

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

***E. B. Esin***

*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 педоморфная анатомическая редукция. Известно, что адаптивная способность к торможению роста и ювенилизации заложена в геном гольцов (Karpalova 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 *pteroicum* своими отростками не налегает на *sphenoticum*, а *surgaoccipitale* 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 зеленоватых 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 молодежи 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.