулканического загрязнения мест воспроизводства (на примере камчатской мальмы *Salvelinus malma*) // Онтогенез. Т. 55. № 2. С. 114–125.

Есин Е. В. 2016. Особенности биологии камчатской мальмы *Salvelinus malma* (Salmonidae) из нерестовых рек вулканических районов // Вопр. ихтиол. Т. 56. – В печати.

Есин Е. В., Чалов С. Р. 2014. Экологическая классификация рек вулканических территорий Камчатки // Чт. памяти В. Я. Леванидова. Вып. 6. С. 220–238.

Есин Е. В., Сорокин Ю. В., Метальникова К. В. 2014. Биология жилой мальмы *Salvelinus malma* (Salmonidae) из реки с повышенной природной концентрацией токсикантов и взвеси (восточный вулканический пояс Камчатки) // Вопр. ихтиол. Т. 54. № 1. С. 68–77.

Есин Е. В., Шульгина Е. В., Широков Д. А., Зленко Д. В., Леман В. Н. 2017. Физиологическая адаптация молоди гольца *Salvelinus malma* (Salmonidae) к обитанию в загрязнённых реках вулканических территорий Камчатки // Биол. внутр. вод. – В печати.

Леман В. Н., Есин Е. В. 2014. Русловые процессы как фактор среды обитания лососевых рыб // Описные русловые процессы и среда обитания лососевых рыб на Камчатке / под ред. С. Р. Чалова, В. Н. Лемана, А. С. Чаловой. – М. : ВНИРО. – С. 59–82.

Савваитова К. А., Романов Н. С. 1969. Некоторые особенности систематики и биологии карликовой ручьевой формы молоди озерно-речной формы арктического гольца *Salvelinus alpinus* (L.) из бассейна Азабачьего озера (Камчатка) // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки. № 5. С. 16–28.

Чалов С. Р., Есин Е. В. 2015. Принципы экологической классификации рек районов современного вулканизма // Геогр. и прир. ресурсы. № 1. С. 80–87.

Esin E. V., Fedosov A. 2016. The effect of chronic volcanic pollution on the morphometric characteristics of juvenile Dolly Varden (*Salvelinus malma* W.) on the Kamchatka peninsula // Hidrobiologia. DOI: 10.1007/s10750-016-2741-7.

Kapralova K. H., Morrissey M. B., Kristjansson B. K., Olafsdottir G. A., Snorrason S. S., Ferguson M. M. 2011. Evolution of adaptive diversity and genetic connectivity in Arctic charr (*Salvelinus alpinus*) in Iceland // *Heredity*. Vol. 106. P. 472–487.

Macqueen D. J., Kristjansson B. K., Paxton C.G., Vieira V. L. A., Johnston I. A. 2011. The parallel evolution of dwarfism in Arctic charr is accompanied by adaptive divergence in mTOR-pathway gene expression // *Mol. Ecol.* Vol. 20. P. 3167–3184.

Queitsch C., Sangster T. A., Lindquist S. 2002. Hsp90 as a capacitor of phenotypic variation // *Nature*. Vol. 417. P. 618–624.