

ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ НАУКИ
ИНСТИТУТ ПРОБЛЕМ ЭКОЛОГИИ И ЭВОЛЮЦИИ ИМ. А.Н. СЕВЕРЦОВА
РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК (ИПЭЭ РАН)

На правах рукописи



ЕСИН Евгений Владиславович

ЭВОЛЮЦИЯ МАЛЬМОИДНЫХ ГОЛЬЦОВ
(*Salvelinus malma* complex, Salmonidae) КАМЧАТКИ

Специальность 1.5.13 – «ихтиология»

Диссертация на соискание учёной степени
доктора биологических наук
в виде научного доклада

Москва–2023

Работа выполнена в Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук (ИПЭЭ РАН).

Научный консультант: Александр Серафимович Голубцов, д.б.н., заведующий лабораторией экологии низших позвоночных ИПЭЭ РАН

Официальные оппоненты: Животовский Лев Анатольевич, д.б.н., профессор, заведующий лабораторией генетических проблем идентификации ФГБУН Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова РАН

Зеленников Олег Владимирович, д.б.н. доцент кафедры ихтиологии и гидробиологии Биологического факультета Санкт-Петербургского Государственного Университета

Воскобойникова Ольга Степановна, д.б.н., главный научный сотрудник лаборатории ихтиологии ФГБУН Зоологический институт РАН

Ведущая организация: ФГБУН Институт систематики и экологии животных СО РАН (Новосибирск)

Защита состоится «__» 2024 г. в __ часов __ минут на заседании диссертационного совета Д 002.213.02 при Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук по адресу: 119071, Москва, Ленинский проспект, д. 33. Тел/факс: +7(495)952-73-24, e-mail: admin@sevin.ru.

С материалами доклада можно ознакомиться в библиотеке Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук по адресу 119071, Москва, Ленинский проспект, д. 33 и на сайте ФГБУН ИПЭЭ РАН по адресу: www.sev-in.ru.

Диссертация в виде научного доклада разослана «__» _____ 2023 г.

Ученый секретарь диссертационного совета, к.б.н.

Елена Александровна Кацман

ОГЛАВЛЕНИЕ

1. Введение.....	4
2. Материалы и методы исследований.....	12
<i>Основное содержание работы:</i>	
3. Межбассейновая дифференциация мальмы Камчатки.....	15
4. Внутрипопуляционное разнообразие мальмы Камчатки.....	15
5. Специализация географических изолятов мальмы Камчатки.....	20
5.1. Прогенетическая миниатюризация.....	20
5.2. Сенильная карликовость.....	22
6. Симпатрическая дивергенция мальмы Камчатки с разделением доступных ресурсов среды обитания.....	23
6.1. Разделение ресурсов разных участков озёрно-речного бассейна.....	24
6.2. Разделение ресурсов озёрной литорали.....	26
6.3. Разделение ресурсов дна и толщи вод озера.....	27
6.4. Разделение ресурсов разных глубин озера.....	29
7. Сложные комплексные случаи адаптивной радиации мальмы.....	30
7.1. Гольцы бассейна р. Камчатка-оз. Азабачье.....	30
7.2. Гольцы бассейна р. Кроноцкая-оз. Кроноцкое.....	34
8. Механизм морфологической диверсификации симпатрических форм мальмы в онтогенезе.....	39
9. Заключение.....	44
10. Выводы.....	49
<i>Список работ, опубликованных автором по теме диссертации.....</i>	<i>51</i>

1 ВВЕДЕНИЕ

Актуальность и разработанность темы исследования. Пути и механизмы адаптивного формо(видо)образования относятся к числу самых актуальных вопросов эволюционной биологии и активно исследуются на рыбах (Schluter, 1996; Dieckmann et al., 2004; Sobel et al., 2010; Stankowski, Ravinet, 2021). В общем виде показано, что адаптивные преимущества фенотипов могут подхватываться отбором, и в конечном итоге обеспечивать генетическую фиксацию новых признаков и видообразование (Мина, 1986; Голубцов, 2010; Mayr, 1963; Sobel et al., 2009; Losos, 2010; Nosil, 2012; Skulason et al., 2019). Для рыб подтверждено множество случаев диверсификации адаптивных фенотипов как в условиях пространственной изоляции (Cooke et al., 2014; Gross, 2012; Pfenninger et al., 2015; Pires et al., 2018; Aardema et al., 2020), так и в единой экосистеме при совместном обитании (Barluenga et al., 2006; Ostbye et al., 2006; Alekseyev et al., 2009; Nosil, Schluter, 2011; Rieder et al., 2020). При этом в условиях симпатрии степень ограничения генного потока между фенотипами может быть разной – в частности долгосрочно неполной (Kondrashov, Mina, 1986; Dieckmann, Doebeli, 1999; Bolnick, Fitzpatrick, 2007). Тем не менее, даже в таких случаях формируются более или менее дискретные фенотипические варианты. По-видимому, их появление обусловлено пороговыми воздействиями внешних факторов, приводящими к адаптивной канализации хода развития (Hazel et al., 1990; Smith, Skulason, 1996; Schluter, 2000; Via, 2009; Abouheif et al., 2014). Онтогенез в таких случаях регулируется гетерохронными сдвигами ключевых моментов развития (Fink, 1988; Reilly et al., 1997; Keyte, Smith, 2014) и управляется на уровне регуляции активности генных каскадов (Jacobs et al., 2015; Gudbrandsson et al., 2018; Beck et al., 2018; Salisbury, Ruzzante, 2022) и нейро-эндокринной регуляции метаболизма (White et al., 2012; Muir et al., 2014; McCormic et al., 2019; Lema, 2020).

Обширный материал для изучения механизмов адаптивной эволюции и возникновения биоразнообразия предоставляют гольцы рода *Salvelinus* – чрезвычайно изменчивая и экологически пластичная группа лососевых рыб (Савваитова, 1989; Алексеев, 2016; Jonsson, Jonsson, 2001; Nelson, 2006; Klemetsen, 2010). Гольцы – это самая эволюционно молодая ветвь лососевых, возникшая в неогеновое время; их видовая дивергенция проходила позже, чем у других лососевых – в плиоцене-голоцене во время глобальной нестабильности условий среды в высоких широтах (Grewe et al., 1990; Brykov et al., 2010; Crete-Lafreniere et al., 2012; Shedko et al., 2013; Lecaudey et al., 2018). Процессы

внутривидовой диверсификации проявляются у гольцов отчётливо и многообразно, оставаясь на разных уровнях завершенности.

Для популяций гольцов, как и для других лососевых, характерно разделение на отдельные фенотипы, возникающие в составе единой популяции и объединённые потоком генов, т.н. экологические группировки (Кузицин, 2010) – они же морфы (Берг, 1948), экологические формы (Савваитова, 1989) или экотипы (Соупе, 1993) в терминологии других авторов (чётко закреплённого термина не существует). Такие группировки особей различаются образом жизни (типом питания), а в открытых озёрно-речных системах – миграционными стратегиями (проходная - пресноводная мигрантная - оседлая). Дифференциация на экологические группировки связана с уровнем гетерозиготности популяции (Szulkin et al., 2010; Artamonova, Makhrov, 2016) и зависит от доступности мест обитания и корма. Выбор жизненной стратегии лабилен и определяется метаболическими различиями и социальной активностью особей (Павлов и др., 2001; Павлов, Савваитова, 2008; Thorpe et al., 1998; Pulido, 2011). Изменение условий воспроизводства в населённом гольцами бассейне приводит к изменению в составе и относительной численности группировок (Kendall et al., 2015; Birnie-Gauvin et al., 2021), обеспечивая эволюционную адаптацию популяции.

В случаях, когда между группировками возникают ограничения генного потока (за счёт расхождения по срокам и местам нереста или ассортативности размножения), обособляются новые эволюционно значимые единицы в терминологии Д. Коннера и Д. Хартла (Conner, Hartl, 2004), т.н. биологические формы (Савваитова, 1961; Мауг, 1963) – они же расы (Берг, 1948), биотипы (Савваитова и др., 1989) или экоморфы (Greenwood, 1984; Jonsson, Jonsson, 2000). Фенотипическая дифференциация форм обычно развивается в связи с изменением образа жизни, типа питания или способа добычи пищи (McPhee et al., 2012; Skulason et al., 2019; Gillespie et al., 2020). Адаптация морфотипов, регулирующаяся гетерохронными сдвигами онтогенеза, закрепляется генетически в процессе углубления педо- и/или пераморфозов (в т.ч. функционально диссоциированных вариантов) в череде поколений (McNamara, 1986; Reilly et al., 1997; Kovac, 2002). Специализация морфогенеза происходит по мере накопления генетических различий между формами и настройки эпигенетической регуляции развития (Prince et al., 2017; Dalziel et al., 2018; Salisbury et al., 2020; Jacobs, Elmer, 2021).

Для анализа упомянутых начальных этапов эволюционной дивергенции гольцов выбрана северная мальма *S. malma*, сформировавшая самостоятельную филогенетическую

линию всего 20–120 тыс. лет назад в тихоокеанском секторе Берингии (Oleinik et al., 2013, 2015; Yamamoto et al., 2014; Taylor, 2016; Osinov et al., 2002, 2020). Место происхождения северной мальмы, по-видимому, приурочено к историческому центру ареала гольцов, в котором до последнего ледникового периода происходили вторичные контакты более древних и обособившихся по периферии ареала филогенетических линий (Lecaudey et al., 2018; Esin, Markevich, 2018). В сравнении с другими линиями гольцов, мальма сохранила больше генерализованных (и плезиоморфных) черт биологии. В частности, она имеет максимально широкий спектр питания; ей в равной степени доступен речной и озёрный нерест (причём температуры развития, близкие к 0°C, не являются лимитирующим фактором для размножения и развития); мальма встречается в биотопах, где отсутствуют другие, более специализированные представители семейства. Высокая адаптационная пластичность мальмоидных гольцов обеспечивается более растянутым индивидуальным морфогенезом по сравнению с другими линиями лососевых (Kawanabe et al., 1989; Pichugin, 2015), что позволяет в большей мере проявляться гетерохрониям в онтогенезе. Разнообразие мальмы также способствует строгая нерестовая филлопатрия – для нереста она возвращается в родные водоёмы (Тиллер, 2017; Reist et al., 1997; Mochnac et al., 2010; Bond et al., 2014).

Регионом наибольшего разнообразия мальмоидных гольцов является Камчатка. Здесь обнаружено максимальное число экологических группировок, симпатрических форм и географических изолятов этой филогенетической линии (Викторовский, 1978; Васильев, 1985; Савваитова, 1989; Глубоковский, 1995; Черешнев и др., 2002; Омельченко, 2005; Олейник, 2013; Павлов и др., 2014; Груздева и др., 2017). Разнообразие эволюционных преобразований мальмы в водоёмах Камчатки способствовали масштабные трансформации водной сети полуострова, вызванные таянием плейстоценовых ледников, также сопровождавшиеся активизацией тектонической активности и вулканизма (Мелекесцев, 1974; Певзнер, 2015; Klimaschewski et al., 2015). Эти трансформации способствовали новейшему этапу изоляций, фрагментаций ареала, проникновений мальмоидных гольцов во вновь образовавшиеся экосистемы, повторным вселениям и вторичным контактам.

В данной работе разнообразие мальмы Камчатки типизировано в виде следующих вариантов: [1] симпатрические (в пределах дальности индивидуальных перемещений, “cruising range”) группировки с контрастными фенотипами и образом жизни, между которыми не удаётся выявить генетическую дифференциацию; [2] симпатрические

формы, между которыми выявлена генетическая дифференциация; [3] географически разобщённые популяции, т.н. экотипы (Турессон, 1922; Gross, 1996) или изоляты (Гриценко, 2002; Шубина, 2006) с ярко выраженными адаптациями, обусловленными специфическими условиями обитания. Все локальные эндемичные популяции, согласно молекулярно-генетическим данным, группирующиеся в составе филогенетической линии *S. malma* бассейна Берингова и северной части Охотского моря, рассматриваются без присвоения таксономического статуса. Проверяется гипотеза о том, что адаптивная диверсификация фенотипов мальмоидных гольцов происходила независимо в разных озёрно-речных системах Камчатки под влиянием локальных условий; при воздействии однотипных ключевых факторов происходили сходные изменения раннего развития (и морфогенеза) и параллельно возникали экологически конвергентные группировки и формы. Соответственно, отбор главным образом обеспечивал закрепление определённых вариантов онтогенеза. В противном случае, диверсификация форм произошла бы в ограниченном числе случаев, и несколько форм мальмоидных гольцов со специфическим типом генетически детерминированного морфогенеза расселились бы по озёрно-речным бассейнам с подходящими условиями.

Цель исследования:

- определить важнейшие экологические факторы и онтогенетические механизмы, лежащие в основе формирования современного разнообразия мальмоидных гольцов *Salvelinus malma* complex Камчатки; исходя из полученных данных, реконструировать эволюционные сценарии, реализованные гольцами в ходе освоения рек и озёр полуострова в постледниковый период.

Задачи:

1) Описать внутривидовое разнообразие мальмы в нагульно-нерестовых бассейнах разной гидрографической структуры и сложности.

2) Выявить варианты специализации мальмы при обитании в водоёмах с экстремальной средой обитания.

3) Установить закономерности образования репродуктивно обособленных симпатрических форм мальмы в зависимости от экологических условий водоёмов.

4) Описать сложные случаи радиации мальмы в крупнейших озёрно-речных бассейнах Камчатки с максимальным разнообразием условий среды (р. Камчатка-оз. Азабачье и р. Кроноцкая-оз. Кроноцкое), предложить вероятные сценарии эволюции в этих системах.

5) На основании полученных результатов и сравнения их с ситуациями, известными для гольцов других регионов и лососевых рыб в целом, предложить вариант типизации механизмов адаптивной эволюции лососевых рыб.

Научная новизна и значимость исследования. Значительно расширены знания о разнообразии гольцов Камчатки и всего рода в целом, описано множество ранее неизвестных эндемичных и реликтовых популяций, а также случаев симпатрической дивергенции. Показано, что мальмоидные гольцы Камчатки представляют собой одну из самых экологически и эволюционно диверсифицированных групп лососевых.

Описан ряд глубоко специализированных изолятов, выживающих на границе экологической толерантности: в ручьях, подвергающихся хроническому загрязнению соединениями тяжёлых металлов и минеральными взвесями, и в ультраолиготрофных горных озёрах. Изучены особенности физиологии мальмы из таких популяций, установлены причины и направления их эволюции. В озёрах без нерестовых притоков по всему полуострову обнаружен вариант внутрипопуляционной трансформации на быстро- и медленно растущие группировки, ранее неизвестный у мальмы. Показано, что в ряде рек, подверженных хроническому вулканогенному загрязнению, мальма не дифференцируется на экологические группировки, реализуя исключительно проходной образ жизни.

Впервые получены свидетельства множественного симпатрического формообразования мальмы. Изучены ранее неизвестные случаи эволюционной дивергенции мальмы в озёрах Камонное, Дальнее, Севое, Ангре, Курильское, Верхне-авачинское. В этих озёрах описаны эндемичные формы, установлены вероятные экологические факторы их разделения. Выявлен механизм дивергенции адаптивных черт морфологии форм в раннем онтогенезе, в основе которого лежат гетерохронии развития скелета, определяемые дифференциальной экспрессией соответствующих функциональных каскадов, находящихся под контролем тиреоидных гормонов. На основе полученных данных ряд форм гольцов внесён в Красную книгу Камчатского края.

Для систем р. Кроноцкая-оз. Кроноцкое и р. Камчатка-оз. Азабачье с привлечением современных методов экологического, морфологического и генетического анализов установлено число репродуктивно обособленных форм, их родственные отношения и вероятные механизмы возникновения. По числу дивергировавших в условиях симпатрии форм «пучок» системы р. Кроноцкая-оз. Кроноцкое – наиболее богатый среди лососевых в мировом масштабе. Показано, что при адаптивной радиации в системе р. Камчатка-оз. Азабачье большое значение имела пространственная изоляция и череда разобщённых

событий отделения адаптивных форм от мальмы. Впервые для отдельной филогенетической линии лососевых — мальмоидных гольцов Камчатки — показано, как во взаимодействии сходных экологических факторов с онтогенетическими и физиологическими механизмами происходит множественная параллельная дивергенция форм, воспроизводящаяся как в разных озёрно-речных бассейнах, так и внутри одного. Предположительно сходные эволюционные механизмы приводят к дивергенции симпатрических форм и в других группах лососевых.

Отработана технология экспериментальной инкубации и выращивания молоди мальмы. Изучено развитие эмбрионов и молоди в разных условиях; определена роль ряда гормонов в модуляции раннего развития. Разработан метод шкалирования темпов морфогенеза и роста мальмы при сравнении групп, развивающихся в условиях контрастных и динамично меняющихся температур. Обнаружен ряд эндемичных форм, особенности развития которых могут быть полезны при селекционной работе по созданию высокопродуктивных пород гольцов для бассейновой аквакультуры.

Положения, выносимые на защиту:

1) Разнообразие мальмоидных гольцов Камчатки сформировалось в течение голоцена, то есть позднее, чем у других видов лососевых. На полуострове представлен спектр вариантов от морфологически и генетически неподразделённых популяций до структурированных популяционных систем, в состав которых входят фенотипически дифференцированные группировки с разным образом жизни и в разной степени репродуктивно изолированные. По разнообразию вариантов эволюционной дифференциации мальма Камчатки не уступает полнокомплексным видам лососевых (в понимании М.В. Мины (1986)) с более продолжительной историей эволюционной радиации: арктическому гольцу *Salvelinus alpinus*, микиже *Oncorhynchus mykiss* и кумже *Salmo trutta*. При этом разнообразие мальмы продолжает формироваться параллельно и независимо в разных озёрно-речных бассейнах.

2) Благодаря своей экологической и онтогенетической пластичности мальма Камчатки адаптируется к обитанию в водоёмах с экстремальной средой. В ручьях вулканических территорий с токсичной водой сформировались популяции, в которых гетерохронии развития (прогенез) обеспечивают ускорение жизненного цикла и смену поколений в условиях повышенного риска погибнуть от токсикоза и повреждения органов до начала размножения. Фенотипическим последствием таких гетерохроний становится миниатюризация. В ультраолиготрофных водоёмах с минимальным количеством пищевых

ресурсов происходит торможение роста при сохранении темпов морфогенеза и сроков наступления половой зрелости, что приводит к карликовости. Обнаружены случаи, когда канализация онтогенеза и формирование «миниатюрного» фенотипа происходило всего за несколько поколений.

3) В водоёмах Камчатки со стабилизированной годовой динамикой гидрологических и продукционных циклов мальма демонстрирует ряд примеров симпатрической диверсификации на адаптивные формы, между которыми возникает репродуктивная изоляция. Ведущее значение в дивергенции форм имеет одно из четырёх экологических направлений: [1] разделение ресурсов по континууму водной системы, [2] dna и толщи вод озера, [3] разных глубинных горизонтов озера, [4] участков мелководья озера с разным типом субстрата и волновой нагрузкой. Формирование контрастных симпатрических фенотипов происходит во время малькового периода, причём существенное значение в разделении фенотипов имеют ранние гетерохронии развития скелета и расхождение темпов соматического роста под регуляторным контролем эндокринной системы.

4) В наиболее крупных озёрно-речных бассейнах Камчатки – р. Камчатка-оз. Азабачье и р. Кроноцкая-оз. Кроноцкое – мальма параллельно образовала «пучки», характеризующиеся сложной иерархией полностью и частично репродуктивно изолированных форм. Обе адаптивные радиации происходили в несколько этапов, им способствовали масштабные изменения местообитаний, высокое разнообразие условий среды историческая гибридизация. В р. Камчатка-оз. Азабачье дивергенция на пары форм произошла параллельно в нескольких группах гольцов при разделении бассейна на верхнюю и нижнюю части. В изолированном оз. Кроноцкое после формирования запрудной экосистемы распространение получили три самостоятельные группы, каждая из которых вторично дивергировала на две-три формы; позже в нескольких вторичных дериватах начался следующий этап диверсификации. К настоящему моменту эндемичная фауна кроноцких гольцов насчитывает не менее девяти форм.

Апробация результатов работы. Результаты исследований докладывались на международных конференциях «Симпозиум по раннему онтогенезу рыб и промысловых беспозвоночных» (2010), «Воспроизводство естественных популяций ценных видов рыб» (2012), «Чтения памяти Г.Г. Винберга» (2015), «Публичный аквариум в современном мире» (2020), «Evolution Conference in the Raleigh Convention Center» (2014), «International Charr Symposium» (2012, 2015, 2023), «Annual Meeting of the Society for Developmental

Biology» (2019, 2020), «Conference of the Society of Craniofacial Genetics and Developmental Biology» (2021); региональных конференциях «Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей» (2009–2020) и «Чтения памяти В.Я. Леванидова» (2008–2023); коллоквиумах лаб. экологии низших позвоночных ИПЭЭ и отд. воспроизводства лососевых рыб ВНИРО.

По теме диссертации мною опубликовано 58 работ, включая 54 статьи K1–K2 (среди них 34 работы, опубликованные в изданиях Q1–Q2 по международным библиографическим базам данных Web of Science и Scopus) и 4 коллективные монографии, вышедшие после защиты кандидатской диссертации (защита состоялась в ФГБНУ «ВНИРО» в 2008 г., руководитель В.Н. Леман).

Соответствие паспорту научной специальности. Содержание работы соответствует паспорту специальности 1.5.13 – «Ихтиология», а именно направлениям исследований №№ 1–4, 6–7 и 12.

Связь с государственными программами. Представленные в диссертационной работе результаты получены в рамках научных проектов, финансируемых Государственными контрактами 121122300053-2 «Экология и биоразнообразие водных сообществ» и 7-01, а также Государственными заданиями ФГБНУ «ВНИРО» на 2015–2020 гг.

Работа была поддержана грантами РФФИ № 22-24-00724 и 18-74-10085; РФФИ № 18-04-00240, 16-04-01687, 14-04-01433, 18-34-20075 и 12-04-31118; Фонда Президентских грантов № 02.120.11.775-МК и 17-1-005541; WWF № 2021-06 и ЦДЛ № 199-12-1; а также грантом на поддержку научных исследований, проводимых под руководством ведущих ученых в научных учреждениях и государственных научных центрах Российской Федерации, проект № 220-6544-5388.

2 МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Материалы по биологии мальмы собирали по всему полуострову ежегодно с 2003 по 2023 год в разные сезоны. Обследованы десятки водных бассейнов, в которых было выловлено и проанализировано более 20 тысяч особей мальмы. После анализа и отсеивания данных по однотипным популяциям, не представляющим интерес в рамках этой работы, был выбран набор водных систем, с точки зрения автора характеризующий мальму Камчатки во всём её разнообразии. Подробно изучены популяции девяти крупных нерестовых бассейнов обоих побережий, включая системы р. Камчатка-оз. Азабачье и р. Кроноцкая-оз. Кроноцкое, пяти малых рек, пятнадцати озёр и шести ручьёв (рис. 1). В каждом из водоёмов собраны репрезентативные выборки молоди и взрослых особей.

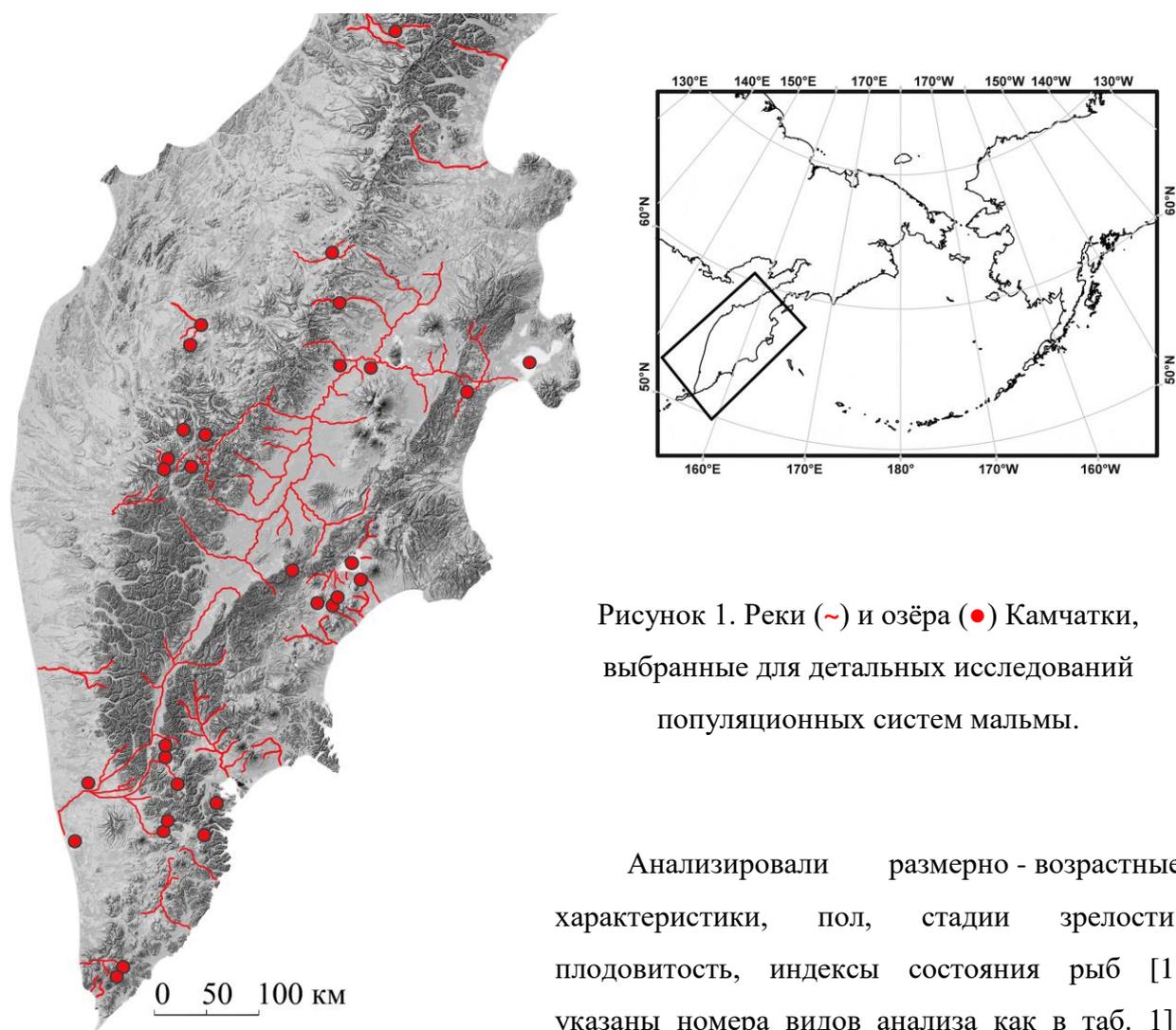


Рисунок 1. Реки (~) и озёра (●) Камчатки, выбранные для детальных исследований популяционных систем мальмы.

Анализировали размерно - возрастные характеристики, пол, стадии зрелости, плодовитость, индексы состояния рыб [1, указаны номера видов анализа как в таб. 1]; рассчитывали темпы роста по ширине годовых приростов отолитов и спилов плавников, определяли соотношение Sr:Ca в отолитах и состав микроэлементных примесей в костях для уточнения образа жизни рыб [2]; оценивали содержимое желудков, соотношение стабильных изотопов азота и углерода в мышцах и обилие паразитов, передающихся по

пищевой цепи [3]; морфологию рыб изучали классической линейной метрикой экстерьера и методами геометрической морфометрии по меткам и искажениям формы, также считали меристические признаки и проводили краниометрические измерения [4]; анализировали концентрацию гипофизарных, тиреоидных и кортикостероидных гормонов и медиаторов, содержание активных физиологических веществ в крови, фракции липидов и жирных кислот, активность ферментов, реакции окислительного стресса, рутинный уровень метаболизма, биоаккумуляцию тяжёлых металлов [5]; исследовали структуры тканей (в т.ч. гонад) методами классической гистологии [6]; в экспериментах на зародышах и молоди изучали скорость смены стадий развития и соматического роста, закладку и дифференциацию анатомических структур, скорость окостенения, аномалии развития, выживаемость в зависимости от условий, в т.ч. в острых и хронических токсикологических тестах в смесях загрязнителей, имитирующих природное загрязнение камчатских водоёмов [7]; по аллельному разнообразию двенадцати локусов микросателлитной ДНК (мсДНК) оценивали ограничение генного потока, генетическое разнообразие и недавние демографические события в симпатрических и аллопатрических популяциях [8]; также исследовали филогенетические взаимоотношения популяционных систем путём анализа однонуклеотидного полиморфизма (SNP) в продуктах секвенирования нового поколения (NGS Illumina) по маркерным участкам ДНК, ассоциированным с сайтами рестрикции (ddRAD), по последовательностям ДНК, прошедшим отсев на связывание с праймерами консервативных элементов генома, по количеству транскриптов функциональной матричной РНК в краниофациальной области головы ранней молоди [9]. Также в работе учитывали численность и распределение гольцов по водной сети и глубинным горизонтам; в разные сезоны собирали данные по гидрологическим, гидрохимическим и геоморфологическим параметрам среды обитания. При помощи автоматических самописцев изучали годовую динамику температур и уровней воды в местах нереста и нагула. Для ряда водоёмов было оценено разнообразие и биомасса беспозвоночных (бентоса и планктона) и видов рыб, служащих кормом гольцам.

В каждой из изученных популяционных систем отдельно анализировали экологическое, морфологическое и генетическое разнообразие или/и имеющийся фенотипический полиморфизм; степень репродуктивной изоляции выделенных группировок и ограничение потока генов между ними; природные факторы, приводящие к изоляции и задающие направление отбора; онтогенетические механизмы, реагирующие на внешние факторы.

Таблица 1. Использованный в работе материал (число особей) по видам анализа: 1 – биологический анализ, 2 – анализ регистрирующих структур, 3 – анализ питания, 4 – исследования морфологии, 5 – анализ физиологического состояния, 6 – гистологические исследования, 7 – анализ раннего развития, 8 – анализ аллельного разнообразия мсДНК, 9 – геномные исследования

Исследуемое разнообразие	Типы водных объектов	Число объектов	Виды анализа								
			1	2	3	4	5	6	7*	8	9
Экологические группировки	крупные озёрно-речные системы	7	1920	285	320	335	245	190	22	390	6
	малые реки	5	800	115	240	205	85	30	0	59	2
	озёра	7	505	180	340	360	40	0	0	50	4
Экстремофильные изоляты	ручьи	6	870	235	120	495	160	160	25	0	0
	малые озёра	3	390	85	180	105	40	30	0	0	0
Симпатрические пары форм	озёрно-речные системы	5	940	250	520	360	70	0	3	300	5
Сложные случаи адаптивной радиации	р. Камчатка-оз. Азабачье	верхняя часть	1350	280	290	365	60	40	2	320	6
		нижняя часть	1420	290	530	330	60	0	0	380	12
	р. Кроноцкая-оз. Кроноцкое		1950	580	540	550	310	60	20	350	64
		ВСЕГО	10145	2300	3080	3105	1030	500	72*	1850	99

Примечание. * указано число экспериментальных групп (30–60 экз. в каждой).

3 МЕЖБАССЕЙНОВАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ МАЛЬМЫ КАМЧАТКИ

Нерестовые реки Камчатки стекают с двух параллельных горных хребтов, на запад – в Охотское море и на восток – в Тихий океан. Между хребтами находится водосбор крупнейшей на полуострове р. Камчатка, впадающей в Берингово море на востоке. В отличие от западной стороны полуострова с однообразным рельефом, бассейны восточного побережья объединяются в системы отдельных заливов. Анализ аллельного разнообразия локусов мсДНК мальмы показал, что между популяциями рек западного и восточного побережий наблюдается достоверная генетическая дифференциация (индекс F_{st} при попарном сравнении разных популяций составляет $0.056–0.236$ $p \leq 0.01$). Популяции ближайших рек западной Камчатки могут сохранять поток генов (например, между мальмой из рек Быстрая-Большая и Опала $F_{st} = 0.010$ $p = 0.105$). Между популяциями рек, впадающих в разные заливы восточного побережья, за счёт репродуктивной филопатрии поддерживается ограничение генного потока ($F_{st} = 0.031–0.224$), в частности, между проходной мальмой из реки Кроноцкая и реки Камчатка $F_{st} = 0.031–0.049$ ($p \leq 0.01$). Методика приближенного Байесовского вычисления (ABC) в DIYABC v.2.1 (сценарий без событий генетического смешения) показала сроки ограничения потока генов между популяциями из водоёмов разных заливов восточного побережья в диапазоне 310–2250 поколений назад, т.е. в начале–середине голоцена.

Кластеризация мальмоидных гольцов из водоёмов Камчатки по SNP во фрагментах ДНК, ассоциированной с сайтами рестрикции (ddRAD), позволила подтвердить, что разнообразие популяций формируется параллельно и по большей части самостоятельно в озёрно-речных бассейнах разных участков побережья (рис. 2, в узлах показан % бутстрэпов). Проанализированные особи группируются по бассейнам происхождения. Рыбы из водоёмов разных участков побережья формируют самостоятельные кластеры с достоверным уровнем поддержки. Локальные эндемичные формы и жилые изоляты кластеризуются вместе с проходной мальмой соответствующих бассейнов и участков побережья.

4 ВНУТРИПОПУЛЯЦИОННОЕ РАЗНООБРАЗИЕ МАЛЬМЫ КАМЧАТКИ

Мальма Камчатки почти повсеместно после перехода на внешнее питание дифференцируется на несколько однотипных экологических группировок. Группировки различаются жизненными стратегиями, при которых особи начинают расти с разной скоростью и приобретают специфические черты экстерьера. По аллельному разнообразию локусов мсДНК достоверного ограничения генного потока между группировками не

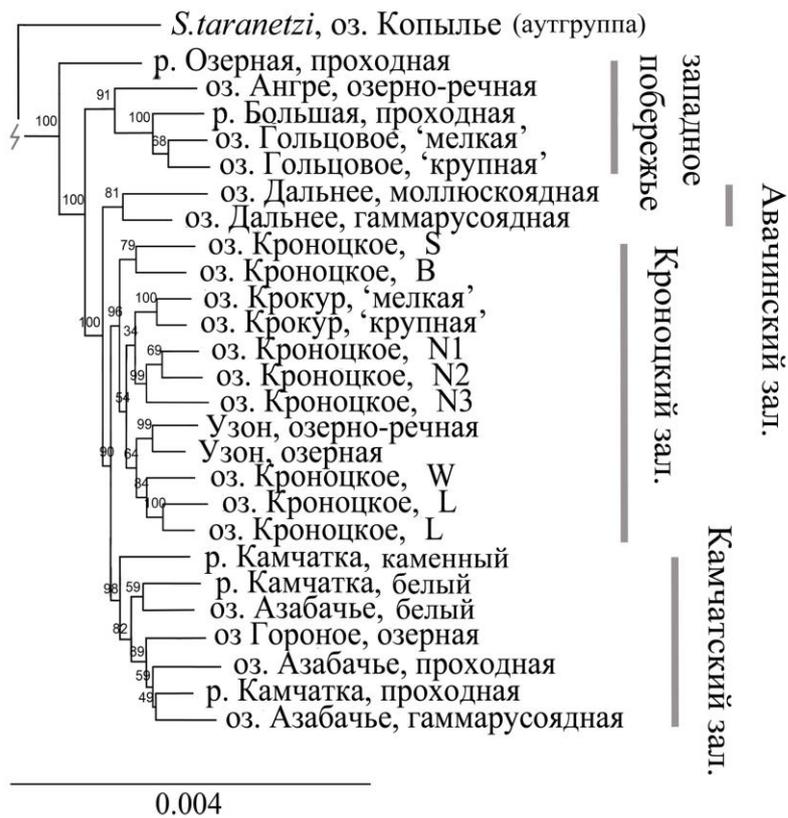


Рисунок 2. Филогения популяций мальмы Камчатки. Технология ddRAD по Lecaudey et al. (2018). NGS выполнено в Zoologische Staatssammlung München (Германия), фильтрация в ruRAD, проверка качества в FastQC. Дерево построено в RAxML с визуализацией в Dendroscope по 33 540 информативным SNP для индивидуальных сиквенсов.

наблюдается, F_{st} в разных реках варьирует на уровне 0.001–0.016 ($p = 0.056–0.999$). Неоднократно удавалось наблюдать совместное размножение производителей разных экологических группировок. При экспериментальном инкубировании и выращивании молоди разных группировок и их гибридов в стандартных условиях достоверных различий в скорости роста и темпах морфогенеза не наблюдалось.

Основу популяций мальмы открытых озёрно-речных систем составляют проходные особи, достигающие длины (FL, длина по Смитту) 70 см и массы (W) более 2 кг. После смолтификации на третьем–четвёртом году жизни они скатываются на нагул в море, по большей части оставаясь в приустьевом взморье и побережье, и возвращаются в реку на зимовку и размножение до 5–6 раз за жизнь. Данные по биологии проходной мальмы изученных популяций (реки Быстрая-Большая, Кихчик, Палана, Авача, Семячик, Тихая, Пенжина) соответствуют результатам по другим популяциям (Савваитова, 1989; Черешнев и др., 2002; Павлов и др., 2009; Тиллер, 2017).

В большинстве речных бассейнов без миграций в море половой зрелости достигают лишь самцы. Значительная их часть остаётся в нерестовых притоках и созревает в возрасте 3–4 года при FL 10–15 см (W 10–20 г), сохраняя черты облика мальков. Оседлые самцы (или т.н. «речные карлики») типичны для мальмы (Савваитова, 1960; Груздева и др., 2014;

Fleming, Reynolds, 2004). Запуск полового созревания или смолтификации регулируется соотношением тиреоидных, кортикостероидных и половых гормонов, активность синтеза которых также связана с количеством запасённых липидов и особенностями их метаболизма (Saunders et al., 1982; Новиков, 2000; Thorpe, 2007). Оседлые самцы образуются из молоди с самой высокой скоростью постнатального соматического роста, которая была склонна к накоплению триглицеридов и снижению белкового анаболизма. Синтез тиреоидных гормонов у оседлых самцов по сравнению со смолтифицирующейся молодью подавлен (собственные данные). С точки зрения анализа гетерохроний онтогенеза, ускоренное созревание быстрорастущих рыб, сопровождающееся гипогенезом морфологической дифференциации в терминологии Рейлли с соавторами (Reilly et al., 1997), имеет черты неотении (по McNamara, 1986).

При наличии достаточно крупных озёр (как, например, Начикинское и Паланское), без выхода в море могут созревать и самки. Мальма остаётся на нагул в озёрах, где вырастает до 30 см (300 г) и откуда совершает до 3–4-х нерестовых миграций в притоки. При отсутствии нагульных озёр самки достигают половой зрелости без миграции в море в тех случаях, когда имеются особо благоприятные условия нагула в реке (Волобуев, 1978; Груздева и др., 2017; Gallagher et al., 2019; собственные данные). Так, в горных реках юго-восточного побережья (например, в р. Холодная) проходная мальма нерестится в зоне порогов с глубокими эрозионными ямами со спокойным течением. В ямах живут многочисленные оседлые самки и самцы с FL до 35 см (W до 350 г) и возрастом до восьми лет. Другой пример – разделение на мигрантную быстрорастущую (до 55 см и 1.6 кг) и оседлую тугорослую (до 25 см и 145 г) группировки в системе оз. Центральное-р. Шумная. Рыбы совместно нерестятся в вытекающей из озера реке, молодь мигрирует на нагул в озеро, а часть особей поднимается далее в богатые кормом притоки. Оставшиеся в озере рыбы начинают совершать миграции вниз по реке, их рост ускоряется, и они доживают до одиннадцати лет. Самки и самцы из притоков озера растут медленно и мигрируют на нерестилища после полового созревания, доживают до шести лет.

По размерно-возрастной структуре, экстерьеру и типу метаболизма сходные экологические группировки из разных бассейнов мало отличаются друг от друга. Соотношение особей с разной мигрантной стратегией при этом меняется от года к году под влиянием факторов среды и численности популяций (Павлов и др., 2001; Кузищин, 2013). Внешние различия взрослых оседлых, озёрно-речных и проходных рыб по большей части определяются разной скоростью роста и связанными с этим аллометрическими особенностями (рис. 3а), в строении черепа глубоких специализаций не бывает, прослеживаются лишь тенденции гетерохронных изменений формы (рис. 4).

Другой тип дифференциации связан с разделением популяции на экологические группировки в позднем онтогенезе. В небольших (площадью до 2 км²) озёрах без нерестовых притоков оседлая озёрная мальма может трансформироваться из ‘мелких’ рыб в ‘крупных’ после полового созревания. До 10% рыб на седьмой–восьмой год жизни (в редких случаях – на шестой) переходят от питания беспозвоночными к каннибализму, в результате чего их рост резко ускоряется. При сравнении мальмы из семи удалённых друг от друга водоёмов, где было изучено это явление, популяции различались меристической формулой, а также некоторыми другими чертами морфологии и анатомии. При этом во всех случаях у каннибалов наблюдались характерные изменения экстерьера, обусловленные аллометрическим ростом (рис. 3б), а в строении черепа ярко проявлялся перагенез (рис. 4) (по Reilly et al., 1997). После пропуска нереста в течение одного-трёх лет каннибалы мальмы с FL 33–43 см (W 300–700 г) начинают нереститься вместе с бентофагами с FL 20–34 см (W 70–260 г), что в ряде случаев удалось подтвердить прямыми наблюдениями.

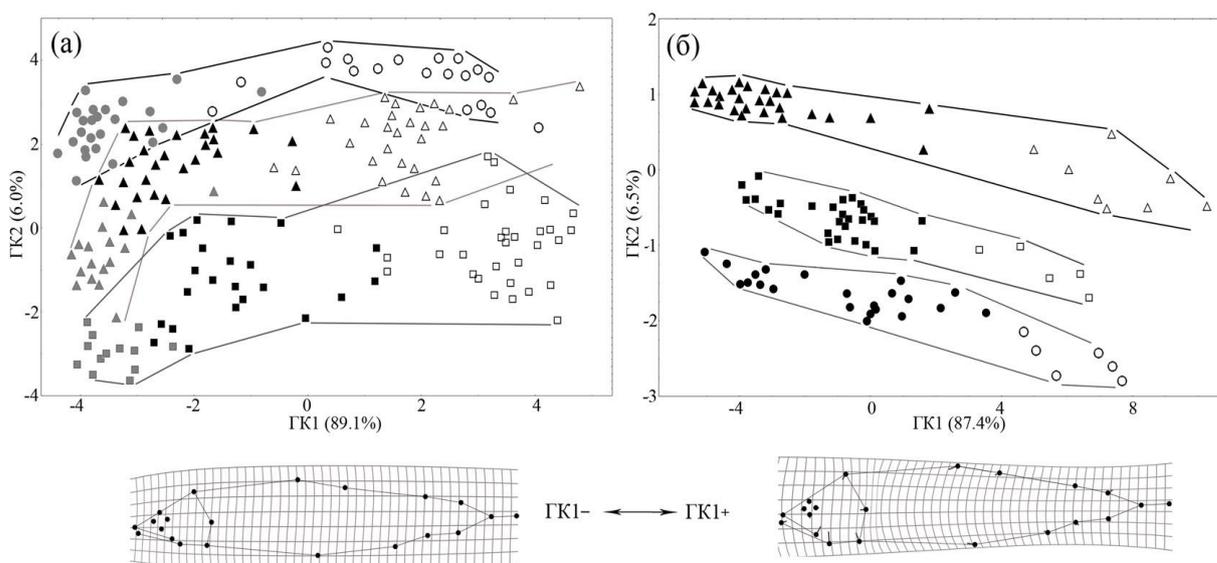


Рисунок 3. Аллометрические взаимоотношения мальмы разного размера в пространстве главных компонент (по Мина, 2001 и Tissot, 1988). Форму тела анализировали для самцов (III–IV ст. зр.) по 21 метке без преобразования в Прокрустово пространство. (а) реки Семячик (●), Быстрая-Большая (▲) и Палана (■) – серые, чёрные и пустые метки обозначают мелких оседлых, среднеразмерных озёрно-речных и крупных проходных рыб соответственно. (б) Озёра Крокур (▲), Гольцовое (■) и Снежное (●) – чёрные и пустые метки обозначают ‘мелких’ и ‘крупных’ рыб. Снизу представлены аллометрические различия между мелкими (слева) и крупными (справа) рыбами: по мере роста происходит увеличение размеров головы, каудальное смещение непарных плавников, увеличение высоты тела.

Аналогичный вариант трансформации в позднем онтогенезе описан у других видов гольцов из озёр арктического стока и Курильских островов (Савваитова и др., 2000; Alekseyev et al., 2009; Berg et al., 2010; Reist et al., 2013).

На восточной Камчатке также встречаются особые «мутные» реки, где мальма ведёт исключительно проходной образ жизни и не образует даже оседлых самцов. Такие водотоки дренируют территории активного вулканизма и отличаются хроническим избыточным содержанием в воде растворённых соединений тяжёлых металлов и минеральных взвесей, создающих неблагоприятные условия для продолжительного обитания и зимовки рыб. Молодь мальмы из «мутных» рек страдает от физиологического стресса и нарушений на тканевом и органном уровнях; все выжившие особи мигрируют в море на третий год жизни (минимальный возраст смолтификации мальмы). Тем не менее, мальма ежегодно возвращается в такие водоёмы на нерест. Возможно, заход небольшого числа производителей в «мутные» реки вызван сбоем «хоминга» при контакте рыб из других популяций с замутненными водами в устьях (Bisson et al., 1988; Loughlin et al., 2015).

5 СПЕЦИАЛИЗАЦИЯ ГЕОГРАФИЧЕСКИХ ИЗОЛЯТОВ МАЛЬМЫ КАМЧАТКИ

По всей Камчатке мальма населяет отчленённые и географически изолированные участки озёрно-руслевой сети. В случаях, когда размеры таких местообитаний достаточно велики, образуются изоляты, по своей биологии мало отличимые от жилых группировок из открытых бассейнов (например, мальма из изолированной водопадом реки Кававля или из лавоподпрудного озера Мал. Гольцовое в верховьях р. Тихая-Хайрюзова). В небольших по размерам изолированных водоёмах (площадь акватории менее 1 км²) образуются однотипные тугорослые изоляты. Размеры половозрелых гольцов в изолированных ручьях (например, Апачинский, Звонкий, Пещерный) составляют FL 14–26 см (W 35–140 г), предельный возраст – 5–6 лет (рис. 6). В морфогенезе ручьевых изолятов прослеживаются тенденции педоморфоза по пути неотении.

В ряде случаев изолированная мальма выживает на границе экологической толерантности, что проявляется в глубокой фенотипической специализации. К местообитаниям, в которых обнаружены «экстремофильные» изоляты, отнесены ручьи с хроническим вулканогенным загрязнением и ультраолиготрофные озёра, расположенные в субнивальной горной зоне. Водоёмы этих двух типов населяет тугорослая мальма сходного размера (средние FL в нерестовых группировках 14 ± 3.5 см (редкие особи до 20 см и 35 г)), однако механизмы специализации в вулканических ручьях и ультраолиготрофных озёрах принципиально различаются.

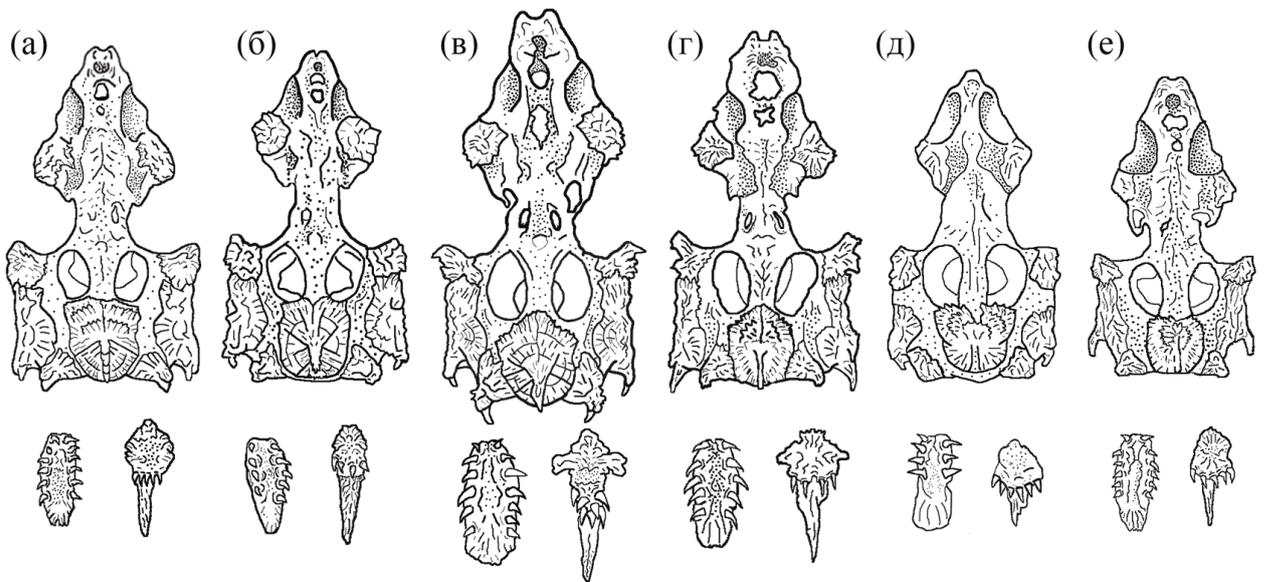


Рисунок 4. Хондрокрании (сверху), язычные кости и сошники (снизу) самцов мальмы на IV ст. зр.: (а) озёрно-речная рыба, (б) оседлый самец, (в) 'крупная' трансформировавшаяся особь и (г) проходная рыба; изоляты: (д) 'миниатюрная' ручьевая и (е) 'карликовая' озёрная особи. Прослеживаются тенденции гетерохронного роста частей хондрокраниев и отростков костей (относительно озёрно-речной рыбы). Среди ключевых признаков: относительный размер этмоидного отдела и фонтанелей на нём, длина орбитальных отростков этмоидного отдела, наличие фонтанелей на межорбитальном мосту, степень налегания крыловидноушной кости на верхнеушную, длина задних отростков ушных костей, степень налегания затылочной кости на невральные фонтанели и заднюю стенку черепа, относительная ширина средней и площадь неозубленной задней частей язычной кости, степень развития рукоятки и отростков головки сошника. У изолятов проявляются специфические особенности, например, отсутствие этмоидных фонтанелей (д) или гипертрофия орбитальных отростков (е).

5.1 Прогенетическая миниатюризация

В ручьях Нижнекошелевский, Тройной, Фальшивый, Кищуц, дренирующих территории активного вулканизма, наблюдаются избыточные концентрации растворённых тяжёлых металлов (главным образом меди, цинка и свинца) и мелкодисперсных минеральных взвесей. Вода в зоне обитания мальмы большую часть года летально токсична для неадаптированных мальков из чистых рек (по результатам 7-дневных и хронических тестов). Из-за малоприспособленных условий, бентосные сообщества в вулканически ручьях развиты слабо, летом в питании рыб ключевое значение приобретают воздушные насекомые, зимой рыбы голодают. У изолированной в таких местообитаниях мальмы с ростом в организме регистрируется аккумуляция поллютантов и нарастание частоты

патологий тканей жабр, печени и гонад. Несмотря на обнаруженную повышенную активность физиологических комплексов детоксикации, включая гипер-синтез пептидных лигандов тяжёлых металлов (рис. 5а, б), ко второму–третьему году жизни у рыб из-за окислительного стресса начинается некроз тканей.

В развитии мальмы из четырёх удалённых «вулканических» ручьёв прослеживаются сходные специфические черты. Преобладающий гетерохронный вектор – прогенез. По сравнению с молодью мальмы из чистых открытых рек отчётливо проявляется торможение соматического роста, производители характеризуются очень мелкими размерами. Упрощается морфологическое строение, в т.ч. черепа (рис. 4д), темпы окостенения элементов черепа и позвоночника снижены; число сериальных анатомических структур меньше. Смена периодов развития (вылупление - переход на внешнее питание - исчезновение провизорных структур - формирование чешуи и сложной окраски) тормозится. При этом рыбы очень рано созревают. Нерест, как правило, однократный, происходит на третий–четвёртый год жизни. В яичниках преднерестовых самок регистрируется апоптоз ооцитов поздних стадий вителлогенеза. У нерестящихся особей не формируется брачный наряд. Гибель происходит к концу четвёртого–пятого года.

Ключевой фактор отбора в популяциях из «вулканических ручьёв» – успешный нерест до момента накопления в организме критического числа патологий. В основе специализации – возникновение нового типа метаболизма в связи с необходимостью детоксикации и противодействия перманентному окислительному стрессу. Обитающая в «вулканических» ручьях мальма характеризуется повышенной концентрацией альбуминов и липопротеидов в плазме, замедленным межклеточным транспортом ионов и повышенной вязкостью мембран соматических тканей за счёт изменения соотношения фосфолипидов и холестерина (рис. 5в, г), сниженными энергетическими запасами (рис. 5д, е). У таких рыб в сравнении с обитателями чистых водотоков в 2–3 раза повышен уровень тиреоидных гормонов в организме, а соматотропная и адренкортикотропная активности гипоталамо-гипофизарной оси и уровень стрессовых кортикостероидов снижены. В определённой степени, обнаруженные физиологические сдвиги противоположны тем изменениям, которые обеспечивают смолтификацию (перестройку организма для миграции в море).

Морфологические различия мальмы из «вулканических» ручьёв и ближайших чистых водотоков всегда больше, чем между мальмой из соседних чистых рек. На примере руч. Фальшивый, где потомки проходной мальмы оказались изолированы в результате схода селя в 1996 г., удалось пронаблюдать быстрое возникновение специфического экстерьера на фоне миниатюризации. В течение нескольких поколений

после изоляции в малочисленной популяции наблюдался всплеск частоты уродств, нарушений развития и флуктуирующей асимметрии. Несмотря на выборочную гибель особей с аномалиями (регистрировалась по снижению доли таких рыб в старших возрастных группах), выборки созревающих особей характеризовались повышенной вариацией всех морфологических признаков. К 2016 г. число участвующих в нересте возрастных групп сократилось с четырёх до одной–двух, произошла канализация развития и кратное падение вариации всех морфологических признаков и физиологических показателей. В течение последующих лет наблюдений новый фенотип стабильно сохранял все основные биологические особенности.

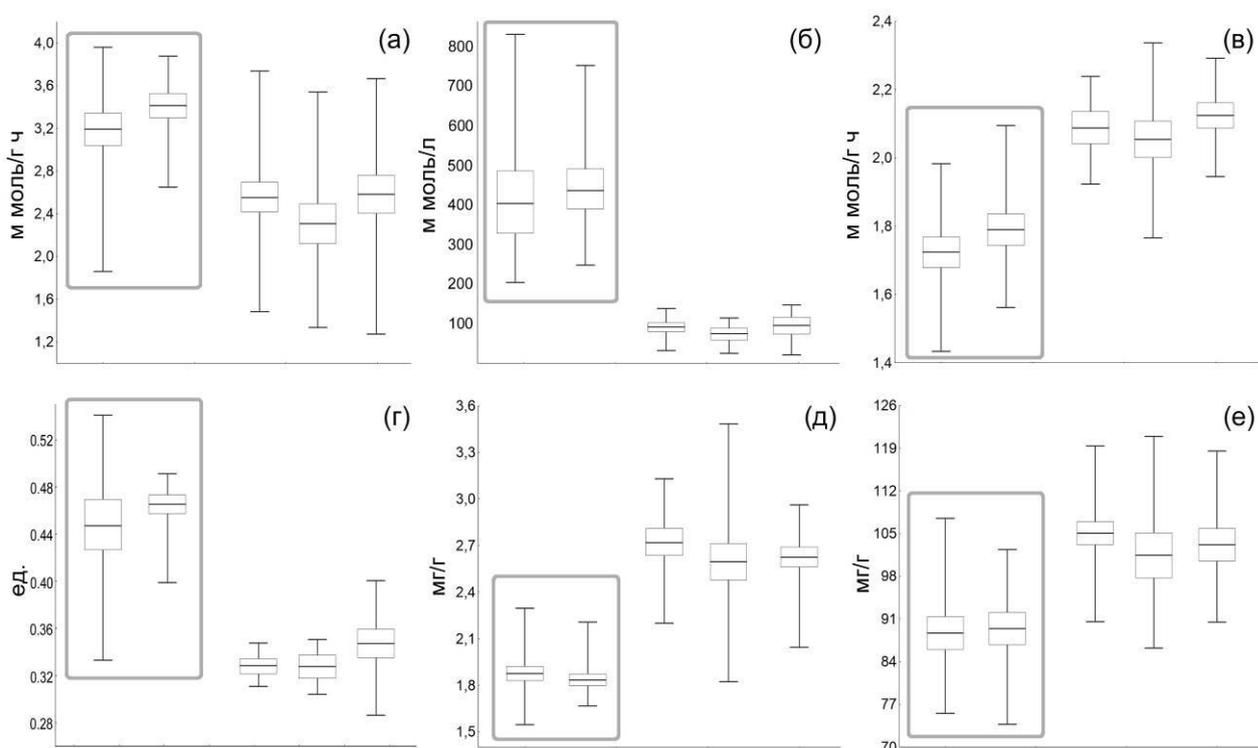


Рисунок 5. Некоторые физиологические показатели мальков мальмы из загрязнённых ручьёв Фальшивый и Тройной (в рамке) в сравнении с одноразмерными рыбами из чистых рек: (а) общая антиоксидантная активность тканей тела, (б) содержание в тканях обогащённых цистеином белков-металлотионеинов, участвующих в связывании металлов, (в) активность АТФ-зависимых ионных помп в тканях тела, (г) соотношение фосфолипидов/холестерин в мышечной ткани, (д) содержание триглицеридов в мышцах, (е) содержание гликогена в печени. Показаны среднее (—), ошибка (□) и мин–макс значения (|).

5.2 Сенильная карликовость

Изолированные озёра Б. Гольцовое (845 м над у.м.), Галямаки (880 м н.у.м.) и Балхач (660 м н.у.м.), которые находятся вблизи снеговой линии в горах, населяют ‘карликовые’ гольцы. Условия обитания в озёрах неблагоприятны: поверхность закрыта льдом и снегом не менее девяти месяцев в году, эпилимнион заглубляется к концу лета лишь на 5–7 м, прозрачность (по диску Секки) не падает ниже 7 м. Биомасса зообентоса (зоопланктона) в августе низкая и не превышает 8.0 г/м^2 (0.2 г/м^3). Питание гольцов не специализировано, они потребляют все доступные корма со всех горизонтов глубины. Направление специализации изолированных гольцов связано с торможением соматического роста (рис. 6) и смещением обмена в сторону накопления запасующих липидов с раннего постнатального возраста. В сравнении с гольцами из «вулканических» ручьёв у зрелых рыб повышены упитанность, относительная масса гонад и плодовитость. Тиреоидный статус карликов, в отличие от гольцов из «вулканических» ручьёв, низкий – даже ниже, чем у молоди проходной мальмы. При этом темпы смены периодов развития и особенности морфологической дифференциации остаются близки к типичным для озёрно-речной мальмы из открытых водных систем. Половое созревание ускорено незначительно, возраст нерестовых группировок в трёх озёрах составляет 4–9 лет (средний возраст 6.2 года). Педоморфоз в строении черепа проявляется слабо (рис. 4е), достоверного снижения числа меристических элементов нет. Производители имеют выраженный брачный наряд. Ключевой фактор отбора в популяциях из ультраолиготрофных озёр – это торможение анаболических процессов и экономия ресурсов организма до начала активной фазы полового созревания.

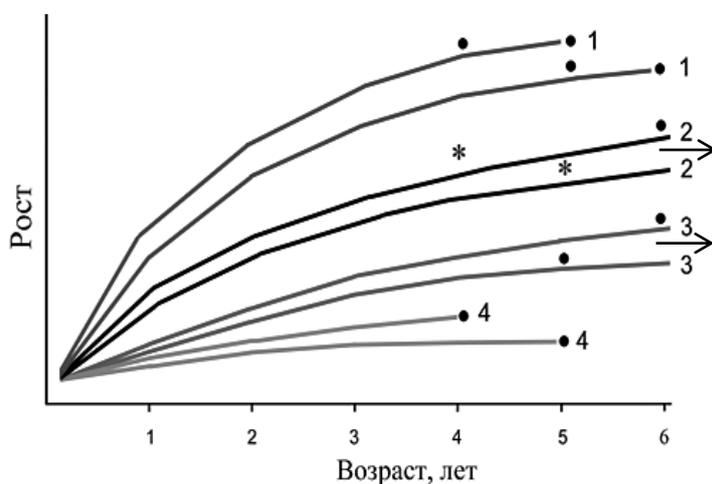


Рисунок 6. Схематическое сравнение роста оседлых самцов (и самок) [1], проходных особей той же популяции [2 – смолтификация (*) в возрасте 4–5 лет], карликов из ультраолиготрофных озёр [3] и миниатюрных рыб из рек вулканических территорий [4].

Точками обозначен возраст нереста;

стрелками – продолжение роста в возрасте более шести лет.

Как и в случае миниатюризации, данное эволюционное направление может реализоваться за малое число поколений. Так, размерно-возрастная структура, морфологические особенности и физиологические показатели карликов идентичны в озёрах Б. Гольцовое (изоляция позднеплейстоценовым лавовым потоком) и Балхач (оползень возраста менее 400 тыс. лет).

6 СИМПАТРИЧЕСКАЯ ДИВЕРГЕНЦИЯ МАЛЬМЫ КАМЧАТКИ С РАЗДЕЛЕНИЕМ ДОСТУПНЫХ РЕСУРСОВ СРЕДЫ ОБИТАНИЯ

Во многих озёрно-речных бассейнах Камчатки мальма образовала репродуктивно обособленные симпатрические формы со специфическим образом жизни и адаптивными чертами морфологии. Формы различаются ходом онтогенеза, гетерохронными сдвигами фенекритических периодов развития и аллометрическим ростом.

Небольшой возраст и известная история образования экосистем позволяют говорить о происхождении форм от одной предковой популяции. Обнаружены случаи диверсификации как в озёрах, так и в речных условиях с разделением мест (сроков) размножения, нагула и объектов питания. В зависимости от условий среды, прослеживается несколько основных экологических направлений диверсификации мальмы (рис. 7), для которых ниже приведены характерные примеры.

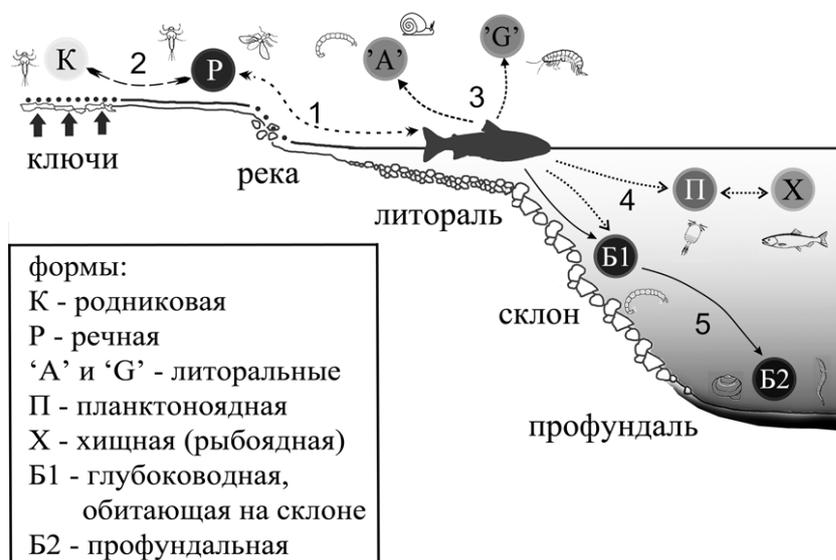


Рисунок 7. Схема вариантов диверсификации мальмы после вселения в экосистему неспециализированного предка: 1 – разделение на потребителей ресурсов нижнего и верхнего течения бассейна, 2 – разделение на озёрно-речную и родниковую

формы, 3 – дивергенция на литорали, 4 – разделение на демерсальных бентофагов и пелагических планктонофагов или хищников, 5 – дивергенция форм-бентофагов по градиенту глубин (пояснения в тексте).

6.1 Разделение ресурсов разных участков озёрно-речного бассейна

Дивергенция потребителей ресурсов верхнего и нижнего течения. Две симпатрические формы мальмы обнаружены в бассейне р. В. Седанка-оз. Камонное, который объединяет порожистую горную реку с притоками и приёмную запруду площадью 2.2 км² со средней (макс.) глубиной 4 (10) м. Водная система изолирована лавами, извергшимися 2500 лет назад (Дирксен, 2009). Вероятный предок пары локальных форм – мальма из реки Седанка, оказавшаяся изолированной лавовым потоком (по данным аллельного разнообразия локусов мсДНК, $F_{st} = 0.071$ между проходной мальмой, воспроизводящейся ниже запруды, и изолированной популяционной системой).

Локальные симпатрические формы различаются размерами: взрослые рыбы имеют FL 25–55 см ($W \leq 1.6$ кг) и возраст 5–9 лет, либо FL 12–23 ($W \leq 80$ г) см и возраст 3–7 лет. Внешне ‘крупные’ рыбы похожи на озёрно-речную мальму из других бассейнов полуострова; ‘мелкие’ обладают массивной головой, длинными плавниками и очень тёмной окраской. Визуальная идентификация подтверждается статистическими методами анализа морфометрии, позволяющими достоверно разделить формы (точность кросс-валидации по функции морфометрической дискриминации = 95%). ‘Крупная’ форма обитает в оз. Камонное и р. В. Седанка с притоками до 12-метрового водопада, питается разнообразным бентосом; ‘мелкая’ форма обитает в озере и не поднимается выше устья реки, потребляет в основном личинок хирономид. Численно преобладает ‘крупная’ форма, она же имеет более высокое генетическое разнообразие и гетерозиготность: для ‘крупной’/‘мелкой’ форм рассчитанное число эффективных аллелей в 12 локусах мсДНК (N_e) = 5.97/3.87, а наблюдаемая гетерозиготность (H_o) = 0.68/0.54, соответственно.

Между формами обнаружено ограничение генного потока ($F_{st} = 0.033$ $p = 0.037$). Причиной нерестовой сегрегации, по всей видимости, стала трудность для ‘мелких’ рыб проникать к нерестилищам на р. В. Седанка через пороги. ‘Крупная’ форма поднимается на нерест в верхнее-среднее течение горных притоков, в то время как ‘мелкая’, по всей видимости, нерестится на конусе выноса реки. Применение модели для оценки энергетических затрат на сопротивление потоку во время нерестовой миграции и нереста (Markevich et al., 2021) показало, что ‘крупные’ рыбы, концентрирующиеся во время нагула в запруде, в итоге тратят на размножение более 10 кДж, в то время как ‘мелкие’ - не более 2 кДж.

Дивергенция потребителей ресурсов родникового истока и реки. Другой механизм эволюционной дивергенции мальмы описан в речных условиях на примере популяционной системы из р. Светлый Ключ. Водоток длиной 55 км (меженный расход в

устье $\sim 2 \text{ м}^3/\text{с}$) является нерестовым притоком р. Козыревка. Река берёт начало из 2-километрового реокрена, представляющего собой непрерывные родниковые разгрузки по краю лавового потока плейстоценового возраста. Реокрен обеспечивает половину общего расхода воды реки и отличается от последней стабильной годовой температурой воды ($3.5 \pm 0.5^\circ\text{C}$), ровной отмосткой дна из лавовых глыб вместо обычного руслового рельефа из влекомого аллювия, а также густыми зарослями макрофитов.

В реке воспроизводится мальма, по всем признакам представленная мигрантной группировкой (FL 25–50 см, W 150–1200 г) и оседлыми самцами (FL < 20 см, W < 130 г). Молодь мальмы летом нагуливается по всей длине реки и поднимается в реокрен. В реокрене обитает тугорослая форма, старшие особи которой также встречаются ниже в реке. Половозрелые особи ‘родниковой’ формы имеют FL 16–24 см, W 70–130 г и возраст 4–7 лет. Они характеризуются вытянутым рылом, удлинёнными челюстями с часто посаженными зубами. Окраска мало отличима от брачного наряда оседлых самцов. Внешняя классификация зрелых ‘родниковых’ самцов и оседлых самцов мальмы может быть затруднена. Нагуливающаяся в реке молодь и оседлые самцы мальмы потребляют все доступные корма. ‘Родниковые’ гольцы специализируются на питании крупными личинками подёнок, веснянок и ручейников, изобилующими в реокрене. Рыбы из родника на порядок сильнее инвазированы нематодой *Cucullanus truttae*; они малоподвижны и держатся в щелях между глыбами отмостки. По данным анализа мсДНК, мальма из реки имеет более высокое генетическое разнообразие, чем ‘родниковая’ форма: $N_e = 9.91/5.75$, $N_o = 0.84/0.59$, соответственно.

Речная мальма и ‘родниковая’ форма репродуктивно изолированы ($F_{st} = 0.056$ $p = 0.007$). Изоляция вызвана адаптацией ‘родниковых’ гольцов к специфическим условиям нереста. Речная мальма нерестится в сентябре ниже по течению от реокрена на речных ямах, в местах инфильтрации потока в гравий; температура воды при этом в 2–3 раза выше, чем в реокрене. ‘Родниковые’ рыбы созревают позже речных, поскольку вода в реокрене летом холоднее. Они размножаются непосредственно в реокрене в октябре на глубине 10–20 см в пространстве между глыбами отмостки.

6.2 Разделение ресурсов озёрной литорали

Две формы населяют озеро Дальнее, соединяющееся мелководной протокой с р. Паратунка. Водоём площадью 1.4 км^2 и средней (макс.) глубиной 32 (60) м не имеет нерестовых притоков, он возник в процессе тектонических подвижек позднего плейстоцена (Крогиус и др., 1987; Куренков, 2005). Озеро находится в межгорной котловине вблизи океанического побережья, в зоне действия бризовых ветров. Вероятный предок пары локальных

симпатрических форм – проходная мальма из р. Паратунка. Судя по результатам многолетних обловов, в XXI веке в само озеро эта мальма на нерест не заходит.

Анализ содержимого желудков, изотопного состава мышечной ткани и паразитофауны гольцов оз. Дальнее указывает на то, что начиная с малькового периода часть особей ('G') питается гаммарусами, а другая ('A') – моллюсками и личинками амфибиотических насекомых. Размеры и возраст форм сопоставимы (взрослые рыбы имеют FL 20–32 (в среднем 22.8) см и возраст 4–9 лет, и на глаз они трудноразличимы. Тем не менее, кросс-валидация по функции морфометрической дискриминации позволяет классифицировать представителей форм с точностью 78%. Рыбы 'G' отличаются от 'A' более высокой головой с длинными челюстями и смещёнными вперёд непарными плавниками. Также формы могут быть безошибочно идентифицированы по паразитофауне при вскрытии. Численно преобладает форма 'G', что также косвенно подтверждается показателями генетического разнообразия форм по локусам мсДНК ($N_e = 6.51/4.83$, $H_o = 0.69/0.63$ для 'G'/'A').

Между формами имеется ограничение генного потока ($F_{st} = 0.038$ $p = 0.019$). Возможной причиной нерестовой сегрегации является расхождение по срокам нереста, который происходит на склонах озёрной котловины. Судя по прогрессу полового созревания в течение лета форма 'G' нерестится раньше 'A'. Можно предположить, что важным фактором трофической сегрегации литоральных гольцов является градиент условий, возникающий из-за постоянного однонаправленного действия ветра. В период открытой воды форма 'G' концентрируется в подветренной зоне озера с прозрачной водой, в то время как форма 'A' обитает на литорали с наветренной стороны в зоне постоянно взмучивания. Судя по неравнозначной доле непищевых объектов в желудках, форма 'A' питается менее избирательно, чем 'G'.

6.3 Разделение ресурсов дна и толщи вод озера

Дивергенция бентофагов - планктонофагов. Явление описано в бассейне оз. Ангре, включающем реликтовое пост-ледниковое оз. Тымгыгыткын, которое порожистым 3-километровым ручьем стекает в оз. Ангре, представляющее собой запруду площадью 0.2 км² средней (макс.) глубиной в августе 10 (26) м. Система перекрыта лавовым потоком возраста 6500 лет (Певзнер, 2015). Предком пары локальных форм оз. Ангре вероятно является мальма из верхнего оз. Тымгыгыткын ($F_{st} = 0.100$ между последней и популяционной системой оз. Ангре).

Одна из форм оз. Ангре питается бентосом и обитает у дна, вторая питается исключительно планктоном в толще воды. Планктонофаги отличаются мелкими

размерами (FL взрослых рыб 13–22 (в среднем 16.6) см, возраст 4–8 лет); бентофаги крупнее (FL 25–35 (29.5) см, возраст 4–9 лет). Формы различаются внешне: у планктонофагов меньше голова, короче челюсти и уже хвостовой стебель. Многомерные методы статистического анализа формы тела позволяют разделить планктоно- и бентофагов с точностью 97%. Две формы также достоверно ($p = 0.001$) различаются по числу жаберных тычинок: у ‘крупных’ рыб их 19–24 (в среднем 21.1), у ‘мелких’ – 19–25 (22.5) штук. Между формами обнаружены качественные различия в строении черепа. Численно преобладает ‘крупная’ форма; показатели генетического разнообразия по мсДНК: $N_e = 3.43/3.14$, $N_o = 0.56/0.51$ для ‘крупной’/‘мелкой’ соответственно.

Формы репродуктивно изолированы ($F_{st} = 0.105$ $p < 0.001$). ‘Крупные’ рыбы нерестятся осенью в среднем течении ручья; ‘мелкие’ – зимой в озере. Появление ‘мелкой’ формы стало возможным благодаря специфическому водному режиму оз. Ангре. После наполнения запруды в начале лета в результате снеготаяния, вода весь сезон фильтруется через лавовую плотину, к августу уровень озера падает на 4–7 м. На время падения уровня приходится пик плотности и биомассы зоопланктона (средний показатель в августе достигает 3 г/м^3 , что на порядок выше, чем в других озёрах региона). Столь обильная кормовая база позволила мальме специализироваться на нехарактерном для неё корме (это единственный известный случай планктонофагии у мальмы). Смещённые по срокам пики развития биомассы бентоса (июнь, до 5 г/м^2) и планктона (конец августа) обеспечивают расхождение в сроках полового созревания и последующего нереста форм.

Дивергенция бентофагов - хищников. Альтернативный вариант дивергенции мальмы при освоении пищевых ресурсов дна и толщи вод связан с переходом пелагической группировки на питание не самим планктоном, а рыбами-планктонофагами. Данный сценарий реализовался в нижней части бассейна р. Камчатка. В период 5000–10000 лет назад здесь существовала огромная солоноватоводная лагуна (Пинегина и др., 2003; Bourgeois et al., 2006). В этой экосистеме возникли крупнейшие на Камчатке стада колюшки *Gasterosteus aculeatus* и корюшки *Hypomesus olidus* (Бугаев и др., 2007). Наличие обильного доступного источника рыбной пищи, вероятно, запустило дивергенцию в предковой популяции гольца. Позднее морское побережье испытало тектоническое поднятие, и в результате падения уровня воды лагуна разделилась на участок равнинного русла (акватория 35 км^2 , глубины до 10 м), оз. Азабачье (56 км^2 , глубины до 37 м), соединённое с руслом протокой, и собственно эстуарий. В современных очертаниях водная система оформилась 3000 лет назад (Pinegina et al., 2014).

Озеро и река населены несколькими экологическими группировками мальмы и ‘белым гольцом’ (Савваитова, 1989; Глубоковский, 1995). Молодь и взрослые особи

жилых группировок мальмы питаются разнообразным бентосом; 'белый' голец в мальковом возрасте переходит на питание колюшками и корюшками. В отличие от мальмы, эта форма инвазирована *Dibothriocephalus* spp. Скорость роста 'белого' гольца выше, чем мальмы; предельные размеры (возраст) хищной формы составляют 72 см (11 лет), жилой мальмы – 35 см (8 лет), проходной мальмы – 62 см (12 лет). Взрослые особи 'белого' гольца и мальмы могут быть идентифицированы по окраске ротовой полости и числу пор в подглазничной ветви сейсмодатчика. 'Белый' голец отличается крупной головой, длинными челюстями, высоким телом; между формами имеют различия в строении черепа. Многомерные методы морфометрического анализа позволяют достоверно разделить формы. Морфометрические различия между представителями разных экологических группировок мальмы в 2–3 раза меньше, чем между мальмой и 'белым' гольцом. Генетическое разнообразие и гетерозиготность форм по данным анализа мДНК близки ($N_e = 10.08/10.55$, $N_o = 0.68/0.69$ для 'белого' гольца/мальмы).

Между 'белым' гольцом и мальмой наблюдается ограничение генного потока ($F_{st} = 0.024$ $p = 0.016$). Изоляция не полная, по данным анализа разнообразия мДНК гибриды составляют около 10% рыб. 'Белый' голец нерестится в верхнем течении крупнейших притоков озера и основного русла. Эта форма сооружает гнёзда на стрелке на участках со скоростью течения более 1.5 м/с. Более мелкие производители мальмы, по-видимому, не способны удерживаться на таких участках достаточное время, они нерестятся ниже по течению, или в притоках меньшего размера с более спокойным течением.

6.4 Разделение ресурсов разных глубин озера

Две формы, населяющие разные глубинные горизонты одного водоёма, обнаружены в оз. Курильское. Это озеро площадью 79 км² имеет средние (макс.) глубины 195 (~300) м и представляет собой затопленную кальдеру катастрофического извержения. Озеро открытое, вытекающая р. Озерная впадает в Охотское море. В бассейне воспроизводится одно из крупнейших в мире стад проходной нерки *Oncorhynchus nerka* – ежегодно на нерест пропускается более 1.5 млн (более 4200 т) производителей. Судя по данным геологических реконструкций, рыбы могли получить доступ в водоём не ранее 5500 лет назад после промыва стенки кальдеры рекой Озерная (Ponomareva et al., 1986, 2004). Предком пары локальных озёрных форм мальмы, по всей видимости, является проходная мальма, которая в современных условиях поднимается на нерест в притоки озера и эксплуатирует пищевые ресурсы литорали водоёма ($F_{st} = 0.064$ между проходной мальмой и жилыми формами).

‘Крупная’ озёрная форма (FL взрослых рыб 21–29 (в среднем 23.7) см, возраст 6–10 лет) населяет склон озёрной котловины, весной-летом концентрируется на глубинах 30–50 м. ‘Мелкая’ тугорослая форма (FL взрослых рыб 13–21 (17.6) см, возраст 6–10 лет) обитает на обширной «профундальной равнине» вдали от берегов. Эта форма не ловится на глубинах менее 100 м, не редки случаи поимки на глубине 300 м. Морфологические особенности ‘мелкой’ формы (увеличенные глаза, короткое рыло, пedomорфный экстерьер) связаны с её глубоководным образом жизни и типичны для глубоководных форм гольцов (Pichugin, Chebotareva, 2011; Ostbye et al., 2019; Muir et al., 2015). Многомерные методы статистического анализа формы тела позволяют разделить формы с точностью 93%. Пищевая специализация форм не выражена, обе существуют за счёт ресурсов, доставляемых в экосистему производителями нерки. Весь год, помимо разнообразного бентоса, рыбы активно используют в качестве корма икру и фрагменты трупов отнерестившейся нерки.

Между формами ограничен поток генов ($F_{st} = 0.051$ $p = 0.016$). ‘Крупные’ рыбы нерестятся осенью, вероятно, на склоне; производители этой формы никогда не отмечались на литорали и в притоках, несмотря на многолетние обловы. Нерест ‘мелких’ рыб растянут во времени и, по всей видимости, начинается в июле в профундали. Численно абсолютно преобладает ‘мелкая’ глубоководная форма (по данным уловов и расчётам \hat{N}_{ne}). При этом только у неё наблюдалось отклонение ($p < 0.01$) от равновесного распределения большинства аллелей, а статистические тесты (SMM и TPM по Piry et al. (1990)) демонстрировали избыток гетерозигот ($p = 0.003$; $N_e = 4.28/4.09$, $N_o = 0.57/0.60$ для ‘крупной’/‘мелкой’ форм соответственно). Вероятно, в возникновении ‘мелкой’ формы имел место эффект основателя, и после сравнительно недавнего захвата новой обширной зоны обитания эта форма резко нарастила эффективную численность.

7 СЛОЖНЫЕ КОМПЛЕКСНЫЕ СЛУЧАИ АДАПТИВНОЙ РАДИАЦИИ МАЛЬМЫ

Крупнейшие озёрно-речные бассейны полуострова с максимальным разнообразием условий среды населяет по несколько симпатрических форм. Разнообразие гольцов в таких случаях сформировано не только за счёт событий симпатрической диверсификации (иногда в несколько этапов), но также благодаря череде волн вселения, вторичных контактов и гибридизаций.

7.1 Гольцы бассейна р. Камчатка-оз. Азабачье

Крупнейшая озёрно-речная система полуострова (площадь водосбора 55900 км², сумм. протяжённость русловой сети 13000 км, десятки пойменных и горных озёр)

населена системой алло- и симпатричных популяций мальмоидных гольцов со сложной демографической историей. Судя по разнообразию гаплотипов митохондриальной ДНК, популяционная система сформировалась из потомков как минимум двух волн вселения (Oleinik et al., 2013, 2019; Melnik et al., 2020). Диверсификации гольцов способствовала череда переформирований водной сети бассейна. До начала голоцена верхняя и нижняя части бассейна какое-то время были разделены перигляциальной запрудой (Ponomareva et al., 2021). Прибрежный участок ниже хребта Кумроч в первой половине голоцена представлял собой обширную солоноватоводную лагуну, позже трансформировавшуюся в систему озёр и широких равнинных русел (Bourgeois et al., 2006; Pinegina et al., 2014). В голоцене часть притоков и озёр оказались отчленены от основных русел водопадами и обвалами. Особенностью верхней части бассейна является распространение мощных родников-реокренов по краям лавовых потоков, а также «кислых» ручьёв, протекающих через реликтовую еловую тайгу, сохранившуюся только в этой части Камчатки.

Ключевую роль в формировании эндемичного разнообразия сыграла череда географически разобщённых эволюционных отделений новых адаптивных форм от мигрантных экологических группировок мальмы на разных участках бассейна.

Мальма реки Камчатка представлена полным спектром экологических группировок и реализовала большинство вариантов эволюционной диверсификации, описанных выше. Из-за размеров бассейна у проходной мальмы в некоторых случаях проявляется изоляция расстоянием, $F_{st} = 0.016-0.025$ ($p = 0.049-0.056$) между производителями из самых удалённых притоков. Некоторые популяции из верховьев размножаются отдельно от проходной мальмы. Например, жилые гольцы из истоков р. Кимитина (и оз. Горное), куда на нерест поднимается проходная нерка, оказались генетически дифференцированы от проходной мальмы, нерестящейся в других притоках верхнего течения бассейна ($F_{st} = 0.046$ $p = 0.020$).

В притоках р. Камчатка обнаружены географические изоляты с разной степенью выраженности педоморфоза; в горных озёрах встречаются 'карликовые' формы; в ключах, бьющих из-под лавовых потоков, обитают 'родниковые' формы (местное название последних – «золотистый» голец, 'GC'). В озёрах Сево и Азабачье гольцы-бентофаги дивергировали на литоральные формы 'G' и 'A' (см. раздел 6.2). Также в нижнем течении бассейна от гольцов-бентофагов отделился рыбаодный 'белый' голец ('WC'), который, в свою очередь, после осушения палео-лагуны и обособления оз. Азабачье и основного русла, стал реализовывать три миграционные стратегии. Выделяются оседлые озёрные особи, мигрантные жилые особи из основного русла, а также полупроходные особи,

которые выходят на летний нагул в осолонённые воды эстуария. Экологические группировки 'белого' гольца генетически не дифференцированы ($F_{st} = 0.010$ $p = 0.062$).

Уникальный для бассейна р. Камчатка случай диверсификации демонстрирует пара мальма - 'каменный' голец (далее - 'SC'). Последний представляет собой быстро растущую тёмно окрашенную рыбающую форму (разнообразие форм гольцов р. Камчатка проиллюстрировано на рис. 8). Стартовым рыбным кормом для мальков 'SC' второго года жизни становятся сеголетки микижи *Oncorhynchus mykiss* и хариуса *Thymallus arcticus*. Эти виды нерестятся в тех же притоках, что и 'SC'. После двух–трёх лет жизни в нерестовых ручьях подростки особи 'SC' мигрируют вниз по течению и концентрируются в устьях притоков верхней части бассейна. Эта форма ведёт одиночный образ жизни, держится на ямах в устьях притоков, охотится на мигрирующих пестряток и смолтов лососей. В августе поднимается в зону нереста. Педоморфных оседлых самцов 'SC' не образует.

'Каменного' гольца отличает характерная мраморная окраска; массивное тело и выраженный мышечный горб за затылком; широкий череп с гипертрофированными отростками клиновидноушной кости (sphenoticum); удлинённые прямые челюсти и крупные зубы, в т.ч. на поверхностях, где у симпатричной мальмы зубы развиты слабо; наличие множественных боковых зубчиков на жаберных тычинках. 'SC' безошибочно отличается от мальмы в любом возрасте, причём не только внешне, но и по характерному поведению в потоке. Предельные размеры и масса (возраст) 'SC' составляют 60 см и 2.3кг (11 лет). Обитающая в тех же местообитаниях мальма мельче – до 35 см и 800 г (8 лет). По годовым приростам длины тела 'SC' достоверно опережают мальму с первого года жизни.

Между 'SC' и мальмой выявлена репродуктивная изоляция, по данным анализа разнообразия мсДНК и SNP в RAD-сайтах, $F_{st} = 0.064–0.105$ ($p \leq 0.001$) между формами, пойманными в общих нерестовых притоках. В тех случаях, когда 'SC' и мальма нерестятся в одном русле, мальма для размножения поднимается на горный порожистый участок, а нерестилища 'SC' узко локализованы на равнинном (или полугорном) участке в еловой тайге. Дно нерестилищ 'SC' захлавлено стволами, ветками и хвоей ели разной степени разложения; вода закислена, окрашена и обогащена органическими соединениями. Анализ состава илистых фракций нерестовых бугров показал, что в отличие от мест нереста мальмы, в нерестовом субстрате 'SC' в массе содержатся фенольные соединения терпеноидного (детерпенового) и флавоноидного рядов, известные своей прямой токсичностью для гидробионтов (Tremolieres, 1988). Собственные эксперименты подтвердили острую токсичность этих соединений для ранней молоди мальмы и резистентность к ним у молоди 'SC'.

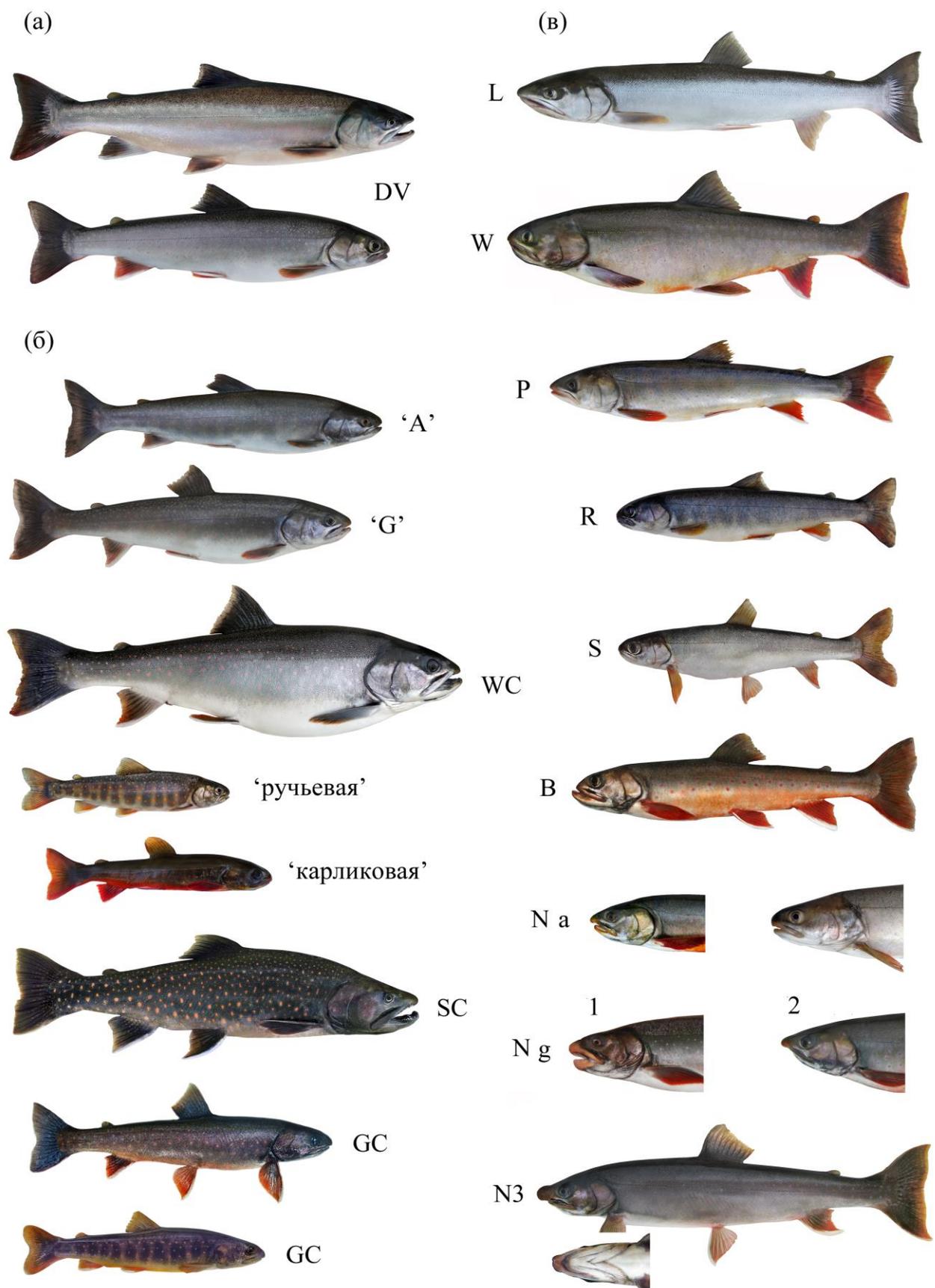


Рисунок 8. Разнообразие мальмоидных гольцов восточной Камчатки: (а) проходная мальма, (б) эндемичные формы бассейна р. Камчатка-оз. Азабачье, (в) формы бассейна р. Кроноцкая-оз. Кроноцкое. Обозначение и описание форм см. в тексте.

Устойчивость к окислительному стрессу развивающегося 'SC' обеспечена, в том числе, повышенной антиоксидантной активностью тканей и увеличенной вязкостью (сниженной проницаемостью) мембран. У 'SC' на протяжении всего онтогенеза в сравнении с мальмой повышена активность тиреоидной гормональной оси – тироксин начинает синтезироваться раньше и далее концентрация тиреоидных гормонов остаётся повышенной всю жизнь. Судя по данным количественной ПЦР, с гипертиреозом у 'SC' связана повышенная активность арильных рецепторов (AhR) в печени, для которых известна функция связывания полифенольных токсинов (Occhi et al., 2015; Reitzel et al., 2014). Изменённый метаболизм также обеспечивает быстрый рост 'SC', в экспериментах со стандартной навеской корма молодь 'SC' набирала вес быстрее мальмы. В развитии скелета 'SC' прослеживаются яркие гетерохронные сдвиги окостенения разных функциональных модулей черепа и позвоночника (рис. 9). В стандартных лабораторных условиях к мальковому периоду концентрация меланофоров в пятнах на боках 'SC' по сравнению с мальмой становится достоверно выше, однако характерная окраска, как в природе, не возникает.

Численность 'SC' низкая и продолжает сокращаться, что можно связать с масштабным сведением ельников в бассейне р. Камчатка в 1970–1980-е годы. Затенённые «кислые» ручьи трансформируются в открытые водотоки с ивовой поймой и иными гидрохимическими условиями. Генетическое разнообразие и гетерозиготность 'SC' по данным анализа мсДНК ниже, чем у мальмы: $N_e = 6.24 / > 9.0$, $N_o = 0.63 / > 0.7$, соответственно; у 'SC' наблюдается фиксация в аллелях локусов микросателлитной ДНК и в локусах кодирующих генов.

7.2 Гольцы бассейна р. Кроноцкая-оз. Кроноцкое

Мальмоидные гольцы бассейна Кроноцкого озера являются, вероятно, наиболее разнообразной симпатрической диверсификацией лососевых по числу входящих форм в мировом масштабе. Рыбное население бассейна находится в идеальной сохранности, что сделало его моделью для разработки проблем эволюционной биологии. В 1970-2000-х годах эндемичных гольцов изучали специалисты КоТИНРО, ДВО РАН, МГУ им. М.В. Ломоносова и других научных организаций (Викторовский, 1978; Введенская, 1983; Савваитова, 1989; Глубоковский, 1995; Pavlov et al., 2013). Окончательно разобраться в структуре разнообразия стало возможным благодаря привлечению современных молекулярно-генетических методов.

Данная адаптивная радиация произошла в бассейне крупнейшего на полуострове озера (изолированный димиктический водоём площадью 246 км² и глубиной до 136 м), в

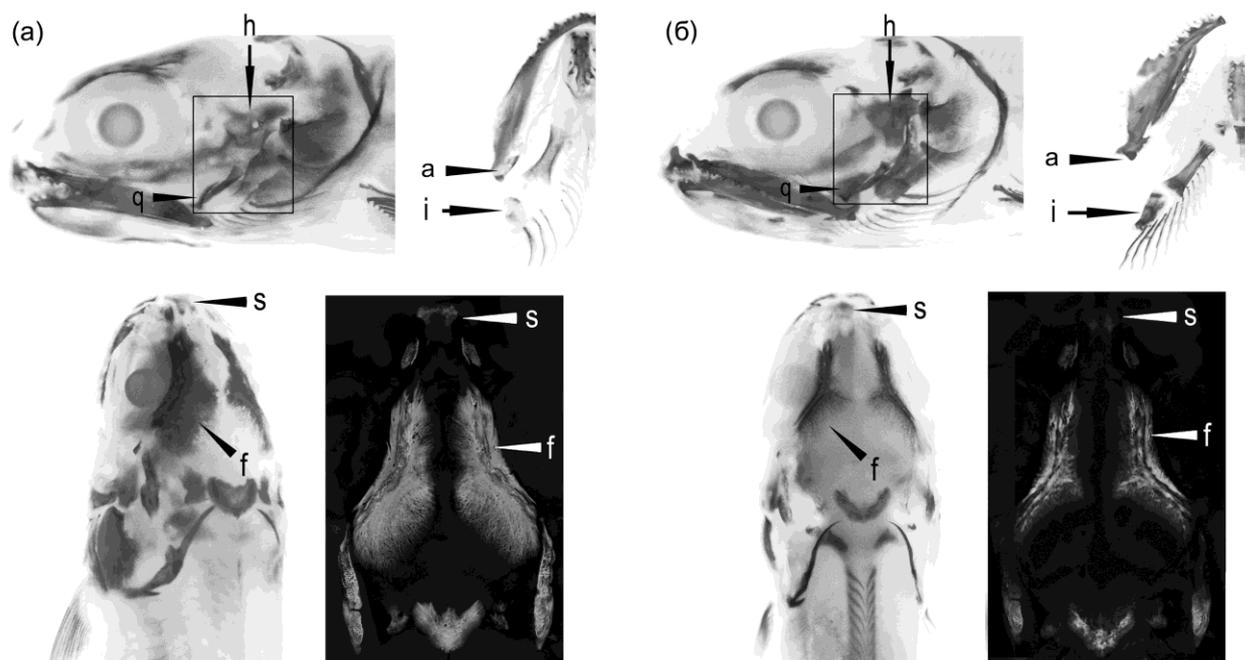


Рисунок 9. Состояние окостенений подвесочного комплекса челюстей (вверху), нейрокраниума и позвоночника (внизу) у одноразмерных мальков мальмы (а) и ‘каменного’ гольца (б) из бассейна р. Камчатка. Для покровных костей нейрокраниума помимо препаратов, окрашенных ализарином, представлены фотографии, полученные на сканирующем конфокальном микроскопе. Обозначения костей: h – подвесочная, q – квадратная, a – сочленовная, i – среднеподъязычная, s – супраэтомидная, f – лобная. Для ‘каменного’ гольца виден прогресс окостенения подвесочного комплекса и позвоночника на фоне отстающего окостенения нейрокраниума.

современном виде возникшего 6000–12000 лет назад. Долину р. Кроноцкая перекрыло лавами, и образовавшиеся на лавовой дамбе пороги оказались трудно преодолимы для анадромных мигрантов лососевых. Судя по находкам аллювиальных и озёрных отложений в береговых обрывах и геоморфологическим реконструкциям, ранее на месте Кроноцкого озера существовала палео система (Braitseva et al., 1995), вероятно, служившая местом нереста и нагула мальмы.

В р. Кроноцкая ниже порогов нерестится проходная мальма (‘DV’), образующая также оседлых педоморфных самцов. Гольцы, воспроизводящиеся в озере, его притоках и порожистой части вытекающей реки (рис. 8), захватили все возможные экологические ниши бассейна, реализовав спектр эволюционных направлений. В основе формирования местного разнообразия – влияние экологических градиентов внутри единой экосистемы, а не географически разрозненные акты дивергенции, как в бассейне р. Камчатка. Замечательно,

что все эндемичные формы могут быть пойманы на одном локальном участке водоёма. Формы специализируются на эксплуатации определённых ресурсов и различаются специфическими морфологическими адаптациями, прежде всего формой головы, размером и положением рта. Половозрелые экземпляры могут быть классифицированы почти безошибочно, промежуточные фенотипы среди взрослых рыб сравнительно редки. Кросс-валидация по функциям морфометрической дискриминации позволяет классифицировать представителей форм с точностью не менее 95%. За счёт узкой локализации мест нереста формы репродуктивно изолированы друг от друга. Они имеют различия в генотипах, обусловленные действием отбора; генетическая дифференциация форм достоверна (попарные F_{st} по SNP в кодирующем консервоне = 0.065–0.102; F_{st} по разнообразию мсДНК = 0.033–0.223). Бентосоядная форма, воспроизводящаяся в верхнем течении р. Кроноцкая в порогах ('R'), способна мигрировать вниз по течению в зону обитания проходной мальмы, однако случаи гибридизации единичны (Павлов и др., 2017; Pavlov et al., 2013).

Согласно анализу геномного SNP, кроноцкие гольцы образуют сестринскую кладу по отношению к проходной мальме (как из других рек восточного побережья, так и из р. Кроноцкая), что указывает на их монофилитическое происхождение. Эндемичная фауна разделяется на три эволюционные линии: «хищников», «литоральных бентофагов» и «глубоководных бентофагов». Вероятно, линии обособились ещё на раннем этапе образования экосистемы в начале голоцена, позднее в составе линий произошла вторичная диверсификация (рис. 10, в узлах показан % бутстрэпов). Окружающие бассейн изолированные водоёмы (Узон, Крокур) населены потомками именно этих линий, а не современной проходной мальмы (рис. 2). Все три линии характеризуются высоким генетическим разнообразием, в т.ч. несколькими вариантами кариотипа; их возникновение не связано со значительными демографическими событиями. Суммарное разнообразие гаплотипов мтДНК кроноцких гольцов выше, чем в популяционной системе из р. Камчатка (Senchukova et al., 2012; Oleinik et al., 2019), при этом неравномерного распределения гаплотипов по линиям не прослеживается – очевидно, сроки диверсификации для сортировки гаплотипов недостаточны. Данные анализа локализации SNP в геноме (методом расчёта F_{st} sliding windows в PoPopulation2 v.12) свидетельствуют о наличии дивергентного отбора между линиями и формами в их составе в локусах, кодирующих факторы регуляции морфогенеза и обмена веществ (см. раздел 8). Также статистические тесты указывают на историческую интрогрессию (Dsuite v.0.4; FWER < 0.01) между линиями литоральных и глубоководных бентофагов (f_4 -admixture ratio = 5.6%), а также литоральных бентофагов и хищников (f_4 = 4.3%). Таким образом,

кроноцкие голец представляют собой мульти-пучок (в понимании Levin et al. (2019)), объединяющий диверсификации трёх близкородственных линий.

Установлено, что наиболее обособленным в составе мульти-пучка является длинноголовый голец (форма 'L') из линии хищников. Форма 'L' – пелагическая рыба, большую часть года обитающая вдалеке от берегов, с нерестом в истоках притоков. 'L' переходит на питание рыбой сразу после ската в озеро (размеры до 65 см и 2.2 кг). Нерестилища 'L' недоступны другим формам, не способным преодолеть порожистую зону притоков ($F_{st} = 0.113-0.223$ с другими кроноцкими формами). Также в линии хищников выделяется форма 'W', в основном представленная быстрорастущими демерсальными рыбающими особями. Эта форма переходит на питание рыбой через несколько лет после ската в озеро (молодь в основном питается моллюсками). Форма 'W' образует оседлые бентосоядные дериваты, не покидающие зону нереста в верхнем течении притоков озера. Крупным хищникам 'W' (FL до 80 см, W до 5.5 кг) родственна форма 'P' (до 45 см и 600 г), которая охотится на молодь рыб в толще воды вблизи берегов. Она репродуктивно связана с реликтовыми водоёмами по периферии Кроноцкого озера (они сохранились после падения уровня воды вследствие срабатывания лавовой плотины).

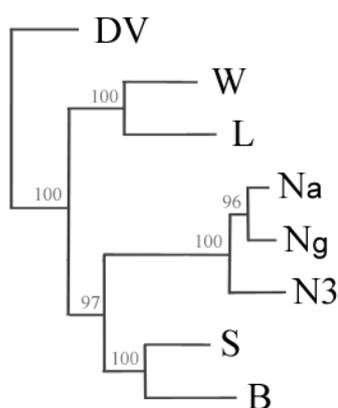


Рисунок 10. Филогения мальмоидных гольцов бассейна р. Кроноцкая-оз. Кроноцкое (в анализе не все формы) по SNP в гомологичных локусах консервов. NGS выполнен в Harvard Medical School (США), фильтрация по Daabe et al. (2019). Дерево построено в IQ-TREE v1.6.12 (модель TM + F + I) по 44 157 информативных SNP. Топология деревьев, построенных по данным ddRAD и разнообразия мсДНК, соответствует представленной.

Линия глубоководных бентофагов разделилась по градиенту глубин на профундальную форму, питающуюся с илов и не поднимающуюся в фотическую зону озера (B, предельные размеры 36 см и 360 г), и форму, занявшую каменистый субстрат озёрного склона (S, FL ≤ 30 см и W ≤ 140 г). Форма 'B' нерестится на больших глубинах в основании древних лавовых потоков, слагающих западный склон озёрной чаши; 'S' размножается на затопленных лавовых потоках голоценового возраста вблизи истока р. Кроноцкая.

Литоральные бентофаги с нерестом в среднем течении притоков ('N', FL до 46 см, W до 700 г) диверсифицировали по способу добычи пищи в связи с тонкими анатомическими

перестройками головы и ротовой полости. Радиация в этой линии, по всей видимости, шла в несколько этапов и до сих пор не закончена. Наиболее обособлены потребители гаммарусов ('N3') с уникальными анатомическими чертами. Гипертрофированный лопатовидный рострум формы 'N3' покрыт сенситивным эпителием, а смыкание рта происходит между гроздью зубов на переднем краю зубной кости и сошником. Форма 'N3' малочисленна и репродуктивно связана с единственным притоком озера; судя по генетическим данным, в обособлении 'N3' прослеживается эффект основателя. Остальные гольцы линии 'N' разделяются на потребителей личинок насекомых наветренной литорали и реликтовых озёр ('Na'), и потребителей гаммарусов, летом преимущественно распространённых на подветренных участках литорали ('Ng'). Популяционная система 'Ng' полиморфна: представлены «базовый» морфотип, вариант с гипертрофированными соединительнотканными обкладками челюстей («губами»), а также вариант с вытянутым приострѐнным рострумом и укороченной нижней челюстью («остроносый»). Анализ трофо-экологических маркеров показывает, что нагульно-пищевые ниши всех морфотипов 'Ng' не совпадают. Все литоральные бентофаги также образуют оседлых самцов, обитающих в районе нерестилищ.

Взрывной характер адаптивной радиации кроноцких гольцов обусловлен [1] высокой экологической пластичностью мальмы, а также [2] её изначально высокой численностью и разнообразием изолированной популяционной системы Кроноцкого озера, т.е. большим объёмом материала для эволюционных преобразований, вторичных контактов, гибридизаций и т.п.; [3] большим размером экосистемы и высоким разнообразием условий среды, т.е. возможностью специализации по обособленным пищевым нишам и местам воспроизводства; [4] отсутствием видов-конкурентов (кроме жилой нерки); [5] исторической гибридизацией локальных линий на ранних этапах диверсификации, также – [6] стабильной повторяемостью годового режим погоды в бассейне, т.е. стабильностью продукционных циклов экосистемы, что обеспечило эффективное действие отбора и узкую специализацию эндемиков. Погода района определяется бризовыми ветрами весной-летом и активной однонаправленной циклонической деятельностью осенью-зимой (Кондратюк, 1974; Агарков и др., 1975; Smirnov, 2012). Гидрологический цикл стабилизирован высокой долей грунтового питания: толща водосбора сформирована мощными трещиноватыми и пористыми лавовыми отложениями. В итоге, мальмоидные гольцы бассейна Кроноцкого озера разделились не менее чем на девять узко специализированных эндемичных форм (десять с учётом формирующегося разнообразия носатых гольцов), а форма-генералист, характеризующаяся промежуточными значениями признаков, в экосистеме отсутствует.

8 МЕХАНИЗМ МОРФОЛОГИЧЕСКОЙ ДИВЕРСИФИКАЦИИ СИМПАТРИЧЕСКИХ ФОРМ МАЛЬМЫ В ОНТОГЕНЕЗЕ

Дивергентные варианты онтогенеза подробно изучены в лабораторных условиях на паре кроноцких форм хищник (L) – бентофаг (N1), однако по имеющимся данным изученные варианты является более-менее универсальными и для других случаев диверсификации мальмы.

Ключевые морфологические различия между формами, специализирующимися на потреблении разных пищевых ресурсов, проявляются в пропорциях головы; ориентации и размере рта; числе, размере и положении зубов. Формирование специфической морфологии и анатомии начинается в раннем онтогенезе за счёт внутриорганизменных процессов разного уровня организации (рис. 11) под давлением факторов внешней среды. Ход онтогенеза у двух форм различен, также он отличаются от онтогенеза предковой мальмы.

Между репродуктивно изолированными формами обнаруживаются генетические различия на уровне точечных замен с неясной функциональной ролью. SNP приурочен к кодирующим участкам генов и не кодирующим консервативным участкам генома (CNEs). Среди первых 20 элементов обеих групп с максимальными различиями по заменам между формами (вариация оценена по F_{st}) выделяются две функциональные группы: компоненты, отвечающие за развитие краниофациальной области головы (прежде всего, регуляторы и факторы формирования и роста соединительнотканых структур), а также компоненты, участвующие в регуляции работы гипофизарно-тиреоидной эндокринной оси (факторы секреции тироксина, регуляции чувствительности рецепторов, внутриклеточного проведения сигнала и т.п.).

Различия в интенсивности экспрессии элементов генных каскадов и сетей, отвечающих за морфогенез в краниофациальной области головы, удаётся обнаружить между формами при стандартных условиях развития на этапе перехода на внешнее питание, когда сами морфологические различия в явном виде ещё не регистрируются. В частности, бентофаги максимально отличаются от хищников активностью экспрессии потенциальных мишеней транскрипционных факторов семейства STAT, среди которых выделяются ядерные рецепторы тиреоидных гормонов (*nr1d1/nr1d4a*) и важнейший регулятор пролиферации хрящевой ткани *mmp9*. Ген *mmp9* отвечает в раннем онтогенезе позвоночных за развитие нёба (аннотирование по Christensen et al. (2018)). Также у бентофагов наблюдается сниженная экспрессия генов специфических коллагенов и факторов IRF, являющихся партнерами STAT и регулирующих уровень экспрессии *mmp9*.

Хищники в момент перехода на внешнее питание характеризуются повышенным уровнем экспрессии генов ключевых ферментов цикла Кребса, гликолиза и транспорта кислорода, а также потенциальных регуляторов (факторов транскрипции) этих генов-мишеней, среди которых особенно выделяется активностью *sox8b*, который дополнительно является регулятором морфогенеза эктодермы. К мальковому периоду между формами прослеживаются биохимические различия. Хищники отличаются от бентофагов повышенной концентрацией транспортных белков плазмы, пониженной вязкостью мембран соматических тканей за счёт замещения холестерина на фосфолипиды, сниженными запасами гликогена в печени и триглицеридов в мышцах (рис. 11д). Эти различия регистрируются как в природе, так и в эксперименте со стандартными условиями содержания; их можно связать с более высоким уровнем метаболизма у хищников, что также подтверждается результатами измерения потребления кислорода мальков в покое (всегда выше у хищников). В связи с выявленными метаболическими различиями и особенностями энергетического обмена также примечательна фиксированная делеция в A2 ортологе гена лептина у хищников в сравнении с бентофагами.

Гормоны, принимающие участие в регуляции экспрессии генов и активности физиологических процессов, различаются между формами по профилям секреции с ранних стадий онтогенеза. В частности, хищники отличаются от бентофагов ускоренным расходом запасов тироксина во время эмбриогенеза и развития свободного зародыша, более ранним началом собственного синтеза тиреоидных гормонов (вскоре после достижения малькового периода) и последующим поддержанием их более высокой концентрации (рис. 11в). Роль тиреоидных гормонов в развитии морфологических вариантов, соответствующих хищной и бентосоидной формам, была подтверждена экспериментально на молоди проходной мальмы. Путём выращивания мальков в течение 12 недель в среде, провоцирующей гипер- и гипо- тиреозидизм, удалось получить девиантные варианты морфотипа с ожидаемыми особенностями (вытянута голова, конечный рот, каудально смещённые плавники или укороченная голова с полунижним ртом и неизменённым относительно мальмы положением плавников). Для некоторых других гормонов обнаружена «программирующая» роль в морфогенезе. В частности, в эксперименте с микроинъекциями паратгормона/кальцитонина на этапе смешанного питания через несколько недель у сформированных мальков мальмы наблюдался устойчиво повышенный уровень соответствующего гормона в организме. Такие экспериментальные серии с изменённой регуляцией кальциевого обмена характеризовались нарастающими различиями в темпах окостенения отдельных модулей костей черепа и осевого скелета, которые в итоге привели к формированию тех же

девиантных вариантов морфотипа, что и в эксперименте с модификацией тиреоидного статуса, но в данном случае на фоне отсутствия различий по темпам соматического роста.

Содержащиеся в стандартных условиях формы демонстрируют разные сроки начала и разные темпы окостенения элементов передней части черепа. Развивающиеся хищники на мальковом этапе отличаются от одновозрастных бентофагов бóльшим числом зубов на челюстях (рис. 11г) и внутренних костях рта, бóльшим прогрессом окостенения подвесочных элементов челюстей и жаберных дуг, а также меньшей площадью окостенения нейрокраниума (несмотря на более раннюю закладку этих костей) и поздним смыканием сейсмоденситивных каналов на черепных костях (аналогично ситуации, обнаруженной для пары 'каменный' голец - мальма, см. рис. 9). По мере роста у хищников происходит специфическое изменение формы челюстных костей за счёт опережающего роста озубленных поверхностей, чего не наблюдается у бентофагов (у последних происходит увеличение размеров костей без существенного изменения их формы). При этом раннее появление контакта между покровными костями нейрокраниума у бентофагов, по-видимому, сопровождается торможением линейного роста этмоидного отдела хондрокраниума, и в итоге – к формированию более короткой головы.

На фоне гетерохроний в окостенении черепа хищники отличаются от бентофагов высокой скоростью соматического роста (рис. 11е), но не опережают бентофагов по темпам смены стадий онтогенеза. В стандартных лабораторных условиях к моменту формирования чешуйного покрова ($FL \geq 10$ см) формы могут быть достоверно идентифицированы методами геометрической морфометрии. С возрастом различия углубляются за счёт аллометрического роста, и рыбы крупнее 20 см могут быть идентифицированы визуально. Примечательно, что в природных условиях формы также различаются специфической окраской (серебристая у хищников, пёстрая у бентофагов), однако в лабораторных условиях различия в окраске не формируются, в том числе по плотности пигментных клеток в коже.

Принципиальное значение для скорости и фенологии развития рыб имеет ряд факторов внешней среды и, прежде всего, температура воды во время эмбриогенеза и раннего постнатального развития. Благодаря нерестовой филопатрии хищная и бентосоядная формы воспроизводятся при разных температурах. Места нереста первой в верхнем течении притоков озера отличаются холодной водой зимой (температуры воды с октября по конец марта $< 1^{\circ}\text{C}$) и прогревом воды летом до $6.0\text{--}6.5^{\circ}\text{C}$. Бентофаги нерестятся в среднем течении в зоне выходов грунтовых вод, что определяет малую амплитуду годовых колебаний температуры воды ($\sim 1.5^{\circ}\text{C}$ зимой и до 3.0°C летом).

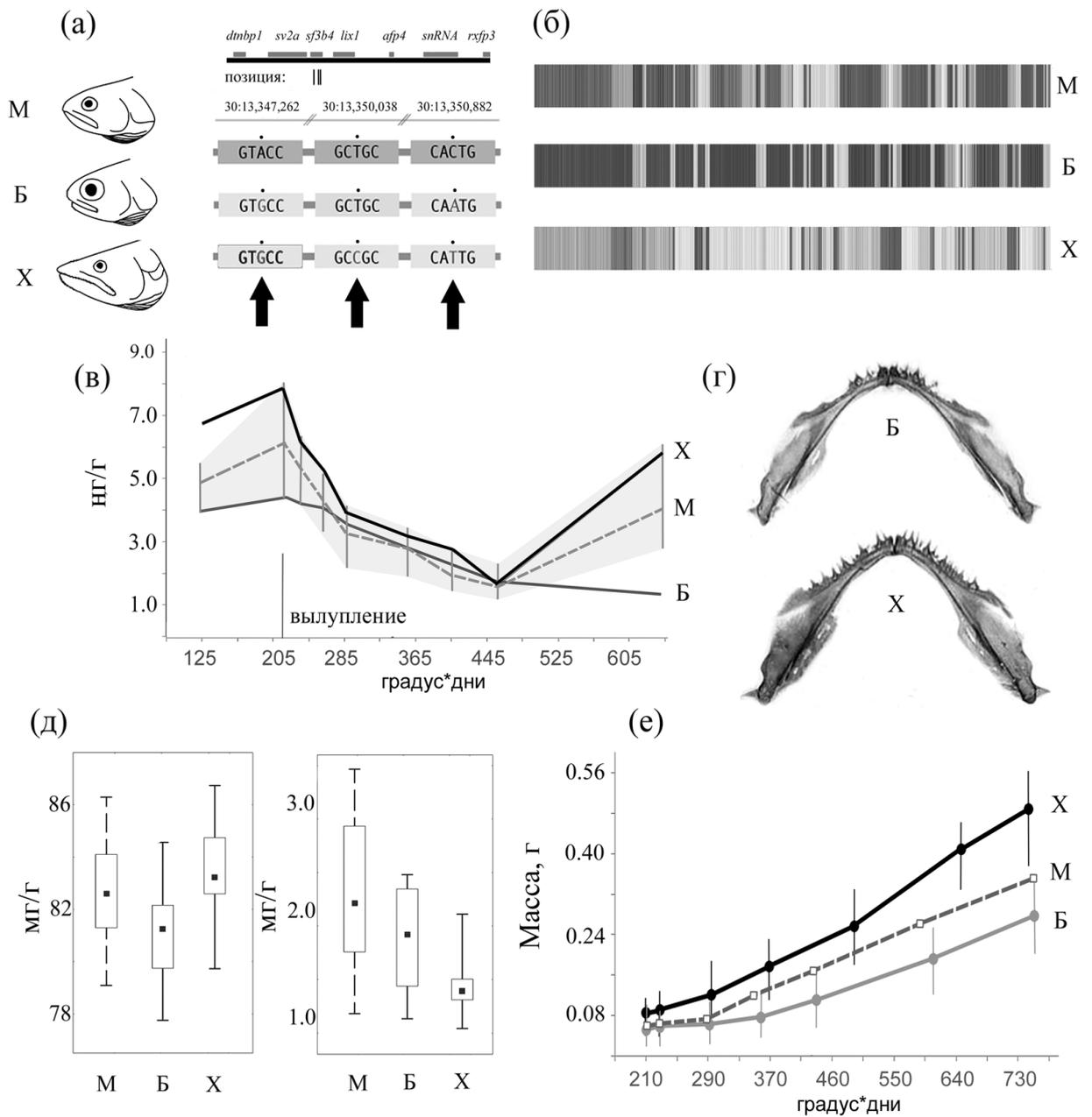


Рисунок 11. Факторы дивергентного морфогенеза симпатрических форм (Б– бентосоядная и X – рыбаодная) в сравнении с мальмой (М): (а) форма головы взрослых рыб и фиксированные альтернативные варианты сайта *sf3b4* (хромосома LG30), кодирующего сплайсинг-фактор 3b; (б) тепловые карты ко-экспрессии в краниофациальной области головы при переходе на внешнее питание (интенсивность цвета пропорциональна снижению активности); (в) профили концентрации трийодтиронина в теле во время раннего онтогенеза при стандартных экспериментальных условиях, для М показаны пределы варьирования и средние; (г) фото нижней челюсти при переходе на мальковый период; (д) соотношение концентрации гемоглобинов в крови (слева) и триглицеридов в мышцах (справа) у мальков, показаны пределы варьирования, дисперсии и средние...

(рис. 10): значения; (е) прирост массы тела в раннем онтогенезе при стандартных экспериментальных условиях, показаны пределы варьирования и средние.

Эксперименты по развитию при разных температурных режимах показали, что формы имеют узкую специализацию к определённым температурным условиям. В частности, хищники замедляют развитие и рост при повышении температуры из-за изменения соотношения ключевых регуляторных гормонов. Развитие в условиях специфической температурной динамики приводит к фенологическим сдвигам в критических событиях онтогенеза описываемых форм. Развитие хищников (бентофагов) до вылупления и перехода на внешнее питание продолжается ≥ 160 (≤ 135) дней и ≥ 225 (≤ 200) дней, соответственно. Таким образом, несмотря на одновременный нерест, бентофаги вылупляются в середине зимы, выходят из грунта и переходят на внешнее питание до половодья. При наступлении половодья эта форма уже способна к активным миграциям (у молоди происходит смыкание стенок тела вокруг остатков желточного мешка), она массово скатывается на озёрные мелководья. Хищники выходят из грунта по завершении половодья и остаются вблизи нерестилиц на зимовку. Они мигрируют в озеро сформированными мальками.

Благодаря различиям по темпам развития и скорости роста, формы в каждом поколении безальтернативно попадают в специфические нагульные ниши, что также обеспечивает их специализацию. Ранние мальки бентофагов в озере переходят на питание мелким эпибентосом, поскольку зоопланктонные сообщества в начале лета не развиты, а крупные жертвы недоступны из-за размеров самих рыб. Вышедшие в озеро хищники способны активно искать пищу на большой акватории и заглатывать крупных жертв. В экспериментах с кормлением сибсов, полученных от проходной мальмы, стандартными навесками крупных сухих гранул и мотыля (увеличена доля белка) или мелких гранул и олигохет (больше липидов) было подтверждено влияние состава и крупности корма на морфологию растущих рыб. Мальки первой серии росли быстрее, менее интенсивно накапливали триглицериды в мышцах, и через девять недель эксперимента имели достоверно более вытянутую голову. Подобный фенологический сдвиг развития, приводящий к занятию разных ниш, и эффект влияния кормов на морфологию был также описан для бентофагов и планктонофагов из оз. Ангре (см. раздел 6.3). В последнем случае нерестящиеся осенью бентофаги переходят на внешнее питание в июне на пике обилия (биомассы) бентосных сообществ; планктонофаги – в конце июля на пике биомассы зоопланктона. Питающиеся планктоном мальки в эксперименте росли медленнее и отличались более короткой головой, чем потребители хирономид.

9 ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Мальма Камчатки демонстрирует разнообразие вариантов адаптивной диверсификации с образованием локальных экологических группировок, форм и изолятов, находящихся на разных уровнях специализации и дифференциации. Учитывая географическое и симпатрическое разнообразие гольцов этой филогенетической линии, мальму можно рассматривать как полнокомплексный вид.

Попадая в сходные условия, по всей Камчатке мальма образует однотипные фенотипические варианты и сходные наборы симпатрических форм. В большинстве нерестовых бассейнов мальма параллельно дивергирует на однотипные экологические группировки, ведущие разный образ жизни. Рыбы, совершающие миграции разной протяжённости и питающиеся разным кормом, различаются размерами, морфологическими чертами, степенью развития брачного наряда, но нерестятся совместно. Динамично меняющиеся условия озёрно-речных систем высоких широт способствуют балансирующему отбору, поддержанию нескольких оптимумов приспособленности и сохранению потока генов между группировками.

Педоморфные изоляты, в т.ч. «экстремофильные» популяции миниатюрных и карликовых гольцов независимого происхождения, встречаются на отчленённых участках озёрно-руслевой сети в разных бассейнах (реки Камчатка, юго-востока и северо-запада полуострова).

Аналогичные пары ‘родниковых’–‘речных’ форм с близким уровнем морфологических различий, но разной степенью генетической дифференциации обнаружены в рр. Светлый Ключ, Лев. Толбачик, Кенсол, Киусинец, Амшарик и др. Пары сходных генетически дифференцированных литоральных форм, питающихся гаммарусами или личинками насекомых (моллюсками), помимо озера Дальнее, также описаны из озёр Азабачье и Сево. В этих водоёмах формы ‘G’ и ‘A’ дополнительно различаются скоростью роста и размерами производителей. Во всех трёх случаях разделение на потребителей амфипод и малоподвижного бентоса можно связать со структуризацией фауны литорали в результате действия однонаправленных ветров. Также как Дальнее, оз. Азабачье расположено в зоне бризовой активности; на оз. Сево благодаря положению между отрогами Валагинского хребта весь сезон открытой воды дуют восточные горно-долинные ветры (Бусарова и др., 2022). Крупная рыбоядная и мелкая бентосоядная формы мальмы, помимо оз. Азабачье, обнаружены в системе Верхнеавачинских озёр, из которых берёт начало р. Ср. Авача. В этой системе хищник

специализировался на питании молодью проходной нерки. Также в Верхнеавачинских озёрах обнаружен ещё один случай разделения демерсальной мальмы на пару форм по градиенту глубин. Таким образом, помимо рыбоядной мальмы, в этих водоёмах обитают прибрежная форма, специализирующаяся на питании гаммарусами и нерестящаяся в притоках, и глубоководная форма (концентрируется глубже 30 м), в основном потребляющая личинок насекомых и нерестящаяся на озёрном склоне. Очевидно, на полуострове будут обнаружены и другие случаи микроэволюции мальмы в озёрных и речных условиях.

В диверсификации всех исследованных адаптивных вариантов прослеживаются гетерохронии онтогенеза, в частности сроков закладки и темпов дифференциации скелетных элементов. При этом, если для случаев внутривидовой изменчивости и специализации изолятов можно говорить о явных тенденциях педо- или пера- морфоза, затрагивающих рост, темпы смены стадий развития и полового созревания, а также морфогенез (тенденция неотении в изолятах чистых ручьёв, карликовость гольцов из ультраолиготрофных озёр, прогенез гольцов из «вулканических» ручьёв и на этом фоне – пераморфоз анадромной мальмы), то у симпатрических форм гетерохронии чаще затрагивают отдельные структуры и процессы и имеют диссоциированный или разнонаправленный характер (по Reilly et al., 1997). Так, у большинства «хищных» форм в сравнении с бентосоядными наблюдается ускоренные роста и окостенения элементов гиоида и фаринго-бранхиальных дуг, и одновременное торможение окостенения покровных костей черепа. «Родниковые» формы имеют ювенильный экстерьер и замедленный рост, но кости черепа отличаются пераморфными чертами. Каналы развития сочетают в себе частные редукции, гипертрофии и гиперморфозы.

Несмотря на эволюционную молодость всех изученных популяционных систем мальмы на Камчатке, обнаружен полный спектр адаптивных вариантов, которые демонстрируют другие, более древние полнокомплексные виды лососевых. При этом разнообразие описанных экологических вариантов у остальных лососевых ниже, также они не могут диверсифицировать одновременно по многим экологическим направлениям в пределах одной экосистемы, и не формируют столь сложные пучки как мальма. Более того, у мальмы обнаружены уникальные эволюционные варианты, связанные с адаптацией к неблагоприятной среде в речных условиях (миниатюрные рыбы из вулканических ручьёв, ‘каменный’ голец).

Тем не менее, можно констатировать, что хотя экологические условия озёрно-речных систем по-разному влияют на проявление изменчивости у разных видов лососевых за счёт разницы в их изначальной преадаптированности, разнообразие, демонстрируемое множеством видов лососевых, согласуется с законом гомологичных рядов Н.И. Вавилова. Так, те же пары симпатрических озёрных форм могут быть выделены в составе популяционных систем *S. alpinus sensu lato*, эволюционная радиация которого в водоёмах арктического стока началась во второй половине плейстоцена (Савваитова, 1989; Алексеев, 2016; Маркевич, Есин, 2018; Jonsson, Jonsson, 2001; Klemetsen, 2010). Примечательно, что аналогичные адаптивные фенотипы у арктических голец проявляются более контрастно, чем у мальмы. Например, «карликовые» арктические голцы из пещерных водоёмов Исландии мельче, чем у мальмы (Sigursteinsdóttir et al., 2005; Kapralova et al., 2011); глубоководные формы характеризуются глубочайшими адаптациями, включая редукцию отделов мозга (Ostbye et al., 2020; Kess et al., 2021); некоторые рыбоядные формы приобрели выдающиеся морфологические черты, как, например, таймырский голец Дрягина (Богданов и др., 2016; Романов, 2018). Вариации жизненных стратегий, тугорослые изоляты из водоёмов с неблагоприятными условиями и разнообразные симпатрические формы известны для кумжи *Salmo trutta*. В водоёмах Фенноскандии кумжа образует те же экологические группировки, что и мальма на Камчатке (Кузицин, 2010). Карликовые популяции населяют прибрежные озёра севера Норвегии (Nesthagen et al., 1997); родниковые популяции – истоки исландских рек (Woodward et al., 2009); оседлый прогенетический фенотип известен, например, из притоков р. Янисйоки (Павлов и др., 2020). В небольших водоёмах по всей Европе кумжа образует симпатрические пары форм, в т.ч. пелагические - придонные, литоральные - глубоководные, озёрные - обитающие в притоках (Фортунатова, 1933; Campbell, 1979; Crozier, 1985; Gratton et al., 2014). В крупных озёрах образуется по три формы (Ferguson, Taggart, 1991; Piggott et al., 2018), однако больше трёх форм с подтверждённой репродуктивной изоляцией не образовала ни «летница» в древнем оз. Охрид (Stankovic, 1960; Spirkovski, 1991), ни форели из оз. Севан, которые диверсифицировались по типу использования пищевых ресурсов литорали на четыре морфотипа (Дадибян, 1969; Levin et al., 2021). Подобное симпатрическое разнообразие, но плиоцен - плейстоценового возраста, также известно для форелей *Oncorhynchus mykiss* и близких видов в Северной Америке (Behnke 1992; Budy et al., 2019). В целом, трофо-экологический полиморфизм и диверсификация форм (видов) по выделенным в данной

работе экологическим направлениям отмечены у 97 видов рыб, принадлежащих к 17 семействам (см. Robinson, Wilson, 1994; Seehausen et al., 2014).

Судя по литературным данным, множественное параллельное образование однотипных группировок и форм у лососевых в большинстве случаев не имеет универсального генетического базиса. Оно сопровождается уникальными генетическими изменениями, за исключением буквально нескольких мутаций в локусах количественных признаков, в т.ч. регуляторов морфогенеза и активности гипофизарно-тиреоидной оси (Jacobs et al., 2020; Salisbury, Ruzzante, 2022; Fenton et al., 2023). Представленные в этой работе данные показывают, что причиной множественных параллелизмов в морфологии и экологии возникающих у камчатской мальмы форм является сходная канализация онтогенезов (креодов) при одинаковом воздействии факторов среды. Вероятно, быстрое возникновение разнообразия в пост-ледниковый период стало возможно, в том числе, благодаря трансляциям в онтогенезе уже имеющихся «адаптивных» аллелей и генетических каскадов, которые популяционная система камчатской мальмы унаследовала и накопила в своём полиплоидном геноме в процессе предшествующих этапов эволюционных диверсификаций, специализаций и интрогрессий предков. Как и в случае с экологическими группировками, но в бóльшем временном масштабе, возможность реализации контрастных каналов развития сохранялась в популяционной системе благодаря балансирующему отбору (Svensson, Calsbeek 2012), эффективному в нестабильных природных условиях Камчатки. Гипотеза о том, что разнообразие онтогенетических каналов древнее, чем само биологическое разнообразие, рассматривается рядом специалистов в качестве одной из основных при объяснении причин взрывной адаптивной радиации позвоночных с простым репродуктивным поведением (Nelson, Cresko, 2018; Martin, Richards, 2019; Marques et al., 2019).

Отбору подвергаются не разнообразные фенотипы, возникшие под влиянием изменчивости, а ограниченный набор онтогенетических каналов, формируемых в пределах пластичности популяции под воздействием среды в ключевые моменты развития. Экологическая изменчивость и возможность реализации нескольких каналов развития предоставляет материал для отбора и адаптивной микроэволюции. В противном случае наблюдалась бы некоррелированная по разным системам признаков изменчивость, представляющая собой более или менее полный набор сочетаний вариантов состояния различных признаков. По-видимому, отбор оказывает давление на готовые варианты изменчивости, которые реализуются через гетерохронные сдвиги развития и аллометрический рост под нейро-гормональным и средовым контролем.

Такие полнокомплексные виды как *S. malma* могут многократно реплицировать адаптивные радиации в течение длительного времени без необратимой специализации всей популяционной системы («эволюционный стазис» согласно А.А. Махрову и В.С. Артамоновой, 2020). В разных популяциях эволюционная диверсификация запускалась многократно и параллельно. В итоге, в результате череды расселений и радиаций, вторичных контактов и вымираний в пределах изначального ареала остался набор популяций, сформировавших современную мозаику разнообразия.

В работе систематизировано разнообразие множества новых форм и изолятов, а изменчивость повторно исследованных эндемичных популяций в ряде случаев оказалась выше, чем в их первоописаниях. Хотя обсуждение таксономических вопросов было вынесено за пределы данной работы, нельзя не обратить внимание на то, что по крайней мере часть обнаруженных и описанных форм в полной мере удовлетворяет критериям биологического вида (в частности, предложенным Л.А. Животовским (2021)). Для ‘каменного’ гольца, глубоководного гольца Курильского озера, гольца-планктонофага озера Ангре, гольцов ‘L’, ‘B’ и ‘N3’ из Кроноцкого озера могут быть предложены однозначные критерии морфологической и молекулярно-генетической идентификации. Наличие у этих групп адаптивных черт, обусловленных специфическим образом жизни и способом добывания пищи, не вызывает сомнений. Их репродуктивная изоляция подтверждается анализом генетических маркеров и натурными наблюдениями за локализацией мест нереста. Для кроноцких гольцов имеются экспериментальные данные о сниженной выживаемости гибридов, что позволяет говорить о сформировавшейся постзиготической изоляции. Тем не менее, целесообразность выделения множества узкоэндемичных видов в составе обособленных филогенетических линий, таких как *S. malma*, справедливо критикуется (Мина и др., 2006).

Масштабная антропогенная трансформация пресноводных водоёмов привела к деградации фауны лососевых в Европе, Восточной Сибири и Северной Америке. В этих условиях сравнительно хорошо сохранившееся разнообразие лососевых на севере Дальнего Востока и, в частности, мальмы на Камчатке, приобретает особую ценность, поскольку позволяет проводить процессуальные реконструкции адаптивного формо(видо)образования и дальнейшие исследования его механизмов. Особенности Камчатки, как молодой горной страны с высоким региональным разнообразием и эндемизмом фауны, требуют дополнительного внимания к описанию и охране эндемичных популяций лососевых рыб.

10 ВЫВОДЫ

1) Большинство популяций мальмы Камчатки до полового созревания (в возрасте 3–5 лет) подразделяется на фенотипы, ведущие разный образ жизни, но в дальнейшем размножающиеся совместно. Внутрипопуляционные группировки совершают миграции разной длительности и протяжённости: в море на летний сезон или на период более года, только в пределах озёрно-речных систем, или остаются в зоне нереста. Озёрные популяции в период полового созревания (в 5–7 лет) могут разделяться на медленно- и быстрорастущие экологические группировки. Реализация той или иной жизненной стратегии предопределена метаболическим статусом рыб. Гипотиреоидные особи с интенсивным жировым анаболизмом склонны к реализации оседлого образа жизни. Возникающие между экологическими группами морфологические различия в основном объясняются аллометрическим ростом. Число групп (до пяти–шести) тем выше, чем сложнее и разветвлённее озёрно-речная сеть.

2) При изоляции в водоёмах с максимально неблагоприятными условиям среды у мальмы Камчатки выявлены два основных направления эволюционных изменений: прогенетическая миниатюризация и сенильная карликовость. В первом случае на фоне гипертиреозидии происходит интенсификация белкового обмена, задержка морфогенеза и редукция отдельных морфологических структур, а также ювенилизация экстерьера и ускорение полового созревания. Этот вариант наблюдается в условиях перманентного физиологического стресса при химическом загрязнении среды обитания и направлен на ускорение репродуктивных циклов. В случае карликовости, развивающейся в условиях нехватки пищи (в горных озёрах) и сопряжённой с экономией ресурсов организма, обмен смещён в сторону накопления запасяющих веществ; морфологическая дифференциация сохраняется на предковом уровне, созревание не ускорено. Оба направления сопровождаются торможением соматического роста и уменьшением размеров тела.

3) При вселении мальмы Камчатки в недавно возникшие экосистемы может происходить симпатрическая дивергенция популяции с образованием новых репродуктивно обособленных, фенотипически дифференцированных форм, различающихся образом жизни и в некоторых случаях – пищевой специализацией или способами добычи пищи. Возникающая изоляция обусловлена расхождением форм по скорости созревания и способности использовать удалённые или неоптимальные по условиям нерестилища, а также строгой нерестовой филопатрией. Морфологические различия форм определяются гетерохрониями развития, в т.ч. изменением

закономерностей аллометрического роста. Формирование специфических морфологических признаков происходит в мальковом периоде, ему предшествует этап дифференциальной экспрессии областей генома, отвечающих за морфогенез, на фоне специфических профилей активности гипофизарно-тиреоидной оси.

4) В небольших экосистемах дивергентная эволюция происходит по одному из четырёх основных направлений разделения ресурсов: водотока и приёмного водоёма (или водотока и его истока), дна и толщи вод, разных глубинных горизонтов, участков мелководий озёр с различным субстратом, волновой нагрузкой и структурой донной фауны. Сложные случаи адаптивной радиации с образованием множества самовоспроизводящихся форм, как в р. Камчатка-оз. Азабачье и р. Кроноцкая-оз. Кроноцкое, происходили благодаря параллельной дивергенции нескольких предковых групп по основным эволюционным направлениям. В системе р. Кроноцкая-оз. Кроноцкое дивергенция на пары форм проходила в несколько этапов с прогрессирующим накоплением различий.

5) Мальмоидные гольцы демонстрируют высокую экологическую и онтогенетическую пластичность, что в условиях разнообразия нагульно-нерестовых водоёмов Камчатки обеспечило реализацию всех основных направлений эволюции, известных для лососевых рыб. Повторяемость выявленного набора эволюционных направлений и фенотипических вариантов в филогенетических линиях разного родства (*S. malma*, *Salvelinus alpinus*, *Oncorhynchus mykiss*, *Salmo trutta*) подтверждает универсальность сценариев видообразования лососевых рыб в нагульно-нерестовых экосистемах по всей Голарктике и позволяет выделить следующие типы: (i) адаптация с сохранением динамического баланса существования экологических группировок с разной миграционной активностью, (ii) педоморфоз при изоляции в небольших водоёмах или водоёмах с неблагоприятными условиями среды, (iii) симпатрическая дивергенция предка на пару репродуктивно обособленных адаптивных форм, использующих разные ресурсы экосистемы, (iv) радиация с образованием пучков форм, находящихся на разных этапах эволюционной специализации и диверсификации.

11 СПИСОК КЛЮЧЕВЫХ РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ АВТОРОМ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ ЗА ПОСЛЕДНИЕ 10 ЛЕТ

Публикации, приравненные к журналам перечня ВАК из К1:

1. **Esin E.V.**, Markevic G.N., Melnik N.O, Kapitanova D.V., Shkil F.N. Natural toxic impact and thyroid signaling interplay orchestrates riverine adaptive divergence of salmonid fish // Journal of Animal Ecology. - 2021. - Vol. 90(4). - P. 1004-1019. doi: 10.21203/rs.3.rs-15718 (Web of Science JCR Science Edition - Q1, Scopus SJR - Q1)
2. **Esin E.V.**, Markevich G.N., Zlenko D.V., Shkil F.N. Thyroid-mediated metabolic differences underlie ecological specialization of extremophile salmonids in the Arctic Lake El'gygytgyn // Frontiers in Ecology and Evolution. - 2021.- Vol. 10. - e3. doi: 10.3389/fevo.2021.715110 (Web of Science - Q1, Scopus - Q1)
3. **Esin E.V.**, Markevich G.N., Shkil F.N. Rapid miniaturization of *Salvelinus* fish as an adaptation to the volcanic impact // Hydrobiologia. - 2020. - V. 847. - P. 2947-2962. doi: 10.1007/s10750-020-04296-w (Web of Science - Q1, Scopus - Q1)
4. **Esin E.V.**, Nikiforova A.I., Shulgina E.V., Metal'nikova K.V., Novosadova A.V., Zlenko D.V., Markevich G.N., Leman V.N. Unspecific histological and hematological alterations in anadromous and resident *Salvelinus malma* induced by volcanogenic pollution // Hydrobiologia. - 2018. - Vol. 822(1). - P. 237-257. doi: 10.1007/s10750-018-3687-8 (Web of Science - Q1, Scopus - Q1)
5. Melnik N.O., Markevich G.N., Taylor E.B., Loktyushkin A.V., **Esin E.V.** Evidence for divergence between sympatric stone charr and Dolly Varden along unique environmental gradients in Kamchatka // Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research. - 2020. - Vol. 58. - P. 1135-1150. doi: 10.1111/jzs.12367 (Web of Science - Q1, Scopus - Q1)
6. Markevich G.N., Izvekova E.I., Anisimova L.A., Mugue N.S., Bonk T.V., **Esin E.V.** Annual temperatures and dynamics of food availability are associated with the pelagic-benthic diversification in a sympatric pair of salmonid fish // Evolutionary Biology. - 2022. - Vol. 49. - P. 142-155. doi: 10.1007/s11692-022-09560-6 (Web of Science - Q2, Scopus - Q1)
7. Markevich G. N., Zlenko D.V., Shkil F.N., Schliewen U.K., Anisimova L.A., Sharapkova A.A., **Esin E.V.** Natural barriers and internal sources for the reproductive isolation in sympatric salmonids from the lake-river system // Evolutionary Biology. - 2021. - Vol. 48(4). - P. 407-421. doi: 10.1007/s11692-021-09546-w (Web of Science - Q2, Scopus - Q1)
8. Markevich G.N., Pavlova N.S., Kapitanova D.V., **Esin E.V.** Bone calcification rate as a factor of craniofacial transformations in salmonid fish: Insights from an experiment with hormonal

- treatment of calcium metabolism // *Evolution & Development*. - 2023. - Vol. 25(4-5). - P. 274-288. doi: 10.1111/ede.12453 (Web of Science - Q2, Scopus - Q1)
9. **Esin E.V.**, Markevich G.N., Melnik N.O, Zlenko D.V., Shkil F.N. Ambient temperature as a factor contributing to the developmental divergence in sympatric salmonids // *Plos One*. - 2021. - Vol. 16(10). - e0258536. doi: 10.1371/journal.pone.0258536 (Web of Science - Q2, Scopus - Q1)
10. **Esin E.V.**, Fedosov A. The effect of chronic volcanic pollution on the morphometric characteristics of juvenile Dolly Varden (*Salvelinus malma* W.) on the Kamchatka peninsula // *Hydrobiologia*. - 2016. - Vol. 783(1). - P. 295-307. doi: 10.1007/s10750-016-2741-7 (Web of Science - Q2, Scopus - Q1)
11. Markevich G.N., **Esin E.V.**, Medvedev D.A., Busarova O.Yu., Tiunov A.V. Trophic-based diversification in benthivorous charrs (*Salvelinus*) dwelling littoral zones of northern lakes // *Hydrobiologia*. - 2021. - Vol. 848. - P. 4115-4133. doi: 10.1007/s10750-021-04628-4 (Web of Science - Q2, Scopus - Q1)
12. **Esin E.V.**, Melnik N.O., Pelgunova L.A., Markevich G.N. Probing for depth-gradient diversification in the riverine-spawning Dolly Varden: Insights from a recently discovered ecomorph assemblage // *Ecology of Freshwater Fish*. - 2022. - Vol. 32(2). - P. 322-335. doi: 10.1111/EFF.12688 (Web of Science - Q2, Scopus - Q1)
13. **Esin E.V.**, Markevich G.N. Parallel late ontogeny transformations in contrasting landlocked phenotypes of *Salvelinus malma* (Salmonidae) from small volcanic lakes // *Ecology of Freshwater Fish*. - 2019. - Vol. 28(4). - P. 624-638. doi: 10.1111/eff.12480 (Web of Science - Q2, Scopus - Q1)
14. **Esin E.V.**, Shulgina E.V., Shkil F.N. Rapid hyperthyroidism-induced adaptation of salmonid fish in response to environmental pollution // *Journal of Evolutionary Biology*. - 2023. - Vol. 36. - P. 1471-1483. doi: 10.1111/JEB.14220 (Web of Science - Q2, Scopus - Q1)
15. **Esin E.V.**, Markevich G.N., Pichugin M.Yu. Juvenile divergence in adaptive traits among seven sympatric fish ecomorphs arises before moving to different lacustrine habitats // *Journal of Evolutionary Biology*. - 2018. - Vol. 31(7). - P. 1018-1034. doi: 10.1111/jeb.13283 (Web of Science - Q2, Scopus - Q1)
16. **Esin E.V.**, Bocharova E.S., Borisova E.A., Markevich G.N. Interaction among morphological, trophic and genetic groups in the rapidly radiating *Salvelinus* fishes from Lake Kronotskoe. *Evolutionary Ecology*. - 2020. - Vol. 34. - P. 611-632. doi: 10.1007/s10682-020-10048-y (Web of Science - Q3, Scopus - Q1)

17. Markevich G.N., **Esin E.V.**, Anisimova L.A. Basic description and some notes on the evolution of seven sympatric morphs of Dolly Varden *Salvelinus malma* from the Lake Kronotskoe Basin // Ecology and Evolution. - 2018. - Vol. 8(5). - P. 2554-2567. doi: 10.1002/ece3.3806 (Web of Science - Q2, Scopus - Q1)
18. **Esin E.V.**, Melnik N.O., Markevich G.N. Life-history variation as a source of diversity for endemic white charr (Salmonidae) of the lower Kamchatka River // Journal of Fish Biology. - 2022. - Vol. 101(4). - P. 914-924. doi: 10.1111/jfb.15149 (Web of Science - Q2, Scopus - Q2)
19. **Esin E.V.**, Bocharova E.S., Mugue N.S., Markevich G.N. Occurrence of sympatric charr groups, *Salvelinus*, Salmonidae, in the lakes of Kamchatka: A legacy of the last glaciations // Journal of Fish Biology. - 2017. - Vol. 91(2). - P. 628-644. doi: 10.1111/jfb.13378 (Web of Science - Q2, Scopus - Q2)
20. **Esin E.V.**, Melnik N.O., Bocharova E.S., Markevich G.N. Reproductive relations of white char and Dolly Varden *Salvelinus malma* complex (Salmonidae) in the lower course of the Kamchatka River // Journal of Ichthyology. - 2021. - Vol. 61(5). - P. 791-795. doi: 10.1134/S0032945221050052 (Web of Science - Q3, Scopus - Q2)
21. **Esin E.V.**, Melnik N. O., Zlenko D.V., Shkil' F.N., Markevich G.N. Sympatric diversification of Dolly Varden *Salvelinus malma* (Salmonidae) in an extremely small ecosystem // Journal of Ichthyology. - 2019. - Vol. 59(6). - P. 958-961. doi: 10.1134/S003294521906002X (Web of Science - Q3, Scopus - Q2)
22. **Esin E.V.**, Markevich G.N. Evolution of the charrs, genus *Salvelinus* (Salmonidae). 1. Origins and expansion of the species // Journal of Ichthyology. - 2018. - Vol. 58(2). - P. 187-203. doi: 10.1134/S0032945218020054 (Web of Science - Q4, Scopus - Q2)
23. Markevich G.N., **Esin E.V.** Evolution of the charrs, genus *Salvelinus* (Salmonidae). 2. Sympatric inner-lake diversification (ecological peculiarities and evolutionary mechanisms illustrated by different groups of fish) // Journal of Ichthyology. - 2018. - Vol. 58(3). - P. 333-352. doi: 10.1134/S0032945218030074 (Web of Science - Q4, Scopus - Q2)
24. Busarova O.Yu., **Esin E.V.**, Markevich G.N. Trophic relations between native *Salvelinus malma* Walb. and introduced *Oncorhynchus nerka* Walb. in the landlocked Lake Sevo, Kamchatka // Inland Water Biology. - 2022. - Vol. 15(2). - P. 160-169. doi: 10.1134/S1995082922020031 (Web of Science - Q4, Scopus - Q3)
25. **Esin E.V.**, Shulgina E.V., Shirokov D.A., Zlenko D.V., Leman V.N. Physiological adaptations in juvenile Dolly Varden *Salvelinus malma* (Salmonidae) dwelling in polluted rivers of Kamchatkan volcanic territories // Inland Water Biology. - 2018. - Vol. 11(2). - P. 203-214. doi: 10.1134/S1995082918020049 (Web of Science - Q4, Scopus - Q3)

26. Koval' M.V., Gorin S.L., Romanenko F.A., Lepskaya E.V., Polyakova A.A., Galyamov R.A., **Esin E.V.** Environmental conditions and biological community of the Penzhina and Talovka hypertidal estuary (Northwest Kamchatka) in the ice-free season // *Oceanology*. - 2017. - Vol. 57(4). - P. 539-551. doi: 10.1134/S0001437017040129 (Web of Science - Q4, Scopus - Q3)

27. Chalov S.R., **Esin E.V.**, Ayzel G.V. Geological factors governing ichthyofauna formation in rivers of Semlyachikskii volcanic region (Eastern Kamchatka) // *Water Resources*. - 2014. - Vol. 41(3). - P. 242-251. doi: 10.1134/S0097807814020043 (Web of Science - Q4, Scopus Q3)

28. Melnik N.O., **Esin E.V.** Skull morphology variation as related to trophic specialization in three forms of *Salvelinus malma* (Salmonidae) from the Kamchatka River basin // *Doklady Biological Sciences*. - 2020. - Vol. 492. - P. 75-78. doi: 10.1134/S0012496620030059 (Scopus Q3)

Публикации перечня ВАК из K1:

29. **Есин Е.В.**, Шульгина Е.В., Павлова Н.С., Зленко Д.В. Роль тиреоидных гормонов в адаптации гольцов рода *Salvelinus* (Salmonidae) к вулканическому загрязнению местообитаний // *Вопросы ихтиологии*. - 2023. - Т. 63(6). - С. 731-739. doi: 10.31857/S0042875223060036

30. **Есин Е.В.** Особенности биологии камчатской мальмы *Salvelinus malma* (Salmonidae) из нерестовых рек вулканических районов // *Вопросы ихтиологии*. - 2017. - Т. 57(2). - С. 190–200. doi: 10.7868/S0042875217010064 (переводная версия Scopus Q2)

31. **Есин Е.В.** Ручьевая мальма *Salvelinus malma* полуострова Камчатка // *Вопросы ихтиологии*. - 2015. - Т. 55(2). - С. 180–195. doi: 10.7868/S0042875215020083 (переводная версия Scopus Q2)

32. **Есин Е.В.**, Сорокин Ю.В., Метальникова К.В. Биология жилой мальмы *Salvelinus malma* (Salmonidae) из реки с повышенной природной концентрацией токсикантов и взвеси (восточный вулканический пояс Камчатки) // *Вопросы ихтиологии*. - 2014. - Т. 54(1). - С. 68–77. doi: 10.7868/S0042875213060039 (переводная версия Scopus Q2)

33. **Есин Е.В.**, Мюге Н.С., Коваль О.О., Сорокин Ю.В. Изолированные гольцы рода *Salvelinus* (Salmonidae) из озер кальдеры Узон на Камчатке. Часть II. Голец озера Центральное // *Вопросы ихтиологии*. - 2015. - Т. 55(1). - С. 82–94. doi: 10.7868/S004287521501004X (переводная версия Scopus Q2)

34. **Есин Е.В.**, Мюге Н.С., Коваль О.О., Сорокин Ю.В. Изолированные гольцы рода *Salvelinus* (Salmonidae) из озер кальдеры Узон на Камчатке. Часть I. Голец озера Дальнее //

- Вопросы ихтиологии. - 2014. - Т. 54(6). - С. 704–716. doi: 10.7868/S0042875214060046 (переводная версия Scopus Q2)
35. Бусарова О.Ю., **Есин Е.В.** Паразитофауна изолированных гольцов (*Salvelinus*, Salmonidae) кальдеры вулкана Узон // Вопросы ихтиологии. - 2015. - Т. 55(6). - С. 743–743. doi: 10.7868/S0042875215060065 (переводная версия Scopus Q2)
36. Бусарова О.Ю., Маркевич Г.Н., Кнудсен Р., **Есин Е.В.** Трофическая дифференциация носатого гольца *Salvelinus schmidti* Viktorovsky, 1978 озера Кроноцкое (Камчатка) // Биология моря. - 2017. - Т. 43(1). - С. 47–53. doi (для переводной версии): 10.1134/S1063074017010023
37. Салтыкова Е.А., Маркевич Г.Н., **Есин Е.В.**, Кузищин К.В. К вопросу о структуре «пучков форм» у рыб: направления дивергенции спланхнокраниума в группе эндемичных гольцов бентофагов (род *Salvelinus*, Salmonidae, Teleostei) озера Кроноцкое, Камчатка // Доклады Академии Наук. - 2015. - Т. 464(1). - С. 118–121. doi: 10.7868/S0869565215250271
38. Коваль М.В., **Есин Е.В.**, Горин С.Л., Галямов Р.С., Кошель В.Е. Видовое разнообразие, распространение и расселение рыб в реках бассейна Пенжинской губы // Вопросы ихтиологии. - 2018.- Т. 58(6). - С. 648-658. doi: 10.1134/S0042875218050132 (переводная версия Scopus Q2)
39. Бусарова О.Ю., **Есин Е.В.**, Буторина Т.Е., Есипов А.В., Маркевич Г.Н. Экологическая дифференциация жилой мальмы *Salvelinus malma* (Salmonidae) озера Дальнее, Камчатка // Вопросы ихтиологии. - 2017. - Т. 57(4). - С. 424-434. doi: 10.7868/S0042875217040026 (переводная версия Scopus Q2)
40. Маркевич Г.Н., **Есин Е.В.**, Бусарова О.Ю. Кнудсен Р., Анисимова Л.А. 2017. Разнообразие носатых гольцов *Salvelinus malma* (Salmonidae) Кроноцкого озера (Камчатка) // Вопросы ихтиологии. - 2017. - Т. 57(5). - С. 521-533. doi: 10.7868/S0042875217050125 (переводная версия Scopus Q2)
41. Сенчукова А.Л., Павлов С.Д., **Есин Е.В.**, Маркевич Г.Н., Мюге Н.С. Гольцы рода *Salvelinus* из озера Начикинское (Камчатка) и их положение в филогенетической системе *S. alpinus*-*S. malma*// Вопросы ихтиологии. - 2015. - Т. 55(1). - С. 74–81. doi: 10.7868/S0042875215010208 (переводная версия Scopus Q2)
42. Бусарова О.Ю., **Есин Е.В.**, Полякова Н.В., Маркевич Г.Н. Содержание микроэлементов в тканях разных экологических форм гольцов *Salvelinus malma* Walbaum 1792 из озера Кроноцкое, Камчатка // Биология моря. - 2017. - Т. 43(2). - С. 110-116. doi (для переводной версии): 10.1134/S1063074017020043

43. Маркевич Г.Н., **Есин Е.В.**, Салтыкова Е.А., Бусарова О.Ю., Анисимова Л.А., Кузицин К.В. Новые эндемичные формы глубоководных гольцов рода *Salvelinus* (Salmonidae: Salmoniformes) из озера Кроноцкое, Камчатка // Биология моря. - 2017. - Т. 43(3). - С. 188–194. doi (для переводной версии): 10.1134/S1063074017030087
44. Чалов С.Р., **Есин Е.В.** Принципы экологической классификации рек районов современного вулканизма // География и природные ресурсы. - 2015. - Т. 36(1). - С. 80–87. doi (для переводной версии): 10.1134/S1875372815010096
45. **Есин Е.В.**, Сорокин Ю.В. Влияние вулканизма на условия обитания и фауну рек восточной Камчатки (на примере водотоков, стекающих с влк. Кихпиньч) // Биология внутренних вод. - 2015. - № 4. - С. 31–44. doi: 10.7868/S0320965215040063
46. **Есин Е.В.** 2015. Нарушения развития у лососевых рыб (Salmonidae) в условиях масштабного вулканического загрязнения мест воспроизводства (на примере камчатской мальмы *Salvelinus malma*) // Онтогенез. - 2015. - Т. 46(2). - С. 114–125. doi: 10.7868/S0475145015020044
47. Маркевич Г.Н., **Есин Е.В.** Речные дериваты эндемичных форм гольца *Salvelinus malma* (Salmonidae) оз. Кроноцкое (Россия, Камчатка) // Заповедная наука (Nature Conservation Research). - 2018. - Т.3(3). - С. 61-91. doi: 10.24189/ncr.2018.041
48. **Есин Е.В.**, Леман В.Н., Чалов С.Р. Топография нереста и структура нерестовых группировок лососевых рыб (Salmonidae) в реках восточной Камчатки при высокой численности нерестовых стад // Труды ВНИРО. - 2015. - Т. 158. - С. 48-60.
49. Чалов С.Р., **Есин Е.В.**, Леман В.Н. Влияние взвешенных наносов на речные ихтиоцены // Известия ТИНРО. -2019. - Т. 199. - С. 179-192. doi: 10.26428/1606-9919-2019-199
50. **Есин Е.В.** Обзор токсичности основных элементов-загрязнителей лососевых нерестовых рек Камчатки // Известия ТИНРО. - 2015. - Т. 180. - С. 210-225.
51. Бусарова О.Ю., **Есин Е.В.** Возможные причины обеднения паразитофауны мальмы *Salvelinus malma* Walb. (Salmonidae) реки Фальшивая, Камчатка // Паразитология. - 2017. - Т. 51(4). - С. 329-338.

Публикации перечня ВАК из К2:

52. Коваль М.В., **Есин Е.В.**, Бугаев А.В., Карась В.А., Горин С.Л., Шатило И.В., Погодаев Е.Г., Шубин С.В., Заварина Л.О., Фролов О.В., Жаравин М.В., Коптев С.В. Пресноводная ихтиофауна рек Пенжина и Таловка (Северо-Западная Камчатка) // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. - 2015. - Вып. 37. - С. 53–145. doi: 10.15853/2072-8212.2015.37.53-145

53. Русяев С.М., **Есин Е.В.** Арктический голец – перспективный объект товарного выращивания в Ямало-Ненецком автономном округе // Рыбное хозяйство. - 2018. - № 1. - С. 44-48. (РИНЦ)

54. Маркевич Г.Н., **Есин Е.В.**, Леман В.Н., Кузицин К.В., Шевляков Е.А. Перспективы рыбохозяйственного освоения озера Кроноцкое, полуостров Камчатка // Вопросы рыболовства. - 2019. - Т. 20(1). - С. 5–22. (РИНЦ)

Коллективные монографии:

Markevich, G., **Esin, E.** 2019. Trout and char of Russia. In: Trout and char of the World (Edited by Jeffrey L. Kershner, Jack E. Williams, Robert E. Gresswell, and Javier Lobón-Cerviá). Amer. Fish. Soc. Pp. 603-658.

Есин Е.В., Маркевич Г.Н. 2018. Гольцы рода *Salvelinus* азиатской части Северной Пацифики: происхождение, эволюция и современное разнообразие. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс, 188 с.

Есин Е.В., Маркевич Г.Н. 2018. Белый голец нижнего течения реки Камчатки, оз. Азабачьего. Каменный голец бассейна реки Камчатки (от реки Озёрная Камчатка до притоков оз. Азабачьего). Голец Таранца. Гольцы Кроноцкого озера. Длинноголовый голец бассейна оз. Кроноцкого. Носатый голец бассейна оз. Кроноцкого. Большеротый голец бассейна оз. Кроноцкого. Малоротый голец бассейна оз. Кроноцкого. Мальма бассейна оз. Ангре // Красная книга Камчатского края. Т. 1. Животные. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 66-74.

Леман В.Н., **Есин Е.В.** 2014. Русловые процессы как фактор среды обитания лососевых рыб // Опасные русловые процессы и среда обитания лососевых рыб на Камчатке. Под ред. С.Р. Чалова, В.Н. Лемана, А.С. Чаловой. М.: ВНИРО, 240 с. С. 59–82.

Благодарности. Автор выражает глубокую благодарность своим учителям и наставникам - В.Н. Леману (ВНИРО) и А.С. Голубцову (ИПЭЭ). Неоценимую помощь в осмыслении материалов и подготовке текста доклада оказали С.С. Алексеев и академик Д.С. Павлов. Автор выражает глубокую благодарность всем коллегам, с которыми довелось работать в многочисленных экспедициях и которые внесли свой вклад в выполнение данной работы, и прежде всего Г.Н. Маркевичу, а также Д.В. Зленко, Ф.Н. Шкилю, Д.М. Паничевой, С.Р. Чалову, Ю.В. Сорокину, Е.В. Шульгиной, М.В. Ковалю, Н.О. Мельнику, С.Л. Горину, О.Ю. Бусаровой, Е.Г. Рудневу. Автор искренне признателен М.В. Мине, М.Ю. Пичугину, К.В. Кузищину, М.А. Груздевой, Н.С. Мюге, В.В. Чебановой, А.А. Махрову и Б.А. Левину за ценные советы во время подготовки работы. Автор также благодарит руководство Кроноцкого заповедника за содействия в организации экспедиций. Большую помощь во фрагментном анализе микросателлитной ДНК оказали Е.А. Бочарова и Д.А. Медведев; секвенирование ddRAD выполнил для автора U.K. Schliewen (Zoologische Staatssammlung, München, Germany); секвенирование консервов выполнено группой под руководством М.Р. Harris (Department of Genetics, Harvard Medical School, Boston, USA); неоценимую помощь в анализе дифференциальной экспрессии молоди гольцов оказал Д.Г. Селезнёв (Институт биологии развития им Н.К.Кольцова РАН, Москва, РФ). Получить данные по соотношению стабильных изотопов в тканях гольцов стало возможно благодаря помощи А.В. Тиунова; анализ элементного состава шлифов отолитов выполнен Л.А. Пельгуновой.

Подписано в печать _____.

Объём 3.17 усл. печ. л. . Формат 60X84/16

Печать цифровая. Тираж 100 экз.